

УДК 593.953

Т.Н.Крупнова, В.А.Павлючков

**ПИЩЕВЫЕ ПОТРЕБНОСТИ МОРСКОГО ЕЖА
STRONGYLOCENTROTUS INTERMEDIUS
В ЕСТЕСТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ
НА ЛАМИНАРИЕВЫХ ПОЛЯХ**

Изучены особенности питания серого морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* в природных условиях на ламинариевых полях в прибрежье северо-западной части Японского моря. Установлено, что продолжительность нахождения заглоченной пищи в пищеварительных трактах ежа составляет около суток. На основе суточных станций показано, что ежи питаются с определенной интенсивностью, выражающейся в ослаблении пищевой активности зимой и ее повышении к весне, с достижением пика к первой половине лета. Для расчета выедаемости полей ламинарии и оценки потенциальных возможностей участков прибрежья для переселения молоди и мелкоразмерных ежей из неблагоприятных местообитаний на поля ламинарии для откорма предложена модель, учитывающая пищевую активность ежа и суммарные ростовые показатели ламинарии в течение годового цикла.

Krupnova T.N., Pavlyuchkov V.A. Food requirements of sea urchin *Strongylocentrotus intermedius* in natural conditions in Laminaria fields // Izv. TINRO. — 2003. — Vol. 134. — P. 195–208.

Laminaria japonica is the basic component of gray sea urchin food in conditions of diverse food supply. The sea urchins feeding *Laminaria* grow more actively and produce eggs of higher quality and quantity. Recently, when *Laminaria* stock decreased at Primorye coast, the problem of sea urchins providing with valuable food supply is urgent, and measurements are required on the algae fields recultivation. To evaluate food supply sufficiency and to calculate the required square of *Laminaria* fields, the sea urchin diurnal food ration (DFR) was determined experimentally on the data of monitoring observations. The feeding of sea urchins was irregular, they began to take a new food before digesting the previous portion. Duration of swallowed food being in digestive tract was estimated as approximately 24 h. Minimum fullness of digestive tract and minimum ration of the bowels content mass to the sea urchin mass were observed between 16 and 20 o'clock, but the sea urchins fed actively at night, too.

Sea urchins have a definite seasonal cycle of feeding with decreasing in winter and increasing in early summer. In winter, when water temperature falls, the sea urchins vital processes slow down, they consume less quantity of food, and DFR lower to 0.6–0.8 % of body mass. After hibernation, the sea urchins feed actively and simultaneously their gonads begin to grow. At this time DFR reaches the maximum value — up to 3 % of body mass for the sea urchins from the closed areas of coastal zone and 6 % of body mass for the sea urchins from the open areas. Their gonadosomatic index increases up to 12–18 %. In July–August, when the time of spawning comes, intensity of feeding decreases and DFR reduces to 2 % of body

mass. In September, post-spawning sea urchins resume active food consumption, and gonadosomatic index increases to 4–12 %.

A model is suggested for calculation the consumption of *Laminaria* by sea urchins and for estimation the potentialities of coastal areas for juvenile and young sea urchins transplantation from unfavorable habitats. The model takes into account urchins food activity and annual parameters of *Laminaria* growth.

Основным компонентом пищевого спектра серого морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* при питании в условиях разнообразной кормовой базы является ламинария японская (Agatsuma et al., 1996; Крупнова, Павлючков, 2000). Поедая ламинарию, еж активно растет и продуцирует качественную икру с хорошими количественными показателями (Hoshikawa et al., 1998).

Уменьшение запасов ламинарии в прибрежье Приморья (Крупнова, 2002) делает актуальной проблему обеспечения ежа полноценной кормовой базой и требует проведения мероприятий по рекультивации полей этой водоросли. Без знания суточных рационов ежа невозможно дать оценку достаточности кормовой базы и рассчитать необходимые площадные значения полей ламинарии для питания животных на конкретном участке прибрежья.

К настоящему времени разработаны многочисленные методы расчета суточных пищевых рационов. Это в первую очередь метод прямого учета пищи (Baikov, 1935; Тарвердиева, 1962) по балансу азота (Карзинкин, 1952), по количеству потребляемого кислорода (Винберг, 1956). Метод прямого вскрытия животных через определенные промежутки времени наиболее прост и чаще употребляется в практике рыбохозяйственных исследований, в том числе и для определения суточных рационов беспозвоночных (Чучукало, 1996; Надточий и др., 1998). Суть его сводится к определению скорости переваривания и выяснению кратности потребления корма.

Этот метод был применен и нами для расчета суточных пищевых рационов серого ежа. Первым этапом проведения расчета является выяснение продолжительности нахождения пищи в пищеварительных трактах. Для морских ежей этот показатель недостаточно освещен, в связи с чем был проведен следующий эксперимент. В районе среднего Приморья у мыса Ватовского в октябре 1999 г. ежи отбирались с ламинариевого поля и помещались в четыре емкости, расположенные на судне, где обеспечивался бесперебойный проток заборной морской воды (размеры емкостей: 120х60х60 см). В каждую из них помещалось по 100 ежей диаметром панциря 60–70 мм. Из половины емкостей струей воды удаляли выделенные ежами кусочки ламинарии, из второй половины их удаление не проводилось, остатки ламинарии накапливались на дне емкостей. Температура воды в емкостях соответствовала температуре воды в море на глубине 4 м, откуда ежи были взяты для эксперимента. Эксперимент длился 2 сут. Кормление ежей не проводилось. В этих условиях происходило только переваривание пищи, что способствовало установлению продолжительности нахождения заглоченной пищи в пищеварительных трактах.

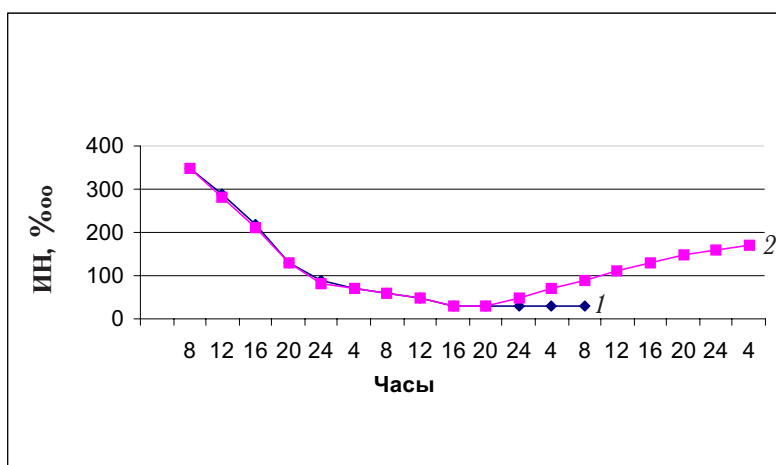
Через каждые 4 ч из емкостей отбирали по 10 ежей, проводилось их прижизненное взвешивание. Затем ежи вскрывались, взвешивалось содержимое их пищеварительных трактов, определялись индексы наполнения (ИН) пищеварительных трактов из отношения массы пищевого комка к общей массе ежа и выражались в процентилях (Боруцкий, 1974).

У ежей из емкостей, где производилось удаление выделяемых кусочков ламинарии, пища переваривалась практически за сутки. Индекс наполнения пищеварительных трактов в начале эксперимента был равен 350 ‰ и к кон-

цу первых — началу вторых суток принял устойчивое значение на уровне 30–50 ‰, что свидетельствует о практически полном очищении пищеварительных трактов (рис. 1).

Рис. 1. Скорость очищения пищеварительных трактов серого морского ежа: 1 — в емкостях с удалением ламинарии, 2 — в емкостях без удаления ламинарии

Fig. 1. Rate of gray sea urchin's digestive tract cleansing: 1 — in reservoirs with Laminaria removal, 2 — in reservoirs without Laminaria removal



Во второй партии емкостей, где не проводилось удаление выделяемых ежами кусочков ламинарии, первоначально снижение значения ИН происходило аналогичным путем. К концу первых — началу вторых суток его значение установилось на уровне 30–50 ‰, но после этого начало медленно возрастать, составив к концу третьих суток 170 ‰ (рис. 1). При анализе пищевого комка ежей обнаружили вторично заглоченные кусочки ламинарии, которые отличались менее насыщенным цветом. В условиях дефицита пищи ежи начали потреблять выделенную ими же ламинарию, которая скопилась на дне емкостей. Этот факт свидетельствует о неполном переваривании съеденной ламинарии и ее пригодности к вторичному потреблению, а также о неприхотливости ежей в выборе пищи. Проведенные эксперименты позволяют установить время переваривания ежами заглоченной пищи, и оно, очевидно, определяется периодом не более чем 1,0–1,5 сут.

Изучение суточных пищевых рационов (СПР) ежей, обитающих на ламинариевых полях, проводилось в 1999 г. в закрытой части побережья в зал. Владимира, в 2000 г. — в открытой его части в районе мыса Ватовского на суточных станциях. Пробы ежа отбирались ежемесячно в течение суток (с перекрытием в одну станцию, т.е. всего в течение 28 ч) через каждые 4 ч. Ежи сразу же после отбора проб взвешивались, определялись их морфометрические параметры. После вскрытия панциря изымались пищеварительные тракты, содержимое идентифицировалось и определялась доля каждого компонента пищи в процентах от общей массы. ИН вычислялись из отношения массы пищевого комка к общей массе ежа и выражались в процентилах. Одновременно определялся гонадосоматический индекс (ГСИ) по формуле, учитывающий отношение массы гонад к общей массе ежа и выражающийся в процентах. В каждой пробе анализировалось по 10 половозрелых ежей диаметром 50–70 мм и по 10 старых ежей диаметром 70–85 мм. Принадлежность ежей к “старым” особям определялась по наличию специфической “углубленной” формы панциря, а также подсчетом зон роста на внутренней поверхности пластинок интерамбулакального ряда (Jensen, 1969; Kawamura, 1973; Брыков, 1975). Всего за сутки анализировалось 80 половозрелых и 80 старых ежей. Достоверность выборки в 10 ежей

определялась экспериментально (проводилось вскрытие и анализ большого числа особей, но конечные искомые результаты оставались такими же, как и при измерении 10 ежей).

В результате наблюдений выявлено, что у ежей интервалы в питании неравномерны, а новый прием пищи наступает раньше, чем переварилась предыдущая порция. Однако некоторая ритмика в приеме пищи в течение суток все же прослеживается: минимальное наполнение пищеварительных трактов и минимальное соотношение массы содержимого пищеварительных трактов и общей массы ежей наблюдаются между 16 и 20 ч, максимальное — между 8 и 12 ч. Отмечено, что ежи активно питаются и в ночное время.

Индексы наполнения пищеварительных трактов ежей, выражающие, по некоторым представлениям, интенсивность питания или накормленность (Шорыгин, 1952; Чучукало, 1996), колебались от 200 до 960 ‰ в закрытой части побережья (зал. Владимира) и от 180 до 1490 ‰ в открытой части (у мыса Ватовского) в зависимости от сезона. Так, весной и ранним летом наблюдалась высокая накормленность (ИН в открытой части побережья изменялись в течение суток от 500 до 1490 ‰), а зимой — низкая (ИН изменялись в пределах 110–300 ‰). У ежей из закрытых мест обитания максимальная накормленность также была характерна для весны и раннего лета, но не достигала столь высоких значений и равнялась 600–960 ‰.

Зимой в пищеварительных трактах пища оформлена в pellets в виде катушков, при разворачивании которых становятся видны кусочки талломов ламинарии. В остальное время года, начиная с ранней весны и до начала зимы, pellets не обнаружено. Кусочки ламинарии как поступали в пищеварительные тракты ежей, так и выводились почти в неизменном виде, что говорит о недолгом нахождении пищи в пищеварительных трактах ежей, исключаящем оформление пищи в pellets. Цвет выведенной ламинарии при этом практически не менялся, всего лишь делался чуть менее насыщенным. В природе эта выделенная ламинария осаждается на дно и служит пищей для детритофагов. Все изученные ежи питались ламинарией, но время от времени они все же заглатывали корковые водоросли, доля которых в пищевом комке не превышала 10 %.

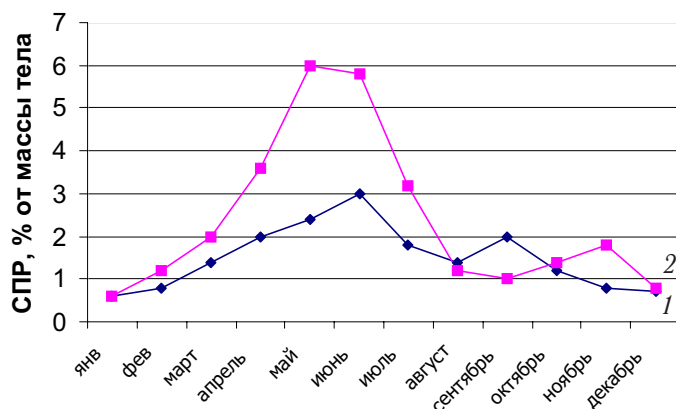
Для расчета суточных пищевых рационов был применен метод А.В.Коган (1963) с поправками В.И.Чучукало (1996), разработанный для морских животных, у которых продолжительность нахождения пищи в пищеварительных трактах не превышает период в 1,0–1,5 сут. Метод основан на учете суммарной доли потребленной и переваренной пищи в каждом интервале забора проб (в нашем случае — через каждые 4) и имеет высокий коэффициент корреляции, равный 0,93.

Полученные данные (рис. 2), показывают, что ежи активно питаются в течение всего годового цикла с определенной интенсивностью, выражающейся в ослаблении пищевой активности зимой и ее повышении к весне с достижением пика к первой половине лета.

Зимой, с понижением температуры, жизненные процессы ежей замедляются, и они потребляют меньше пищи — СПР составляет 0,6–0,8 % массы тела. Весной ежи начинают активно питаться, одновременно у них начинается рост гонад. В это время СПР достигает наибольших значений — до 3 % массы тела у ежей из закрытого участка побережья и до 6 % массы тела у ежей из открытого участка. В июле—августе с началом нереста необходимость в интенсивном питании отпадает, СПР значительно снижаются — до 2 % от массы тела. После нереста, в сентябре, ежи вновь начинают активно потреблять пищу, гонады при этом также увеличиваются, обычно до 4–12 %.

Рис. 2. Сезонная динамика суточного пищевого рациона серого ежа: 1 — закрытая часть побережья, 2 — открытая часть побережья

Fig. 2. Seasonal dynamics of diurnal food ration for gray urchin: 1 — close coastal waters, 2 — open coastal waters



Для старых особей получены аналогичные результаты. Они также менее активно питаются зимой, к весне увеличивают пищевую активность и поддерживают ее на высоком уровне до глубокой осени с той лишь разницей, что, как правило, практически не продуцируют полноценных гонад и не участвуют в поддержании репродуктивного потенциала популяции. Однако их высокую пищевую активность следует учитывать при расчете необходимых площадных значений полей ламинарии для питания конкретного поселения ежей на конкретном участке побережья.

Так, проведя несложные расчеты и беря за основу, например, среднюю массу ежа в 100 г, получим, что одна особь, обитающая в открытом побережье, в период наибольшей активности съедает 6 % от массы тела в сутки, т.е. 6 г ламинарии. Одна тонна таких ежей нуждается в 60 кг ламинарии ежемесячно в течение периода с апреля по июнь. Затем пищевая активность снижается, и тонна ежей зимой съедает всего 16 кг ламинарии. В районе мыса Ватовского одно слоевище в июне весит около 1 кг, следовательно, тонна ежей съедает всего 60 слоевищ. Эти цифры вполне сопоставимы с возможностями вида *Laminaria japonica* к воспроизводству в условиях пресса ежей, тем более что ежи предпочитают поедать ослабленную ламинарию или ее выбросы (Крупнова, Павлючков, 2000).

Полученные данные по оценке СПР серого ежа при питании на ламинариевых полях частично согласуются с данными японских ученых, которые оценивают этот показатель в пределах 0,2–3,0 % от массы тела, или около 4 г в сутки в зависимости от сезона, температуры воды и способов кормления (Fuji, 1967; Fuji and Kawamura, 1970a, b; Agatsuma et al., 1996).

На некоторых участках побережья поселения ежей могут быть с избытком обеспечены ламинарией, в других местах ежей столько, что водорослей им явно не хватает. При рациональном природопользовании этого допускать нельзя: в первом случае требуется добавить в систему ежей, например, переселив оттуда, где наблюдается их избыток, во втором — изъять лишних ежей или культивировать ламинарию. В любой ситуации необходимо правильно определить, чего именно не хватает (ежей или ламинарии) и, главное, сколько. Для решения этой задачи используем данные сезонной съемки, проведенной в 2000 г.: W_i^{0+} , W_i^{1+} — индивидуальную массу растения, г, первого и второго годов жизни*; N_i^{0+} , N_i^{1+} — плотность их произрастания, экз./м²; B_i^* — биомассу морских ежей, г/м²; и $СПР_i$ — их суточный пищевой рацион, % от массы тела.

Вначале рассчитаем месячные продукционные показатели ламинарии классическим методом Бойсена-Иенсена для каждого поколения (табл. 1): биомассу

* Здесь и далее верхние индексы 0+ и 1+ означают возраст, год; i — номер месяца, в котором сделаны измерения ($1 \leq i \leq 12$).

Таблица 1
Расчет продукционных показателей ламинарии на экспериментальном полигоне в среднем Приморье
Table 1
Calculation of Laminaria productive parameters in the experimental testing ground in the middle Primorye

Месяц	Температура воды, °С	Живая или наличная ламинария "на корню", т.е. без учета биомассы, потребленной морскими ежами												Вся ламинария (съемная + остаток)					
		Возраст 0+						Возраст 1+						Сумма	Мес. потребление ламинарии ежами, т/м ²	С/ПР, % от массы тела	Вс ^{доп}	Р	Р/В
		Масса растений, г	Плотность, экз./м ²	Биомасса, г/м ²	Прирост биомассы, т/м ²	Элиминированная биомасса, т/м ²	Р/В-коэффициент	Масса растений, г	Плотность, экз./м ²	Биомасса, г/м ²	Прирост биомассы, т/м ²	Элиминированная биомасса, т/м ²	Р/В-коэффициент						
i	t	W ⁰⁺	N ⁰⁺	B ⁰⁺	ΔB ⁰⁺	B ⁰⁺	W ¹⁺	N ¹⁺	B ¹⁺	ΔB ¹⁺	B ¹⁺	P ⁰⁺	P/B ⁰⁺	P ¹⁺	P/B ¹⁺	P ⁰⁺	P/B ⁰⁺	P ¹⁺	P/B ¹⁺
1	0,0	0,0	0	0	21	0	170,0	48	8160	-960	1400	440	0,057	470,0	0,80	121,3	582	0,076	
2	0,1	0,1	210	21	1939	0	180,0	40	7200	400	380	780	0,105	490,5	1,00	293,4	3012	0,359	
3	0,2	2,0	980	1960	26440	0	200,0	38	7600	3200	500	3700	0,402	500,9	2,80	467,2	30607	1,255	
4	0,3	20,0	1420	28400	15600	9600	300,0	36	10800	3200	350	3550	0,286	550,5	3,11	582,3	29332	0,604	
5	4,8	40,0	1100	44000	-	42000	400,0	35	14000	1000	2250	3250	0,224	340,8	6,00	565,3	33815	0,644	
6	10,2	80,0	400	32000	-	17100	500,0	30	15000	3000	0	3000	0,182	410,5	4,20	501,5	9602	0,223	
7	14,3	100,0	210	21000	-1200	3150	600,0	30	18000	6000	0	6000	0,286	500,5	3,02	348,3	8298	0,200	
8	16,8	110,0	180	19800	-	11500	800,0	30	24000	-6500	3750	-2750	-	490,5	1,50	244,5	-1205	-0,034	
9	17,2	120,0	80	9600	-1800	2500	700,0	25	17500	-7500	3000	-4500	-	470,7	1,90	307,6	-3492	-0,156	
10	15,1	130,0	60	7800	-100	675	500,0	20	10000	-8500	1500	-7000	-	400,5	2,60	319,7	-6105	-0,452	
11	8,3	140,0	55	7700	300	750	1050	15	1500	-1500	750	-750	-	301,1	1,60	236,1	536	0,062	
12	2,1	160,0	50	8000	160	330	490	0,061	0	0	0	0	0,000	490	0,061	133,0	623	0,077	
Среднемесячные для года значения																			
7,5	75,2	395	15023	680	7300	7980	0,662	370,8	29	11147	-680	1157	477	-	424	2,58	343,0	8800	0,238
Минимальные месячные показатели																			
0,0	0,0	0	0	-	0	21	0,061	0,0	0	-8500	0	-7000	-	48	0,80	121,0	-6105	-0,452	
Максимальные месячные показатели																			
17,2	160,0	1420	44000	26440	42000	30000	2,000	800,0	48	24000	6000	3750	6000	0,402	1456	6,00	582,0	33815	1,255
Суммарные годовые показатели																			
							8160	87605	95765	6,374				101485	3,878	4120,0	105605	4,035	

$B_i = W_i \cdot N_i$; прирост биомассы $\Delta B = B_i - B_{i-1}$; элиминированную биомассу $Be = \Delta N \cdot W = (N_i - N_{i-1}) \cdot W_i + W_{i-1}/2$; продукцию $P = \Delta B + Be$; Р/В-коэффициент, где в числителе продукция за месяц, а в знаменателе средняя для этого периода биомасса $B = B_i + B_{i-1}/2$.

После этого вычислим продукционные показатели всей популяции в целом, суммируя соответствующие показатели двух поколений (табл. 1).

Далее учтем, что часть продуцированной биомассы потреблена обитающими здесь ежами, следовательно, полная продукция $P = \Delta B + Be + Be^{dop}$. Эта дополнительная съеденная ежами биомасса $Be^{dop} = B_i^* \cdot СПР_i + B_{i-1}^* \cdot СПР_{i-1}/2 \cdot n$, где n — число суток в данном периоде времени — от 28 до 31 между средними датами соседних месяцев (табл. 1).

Вся схема расчетов ясна из табл. 1, кроме того, в ней приведены некоторые итоговые годовые показатели, в частности годовой Р/В-коэффициент, который рассчитан иначе, чем месячные, — делением суммы 12 месячных значений продукции на среднемесячную для года биомассу. В табл. 2 собрано только то, что будет необходимо для решения поставленной задачи. Там же даны результаты некоторых дополнительных вычислений: соотношения P/B_0 и $Be^{(проч)}/B_0$ редко используются в продукционной биологии, однако они понадобятся нам для дальнейших расчетов. Первый индекс — модификация стандартного Р/В-коэффициента (соотношение месячной продукции и продуцировавшей ее биомассы в начальный период времени), второй — доля начальной биомассы, которая будет элиминирована за месяц независимо от наличия и обилия ежей, т.е. не съеденной ими, а отмершей по прочим причинам.

Таблица 2
Сезонная динамика основных продукционных показателей ламинарии
Table 2

Seasonal dynamics of the main productive parameters of Laminaria

Месяц	Био- масса, г/м ² , <i>B</i>	Прирост био- массы, г/м ² , ΔB	Элиминированная биомасса, г/м ² В том числе			Продук- ция, г/м ² , <i>P</i>	Р/В- коэф- фици- ент	P/B_0	$Be^{(проч)}/B_0$
			Вся, <i>Be</i>	Съеденная ежами, $Be^{(еж)}$	За счет прочих факторов, $Be^{(проч)}$				
Январь	8160	-939	1521	121	1400	582	0,076	0,071	0,172
Февраль	7221	2339	673	293	380	3012	0,359	0,417	0,053
Март	9560	29640	967	467	500	30607	1,255	3,202	0,052
Апрель	39200	18800	10532	582	9950	29332	0,604	0,748	0,254
Май	58000	-11000	44815	565	44250	33815	0,644	0,583	0,763
Июнь	47000	-8000	17602	502	17100	9602	0,223	0,204	0,364
Июль	39000	4800	3498	348	3150	8298	0,200	0,213	0,081
Август	43800	-16700	15495	245	15250	-1205	-0,034	-0,028	0,348
Сентябрь	27100	-9300	5808	308	5500	-3492	-0,156	-0,129	0,203
Октябрь	17800	-8600	2495	320	2175	-6105	-0,452	-0,343	0,122
Ноябрь	9200	-1200	1736	236	1500	536	0,062	0,058	0,163
Декабрь	8000	160	463	133	330	623	0,077	0,078	0,041
<i>Сумма</i>	<i>314041</i>	<i>0</i>	<i>105605</i>	<i>4120</i>	<i>101485</i>	<i>105605</i>	<i>2,859</i>	<i>5,075</i>	<i>2,615</i>
<i>Среднее</i>	<i>26170</i>	<i>0</i>	<i>8800</i>	<i>343</i>	<i>8457</i>	<i>8800</i>	<i>0,238</i>	<i>0,423</i>	<i>0,218</i>

Прежде всего обратим внимание на то, что вся продуцированная за год биомасса элиминирует за тот же период, годовой прирост биомассы равен нулю — соблюдается условие стационарности популяции. Сезонная динамика продукционных показателей ламинарии показана на рис. 3 (а). Биомасса водорослей минимальна зимой, весной она резко возрастает и далее почти равномерно снижается. Месячный прирост биомассы соответственно

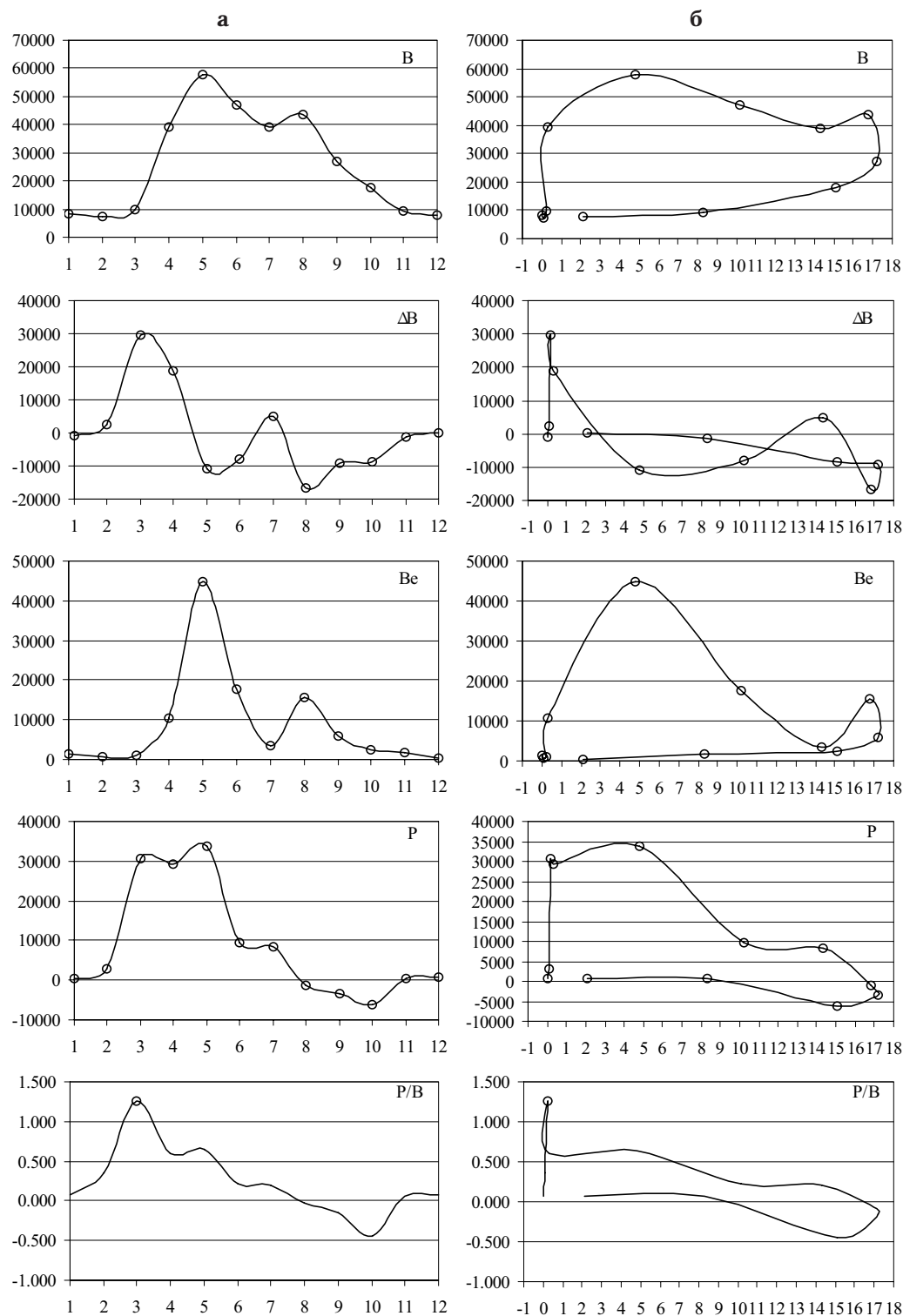


Рис. 3. Сезонная динамика биомассы (B), ее прироста (ΔB), убыли (Be), продукции (P) и P/B -коэффициента ламинарии (**a**), а также связь этих продукционных показателей с температурой воды (**б**). По оси абсцисс — в левом столбце — месяцы, в правом — температура воды, °C. По оси ординат — продукция, г/м²

Fig. 3. Seasonal dynamics of biomass (B), its increase (ΔB), decrease (Be), production (P) and P/B coefficient of laminaria (**a**), and the relation between these productive indices and water temperature (**б**). X-axis — in the left column — months; in the right — water temperature. Y-axis — production, г/м²

имеет локальные максимумы с марта по апрель и с июля по август, а локальные минимумы — с мая по июнь и с августа по сентябрь. Максимальная убыль биомассы наблюдается в конце весны — начале лета и в конце лета — начале осени. Продукция неравномерно возрастает с конца осени до начала лета, затем снижается. Сходным образом, но более плавно, изменяется P/B_0 -коэффициент.

Какой-либо связи продукционных показателей с температурой воды не наблюдается (рис. 3, б). Отметим, что корреляция P/B_0 -коэффициента с температурой статистически недостоверно отличается от нуля, ведь именно эту связь чаще всего используют для прогнозирования продукции при известной биомассе живых организмов. В данном случае придется воспользоваться совершенно иным подходом и моделировать баланс биомассы исходя только из ее начального значения в каждый период времени. При этом принимается допущение о стационарности сезонной динамики продукционных показателей.

Здесь сталкиваемся с еще одной проблемой — отсутствием теоретических соображений относительно функциональных зависимостей P/B_0 и $Be^{(проч)}/B_0$ от i . Единственный выход — примитивная полиномиальная аппроксимация эмпирических данных из табл. 2.

Единым уравнением зависимость P/B_0 или $Be^{(проч)}/B_0$ от i описать не удастся, поэтому придется использовать кусочно-полиномиальные функции, задаваемые системами уравнений

$$P/B_0 = \begin{cases} 2,164 - 3,3125 \cdot i + 1,2195 \cdot i^2, 1 \leq i \leq 3 \\ 16,8817 - 11,396 \cdot i + 3,14653 \cdot i^2 - 0,426174 \cdot i^3 + 0,0277995 \cdot i^4 - 0,000695833 \cdot i^5, 4 \leq i \leq 12; \end{cases}$$

$$Be^{(проч)}/B_0 = \begin{cases} 0,3088 - 0,115286 \cdot i + 0,0375357 \cdot i^2 + 0,01575 \cdot i^3, 1 \leq i \leq 5 \\ 406,632 - 236,175 \cdot i + 54,0488 \cdot i^2 - 6,092234 \cdot i^3 + 0,0338464 \cdot i^4 - 0,00742083 \cdot i^5, 6 \leq i \leq 12. \end{cases}$$

Графически они представлены на рис. 4, там же приведены коэффициенты детерминации (r^2) для каждого из четырех временных интервалов.

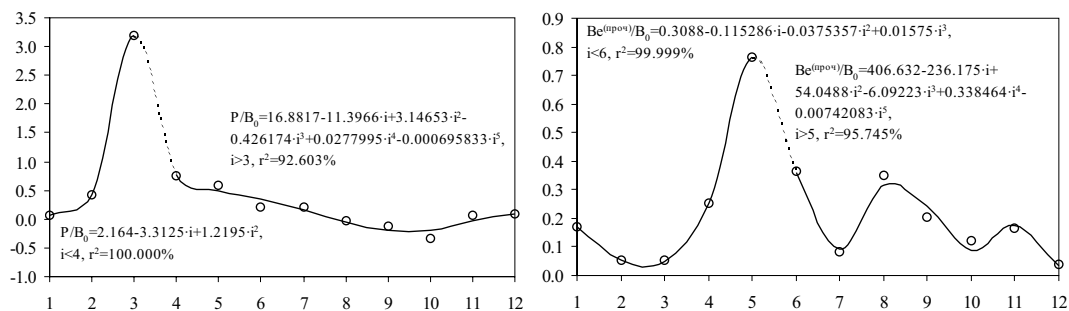


Рис. 4. Сезонная динамика P/B_0 и $Be^{(проч)}/B_0$. Кругами показаны эмпирические данные, линиями — модельная аппроксимация. Для каждого интервала приведены уравнения регрессии, их области определения и коэффициенты детерминации

Fig. 4. Seasonal dynamics of P/B_0 and $Be^{(проч)}/B_0$. Circles show the empiric data, lines — model approximation. Equations of regression, their fields of definition and coefficients of determination are given for every interval

Данные системы уравнений позволяют моделировать сезонную динамику продукции и элиминации морской капусты. Следующий этап — моделирование сезонной динамики ее потребления морскими ежами.

Эта часть модели чрезвычайно примитизирована допущением о неизменности биомассы ежей на пастбище. Такое допущение вызвано отсутствием данных о зависимости динамики биомассы ежей от кормовых условий. Каж-

дая популяция стационарна настолько, что смертность и эмиграция полностью компенсируются рождаемостью и иммиграцией. Поэтому сезонные колебания биомассы определяются лишь случайным перераспределением особей по пастбищу, они столь незначительны, что плотность животных на любом участке можно считать константой, не зависящей от времени года. Единственной причиной изменения биомассы может быть искусственная интродукция, при которой плотность ежей возрастет прямо пропорционально массе добавленных особей и обратно пропорционально площади участка. Условие сезонной стационарности при этом не изменяется. Ежи едят только капусту. При этом величина $СПР$ не зависит от места обитания и состояния популяции ежей. Он определяется исключительно сезонным фактором и на любом участке изменяется одинаково (см. табл. 1).

Предварительные вычисления даны в табл. 3, где i — номер месяца, на который делается прогноз, n — число суток между серединой этого и предыдущего месяцев, месячный рацион для этого периода времени — $МПР = n \times x (СПР_0 + СПР) / 2$.

Сезонная динамика месячного пищевого рациона удовлетворительно аппроксимируется полиномом шестого порядка (рис. 5). Умножением его на константу, равную биомассе ежей, находится последний недостающий элемент нашей модели $Be^{(еж)}$ — биомасса капусты, потребляемая ежами за месяц.

Таблица 3
Расчет месячного рациона
морских ежей
Table 3
Calculation of sea urchin
monthly food ration

i	n	$СПР$	$МПР$
1	31	0,80	37,20
2	28	1,00	25,20
3	31	2,80	58,90
4	30	3,11	88,65
5	31	6,00	141,21
6	30	4,20	153,00
7	31	3,02	111,91
8	31	1,50	70,06
9	30	1,90	51,00
10	31	2,40	66,65
11	30	2,60	75,00
12	31	1,60	65,10

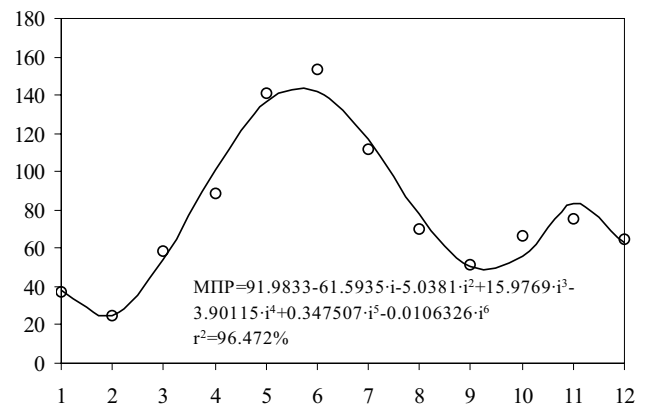


Рис. 5. Сезонная динамика месячного пищевого рациона. Кругами показаны эмпирические данные, линией — модельная аппроксимация

Fig. 5. Seasonal dynamics of monthly food ration. Circles show the empiric data, line — model approximation

Работа модели основана на простых арифметических расчетах:

$P = \Delta B + Be$, а поскольку $\Delta B = B - B_0$, а $Be = Be^{(еж)} + Be^{(проч)}$, получаем $P = B - B_0 + Be^{(еж)} + Be^{(проч)}$, следовательно, $B = B_0 + P - Be^{(еж)} - Be^{(проч)}$.

Алгоритм состоит из следующих шагов:

Шаг 0. Вводим исходные данные: месяц i , биомассу капусты B_0 и биомассу ежей B^* .

Шаг 1. Рассчитываем продукцию P , которую произведет данная биомасса за месячный срок, умножив $P/B_0 = f(i)$ на B_0 .

Шаг 2. Вычисляем, сколько капусты $Be^{(еж)}$ потребят ежи, умножив $МПР = f(i)$ на B^* .

Шаг 3. Рассчитываем биомассу $Be^{(проч)}$, которая элиминирует за этот срок независимо от наличия ежей, умножив $Be^{(проч)}/B_0 = f(i)$ на B_0 .

Шаг 4. Находим, сколько всего элиминирует капусты Be , суммируя $Be^{(еж)}$ и $Be^{(проч)}$.

Шаг 5. Определяем остаток $B = B_0 + P - Be$.

Шаг 6. Вводим строку полученных значений в таблицу результатов и ставим 5 соответствующих точек на график сезонной динамики продукционных показателей.

Шаг 7. Если $B = 0$, выдаем на экран предупреждение о недостатке капусты при выбранных значениях исходных данных.

Шаг 8. Повторяем еще 11 раз весь цикл шагов с 1-го до 7-го, предварительно увеличив i на 1 и присвоив B_0 значение B , получившееся в результате предыдущего цикла.

Вся полученная информация собрана в компактную модель (рис. 6).

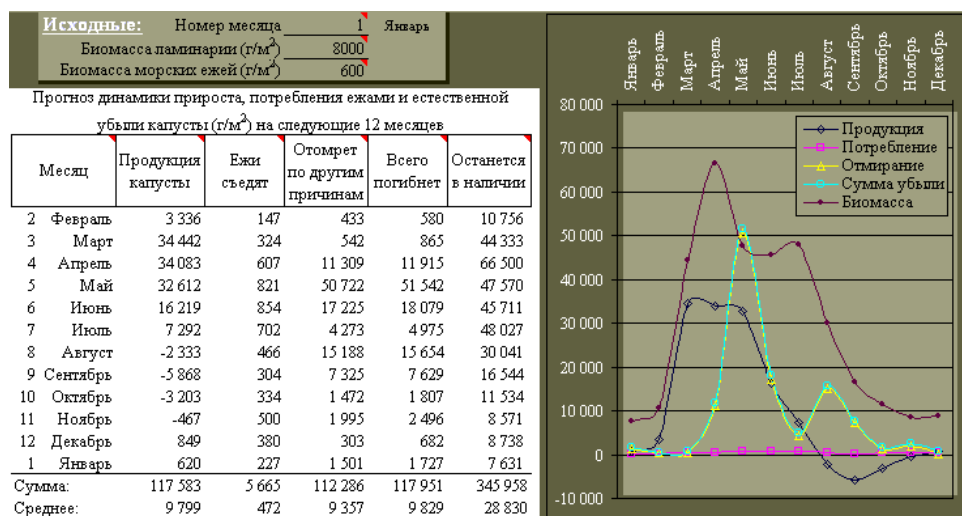


Рис. 6. Внешний вид компьютерной реализации модели расчета кормовой базы ежей

Fig. 6. An external view of the computer realization of sea urchin food supply model calculation

В графу “Исходные” можно вводить фактические количественные данные биомассы ламинарии и морских ежей на конкретном участке побережья, и в зависимости от типа появившейся кривой потребления ежами ламинарии становится очевидной достаточность кормовой базы данного участка. На основании показаний модели принимается решение о возможности перевозки ежа на существующие поля ламинарии или же проведении работ по их восстановлению. Например, проведя в октябре учетную съемку на участке, куда планируется перевозить ежа, и получив, что на 1 м² находится 2 второгодних слоевища ламинарии массой по 200 г и 5 первогодних слоевищ общей массой 500 г, получим их общую массу в количестве 900 г на 1 м². Количество ежей на этом участке исчисляется 6 экз./м², общей массой 600 г/м². Вводя полученные значения биомассы ежа и ламинарии в полученную модель, можно видеть, что кривая потребления поползла вверх и уже начиная с декабря ежи будут голодать (рис. 7).

При такой плотности произрастания ламинарии нельзя перевозить ежей из-за недостатка кормовой базы. И наоборот, если на 1 м² в октябре имеется 6 слоевищ второгодней ламинарии общей массой 1800 г и 20 первогодних общей массой 4000 г, что в сумме составит 5800 г то, имея ту же массу ежей 600 г/м², получаем, что кривая потребления ниже кривой продукции на протяжении почти всего года (рис. 8).

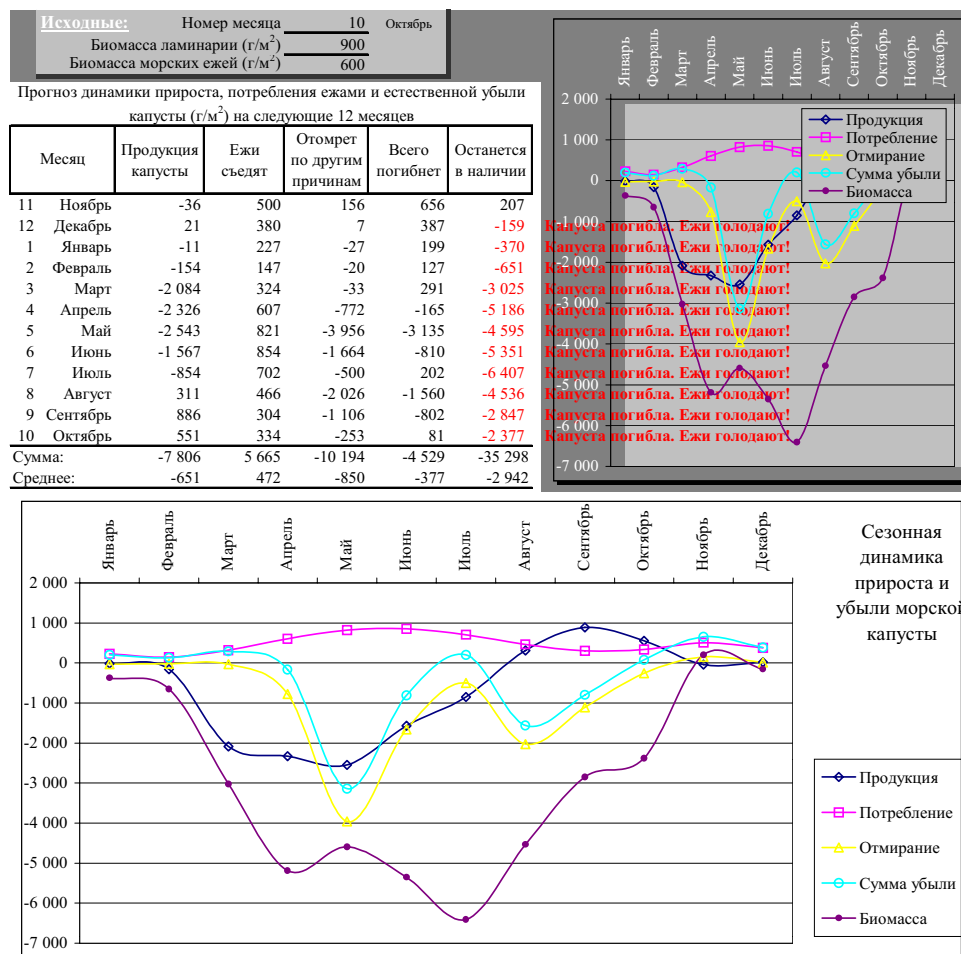


Рис. 7. Внешний вид модели при недостатке ламинарии для питания ежа
 Fig. 7. An external view of the model at Laminaria deficiency for sea urchin feeding

После того как оценена кормовая база и сделан вывод о ее достаточности для местного и перевозимого ежа, становится возможным произвести пересадку ежа из замкнутых пространств, так называемых “изолятов”, на природные или восстановленные поля ламинарии.

Литература

- Боруцкий Е.В.** Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. — М.: Наука, 1974. — 254 с.
- Брыков В.А.** Об индивидуальном возрасте и продолжительности жизни некоторых видов морских ежей Японского моря // Биол. моря. — 1975. — № 2. — С. 39–44.
- Винберг Г.Г.** Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб: Науч. труды Белор. гос. ун-та. — Минск, 1956. — 251 с.
- Карзинкин Г.С.** Основы биологической продуктивности водоемов. — М.: Пищепромиздат, 1952. — 340 с.
- Коган А.В.** О суточном рационе и режиме питания леща *Abramis brama* (L.) Цимлянского водохранилища // Вопр. ихтиол. — 1963. — Т. 3, вып. 2.
- Крупнова Т.Н.** Причины сокращения запасов ламинарии японской в Приморье, разработка методов прогнозирования, перспективы воспроизводства // Докл. Всерос. конф. “Пути решения проблем изучения, освоения и сохранения биоресурсов Мирового океана в свете морской доктрины Российской Федерации на период до 2020 года”. — М.: ВНИРО, 2002. — С. 201–204.

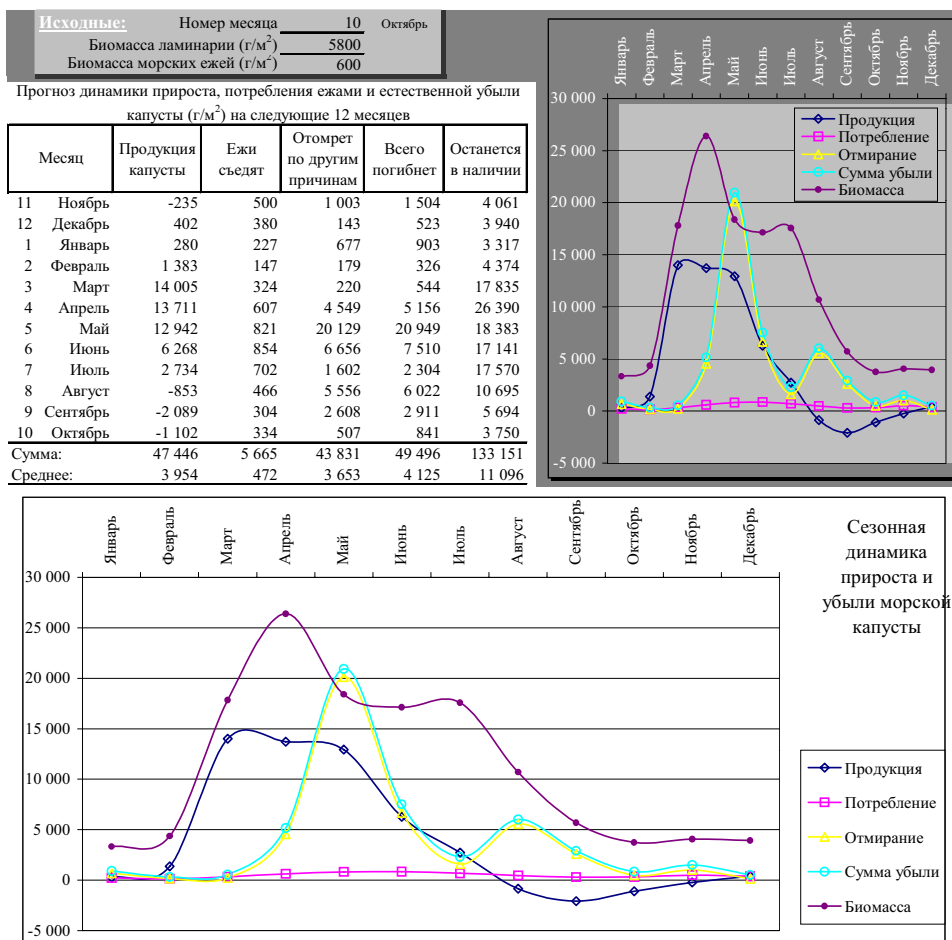


Рис. 8. Внешний вид модели при достаточном обеспечении ежей ламинариевой пищей

Fig. 8. An external view of the model at Laminaria sufficient supply for sea urchins

Крупнова Т.Н., Павлючков В.А. Питание серого морского ежа (*Strongylocentrotus intermedius*) в северо-западной части Японского моря // Изв. ТИНРО. — 2000. — Т. 127. — С. 372–381.

Надточий В.В., Чучукало В.И., Кобликов В.Н. Характеристика питания камчатского (*Paralithodes camtsyftica*) и равношипного (*Lithodes algisipina*) крабов на юге западнокамчатского шельфа в летний период // Изв. ТИНРО. — 1998. — Т. 124. — С. 113–117.

Тарвердиева М.И. Материалы по питанию баренцевоморской трески в условиях эксперимента // Вопр. ихтиол. — 1962. — Т. 2, вып. 4(25).

Чучукало В.И. К методике расчетов суточных пищевых рационов рыб // Изв. ТИНРО. — 1996. — Т. 119. — С. 289–305.

Шорыгин А.А. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. — М.: Пищепромиздат, 1951. — 268 с.

Agatsuma Y., Matsuyama K., Nakata A. Seasonal Changes in Feeding Activity of the Sea Urchin *Strongylocentrotus intermedius* in Ochoro Bay, South western Hokkaido // Nippon Suisan Gakkaishi. — 1996. — Vol. 62(4). — P. 592–597.

Baikov A.D. How to estimate the daily food consumption of fish under natural conditions // Trans. Amer. Fish. Soc. — 1935. — Vol. 65. — P. 288–289.

Fuji A. Ecological studies on the growth and food consumption of japanese common littoral sea urchin, *Strongylocentrotus intermedius* (A.Agassiz) // Growth and Food Consumption of Sea Urchin: Memoirs of the faculty of fisheries Hokkaido University. — 1967. — Vol. 15, № 2. — P. 83–160.

Fuji A. and Kawamura K. Studies on the Biology of the Sea Urchin — VI. Habitat Structure and Regional Distribution of *Strongylocentrotus intermedius* on a Rocky Shore of Southern Hokkaido // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. — 1970a. — Vol. 36, № 8. — P. 755–762.

Fuji A. and Kawamura K. Studies on the Biology of the Sea Urchin — VII. Bioeconomics of the Population of *Strongylocentrotus intermedius* on a Rocky Shore of Southern Hokkaido // Ibid. — 1970b. — Vol. 36, № 8. — P. 763–775.

Hoshikawa H., Takahashi K., Sugimoto T. The effects of fish meal tecting on the gonad quality of cultivated sea urchin *Strongylocentrotus nudus* (A.Agassiz) // Ibid. — 1998. — Vol. 52. — P. 17–24.

Jensen M. Age determination of echinoides // Sarsia. — 1969. — Vol. 37. — P. 41–44.

Kawamura K. Fishery biological studies on a sea urchin, *Strongylocentrotus intermedius* (A.Agassiz) // Sci. Rep. Hokkaido Fish. Exp. Stn. — 1973. — № 16. — P. 1–54.

Поступила в редакцию 26.05.03 г.