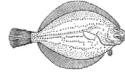


ИССЛЕДОВАНИЕ МЕЖВИДОВОЙ КОНКУРЕНЦИИ У ВОСТОЧНООХОТОМОРСКИХ КАМБАЛ (PLEURONECTIDAE) С ПОМОЩЬЮ НЕЙТРАЛЬНЫХ И МАТЕМАТИЧЕСКИХ МОДЕЛЕЙ

Ю.П. Дьяков



Гл. н. с., д. б. н.; Камчатский филиал Всероссийского научно-исследовательского института
рыбного хозяйства и океанографии («КамчатНИРО»)
683000 Петропавловск-Камчатский, Набережная, 18
Тел., факс: 8 (4152) 41-27-01, 42-19-87. E-mail: diakov.u.p@kamniro.ru

*КАМБАЛЫ, ВОСТОЧНАЯ ЧАСТЬ ОХОТСКОГО МОРЯ, КОНКУРЕНЦИЯ ЗА РЕСУРСЫ, СТРУКТУРА
ПИТАНИЯ, ПОПУЛЯЦИОННЫЙ РОСТ, МОДЕЛИ КОНКУРЕНЦИИ*

В статье изложены результаты изучения возможной конкуренции за пищевые ресурсы между массовыми видами камбал восточной части Охотского моря. Выполнен сравнительный анализ питания камбал с точки зрения не случайного формирования их пищевых спектров, а являющегося следствием воздействия определенного фактора, которым может быть межвидовая конкуренция. Рассмотрены изменения скорости популяционного роста с позиций взаимного влияния популяций этих видов друг на друга. В качестве основных методов исследований использованы «нейтральные модели» и модели Лотки – Вольтерры. Результаты исследования свидетельствуют о том, что структура питания камбал стабилизировалась ранее, под действием факторов, включающих межвидовую конкуренцию. В подавляющем большинстве случаев внутривидовая конкуренция в оценке на одну особь выше, чем межвидовая. Моделирование показало, что в своей динамике популяции восточноохотоморских камбал стремятся к состоянию устойчивого равновесия. Выявленная конкуренция за ресурсы между камбалами носит асимметричный характер.

RESEARCH OF THE INTERSPECIFIC COMPETITION IN THE EASTERN OKHOTSK SEA FLOUNDERS (PLEURONECTIDAE) WITH THE USE OF NEUTRAL AND MATH MODELS

Yuri P. Dyakov

Leading Scientist, Dr. of Science (Biology); Kamchatka Branch of Russian Research Institute
of Fisheries and Oceanography (“KamchatNIRO”)
683000 Petropavlovsk-Kamchatsky, Naberezhnaya Str., 18
Tel., fax: +7 (4152) 41-27-01, 42-19-87. E-mail: diakov.u.p@kamniro.ru

*FLOUNDERS, OKHOTSK SEA EASTERN PART, COMPETITION FOR RESOURCES, FORAGE STRUCTURE,
POPULATION GROWTH, COMPETITION MODELS*

The article presents results of examining possible competition between mass species of flounders for food resources in the eastern part of the Sea of Okhotsk. Comparative analysis of flounder feeding is provided in view of nonrandom forming food spectra as an effect of certain factor, which is interspecific competition in particular. Analysis of population growth rate dynamics was to find out mutual effects of the populations of different species on each other. General methods of the research included “neutral models” and Lotka – Volterra equations. Results indicate, that structure of flounder feeding had stabilized early under the influence of factors, including the interspecific competition. In most cases, the interspecific competition estimated per an individual is higher than intraspecific competition. Simulation has demonstrated, that flounder populations of the eastern part of the Sea of Okhotsk striving in their dynamics to the state of sustainable balance. Revealed competition between the flounder species for the resources is of asymmetric character.

Межвидовая конкуренция за ресурсы, возникающая при сложившихся определенным образом условиях, может стать одним из важнейших факторов формирования численности популяций. Такая конкуренция воздействует на выживаемость, рост и размножение особей. Она, таким образом, в значительной степени определяет динамику численности, распределение и эволюцию видов.

Конкуренция между видами за ресурсы является одной из причин формирования экологиче-

ских ниш. Так, при возникновении напряженности в пищевых отношениях изменяется спектр питания отдельных видов, когда они предпочитают разные виды пищи, тем самым ослабляя конкуренцию. Вместе с тем понятно, что разная избирательность зависит не только от этого, но и от анатомических и физиологических особенностей особей.

Определение межвидовой конкуренции можно почерпнуть из монографии М. Бигона и др. (1989а): «Конкуренция возникает тогда, когда два или

большее число организмов получают ресурс из источника, который для всех явно недостаточен. Иными словами, конкуренция возникает только в том случае, если ресурс ограничен. Если же ресурс имеется в избытке, то два вида даже с очень сходными потребностями конкурировать не будут» (стр. 341).

Снижает конкуренцию и агрегированное распределение, например, групповое, когда группы особей разных видов занимают разные участки ареала. Кроме того, может быть скрытая конкуренция, которая не проявляется непосредственно, в угнетении одного вида другим, но может иметь тормозящее влияние.

Конкуренция между видами может быть симметричной, при равном воздействии видов друг на друга, и асимметричной (аменсализм), если влияние одного вида на другой более значительно, чем противоположное.

Конкуренция может быть текущей, когда виды сосуществуют в различающихся (реализованных) экологических нишах, а при отсутствии конкурентов могут их расширять, занимая потенциально возможные (фундаментальные) ниши. Разделение ниш может быть следствием эволюционно обусловленного избегания конкуренции: «призраком конкурентного прошлого», в том случае если основанный на конкуренции естественный отбор привел к формированию популяции из более приспособленных к ней особей, занимающих свою нишу (Бигон и др., 1989б).

В настоящей статье изложены результаты исследования возможной конкуренции за пищевые ресурсы между массовыми видами камбал восточной части Охотского моря. Прямых доказательств того, что такая конкуренция существует, нет. Некоторые авторы, изучавшие питание камбал, предполагают ее наличие по косвенным данным, т. е. на основании сходства питания. В.И. Чучукало и др. (1998) заключают, что при совместном обитании могут возникать конкурентные пищевые отношения между желтоперой *Limanda aspera* (Pallas), четырехбугорчатой *Pleuronectes quadrituberculata* (Pallas), хоботной *Myzopsetta proboscidea* (Gilbert) и северной двухлинейной *Lepidopsetta polyxystra* Orr et Matarese камбалами, а также между узкозубой палтусовидной *Hippoglossoides elassodon* Jordan et Gilbert и сахалинской *Limanda sakhalinensis* (Hubbs) камбалами. А.В. Четвергов и Р.Я. Таганова (2000) считали, что наиболее выраженные конкурентные

отношения в период нагула возможны между двухлинейной и четырехбугорчатой, а также между двухлинейной и желтоперой камбалами. В группе из этих трех видов самая сильная конкуренция за питание вероятна между желтоперой и четырехбугорчатой камбалами.

В своих исследованиях мы попытались ответить на вопрос: существует ли конкуренция за пищевые ресурсы между такими экологически близкими видами как камбалы, популяции которых являются многочисленными в восточной части Охотского моря. С этой целью обсуждаются некоторые характеристики их питания и динамики численности. В наши задачи входило:

– выполнить сравнительный анализ питания камбал с точки зрения не случайного формирования их пищевых спектров, а являющегося следствием воздействия определенного фактора, которым может быть межвидовая конкуренция;

– выполнить анализ особенностей динамики численности видов, а именно — скорости популяционного роста, с позиций взаимного влияния популяций этих видов друг на друга.

В качестве основного метода исследования использованы модели, применяемые в изучении конкуренции разных видов за ресурсы, поэтому полученные результаты носят по большей мере теоретический характер.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В качестве исходного материала для оценки вероятного воздействия межвидовой конкуренции на структуру питания использованы данные В.И. Чучукало и др. (1998) по составу пищи шести массовых видов камбал, обитающих в восточной части Охотского моря, у берегов Западной Камчатки (табл. 1–6). Известно, что спектр питания разных по размеру особей может сильно различаться, поэтому в исследуемые сообщества объединяли рыб идентичных размерных групп, разбитых по 5-сантиметровым интервалам длины. В таблицах показано процентное соотношение организмов в общей биомассе пищевого комка. Кроме того, в них приведено рассчитанное нами по данным указанных авторов среднее соотношение компонентов питания рыб всех размеров, а также широта пищевого спектра — число объектов питания у особей разной длины. Названия организмов в пищевом спектре соответствуют таковым в статье указанных авторов.

Таблица 1. Состав пищи (%) желтоперой камбалы восточной части Охотского моря (данные В.И. Чучукало и др., 1998)
Table 1. Yellowfin sole food composition (%) in the eastern part of the Sea of Okhotsk (data by В.И. Чучукало и др., 1998)

Объекты питания Food components	Длина рыб, см / Fish length, cm						
	15–20	20–25	25–30	30–35	35–40	Более 40 Over 40	Среднее Mean
<i>Echyrocerus commensalis</i>	20,1	3,1	2,0	–	–	–	2,2
<i>Monoculodes</i> sp.	20,0	3,0	3,4	–	–	–	2,6
<i>Anonyx ochoticus</i>	–	–	0,2	–	0,5	–	0,1
<i>A. nugax pacificus</i>	–	0,1	–	–	0,5	–	0,1
<i>Byblis longicornis</i>	7,0	1,0	1,0	0,2	–	–	0,9
<i>Ampeliska</i> sp.	–	–	–	–	3,0	3,0	0,5
<i>Thysanoessa raschii</i>	–	0,9	0,4	2,3	–	2,0	1,0
Isopoda	–	–	–	–	3,0	–	0,4
<i>Crangon dalli</i>	–	–	–	0,4	–	–	0,1
Pandalidae larva	3,3	–	–	0,6	–	–	0,3
<i>Pandalus borealis</i>	–	2,7	3,9	0,6	–	–	1,9
<i>Pagurus</i> sp.	–	–	3,6	4,3	10,0	–	3,7
<i>Hyas coarctatus</i>	–	–	–	3,3	–	–	0,9
<i>Chionoecetes</i> juv.	–	–	3,4	0,8	1,0	–	1,4
Sipunculoidea	–	–	8,6	2,0	1,0	–	3,3
Echiuroidea	–	0,4	2,3	5,6	15,4	45,0	5,6
<i>Cucumaria</i> sp.	–	–	2,4	–	–	–	0,7
<i>Cistenides cristata</i>	0,6	0,8	0,1	0,1	0,3	–	0,3
<i>C. granulata</i>	2,0	1,2	–	0,1	–	–	0,4
<i>Eteone</i> sp.	0,7	2,5	–	0,1	1,0	–	0,7
<i>E. barbata</i>	0,6	0,3	1,0	0,1	–	–	0,4
Capitellidae gen. sp.	0,5	3,3	1,0	0,1	1,0	–	1,2
<i>Brada villosa</i>	2,2	0,7	–	0,2	–	–	0,3
<i>Travisia forbesii</i>	–	0,2	–	–	0,2	–	0,1
<i>Nephtys ciliata</i>	–	2,0	1,6	–	0,5	1,0	1,0
<i>N. longocetosa</i>	–	3,4	0,7	–	1,0	2,0	1,1
<i>Praxillella praetermissa</i>	–	–	–	–	0,2	–	0,03
<i>P. gracilis</i>	–	–	–	–	0,2	–	0,03
<i>P. orientalis</i>	–	–	–	–	0,4	–	0,1
<i>Nicomache lumbricalis</i>	–	–	–	–	0,2	–	0,03
<i>Nothria iridescens</i>	–	–	0,6	2,1	1,5	–	1,0
<i>N. geophiliformis</i>	–	–	0,4	0,9	1,5	–	0,6
<i>Amphicteis mederi</i>	–	–	1,1	0,3	–	–	0,4
<i>Lysippe labiata</i>	–	–	1,0	–	–	–	0,3
<i>Lumbriconereis heteropoda</i>	–	–	0,6	0,5	0,5	–	0,4
<i>Sabella maculata</i>	–	–	0,4	0,1	1,0	–	0,3
<i>Terebellides stroemi</i>	–	–	0,1	–	–	–	0,03
<i>Harmathoe imbricata</i>	–	–	3,4	–	–	–	1,0
Gastropoda	–	–	–	2,7	–	–	0,7
Ophiuroidea gen. sp.	–	8,4	5,5	–	–	–	3,4
<i>Ophiura sarsi</i>	–	0,4	–	9,5	2,5	–	3,0
<i>Macoma</i> sp.	–	–	0,7	4,1	3,0	–	1,8
<i>Serripes</i> sp.	–	1,7	3,1	3,3	1,5	–	2,4
<i>Yoldia</i> sp.	20,0	8,0	10,9	4,9	14,0	24,0	9,8
<i>Megayoldia</i> sp.	–	–	0,7	4,8	7,0	–	2,5
<i>Peronidia lutea</i>	12,0	6,0	–	–	–	–	1,9
<i>Leionucula tenuis</i>	2,0	4,0	–	–	–	–	1,0
<i>Mesella</i> sp.	3,0	3,0	–	–	–	–	0,8
<i>Spisula</i> sp.	–	8,1	8,6	4,1	4,0	–	6,0
Bivalvia gen. sp.	–	6,0	–	5,6	–	–	2,8
<i>Echinarachnius parma</i>	–	25,3	25,5	28,3	19,0	5,0	23,6
Личинки лептоклинуса / Larval leptoclinus	1,4	–	–	–	–	–	0,1
Мойва / Capelin	–	–	–	5,2	3,0	18,0	2,3
Прочие / Others	4,6	3,5	1,8	2,8	2,1	–	2,6
Широта спектра / Spectrum width	16	27	32	31	31	8	54*
Кол-во пустых желудков / Number of empty stomachs	4	41	52	61	18	3	–
Кол-во желудков с пищей Number of stomachs with food	25	111	155	143	73	13	520
Кол-во проб / Number of samples	3	11	19	24	10	3	–
Ср. индекс наполнения / Mean index of fullness	60	199	123	95	99	55	–
СПР, % от массы тела** / DFR, % in the body weight**	?	6,9	4,3	3,3	3,3	?	–

*Здесь и далее широта спектра всех размерных групп / Hereinafter the spectrum width for all size groups.

**Суточный пищевой рацион / Daily food ration.

Таблица 2. Состав пищи (%) четырехбугорчатой камбалы восточной части Охотского моря (данные В.И. Чучукало и др., 1998)

Объекты питания Forage objects	Длина рыб, см / Fish length, cm							Среднее Mean
	15–20	20–25	25–30	30–35	35–40	40–45	Более 50 Over 50	
<i>Echyrocerus commensalis</i>	–	1,4	0,3	1,0	–	–	–	0,5
<i>Anonyx</i> sp.	–	1,5	1,2	–	2,4	0,1	–	1,0
<i>Ampeliska</i> sp.	–	–	2,3	0,4	5,0	1,5	1,8	1,7
<i>Thysanoessa raschii</i>	–	0,4	–	–	0,1	–	0,1	0,1
Cumacea	2,5	–	–	–	–	–	–	0,1
<i>Crangon dalli</i>	–	0,4	0,2	–	–	–	–	0,1
<i>Pandalus borealis</i>	–	–	0,2	1,7	1,7	–	0,4	0,6
<i>Pagurus</i> sp.	–	–	–	0,2	0,2	–	–	0,1
Sipunculoidea	–	3,1	7,1	20,7	11,2	12,0	0,8	8,5
Echiuroidea	5,0	7,3	13,4	13,8	13,6	11,3	21,3	12,3
<i>Cistenides cristata</i>	1,7	5,5	1,5	0,5	0,2	0,1	–	1,8
<i>C. granulata</i>	2,3	3,5	0,2	0,6	0,6	–	–	1,1
<i>Eteone</i> sp.	2,7	4,0	0,3	0,8	0,2	0,1	–	1,2
<i>E. barbata</i>	1,5	7,5	1,0	1,1	0,1	0,1	–	2,1
Capitellidae gen. sp.	3,5	2	–	0,3	0,3	0,1	–	0,7
<i>Brada villosa</i>	2,0	1,0	0,5	0,7	0,1	0,1	–	0,6
<i>Nephtys ciliata</i>	–	2,0	1,1	–	0,5	1,0	1,7	1,0
<i>N. longocetosa</i>	–	3,4	1,2	–	1,0	2,0	2,0	1,5
<i>Praxillella praetermissa</i>	–	–	–	–	0,3	–	0,4	0,1
<i>P. gracilis</i>	–	–	–	–	0,3	–	0,2	0,1
<i>P. orientalis</i>	–	–	–	–	0,2	–	0,2	0,04
<i>Nicomache lumbricalis</i>	–	–	–	–	0,2	–	0,2	0,04
<i>Nothria iridescens</i>	–	–	–	–	–	–	0,5	0,04
<i>Aphrodita</i> sp.	–	1,4	–	2,6	5,0	4,0	3,1	1,9
<i>Polychaeta varia</i>	–	–	7,6	3,9	4,5	–	0,8	3,6
Ophiuroidea gen. sp.	–	7,4	5,5	–	–	–	1,0	3,3
<i>Ophiura sarsi</i>	–	0,4	–	9,5	2,5	–	–	1,9
<i>Serripes</i> sp.	–	7,6	–	–	4,0	–	6,6	2,7
<i>Yoldia</i> sp.	50,0	11,6	32,1	18,6	18,7	44,2	24,1	25,0
<i>Megayoldia</i> sp.	3,7	0,6	–	13,2	14,2	14,0	20,8	6,9
<i>Mactromeris polynyma</i>	6,2	–	–	–	–	–	–	0,3
Bivalvia gen. sp.	–	16,0	14,9	5,0	10,2	6,0	3,7	10,7
<i>Echinarachnius parma</i>	18,7	11,0	8,0	5,4	1,3	0,5	2,3	6,8
Мальки рыб / Fish fry	–	0,9	–	–	–	–	0,8	0,2
Прочие / Others	0,2	0,1	1,4	–	1,4	2,9	7,2	1,4
Ширина спектра Width of the spectrum	13	24	20	19	28	17	22	31
Кол-во пустых желудков Number of empty stomachs	7	31	36	14	21	8	8	–
Кол-во желудков с пищей Number of stomachs with food	23	104	151	76	70	37	39	500
Кол-во проб Number of samples	5	21	26	13	20	10	13	–
Ср. индекс наполнения Mean index of fullness	51	96	86	62	87	103	125	–
СПР, % от массы тела DFR, % in the body weight	–	3,4	3	3,4	3	3,7	4,4	–

Таблица 3. Состав пищи (%) сахалинской камбалы восточной части Охотского моря (данные В.И. Чучукало и др., 1998)

Объекты питания Forage objects	Длина рыб, см / Fish length, cm				Среднее / Mean
	Менее 20 / Less 20	20–25	25–30	30–35	
<i>Echyrocerus commensalis</i>	2,0	4,8	–	–	2,3
<i>Monoculodes</i> sp.	0,9	6,0	–	–	2,0
<i>Byblis longicornis</i>	2,1	2,0	–	–	1,7
<i>Calanus plumchrus</i>	6,8	2,8	10,8	–	6,5
<i>C. cristatus</i>	3,6	0,7	–	–	2,1
<i>Themisto japonica</i>	–	0,8	1,7	–	0,5
<i>Ampeliska</i> sp.	–	2,8	–	–	0,7
<i>Thysanoessa raschii</i>	70,0	39,7	64,1	70,0	61,0
<i>Th. longipes</i>	–	2,8	–	–	0,7
Isopoda	–	2,8	–	–	0,7

Таблица 3. Окончание. Начало на с. 54
Table 3. The end. Beginning on page 54

Объекты питания Forage objects	Длина рыб, см / Fish length, cm				
	Менее 20 / Less 20	20–25	25–30	30–35	Среднее / Mean
<i>Neomysis</i> sp.	4,0	1,4	–	–	2,5
Mysidacea	1,2	0,3	–	–	0,7
<i>Diastylis</i> sp.	5,9	–	–	–	3,2
<i>Crangon dalli</i>	–	–	5,0	–	0,9
<i>Polychaeta varia</i>	–	–	1,6	–	0,3
<i>Oicopleura</i> sp.	3,1	15,0	16,6	–	8,7
<i>Clione limacina</i>	–	2,0	–	–	0,5
<i>Yoldia</i> sp.	–	2,8	–	–	0,7
<i>Mesella</i> sp.	–	–	–	30,0	0,2
Личинки лептоклинуса / Larval Leptoclinus	–	11,4	–	–	3,0
Мальки бычков / Sculpin fry	–	1,4	–	–	0,4
Прочие / Others	0,4	0,5	0,2	–	0,4
Широта спектра / Spectrum width	11	18	7	2	21
Кол-во пустых желудков / Number of empty stomachs	31	52	41	11	–
Кол-во желудков с пищей / Number of stomachs with food	69	33	24	1	127
Кол-во проб / Number of samples	12	11	11	4	–
Ср. индекс наполнения / Mean index of fullness	68	94	26	4	–
СПР, % от массы тела / DFR, % in the body weight	2,6	3,2	0,3	–	–

Таблица 4. Состав пищи (%) хоботной камбалы восточной части Охотского моря (данные В.И. Чучукало и др., 1998)
Table 4. Longhead dab food composition (%) in the eastern part of the Sea of Okhotsk (data by В.И. Чучукало и др., 1998)

Объекты питания Forage object	Длина рыб, см / Fish length, cm				
	20–25	25–30	30–35	35–40	Среднее / Mean
<i>Echyrocerus commensalis</i>	5,7	6,1	4,3	5,6	5,1
<i>Monoculodes</i> sp.	2,5	3,5	1,7	4,4	2,5
<i>A. nugax pacificus</i>	2,5	6,2	7,0	3,3	6,1
<i>Byblis longicornis</i>	2,5	2,5	0,3	1,6	1,3
<i>Ampelisca</i> sp.	–	1,2	3,8	–	2,4
<i>Thysanoessa raschii</i>	2,5	0,5	2,5	–	1,7
Isopoda	1,2	0,6	0,5	5,0	0,8
Mysidacea	1,2	0,3	–	–	0,2
Cumacea	7,5	–	–	–	0,7
<i>Crangon dalli</i>	–	0,6	0,2	–	0,3
Sipunculoidea	–	–	1,9	–	1,0
Echiuroidea	–	10,4	4,4	–	5,8
<i>Cistenides cristata</i>	11,7	9,1	10,2	24,3	10,7
<i>C. granulata</i>	15,3	5,0	2,0	2,5	4,3
<i>Eteone</i> sp.	3,7	6,0	7,4	3,5	6,4
<i>E. barbata</i>	10,0	4,0	2,6	1,5	3,7
Capitellidae gen. sp.	5,6	5,0	3,0	0,5	3,8
<i>Brada villosa</i>	4,7	2,4	4,5	2,0	3,7
<i>Travisia forbesii</i>	0,7	2,6	5,5	–	3,8
<i>Nephtys ciliata</i>	–	0,4	0,6	–	0,4
<i>N. longocetosa</i>	–	0,6	0,5	–	0,5
<i>Praxillella praetermissa</i>	–	1,1	2,5	–	1,7
<i>P. orientalis</i>	–	0,9	3,0	–	1,9
<i>Nicomache lumbricalis</i>	–	2,0	2,0	–	1,7
<i>Nothria iridescens</i>	–	1,6	–	–	0,5
<i>Ophiuroidea</i> gen. sp.	–	0,2	–	–	0,1
<i>Yoldia</i> sp.	16,2	19,0	23,7	35,6	22,0
<i>Megayoldia</i> sp.	–	–	0,8	10,0	0,9
<i>Mesella</i> sp.	1,2	2,1	–	–	0,8
Bivalvia gen. sp.	2,5	5,6	1,6	–	3,0
<i>Echinarachnius parma</i>	–	–	3,1	–	1,6
Прочие / Others	2,8	0,5	0,4	0,2	0,7
Широта спектра / Spectrum width	19	28	27	14	32
Кол-во пустых желудков / Number of empty stomachs	7	34	24	2	–
Кол-во желудков с пищей / Number of stomachs with food	24	82	126	12	244
Кол-во проб / Number of samples	4	15	18	3	–
Ср. индекс наполнения / Mean index of fullness	120	92	108	47	–
СПР, % от массы тела / DFR, % in the body weight	–	3,4	3,6	–	3,5

Таблица 5. Состав пищи (%) узкозубой палтусовидной камбалы восточной части Охотского моря (данные В.И. Чучукало и др., 1998)
Table 5. Flathead sole food composition (%) in the eastern part of the Sea of Okhotsk (data by В.И. Чучукало и др., 1998)

Объекты питания Forage objects	Длина рыб, см / Fish length, cm						Среднее / Mean
	15–20	20–25	25–30	30–35	35–40	40–45	
<i>Echyrocerus commensalis</i>	–	0,1	–	–	0,1	–	0,04
<i>Monoculodes</i> sp.	–	0,1	–	–	0,3	1,0	0,1
<i>Ampeliska</i> sp.	–	2,0	–	–	0,5	–	0,5
<i>Thysanoessa raschii</i>	39,8	12	15,5	13,4	4,3	–	12,1
<i>Th. longipes</i>	–	5,8	–	–	–	–	1,0
Isopoda	–	–	–	1,8	–	–	0,6
Cumacea	17,6	–	0,1	–	–	–	1,0
<i>Crangon dalli</i>	–	9,4	6,6	–	6,6	–	3,9
<i>Pandalidae</i> larva	–	0,6	–	–	–	–	0,1
<i>Pandalus borealis</i>	–	–	3,2	10,6	12,9	12,5	7,8
<i>Pandalidae</i> juv.	11,0	–	–	–	–	–	0,6
<i>Pagurus</i> sp.	2,5	5,5	1,7	1,1	0,1	7,1	2,2
<i>Hyas</i> juv.	–	–	–	–	0,5	–	0,1
<i>Chionoecetes</i> juv.	–	0,8	–	–	–	–	0,1
Sipunculoidea	–	–	0,2	1,3	1,8	–	0,9
Echiuroidea	–	–	0,5	2,6	4,1	1,0	1,9
<i>Priapulius caudatus</i>	–	–	1,0	1,0	2,0	0,6	1,0
<i>Cistenides cristata</i>	2,0	3,1	0,9	0,7	2,0	–	1,4
<i>C. granulata</i>	1,6	4,0	2,2	1,3	1,3	–	1,8
<i>Eteone</i> sp.	0,2	2,0	2,0	0,2	1,0	–	0,9
<i>E. barbata</i>	0,3	2,0	1,7	0,4	1,0	–	1,0
<i>Nephtys ciliata</i>	–	–	0,5	0,1	0,6	–	0,2
<i>N. longocetosa</i>	–	–	0,6	0,2	0,2	–	0,2
<i>P. gracilis</i>	–	–	0,2	1,0	0,3	–	0,4
<i>Nicomache lumbricalis</i>	–	–	0,1	0,5	0,3	–	0,3
<i>Axiothella catenata</i>	–	–	0,1	1,0	0,6	–	0,5
<i>Aphrodita</i> sp.	–	–	–	2,5	1,1	–	1,1
Ophiuroidea gen. sp.	–	15,3	16,3	9,5	5,1	8,7	9,9
<i>Ophiura sarsi</i>	–	0,2	10,4	6,3	5,6	19,2	6,1
<i>Serripes</i> sp.	–	–	–	1,3	–	–	0,5
<i>Yoldia</i> sp.	6,9	18,2	25,2	25,5	14,5	2,8	19,3
<i>Megayoldia</i> sp.	–	–	1,2	6,3	13,4	29,2	7,2
<i>Mactromeris polynyma</i>	–	4,1	–	–	–	–	0,7
Bivalvia gen. sp.	–	–	–	0,1	0,6	–	0,2
<i>Echinarachnius parma</i>	–	–	1,0	2,4	3,4	7,1	2,2
Личинки рыб / Fish larvae	–	1,4	0,7	–	1,2	2,1	0,7
Личинки лептоклинуса / Larval Leptoclinus	16,1	–	–	–	–	–	0,9
Мойва / Capelin	–	–	1,4	1,0	6,8	8,2	2,5
Мальки бычков / Fry scilpins	–	6,4	0,3	–	–	–	1,1
Молодь минтая / Juvenile walleye pollock	–	5,8	–	1,9	5,1	–	2,8
Прочие / Others	2,0	1,2	6,4	6,0	2,7	0,5	3,9
Ширина спектра / Spectrum width	11	21	26	27	31	13	39
Кол-во пустых желудков / Number of empty stomachs	4	46	35	91	65	24	–
Кол-во желудков с пищей / Number of stomachs with food	39	123	97	254	153	46	712
Кол-во проб / Number of samples	6	17	14	29	29	14	–
Ср. индекс наполнения / Mean index of fullness	83	134	95	90	88	109	–
СПР, % от массы тела / DFR, % in the body weight	3,2	4,8	3,3	3,2	3,2	3,9	–

Оценка влияния межвидовой конкуренции на структуру питания камбал проведена с помощью так называемых «нейтральных моделей». Они «...представляют собой модели реальных сообществ, отражающие некоторые характеристики своих природных прототипов, но объединяющие компоненты случайным образом... с сознательным исключением последствий биологических взаимодействий. Фактически анализ нейтральных моделей представляет собой попытку следовать гораздо более общему подходу к научным исследованиям, заключающемуся в построении

и проверке нуль-гипотез» (Бигон и др., 1989б, стр. 235).

Фактическое сходство в питании при конкуренции между видами должно быть ниже предсказанного нейтральными моделями, когда установленные непосредственными наблюдениями доли объектов питания в пищевом спектре заменяются рандомизированными значениями, полученными нами с помощью генератора случайных чисел. Такой анализ основан на предположении, что наличие межвидовой конкуренции приводит к снижению пищевого сходства между видами, по

сравнению с тем, что можно ожидать в условиях ее отсутствия.

Таким образом, в основе данного исследования лежит моделирование пищевой избирательности камбал посредством случайных чисел и дальнейшего сравнение фактического сходства в питании с модельным.

Нейтральные модели построены по четырем «алгоритмам перегруппировки» (АП1–АП4), заимствованным нами из монографии М. Бигона и др. (1989б).

При алгоритме АП1 случайными числами заменяются все доли пищевых объектов всего исследуемого комплекса камбал. В этом случае у отдельных видов фактическая доля некоторых организмов в пище будут равна нулю, а у других эти организмы будут присутствовать. Однако случайные величины будут значимыми числами и при таких фактических нулевых значениях.

Алгоритм АП2 подразумевает замену случайными значениями только ненулевых долей пищевых компонентов в спектрах питания конкретных видов.

Таблица 6. Состав пищи (%) северной двухлинейной камбалы восточной части Охотского моря (данные В.И. Чучукало и др., 1998)

Объекты питания Forage objects	Длина рыб, см / Fish length, cm						
	15–20	20–25	25–30	30–35	35–40	Более 40 Over 40	Среднее Mean
<i>Echyrocerus commensalis</i>	3,6	0,8	0,3	0,6	1,7	2,1	1,0
<i>Monoculodes</i> sp.	2,1	1,1	0,1	0,5	1,0	0,5	0,6
<i>Anonyx</i> sp.	31,6	10,7	1,2	1,7	–	0,8	3,2
<i>Byblis longicornis</i>	0,9	0,9	0,1	0,5	1,0	0,5	0,6
<i>Ampeliska</i> sp.	–	1,1	3,2	2,8	2,7	3,0	2,6
<i>Thysanoessa raschii</i>	–	–	–	–	–	13,3	0,7
Isopoda	–	–	3,5	0,4	1,4	–	1,2
<i>Crangon dalli</i>	10,0	–	0,7	2,6	2,9	4,1	2,3
Pandalidae larva	–	–	0,3	–	–	–	0,1
<i>Pandalus borealis</i>	–	–	–	1,3	–	–	0,5
<i>Pagurus</i> sp.	–	13,1	–	2,7	–	–	2,4
Sipunculoidea	–	–	14,8	6,4	5,0	19,1	7,8
Echiuroidea	–	7,8	4,8	18,3	30,8	24,1	16,3
<i>Cistenides cristata</i>	3,0	1,4	0,4	1,0	0,1	0,6	0,8
<i>C. granulata</i>	1,5	1,5	–	0,8	–	0,1	0,5
<i>Eteone</i> sp.	2,5	0,5	–	0,5	0,2	0,5	0,4
<i>E. barbata</i>	4,0	1,9	0,2	0,5	–	0,2	0,6
Capitellidae gen. sp.	1,0	0,1	0,2	0,1	0,1	–	0,1
<i>Brada villosa</i>	3,0	1,0	0,4	0,9	0,1	0,2	0,7
<i>Nephtys ciliata</i>	–	–	4,0	5,5	4,9	–	3,9
<i>N. longocetosa</i>	–	–	3,0	3,0	3,6	–	2,5
<i>Nothria iridescens</i>	4,6	1,1	10,1	5,3	2,1	1,5	5,1
<i>Chone theres</i>	–	12,1	3,0	0,8	10,4	–	4,5
<i>Axiiothella catenata</i>	–	10,0	2,0	0,5	3,0	–	2,4
<i>Aphrodita</i> sp.	–	–	–	–	2,2	–	0,5
<i>Sabella maculata</i>	2,0	1,0	6,1	6,0	2,0	1,0	4,2
Ophiuroidea gen. sp.	–	3,5	0,8	1,1	1,3	–	1,2
<i>Ophiura sarsi</i>	–	–	–	0,2	–	–	0,1
<i>Serripes</i> sp.	–	7,8	5,8	0,6	3,6	–	3,2
<i>Yoldia</i> sp.	21,6	15,0	10,0	17,2	7,9	5,0	12,8
<i>Megayoldia</i> sp.	–	–	6,8	1,9	–	–	2,3
<i>Mactromeris polynyma</i>	–	–	–	1,0	0,7	1,6	0,6
<i>Mesella</i> sp.	3,3	–	3,2	0,7	–	–	1,1
<i>Spisula</i> sp.	–	–	–	4,1	4,0	–	2,3
Bivalvia gen. sp.	–	–	–	0,4	–	–	0,1
<i>Echinarachnius parma</i>	–	5,7	14,4	5,5	6,3	10,0	7,8
Мойва / <i>Capelin</i>	–	–	–	0,6	–	10,8	0,8
Молодь минтая / Juvenile <i>walleye pollock</i>	–	–	–	1,3	–	–	0,5
Прочие / Others	5,3	1,9	0,6	2,7	1,0	1,0	1,8
Широта спектра / Spectrum width	16	22	27	36	26	21	39
Кол-во пустых желудков / Number of empty stomachs	2	5	18	24	10	2	–
Кол-во желудков с пищей / Munber of stomachs with food	13	42	89	140	80	21	385
Кол-во проб / Number of samples	3	7	15	23	11	6	–
Ср. индекс наполнения / Mean index of fullness	35	162	128	110	130	245	–
СПР, % от массы тела / DFR, % in the body weight	–	5,6	4,7	4	4,7	–	–

В алгоритме АПЗ случайные величины избирательности вообще не используются, но проводится случайная перегруппировка фактических долей компонентов питания, в том числе и равных нулю.

При алгоритме АП4 такая же перегруппировка проводится только по отношению к ненулевым долям пищевых организмов.

Учитывая сказанное, мы отнесли виды анализа по алгоритмам АП1 и АП3 к оценке конкуренции в пространстве фундаментальных, а по алгоритмам АП2 и АП4 — в пространстве реализованных пищевых ниш.

Сравнения проводились в условных сообществах камбал разных размерных групп, а также в сообществе особей всех размеров в целом, в соответствии с табл. 1–6. В общей сложности рассчитано 344 нейтральных модели в семи условных сообществах камбал.

Фактическая избирательность пищевых организмов оценивалась в долях единицы. Рандомизированные значения пересчитывались относительно суммарной величины, равной единице.

В качестве показателя пищевого сходства видов камбал рассчитаны индексы Шорыгина.

В основу определения скорости роста популяций камбал положены материалы траловых съемок в водах у Западной Камчатки в период с 1963 по 2019 гг., в результате которых ежегодно оценивалась численность рыб, подверженных учету. Наблюдаемая скорость популяционного роста определена как: $N_{t+1} - N_t$, где N_t — учтенная численность камбалы в году t ; N_{t+1} — учтенная численность камбалы в году $t+1$.

Из последнего анализа исключена двухлинейная камбала, основная часть ареала которой находится южнее, за пределами акватории, охваченной съемками, поэтому ее численность в значительной степени не учитывалась.

Данные съемок показаны в табл. 7.

Основным инструментом исследования влияния межвидовой конкуренции на динамику численности камбал послужила математическая модель Лотки – Вольтерры (Вольтерра, 1976). Эта модель используется для выявления факторов, определяющих исход конкурентного взаимодей-

Таблица 7. Ученная численность камбал (млн рыб), определенная в результате траловых съемок
Table 7. The stock abundance of flounders (mln ind.) estimated based on results of trawl surveys

Годы Years	Виды камбал / Flounder species					
	Желтоперая Yellowfin sole	Четырехбугорчатая Alaska plaice	Сахалинская Sakhalin dab	Хоботная Longhead dab	Палтусовидная Flathead sole	Сумма Sum
1963	84,9	43,5	10,5	38,2	104,1	281,2
1964	76,3	33,0	35,4	26,0	76,5	247,2
1965	128,3	29,7	99,9	24,9	109,5	392,3
1966	100,5	63,9	159,7	24,4	74,0	422,5
1967	75,0	74,1	129,3	45,2	136,3	459,9
1968	44,2	21,2	130,0	11,4	134,8	341,6
1969	218,0	71,4	411,3	116,3	211,8	1028,8
1970	50,1	37,4	212,6	10,5	38,3	348,9
1971	142,1	48,7	230,2	64,6	121,6	607,2
1972	82,5	32,6	253,6	16,4	67,0	452,1
1973	132,8	41,2	122,2	29,1	64,7	390,0
1974	95,6	17,7	208,2	14,7	76,3	412,5
1975	141,6	40,1	210,7	36,4	61,3	490,1
1976	306,8	13,6	604,9	23,4	93,9	1042,6
1977	146,0	40,8	452,6	27,0	43,7	710,1
1978	179,1	35,3	154,6	28,8	75,1	472,9
1979	233,2	39,8	355,3	69,6	90,5	788,4
1980	339,0	20,7	391,2	10,8	28,9	790,6
1981	540,2	30,9	495,7	30,8	34,2	1131,8
1982	639,4	50,5	740,6	66,1	138,4	1635,0
1983	775,7	21,6	353,2	45,7	105,9	1302,1
1984	784,0	37,1	330,0	47,4	117,9	1316,4
1985	795,1	52,6	279,0	49,2	130,0	1305,9
1986	453,9	66,8	294,2	88,7	94,7	998,3
1987	344,9	28,6	135,9	16,2	175,4	701,0
1988	589,3	106,2	807,2	81,4	173,0	1757,1
1989	988,6	184,7	1606,7	218,6	529,5	3528,1
1990	464,2	20,3	357,3	15,1	77,3	934,2
1991	391,1	25,0	350,0	18,0	85,0	869,1
1992	318,0	94,7	85,1	30,4	109,7	637,9
1993	396,7	95,0	100,0	30,0	110,0	731,7
1994	400,0	105,0	300,0	130,0	170,0	1105,0

Таблица 7. Окончание. Начало на с. 58 / Table 7. The end. Beginning on page 58

Годы Years	Виды камбал / Flounder species					
	Желтоперая Yellowfin sole	Четырехбугорчатая Alaska plaice	Сахалинская Sakhalin dab	Хоботная Longhead dab	Палтусовидная Flathead sole	Сумма Sum
1995	1135,1	119,3	660,3	217,3	252,0	2384,0
1996	1083,0	281,0	668,2	359,2	480,9	2872,3
1997	1160,4	337,3	1379,2	171,8	334,9	3383,6
1998	642,0	237,4	591,4	120,0	336,1	1926,9
1999	405,2	115,3	566,9	33,5	329,6	1450,5
2000	888,6	137,3	369,3	91,1	455,3	1941,6
2001	860,2	115,7	1731,3	75,1	554,4	3336,7
2002	579,4	68,4	2593,6	27,9	661,8	3931,1
2003	470,0	40,0	2500,0	30,0	650,0	3690,0
2004	480,0	20,0	2400,0	100,0	600,0	3600,0
2005	857,2	91,8	2282,4	162,1	504,0	3897,5
2006	948,0	216,0	473,8	340,5	356,2	2334,5
2007	979,2	82,5	1663,0	97,8	574,5	3397,0
2008	1143,7	156,0	2402,6	316,7	760,6	4779,6
2009	646,4	79,0	1502,3	85,7	777,8	3091,2
2010	440,7	51,1	1174,0	90,9	567,6	2324,3
2011	1215,0	134,3	2266,9	162,0	837,1	4615,3
2012	286,0	51,0	1820,9	100,1	310,1	2568,1
2013	734,4	69,2	1406,9	121,6	247,4	2579,5
2014	1020,4	157,4	4286,3	196,2	646,5	6306,8
2015	588,1	83,6	2222,1	68,2	538,8	3500,8
2016	408,8	59,8	1480,9	52,4	754,3	2756,2
2017	1003,2	125,6	3277,5	93,0	681,8	5181,1
2018	1064,3	140,1	2094,2	72,1	616,9	3987,6
2019	1109,2	99,1	3233,5	74,9	626,1	5142,8

ствия между двумя видами. Она учитывает как внутривидовую, так и межвидовую конкуренцию и состоит из двух дифференциальных уравнений (Бигон и др., 1989а):

$$\frac{dN_1}{dt} = \frac{r_1 \times N_1 (K_1 - N_1 - \alpha_{12} \times N_2)}{K_1} \quad (1),$$

$$\frac{dN_2}{dt} = \frac{r_2 \times N_2 (K_2 - N_2 - \alpha_{21} \times N_1)}{K_2} \quad (2),$$

где N_1 и N_2 — соответственно, численность популяций первого и второго видов; K_1 и K_2 — предельная плотность насыщения популяций аналогичных видов (емкости экологических ниш первого и второго видов); r_1 и r_2 — коэффициенты естественного роста в отсутствие других видов; α_{12} и α_{21} — коэффициенты конкуренции, обозначающие, соответственно, конкурентное воздействие вида 2 на вид 1 и вида 1 на вид 2.

Таким образом, уравнение (1) на фоне внутривидовой конкуренции оценивает ингибирующее воздействие вида 2 на вид 1, уравнение (2) — вида 1 на вид 2.

Расчитанные в процессе исследования параметры этой модели использованы для построения конкретных двухфакторных уравнений скорости популяционного роста разных камбал в условиях вероятной внутривидовой и межвидовой конкуренции.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Говоря об оценке вероятного влияния межвидовой конкуренции на структуру питания видов с помощью нейтральных моделей, следует иметь в виду, что первоначальная структура в наибольшей степени изменяется при алгоритме АП1. Нулевых рандомизированных значений избирательности значительно меньше (либо отсутствуют совсем), чем фактических, т. е. ширина ниши каждого вида увеличивается практически до фундаментальной. При алгоритме АП2 сохраняется качественный уровень специализации каждого вида камбал, т. е. реальное число потребляемых конкретным видом пищевых объектов сохраняется. Алгоритмы АП3 и АП4 предусматривают сохранение фактических долей объектов питания, однако перераспределив их между данными объектами случайным образом. В последнем случае моделями наиболее полно отражена фактическая структура избирательности ресурса (Бигон и др., 1989б). Результаты выполненного моделирования, в сравнении с фактическими данными перекрытия спектров питания камбал, показаны на рис. 1.

Алгоритм АП1 показывает значительное, статистически значимое с большой вероятностью, превышение наблюдаемых значений модельными. Следовательно, в пространстве фундаментальных ниш хорошо выражено влияние определенных факторов на пищевую избирательность разных

камбал. К одному из важных таких факторов может относиться межвидовая конкуренция.

Смоделированные по алгоритму АП2 значения перекрытия спектров значительно меньше отличаются от фактических. Статистически значимые различия отмечаются только у мелкоразмерных рыб разных видов длиной до 25 см. У более крупных особей наблюдаемые показатели практически не отличаются от случайных (рис. 1). Следовательно, можно сделать вывод о действии межвидовой конкуренции в младшем возрасте и его практическом отсутствии по мере взросления рыб. По всей видимости, это является следствием снижения конкуренции посредством расширения пищевого спектра у более старших рыб. О том, что такое расширение в действительности имеет место, можно судить по материалам таблиц 1–6, где у большинства камбал показано увеличение числа объектов питания с увеличением размеров особей, кроме самых крупных рыб, представленных малыми объемами выборок. Некоторым исключением из этого правила является сахалинская камбала, демонстрирующая сужение пищевого спектра у более крупных рыб, однако это также может быть следствием недостаточной выборки таких особей. Кроме того, по алгоритму АП2 от реаль-

ного показателя статистически достоверно отличается среднее модельное значение перекрытия, обобщенное для рыб всех размерных групп (рис. 1). Таким образом, в целом для популяций камбал нулевая гипотеза о существовании конкуренции между видами опровергается с вероятностью 95%. Можно говорить, что в расхождении особенностей питания разных камбал воздействие межвидовой конкуренции прослеживается.

Остается открытым вопрос: является ли данный фактор действующим в настоящее время или различия пищевых спектров — это эволюционно закрепившееся следствие его прошлого влияния? Некоторый свет на данную проблему могут пролить нейтральные модели по алгоритмам АП3 и АП4.

Как можно видеть, в обоих вариантах средние модельные величины перекрытия пищевых ресурсов видов не выше, а ниже действительных. Таким образом, наблюдается эффект, противоположный действию межвидовой конкуренции: в действительности пищевое сходство между видами, несмотря на то, что это может привести к повышению напряженности, предпочтительнее, чем питание в условиях отсутствия конкуренции.

По нашему мнению, это говорит, во-первых, о хорошо выраженной направленности в питании,

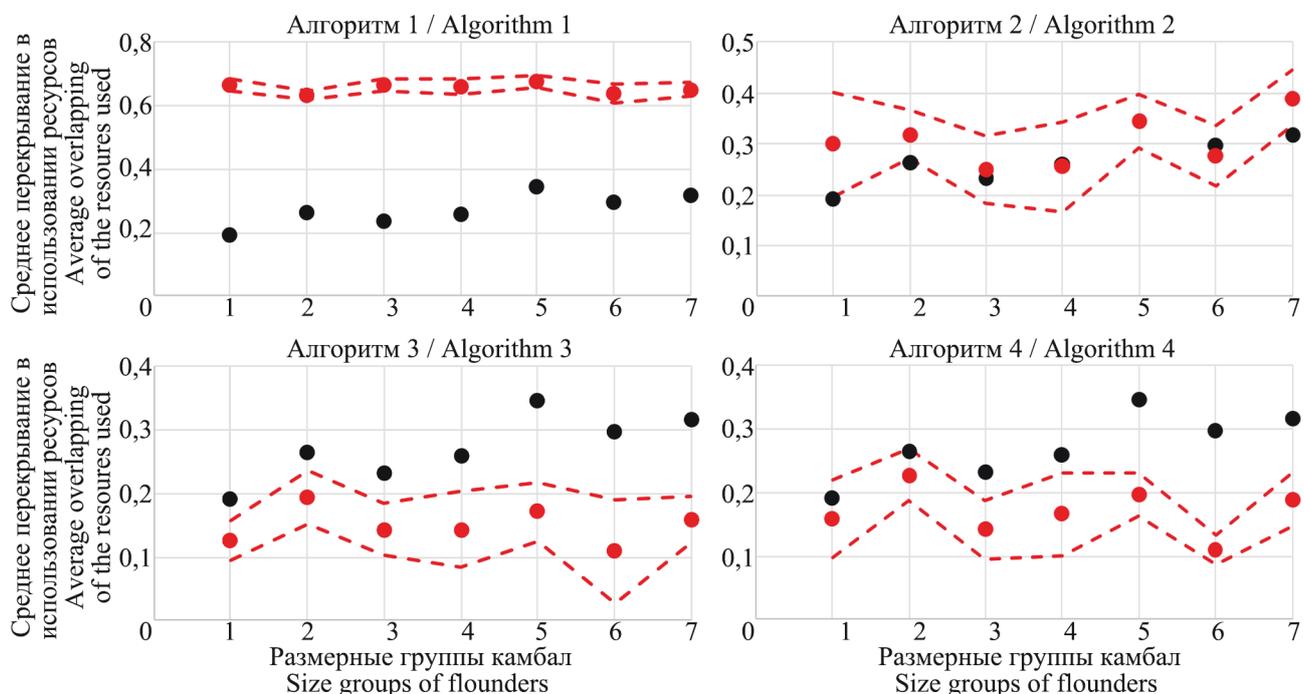


Рис. 1. Средние показатели перекрытия использования кормовых ресурсов у камбал различных размерных групп (1: 15–20 см, 2: 20–25 см, 3: 25–30 см, 4: 30–35 см, 5: 35–40 см, 6: более 40 см, 7: в среднем для всех размерных групп). Черные точки — фактические данные, красные точки — рандомизированные данные. Штриховые линии — доверительный интервал 0,05 для средних рандомизированных значений

Fig. 1. The average indices of the overlapping forage resources used by flounders of different size groups (1: 15–20 cm, 2: 20–25 cm, 3: 25–30 cm, 4: 30–35 cm, 5: 35–40 cm, 6: over 40 cm, 7: averaged in all groups). Black dots – in fact data, red dots – randomized data. Dashed lines – the confidence interval 0.05 for the average randomized values

неодинаковой избирательности пищевых компонентов, сложившемся в процессе эволюции предпочтении одних объектов питания другим. Вторых, набор таких (предпочитаемых) объектов для разных камбал близок и довольно узок. Сложившаяся таким образом структура питания можно наблюдать в действительности (рис. 2).

Первые два места по средней доле в исследуемом ихтиоценозе занимают *Yoldia* sp. и *Thysanoessa raschii*. *Yoldia* sp. занимает ведущее место в питании четырехбугорчатой, хоботной и палтусо-видной камбал, а также второе место в питании желтоперой камбалы. *Thysanoessa raschii* играет главную роль в питании сахалинской камбалы (ее доля среди других организмов является подавляющей) и стоит на втором месте у палтусо-видной камбалы. Для других камбал ее значение невелико. Третье и четвертое места в общей структуре питания делят *Echinarachnius parma* и представители сем. Echiuroidea. Первый из этих объектов является ведущим в питании желтоперой камбалы, его доля также относительно велика, хотя и не является лидирующей, в спектрах четырехбугорчатой и двухлинейной камбал. Эхиуриды служат ведущими компонентами в питании двухлинейной камбалы и занимают немалую долю пищевого спектра четырехбугорчатой (второе место), хоботной и желтоперой камбал. Роль других организмов в общем питании камбал гораздо ниже (рис. 2).

Таким образом, основную роль в потреблении пищевых ресурсов массовыми видами камбал восточной части Охотского моря играет довольно узкий видовой состав объектов. Несмотря на это, выясняется, что сохранение стабильной межвидовой структуры питания предпочтительнее ее изменения под воздействием межвидовой конкуренции. Судя по всему, такая структура стабилизировалась ранее под действием факторов, включающих межвидовую конкуренцию, и система питания камбал пришла в состояние динамического равновесия. Такое равновесие поддерживается посредством широких спектров питания камбал, состоящих из большого числа второстепенных объектов.

Наиболее узким спектром питания среди исследуемых видов выделяется сахалинская камбала. Как уже говорилось, подавляющую долю в ее пищевом ресурсе играет *Thysanoessa raschii* (61%). В этой связи интересно рассмотреть, существует ли влияние других видов на пищевую структуру отдельно взятой камбалы. Чтобы ответить на этот вопрос, выполнили анализ, аналогичный описанному выше, но по отношению не к сообществам видов, а к отдельным камбалам, т. е. рассчитали частные нейтральные модели (рис. 3).

Полученные результаты, в основном, близки к той картине, которая сложилась в оценке межвидовой конкуренции внутри сообществ. Наблюдается действие этого фактора в пространстве фундаментальной ниши (см. алгоритм АП1), а также

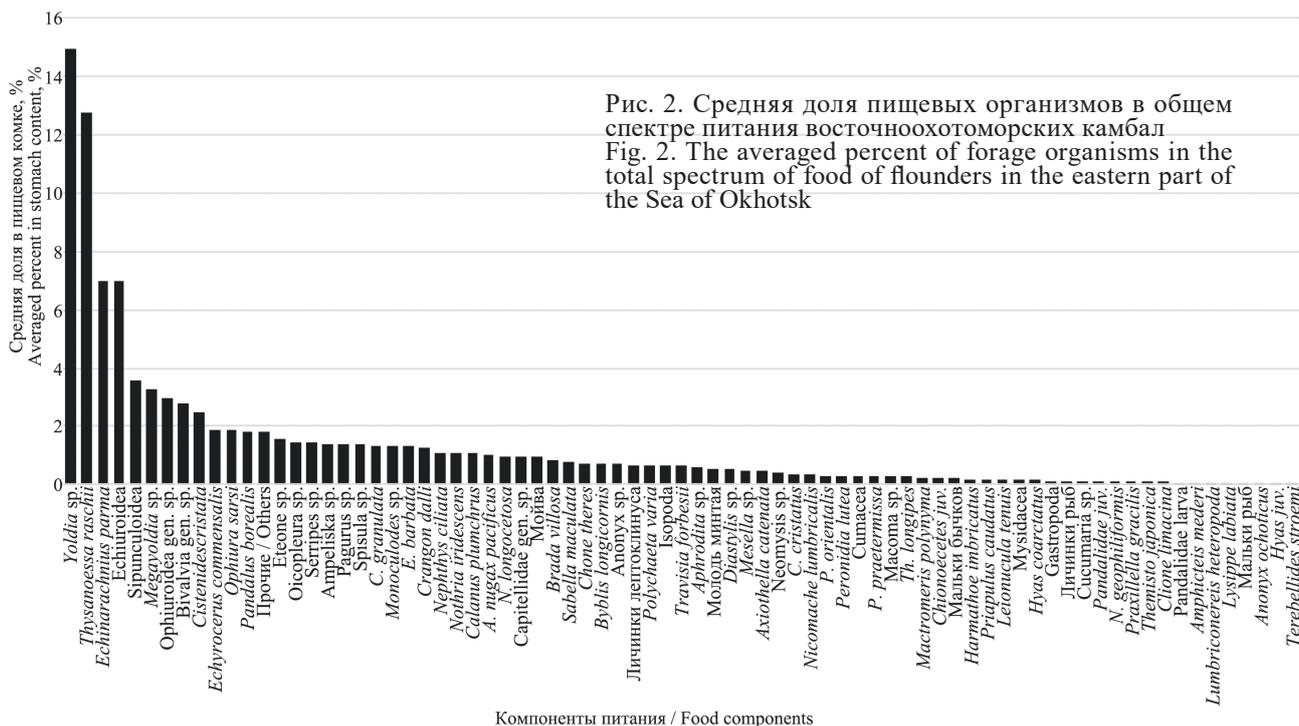


Рис. 2. Средняя доля пищевых организмов в общем спектре питания восточноохотоморских камбал
 Fig. 2. The averaged percent of forage organisms in the total spectrum of food of flounders in the eastern part of the Sea of Okhotsk

для четырех видов в пространстве реализованных ниш (см. алгоритм АП2). Наиболее вероятно, что для пяти видов камбал, за исключением сахалинской, такое действие происходило в прошлом и привело к сбалансированности структуры их питания. Однако, судя по отношению к сахалинской камбале, конкуренция со стороны других камбал все еще имеет значение. Об этом говорят ее наиболее низкое сходство в структуре питания с другими видами, а также статистически значимое превышение модельных значений среднего перекрытия пищевых спектров других камбал, по сравнению с фактическими показателями, при первых трех алгоритмах моделирования. Влияющая конкуренция со стороны других видов на сахалинскую камбалу объясняет вытеснение ее пространственной и пищевой ниши в пелагиаль, в результате чего этот вид сохраняет самую высокую численность среди остальных камбал восточной части Охотского моря.

Несмотря на сбалансированность структуры питания, текущая межвидовая конкуренция может возникать в условиях интенсивного роста численности популяции при стабильной кормовой базе. Такие условия могут складываться во время прекращения или ослабления действия какого-то угнетающего фактора, например, антропогенного

воздействия. По отношению к восточноохотоморским камбалам предпосылки к интенсивному росту численности возникли во второй половине 1970-х годов после резкого снижения промыслового пресса на их ресурсы. Особенности популяционного роста этих камбал в период исследований показаны на рис. 4.

Можно видеть, что суммарная численность камбал в течение периода исследований росла с ускорением, хотя в последние годы наблюдается некоторая стабилизация. Желтоперая, четырехбугорчатая и хоботная камбалы показывают замедляющийся рост численности популяции, с выходом на плато. Раньше всего это произошло у желтоперой камбалы, обладающей самой высокой биомассой. У сахалинской и палтусовидной камбал до недавнего времени наблюдался ускоряющийся рост, который в последние несколько лет замедлился, и их численность относительно стабилизировалась.

Ингибирующее влияние численности видов друг на друга наиболее вероятно в группе первых трех видов. У желтоперой, четырехбугорчатой и хоботной камбал близки пространственные ниши (Дьяков, 1999), а также довольно велико сходство в питании (рис. 5). Местообитания сахалинской и палтусовидной камбал в значительно большей

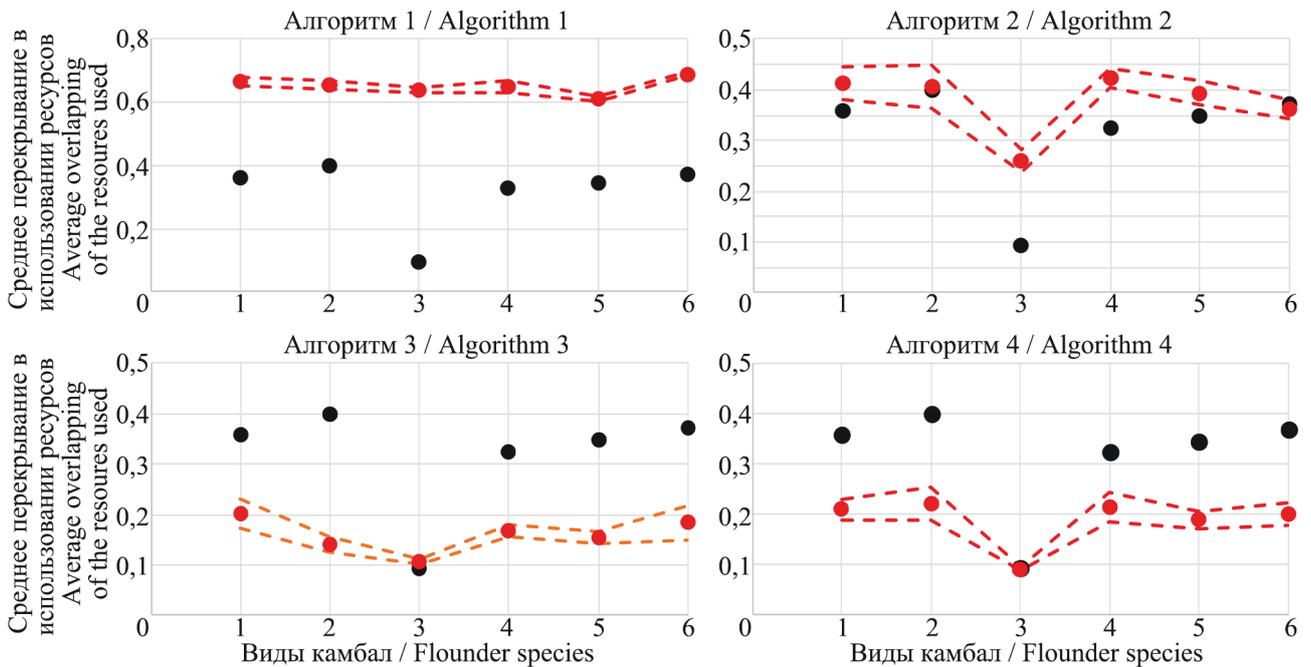


Рис. 3. Средние показатели перекрытия использования кормовых ресурсов у камбал (1 — желтоперая, 2 — четырехбугорчатая, 3 — сахалинская, 4 — хоботная, 5 — палтусовидная, 6 — двухлинейная). Черные точки — фактические данные, красные точки — рандомизированные данные. Штриховые линии — доверительный интервал 0,05 для средних рандомизированных значений
Fig. 3. The average indices of the overlapping of the forage resources used by flounders (1 – Yellowfin sole, 2 – Alaska plaice, 3 – Sakhalin dab, 4 – longhead dab, 5 – flathead sole, 6 – northern rock sole). Black dots – in fact data, red dopts – randomized data. Dashed lines – the confidence interval 0.05 for the average randomized values

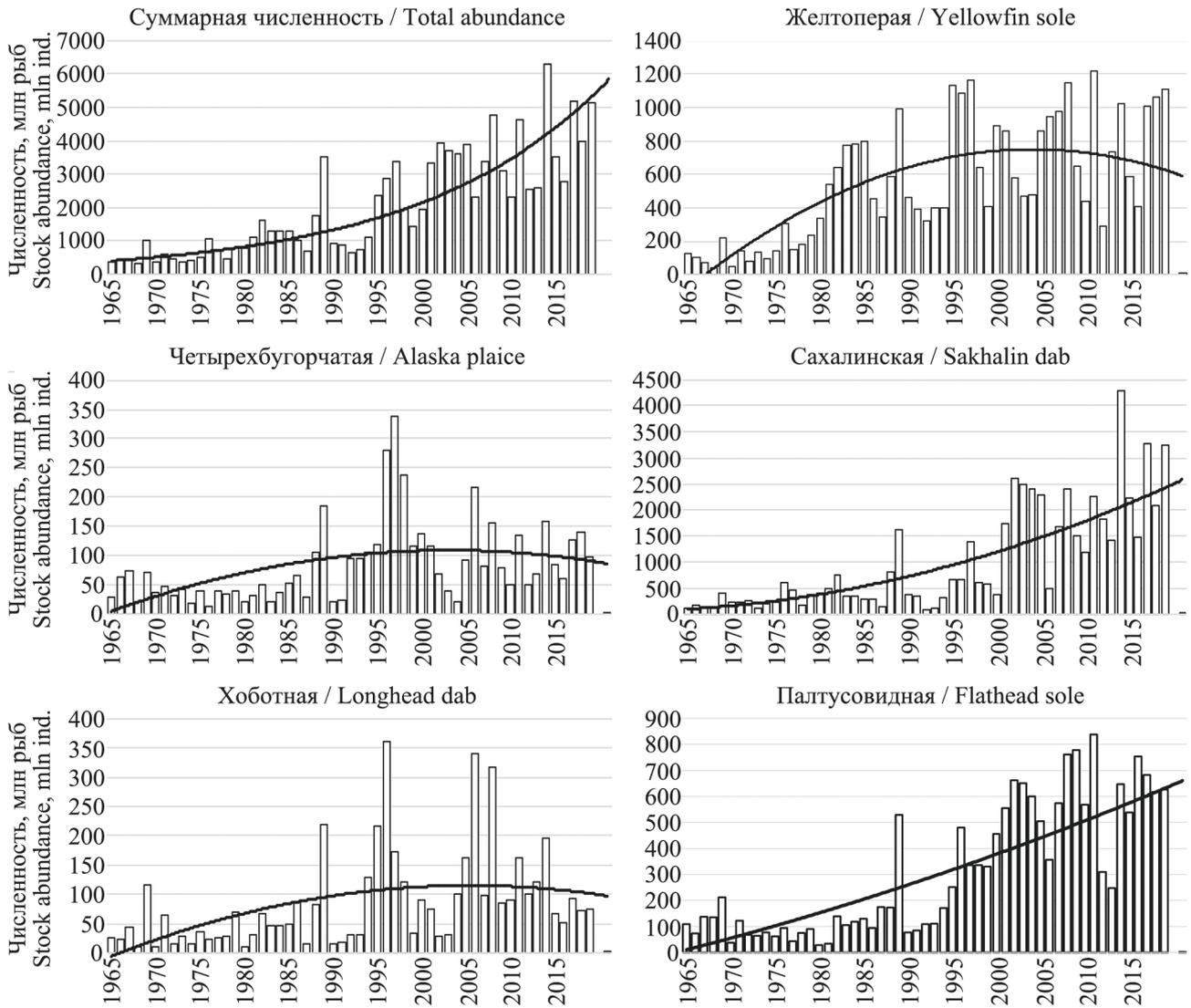


Рис. 4. Динамика численности массовых видов камбал восточной части Охотского моря (сплошная линия — линия общего тренда)
 Fig. 4. The stock abundance dynamics of the mass flounder species in the eastern part of the Sea of Okhotsk (solid line — general trend line)

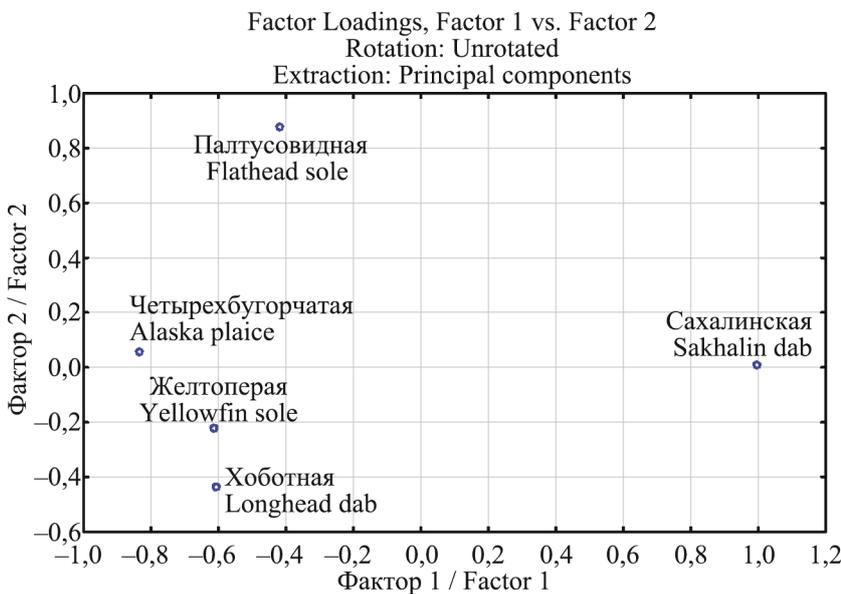


Рис. 5. Сходство питания (по индексам Шорыгина) у камбал восточной части Охотского моря (факторный анализ на основе данных табл. 1–6)
 Fig. 5. The similarity of the food (by Shorygin indices) in flounders of the eastern part of the Sea of Okhotsk (Factor analysis based on the data in the tables 1–6)

степени изолированы друг от друга и от других камбал, и резко, особенно сахалинская камбала, отличаются от других по структуре питания (рис. 5).

В комплексе совместно обитающих и близких по питанию камбал наблюдается снижение скорости роста численности желтоперой камбалы по мере увеличения суммарного числа особей четырехбугорчатой и хоботной (рис. 6). Одной из причин этого может быть тормозящее влияние одних видов на рост ресурсов других.

Попытка получить данные, свидетельствующие в пользу воздействия на численность конкретных камбал со стороны других их видов привела к следующим результатам. На рис. 7 показана связь численности каждого из исследуемых видов с суммарным числом особей остальных четырех камбал. Анализ показал возможное влияние суммарной численности камбал без данного вида на численность желтоперой и палтусовидной камбал. Эффекта замедления популяционного роста других видов действием данного фактора не выявлено.

Исследуя текущую конкуренцию между видами за ресурсы, на наш взгляд, целесообразно сопоставить динамику относительных биомасс разных видов, их долей в общей биомассе. В определенной степени изменение биомасс, являясь более однородным показателем состояния ресурсов разных камбал, чем численность (в силу специфических размеров особей видов), может более точно отражать воздействие видов друг на друга.

Сравнительный анализ многолетней динамики относительных биомасс камбал показал следующее (рис. 8):

– противофазную изменчивость доли биомассы желтоперой камбалы по сравнению с долями

четырёхбугорчатой и хоботной в период роста суммарной биомассы (до конца 1990-х – начала 2000-х годов);

– запаздывание в направлениях динамики относительной биомассы желтоперой камбалы, по сравнению с сахалинской;

– стабилизацию долей биомасс желтоперой и четырехбугорчатой камбал в последние годы, со второй половины 2020-х годов;

– тенденцию интенсивного роста доли биомассы сахалинской камбалы и падение этого показателя у хоботной камбалы в период с середины 2000-х годов;

– довольно стабильную динамику относительной биомассы палтусовидной камбалы в течение всего периода исследований.

Кроме того, прослеживается связь между средними значениями индексов сходства в питании (индексы Шорыгина) и среднемноголетней учтенной численностью популяций (рис. 9).

Эта связь заключается в том, что в целом учтенная численность камбал обратно пропорциональна сходству в питании. Максимальную численность и минимальное сходство в питании с другими кабалами имеет сахалинская камбала. Остальные виды близки друг другу по сходству питания (в среднем: 30,9–34,4%). Максимальное среднее сходство в питании в группе совместно обитающих в период нагула видов (желтоперая, четырехбугорчатая и хоботная) наблюдается у относительно малочисленной четырехбугорчатой камбалы, а максимальную численность среди них имеет желтоперая камбала (доминирующий вид в этой группе). Палтусовидная камбала, предпочитающая более значительные глубины, занимает средний

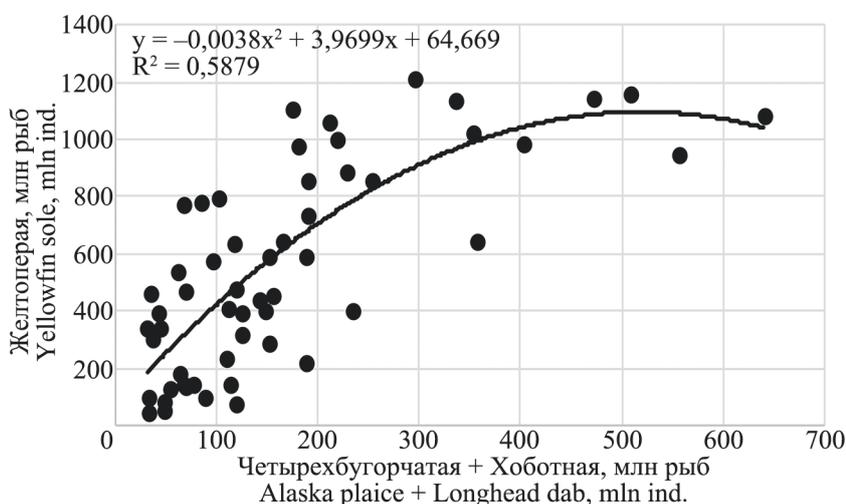


Рис. 6. Изменение численности желтоперой камбалы в связи с суммарной численностью четырехбугорчатой и хоботной
Fig. 6. The stock abundance dynamics of Yellowfin sole in connection to the total abundance of Alaska plaice and longhead dab

уровень по численности и по сходству в питании среди исследуемых видов.

Таким образом, особенности динамики численности говорят о возможном воздействии межвидовой конкуренции на популяционный рост, по крайней мере некоторых видов. Вместе с тем на него влияет не только межвидовая, но и внутривидовая борьба за ресурсы. Для оценки степени влияния этих двух видов конкуренции выполнили анализ с использованием математической модели Лотки – Вольтерры.

Как следует из общего вида модели (см. «Материал и методика»), для построения уравнений скорости роста популяций необходимо определить параметры: K — предельную плотность насыщения, r — максимальную скорость роста популяций, и α — коэффициент конкуренции. Предельной плотностью насыщения является такая плотность популяции, при которой рождаемость уравновешивается смертностью (Бигон и др., 1989а). Численность популяции в этом

случае близка к стабильной, а превышение такого уровня ведет в дальнейшем к снижению числа особей.

В наших исследованиях параметр K определен путем сравнения численности камбал в год t с численностью в последующем году $t+1$. С этой целью разбивали временные ряды значений учетной численности камбалы на интервалы с шагом: 50 млн рыб — у четырехбугорчатой и хоботной камбал, 100 млн — у желтоперой и палтусовидной камбал, 500 млн рыб — у сахалинской камбалы. Затем, рассчитав средние значения в каждом интервале, вычислили средние значения численности рыб в интервалах последующего года. В качестве примера приведена полученная для желтоперой камбалы связь в натуральном и в логарифмическом выражении (рис. 10). Величину K рассчитывали как среднее из двух значений наблюдаемой численности в год t , соответствующих максимумам теоретических кривых указанной связи.

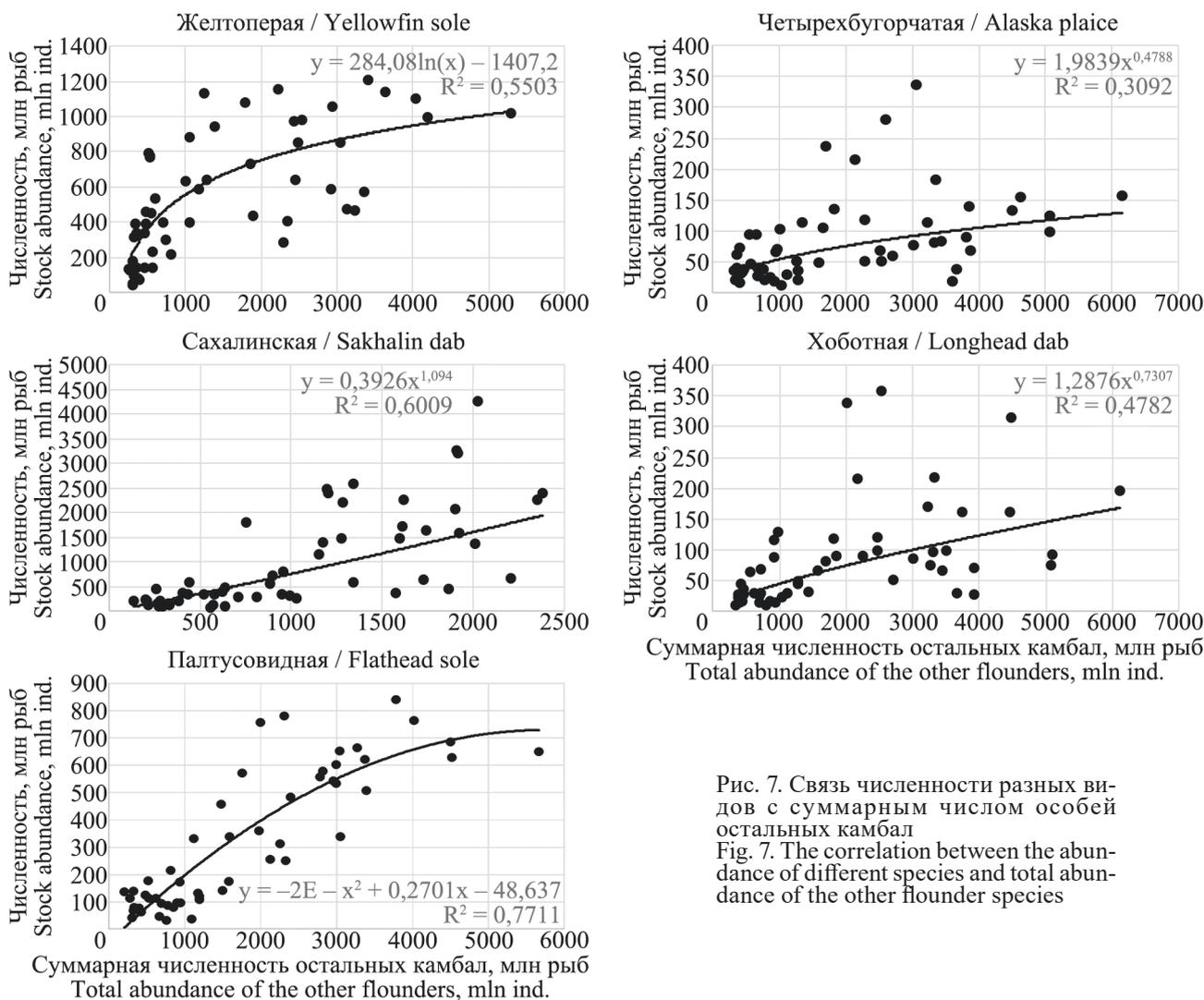


Рис. 7. Связь численности разных видов с суммарным числом особей остальных камбал
Fig. 7. The correlation between the abundance of different species and total abundance of the other flounder species

Следующий параметр, r — максимальную скорость роста популяции, или удельную скорость роста, определили из формулы $r = \log_e R$ (Бигон и др., 1989а), где R — чистая скорость воспроизводства. Последний показатель определен как среднеголетняя величина в результате преобразования формулы: $N_t/N_{t+1} = 1/R$ (Бигон и др., 1989а).

Наибольшую трудность представляет определение параметра α — коэффициента конкуренции. Данный коэффициент является показателем конкурентного воздействия одного вида на другой в расчете на одну особь (Бигон и др., 1989а). Следовательно, по числу особей одного вида, умноженному на коэффициент конкуренции, можно рассчитать эквивалент (равноценное число) количе-

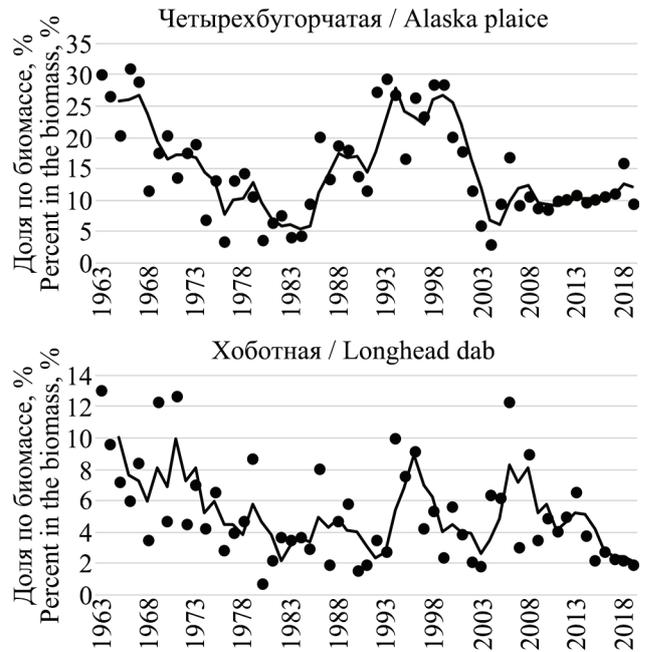
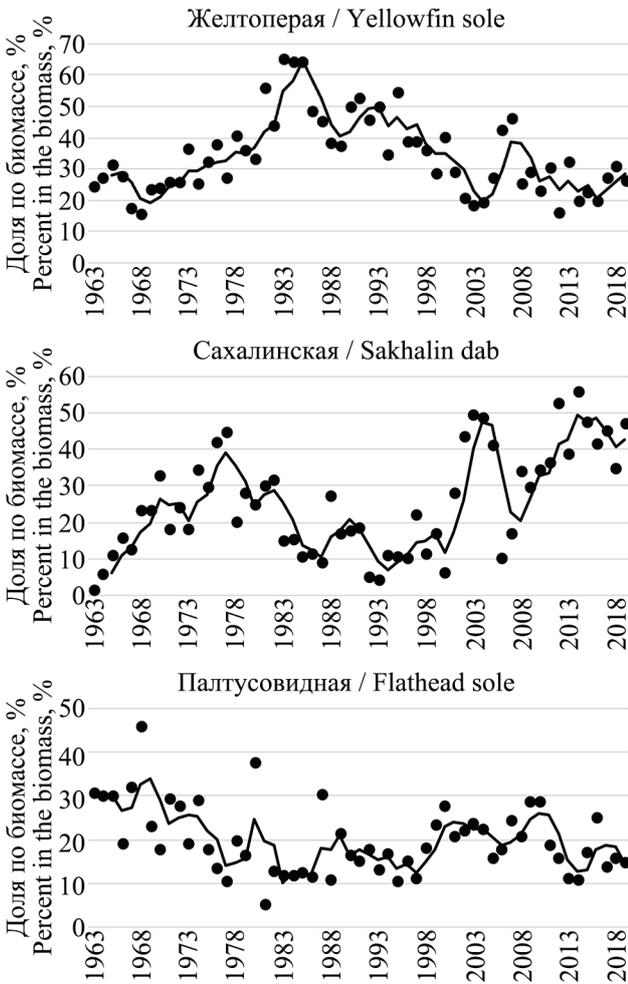


Рис. 8. Изменение доли разных камбал в их суммарной биомассе в течение периода исследований. (Сплошная линия — 3-линейный фильтр)
 Fig. 8. The dynamics of the percent of different flounders in the total biomass for the period of the research. (Solid line — the 3-line filter)

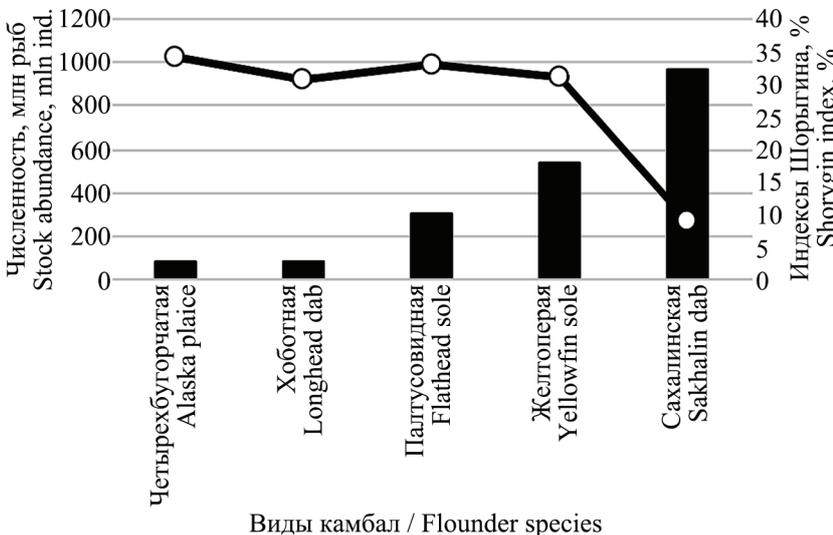


Рис. 9. Среднеголетняя численность (гистограмма) и средние значения индексов Шорыгина (график) у камбал
 Fig. 9. The average annual abundance (bar graph) and the average Shorygin index (graph) in the flounder species

ству особей другого вида, ингибирующее воздействие на который исследуется. Другими словами, α служит коэффициентом пропорциональности конкурентного воздействия между особью воздействующего вида на особь вида, подверженного воздействию. Отсюда следует, что $\alpha_{12} < 1$ при более низком ингибирующем воздействии особи второго вида на первый, по сравнению с аналогичным влиянием собственной особи, и $\alpha_{12} > 1$ при обратной ситуации. В первом случае, в расчете на одну особь, внутривидовая конкуренция будет выше межвидовой, а во втором будет выше межвидовая. Однако степень межвидовой конкуренции для популяций в целом зависит и от численности каждой из них.

Целью наших исследований являлась оценка межвидовой конкуренции за пищевые ресурсы. Поэтому в основу расчета коэффициента конкуренции положены данные по сходству питания между камбалами. Кроме того, необходимо учитывать разделение их пространственных ниш. Для этого использована информация распределения плотно-

сти популяций по глубинам обитания в летнее время — период нагула, как время наибольшей напряженности в отношении пищевых ресурсов. Поэтому оценка коэффициента α состояла из двух этапов. На первом этапе на основе данных табл. 1–6 анализировали только структуру питания и расчет вели по следующему алгоритму:

1. Определяли суточный рацион каждого вида в абсолютной величине (г).
2. По суточному рациону и процентному составу пищевых объектов вычисляли их частные рационы в г.
3. Исключали объекты питания, не являющиеся общими для сравниваемых видов.
4. Определяли суммарные для сравниваемых камбал частные рационы (в г) каждого оставшегося объекта питания.
5. Оценивали частные для каждого объекта питания соотношения рационов (рацион вида 1, г, делили на рацион вида 2, г, и наоборот).
6. По суммарным значениям частных рационов определяли средневзвешенные соотношения

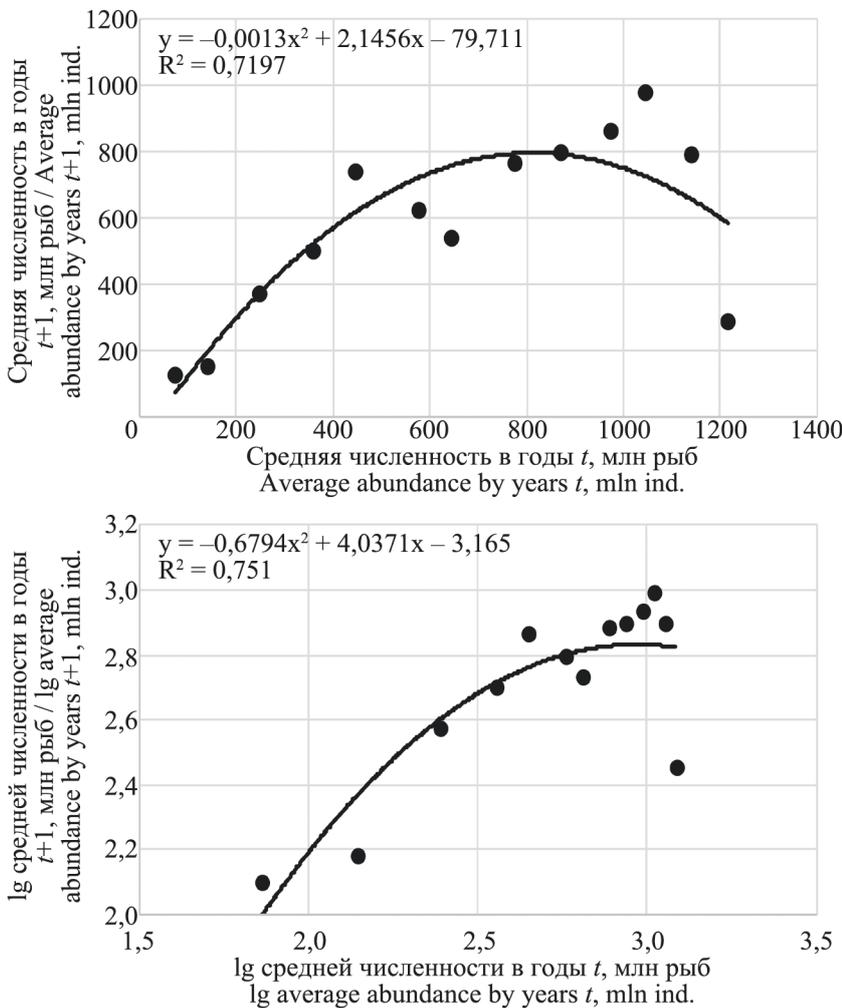


Рис. 10. Изменение средних значений учетной численности желтоперой камбалы в зависимости от ее средней численности в предшествующем году Fig. 10. The dynamics of the average values of observed stock abundance of Yellowfin sole depending on the average abundance in the previous year

рационов совпадающих объектов питания видов 1 и 2.

7. Для каждого из двух сравниваемых видов камбал оценивали долю рациона совпадающих с другим видом объектов питания во всем спектре питания вида.

8. Рассчитывали средневзвешенные соотношения рационов совпадающих объектов питания относительно полного спектра питания противоположного вида. (Средневзвешенные соотношения рационов умножали на доли рационов совпадающих объектов питания в полном рационе другого вида.)

9. Коэффициенты конкуренции по питанию являются обратными величинами рассчитанных значений. (Оценку проводили делением единицы на последние расчисленные значения рационов.)

На втором этапе полученные значения коэффициентов конкуренции по питанию корректировали с учетом совпадения местообитаний по глубинам. Для этого полученные изложенным выше способом коэффициенты умножали на индексы перекрытия глубин обитания (в долях ед.) сравниваемых видов. Данные по батиметрическому распределению камбал опубликованы нами ранее (Дьяков, 2011).

Все рассчитанные нами параметры модели Лотки – Вольтерры для сравниваемых пар видов приведены в табл. 8.

Расчеты показали, что в подавляющем большинстве случаев внутривидовая конкуренция, в оценке на одну особь, выше, чем межвидовая. Исключение составляют два случая, когда конкуренция со стороны особи четырехбугорчатой камбалы на хоботную почти равна конкуренции ее собственной особи ($\alpha_{21} = 1,001$), а конкуренция со стороны особи палтусовидной камбалы более чем в два раза превышает влияние

собственной особи у сахалинской камбалы ($\alpha_{12} = 2,219$) (табл. 8).

Чтобы оценить межвидовую конкуренцию между популяциями камбал в целом, на основе модели Лотки – Вольтерры построили двухфакторные уравнения скорости их роста с учетом численности собственного и конкурирующего видов, а также коэффициента конкуренции со стороны конкурирующего вида, используя параметры из табл. 8. Как и в случае относительной конкуренции (на одну особь), внутривидовое воздействие численности собственного вида всегда оказывалось выше влияния противоположного. Систематизировать межвидовое воздействие можно следующим образом: 1) конкурентное влияние одного вида на другой является незначительным либо отсутствует совсем; 2) существует выраженное в средней степени конкурентное влияние одного вида на другой; 3) конкурентное влияние выражено сильно.

Соответствующие оценки отражены в табл. 9.

Степень межвидовой конкуренции можно оценить визуально по графической интерпретации моделей. В качестве примеров приведены наиболее показательные варианты моделей, отражающие разные степени конкурентного воздействия (рис. 11).

У большинства сравниваемых пар видов существенного влияния межвидовой конкуренции на скорость популяционного роста выполненное моделирование не выявило (табл. 9). Отсутствует влияние на другие виды со стороны сахалинской и хоботной камбал. Вместе с тем средняя степень воздействия на скорость популяционного роста хоботной камбалы обнаружена со стороны желтоперой и палтусовидной камбал, а также на желтоперую со стороны четырехбугорчатой камбалы. Желтоперая камбала сильно влияет на скорость

Таблица 8. Параметры модели Лотки – Вольтерры для оценки межвидовой конкуренции восточноохотоморских камбал

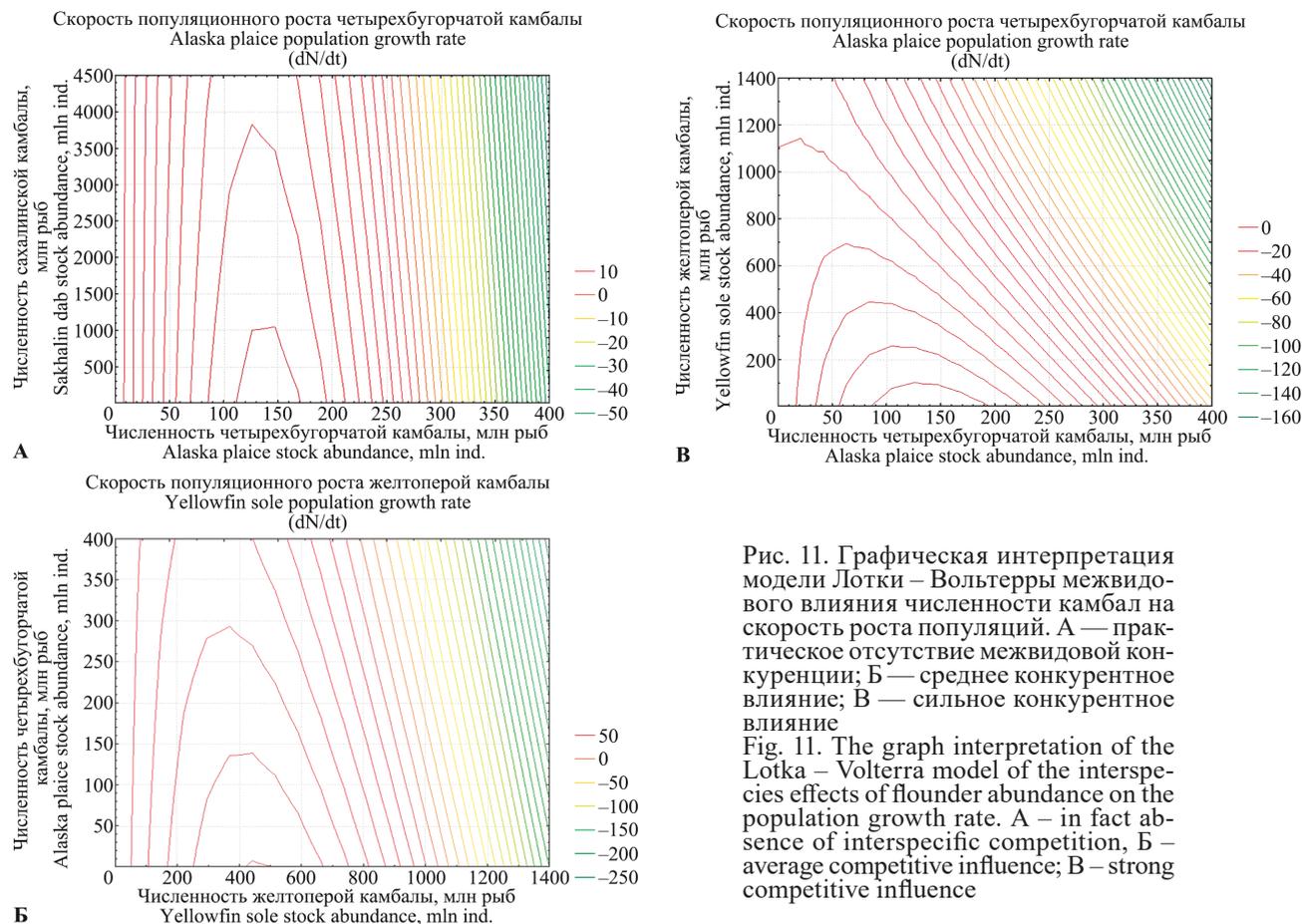
Table 8. The parameters of the Lotka – Volterra model for the assessment of the interspecies competition between flounders in the Eastern Okhotsk Sea

Виды камбал / Flounder species		Параметры модели / Model parameters						
Вид 1 / Species 1	Вид 2 / Species 2	K_1	K_2	r_1	r_2	α_{12}	α_{21}	
Желтоперая / Yellowfin sole	Четырехбугорч. / Alaska plaice	920,3	281,0	0,2202	0,2691	0,720	0,220	
Желтоперая / Yellowfin sole	Сахалинская / Sakhalin dab	920,3	2924,6	0,2202	0,3706	0,037	0,468	
Желтоперая / Yellowfin sole	Хоботная / Longhead dab	920,3	218,0	0,2202	0,1636	0,163	0,221	
Желтоперая / Yellowfin sole	Палтусовидная / Flathead sole	920,3	599,9	0,2202	0,1860	0,138	0,164	
Четырехбугорч. / Alaska plaice	Сахалинская / Sakhalin dab	281,0	2924,6	0,2691	0,3706	0,006	0,239	
Четырехбугорч. / Alaska plaice	Хоботная / Longhead dab	281,0	218,0	0,2691	0,1636	0,077	1,001	
Четырехбугорч. / Alaska plaice	Палтусовидная / Flathead sole	281,0	599,9	0,2691	0,1860	0,045	0,164	
Сахалинская / Sakhalin dab	Хоботная / Longhead dab	2924,6	218,0	0,3706	0,1636	0,374	0,018	
Сахалинская / Sakhalin dab	Палтусовидная / Flathead sole	2924,6	599,9	0,3706	0,1860	2,219	0,018	
Хоботная / Longhead dab	Палтусовидная / Flathead sole	218,0	599,9	0,1636	0,1860	0,143	0,029	

Таблица 9. Степень межвидовой конкуренции за пищевые ресурсы (отмечена крестиком) у восточноохотоморских камбал
 Table 9. The level of the interspecies competition for the food resources (marked with a cross) between flounders of the Eastern Okhotsk Sea

Виды камбал Flounder species	Степень конкуренции / Competition level		
	Отсутствует No	Средняя Medium	Сильная Strong
Желтоперая камбала (конкурирующий вид) / Yellowfin sole (competing species)			
Четырехбугорчатая / Alaska plaice	–	–	+*
Сахалинская / Sakhalin dab	+	–	–
Хоботная / Longhead dab	–	+*	–
Палтусовидная / Flathed sole	+	–	–
Четырехбугорчатая камбала (конкурирующий вид) / Alaska plaice (competing species)			
Желтоперая / Yellowfin sole	–	+*	–
Сахалинская / Sakhalin dab	+	–	–
Хоботная / Longhead dab	–	–	+*
Палтусовидная / Flathed sole	+	–	–
Сахалинская камбала (конкурирующий вид) / Sakhalin dab (competing species)			
Желтоперая / Yellowfin sole	+	–	–
Четырехбугорчатая / Alaska plaice	+	–	–
Хоботная / Longhead dab	+	–	–
Палтусовидная / Flathed sole	+	–	–
Хоботная камбала (конкурирующий вид) / Longhead dab (competing species)			
Желтоперая / Yellowfin sole	+	–	–
Четырехбугорчатая / Alaska plaice	+	–	–
Сахалинская / Sakhalin dab	+	–	–
Палтусовидная / Flathed sole	+	–	–
Палтусовидная камбала (конкурирующий вид) / Flathed sole (competing species)			
Желтоперая / Yellowfin sole	+	–	–
Четырехбугорчатая / Alaska plaice	+	–	–
Сахалинская / Sakhalin dab	–	–	+*
Хоботная / Longhead dab	–	+*	–

*В период высокой численности подверженному воздействию вида / For the period of high abundance of affected species



роста популяции четырехбугорчатой, четырехбугорчатая — на скорость роста хоботной, а палтусовидная — на рост популяции сахалинской камбалы. Об изменении конкурентного воздействия можно судить по углу наклона (в пределах 0–90°) изолиний на контурных диаграммах (рис. 11). Чем больше угол их наклона к той или иной оси, тем выше степень такого воздействия. Сила влияния, как правило, наиболее заметна при средней численности подверженного воздействию вида, а по мере ее дальнейшего роста начинает снижаться. В этом случае увеличивается степень влияния внутренней конкуренции.

Таким образом, большинство более или менее выраженных конкурентных отношений имеет место в группе близких по пространственным и пищевым нишам желтоперой, четырехбугорчатой и хоботной камбал. Сахалинская камбала, несмотря на свою самую высокую численность, практически не влияет на динамику популяций других видов. По всей видимости, это вызвано ее обособленным распределением в пространстве и отличной от других камбал структурой питания. Причины довольно сильного влияния на скорость ее популяционного роста со стороны палтусовидной камбалы требуют выяснения.

Почти во всех случаях конкуренции наблюдается ее асимметричный характер (аменсализм).

Вместе с тем следует иметь в виду, что полученные результаты изучения межвидовых отношений носят в значительной степени теоретический характер, т. к. на популяционный рост влияет не только численность отдельного, близкого по экологии вида, но и их совокупность. В связи с этим предприняли попытку оценить суммарное воздействие межвидовой конкуренции на конкретный вид со стороны остальных камбал.

В данном случае модель Лотки – Вольтерры имеет вид:

$$\frac{dN_i}{dt} = \frac{r_i \times N_i (K_i - N_i - \sum \alpha_{ij} \times N_j)}{K_i} \quad (3),$$

где N_i , r_i , K_i — соответственно численность, врожденная скорость роста и предельная плотность насыщения вида, подверженного конкурентному воздействию; N_j — численность конкурирующего вида; α_{ij} — коэффициент конкуренции конкурирующего вида. Суммирование ведется по всем j , кроме $j = i$ (т. е. $j \neq i$).

Значения всех параметров приведены в табл. 8.

Графическая интерпретация моделей показана на рис. 12.

Анализируя контурные диаграммы, иллюстрирующие результаты оценок воздействия внутривидовой и межвидовой конкуренции на отдельно взятую популяцию со стороны популяций других видов, можно заключить следующее.

У всех камбал хорошо выражено влияние численности собственного вида на скорость популяционного роста. Эта скорость до определенного уровня численности растет, а при дальнейшем увеличении числа особей начинает устойчиво снижаться.

У желтоперой камбалы в период низкой численности всех видов скорость роста популяции растет вместе с численностью собственного вида, независимо от динамики остальных популяций (изолинии на диаграмме практически параллельны оси численности остальных видов, рис. 12). В период высокой численности желтоперой камбалы и низкой суммарной численности других видов их конкурентное воздействие, по мере роста популяций, выражено лучше, чем после достижения ими высокого уровня запасов. По всей вероятности, это может быть связано с изменчивостью видового состава, когда более высокой численности достигают виды, наименее конкурирующие с желтоперой камбалой. Таким образом может происходить взаимная адаптация видов в период популяционного роста.

По мере роста численности камбал усиливается степень отрицательного влияния внутривидовой конкуренции желтоперой камбалы, а доля воздействия межвидовой конкуренции на скорость роста ее популяции снижается. Снижение скорости роста при средней и высокой численности происходит, главным образом, за счет саморегуляции популяции.

Довольно хорошо выражено отрицательное влияние суммарной численности других видов на скорость роста популяции четырехбугорчатой камбалы при среднем уровне ее численности. С ростом популяций всех камбал усиливается сила влияния внутривидовой конкуренции на скорость роста популяции этой камбалы, нивелируя воздействие межвидовой конкуренции.

Модель показывает значительное влияние внутривидовой конкуренции на популяционный рост сахалинской камбалы после достижения ею средней численности. Воздействие межвидовой кон-

курении на ее популяционный рост заметно. Ингибирующее влияние других камбал на рост популяции сахалинской камбалы существенно ниже, чем собственного вида, отмечается, начиная со среднего уровня его численности и примерно одинаково на протяжении всего периода.

В период наиболее низкой численности всех видов скорость роста популяции хоботной камбалы растет. В период средней и высокой численности хоботной камбалы и низкой суммарной численности других видов их конкурентное воздействие по

мере роста популяций выражено лучше, чем после достижения ими высокого уровня запасов.

У палтусовидной камбалы в начале популяционного роста, на фоне общего увеличения его скорости, происходят ее заметные изменения, в зависимости от численности остальных видов. С ростом суммарного числа особей остальных камбал скорость популяционного роста палтусовидной сначала относительно падает, потом показывает тенденцию к росту. Конфигурация изолиний на контурной диаграмме в это время имеет седловидный характер

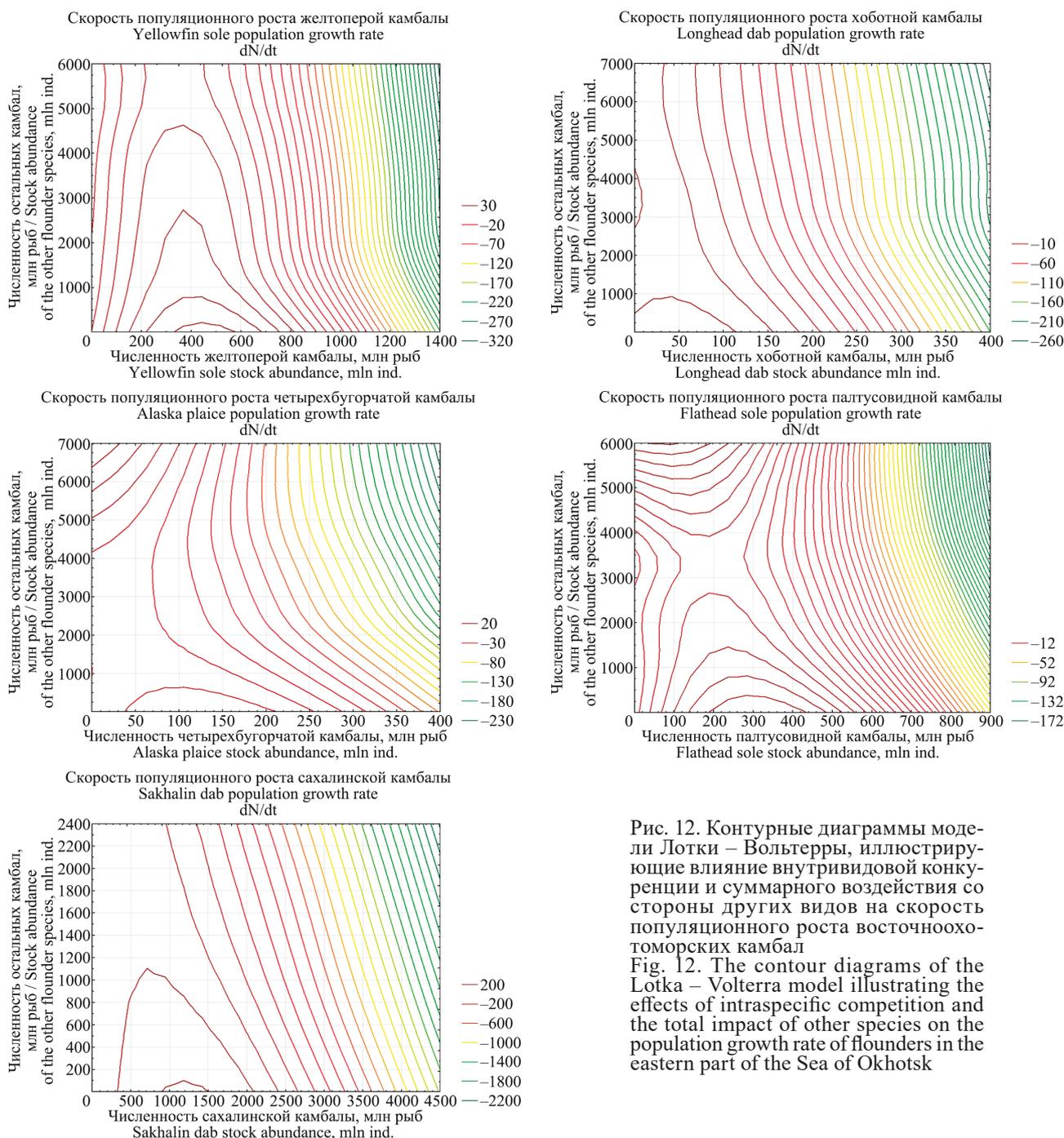


Рис. 12. Контурные диаграммы модели Лотки – Вольтерры, иллюстрирующие влияние внутривидовой конкуренции и суммарного воздействия со стороны других видов на скорость популяционного роста восточноохотоморских камбал
Fig. 12. The contour diagrams of the Lotka – Volterra model illustrating the effects of intraspecific competition and the total impact of other species on the population growth rate of flounders in the eastern part of the Sea of Okhotsk

(рис. 12). Затем, в период средней и высокой численности палтусовидной камбалы, а также низкой и средней суммарной численности других видов, их конкурентное воздействие выражено лучше, чем при достижении ими высокого уровня запасов.

Обобщая полученные результаты, попытаемся сформулировать общую закономерность.

1. В начальный период популяционного роста камбал его скорость увеличивается и не наблюдается действий как внутривидовой, так и межвидовой конкуренции.

2. Наиболее заметно влияние на скорость роста популяции со стороны других камбал при достижении ею средней численности. При дальнейшем росте популяции конкретного вида усиливается роль внутривидовой конкуренции, а доля внешнего воздействия снижается. Как уже отмечалось, это может быть вызвано взаимной адаптацией, когда при увеличении относительной численности одного вида снижается доля других, экологически близких камбал, а также расширением спектра их питания. Противофазность в динамике таких популяций отмечена нами выше (см. рис. 8).

Далее, чтобы выявить особенности динамики популяций конкурирующих видов, рассмотрели: при каких условиях увеличивается их численность или уменьшается под влиянием межвидовой конкуренции. С этой целью в координатах осей численности конкурирующих видов (N_1 и N_2) построили изоклины стабильного состояния популяций, когда скорость их популяционного роста равна нулю. Метод построения таких изоклин описан в книге М. Бигона и др. (1989а) и заключается в следующем. Чтобы построить изоклину для какого-либо вида, например, для вида 1, уравнение (1) (см. раздел «Материал и методика») приравняется нулю, т. е. $dN_1/dt = 0$. Тогда: $r_1 \times N_1(K_1 - N_1 - \alpha_{12} \times N_2) = 0$. Преобразовывая это выражение относительно N_1 и N_2 , получим координаты двух точек на указанных осях: при $N_1 = 0$, $N_2 = K_1/\alpha_{12}$; при $N_2 = 0$, $N_1 = K_1$. Через две этих точки проводится изоклина для вида 1. Аналогичным образом находятся координаты точек и проводится изоклина для вида 2.

Рассчитав координаты данных точек, можно рассмотреть несколько комбинаций неравенств, характеризующих поведение системы двух видов. Они сводятся к следующим.

1. Ингибирующее влияние внутривидовой конкуренции у первого вида выше воздействия со стороны второго ($K_1 > K_2 \times \alpha_{12}$), и первый вид может

оказывать большее влияние на второй, чем последний сам на себя ($K_1 \times \alpha_{21} > K_2$). В этом случае, в замкнутой системе двух видов, первый вид вытесняет второй, приводя его к вымиранию, а сам достигает предельной плотности насыщения.

2. Межвидовая конкуренция между двумя видами сильнее, чем внутривидовая у каждого из них ($K_2 \times \alpha_{12} > K_1$ и $K_1 \times \alpha_{21} > K_2$). В данной ситуации виды находятся в неустойчивом равновесии, а в случае неодинаковой плотности популяций вид, у которого такая начальная плотность будет выше, вытеснит конкурента.

3. Оба вида влияют друг на друга в меньшей степени, чем сами на себя ($K_1 > K_2 \times \alpha_{12}$ и $K_2 > K_1 \times \alpha_{21}$). Здесь система будет стремиться к точке устойчивого равновесия, и виды будут сосуществовать друг с другом (Бигон и др., 1989а).

Подобный анализ, выполненный по отношению к восточноохотоморским камбалам, показал, что в подавляющем большинстве случаев в парах сравниваемых видов наблюдается ситуация, описанная в пункте 3, т. е. их численность стремится к точке устойчивого равновесия. Лишь в одном случае, при сравнении динамики численности четырехбугорчатой и хоботной камбал, такое равновесие не достигается, и в изолированной системе из этих двух видов четырехбугорчатая камбала вытеснит хоботную. Примеры, иллюстрирующие смоделированные результаты межвидовой конкуренции у камбал, приведен на рис. 13. На осях координат отложены: $N1$ — учтенная численность вида 1, $N2$ — учтенная численность вида 2.

Параметры изоклин сравниваемых пар видов и координаты точек устойчивого равновесия популяций сравниваемых пар видов приведены в табл. 10.

Таким образом, численность желтоперой камбалы в состоянии равновесия с популяциями других камбал колеблется от 800 до 915 млн рыб, у четырехбугорчатой — от 100 до 260 млн рыб, у сахалинской — от 1650 до 2900 млн рыб, у хоботной — от 20 до 160 млн рыб, у палтусовидной — от 450 до 595 млн рыб (табл. 10, рис. 14).

Видовая структура комплекса исследуемых камбал в границах устойчивого равновесия их численности отражена на рис. 15.

Как можно видеть, при повышении уровня численности камбал для сохранения динамики их популяций в границах устойчивого равновесия должны снижаться доли желтоперой и палтусовидной камбал за счет повышения долей остальных видов.

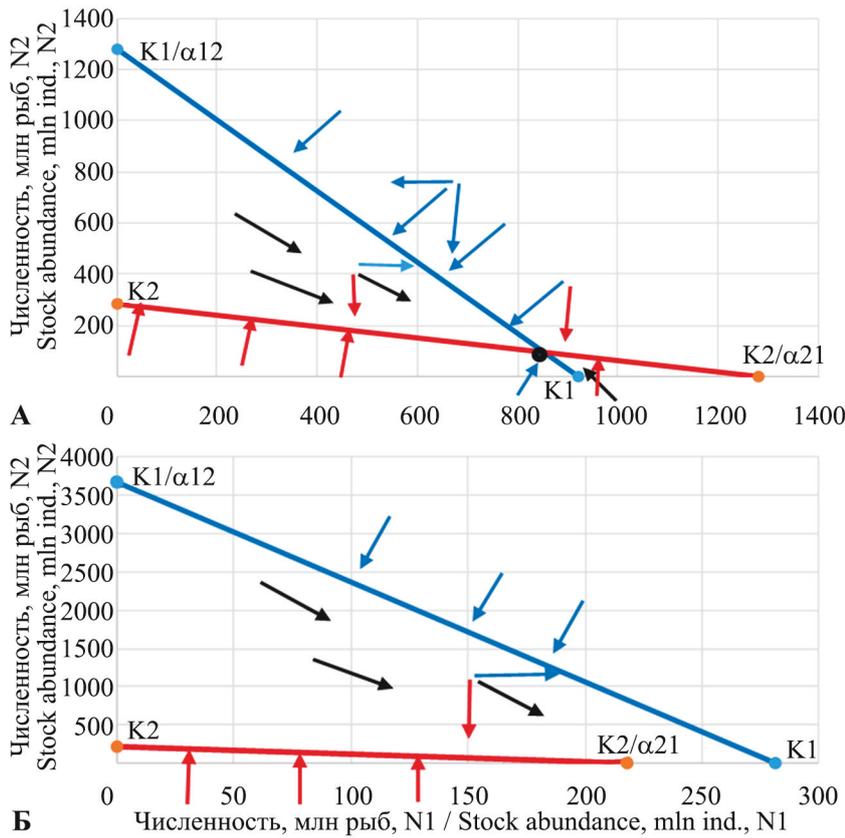


Рис. 13. Результаты конкуренции, полученные с помощью уравнений Лотки – Вольтерры. А — для желтоперой (вид 1) и четырехбугорчатой (вид 2) камбал; Б — для четырехбугорчатой (вид 1) и хоботной (вид 2) камбал. Стрелками показаны векторы направления динамики численности
 Fig. 13. The competition results obtained in the Lotka – Volterra model equations. A – for Yellowfin sole (image 1) and Alaska plaice (image 2); Б – for Alaska plaice (image 1) and longhead dab (image 2). The arrows demonstrate vectors of the stock abundance dynamics direction

Таблица 10. Параметры изоклин стабильного состояния популяций и координаты точек устойчивого равновесия численности (млн рыб) в системе сравниваемых пар видов у восточноохотоморских камбал
 Table 10. The parameters of the isocline stable state of the populations and the coordinates of the points of sustainable balance of the abundance (mln ind.) in the system of compared pair species of flounders of the Eastern Okhotsk Sea

Параметры изоклины / Isocline parameters				Координаты точки равновесия Balance point coordinates	
K_1	$K_2 * \alpha_{12}$	K_2	$K_1 * \alpha_{21}$	По оси N_1	По оси N_2
Желтоперая (вид 1) – четырехбугорчатая (вид 2) / Yellowfin sole (species 1) – Alaska plaice (species 2)					
920,3>	202,32	281,0>	202,1	850	100
Желтоперая (вид 1) – сахалинская (вид 2) / Yellowfin sole (species 1) – Sakhalin dab (species 2)					
920,3>	108,7	2924,6>	430,7	800	2500
Желтоперая (вид 1) – хоботная (вид 2) / Yellowfin sole (species 1) – longhead dab (species 2)					
920,3>	35,5	218,0>	203,5	915	20
Желтоперая (вид 1) – палтусовидная (вид 2) / Yellowfin sole (species 1) – flathead sole (species 2)					
920,3>	82,8	599,9>	151,2	850	450
Четырехбугорчатая (вид 1) – сахалинская (вид 2) / Alaska plaice (species 1) – Sakhalin dab (species 2)					
281,0>	17,1	2924,6>	67,1	260	2900
Четырехбугорчатая (вид 1) – хоботная (вид 2) / Alaska plaice (species 1) – longhead dab (species 2)					
281,0>	16,8	218,0<	281,3	–	–
Четырехбугорчатая (вид 1) – палтусовидная (вид 2) / Alaska plaice (species 1) – flathead sole (species 2)					
281,0>	26,9	599,9>	46,2	260	555
Сахалинская (вид 1) – хоботная (вид 2) / Sakhalin dab (species 1) – longhead dab (species 2)					
2924,6>	81,4	218,0>	53,7	2850	160
Сахалинская (вид 1) – палтусовидная (вид 2) / Sakhalin dab (species 1) – flathead sole (species 2)					
2924,6>	1331,0	599,9>	53,7	1650	570
Хоботная (вид 1) – палтусовидная (вид 2) / Longhead dab (species 1) – flathead sole (species 2)					
218,0>	85,5	599,9>	6,3	130	595

ски не влияет на скорость популяционного роста других камбал. Вместе с тем заметно воздействие на скорость ее популяционного роста со стороны палтусовидной камбалы и комплекса других видов в целом.

Выявленная конкуренция за ресурсы между камбалами носит асимметричный характер.

Скорость роста популяций увеличивается в его начальный период. При достижении среднего уровня численности влияние со стороны других камбал становится заметным. Дальнейшее повышение численности ведет к значительному усилению внутривидовой конкуренции, и внешнее воздействие становится менее выраженным. Одной из возможных причин этого может быть взаимная адаптация популяций в условиях повышения напряженности пищевых отношений.

Результаты моделирования показали, что в своей динамике популяции восточноохотоморских камбал стремятся к состоянию устойчивого равновесия. При росте их численности до определенного уровня сохранение такого состояния должно регулироваться некоторым изменением видовой структуры за счет снижения долей желтоперой и палтусовидной камбал в суммарной биомассе их комплекса.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. 1989а. Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир. Т. 1. 667 с. (Пер. с англ.)
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. 1989б. Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир. Т. 2. 477 с. (Пер. с англ.)
- Вольтерра В. 1976. Математическая теория борьбы за существование. М.: Наука. 286 с.
- Дьяков Ю.П. 1999. Некоторые аспекты пространственной динамики популяций промысловых видов западнокамчатских камбал // Изв. ТИНРО. Т. 126. Ч. 1. С. 3–23.
- Дьяков Ю.П. 2011. Камбалообразные (*Pleuronectiformes*) дальневосточных морей России. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 428 с.
- Четвергов А.В., Таганова Р.Я. 2000. Питание и особенности пищевых взаимоотношений камбал (Pleuronectidae) в Уткинском районе Западнокамчатского шельфа в августе 1997 г. // Исслед. биологии и динамики численности промысловых рыб Камчатского шельфа. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. Вып. 5. С. 19–26.

Чучукало В.И., Радченко В.И., Кобликов В.Н., Надточий В.А., Слабинский А.М. 1998. Питание и некоторые черты экологии камбал у побережья Западной Камчатки в летний период // Изв. ТИНРО. Т. 124. С. 635–650.

REFERENCES

- Bigon M., Harper Dzh., Taundsend K. *Ekologiya. Osobi, populyatsii i soobshchestva* [Individuals, populations and communities]. Moscow: Mir, 1989. Vol. 1, 667 p.
- Bigon M., Harper Dzh., Taundsend K. *Ekologiya. Osobi, populyatsii i soobshchestva* [Individuals, populations and communities]. Moscow: Mir, 1989. Vol. 2, 477 p.
- Volterra V. *Matematicheskaya teoriya borby za sushchestvovaniye* [The Mathematical Theory of the Struggle for Existence]. Moscow: Science, 1976, 288 p.
- Dyakov Y.P. Some aspects of spatial dynamics of populations of commercial species of Western Kamchatka flounders. *Izvestiya TINRO*, 1999, vol. 126, part I, pp. 3–23. (In Russian)
- Dyakov Y.P. *Kambaloobraznyye dalnevostochnyykh morey Rossii* [Flounders of the Far Eastern Seas of Russia]. Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2011, 428 p.
- Chetvergov A.V., Taganova R.Ya. Feeding and food relationships of flounders (Pleuronectidae) in the Utkinsky Region of the West Kamchatka shelf in August 1997. *The researchers of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean*, 2000, vol. 5, pp. 19–26. (In Russian)
- Chuchukalo V.I., Radchenko V.I., Koblikov V.N., Nadtochiy V.A., Slabinskiy A.M. Feeding and some ecology features of flounders off the coast of Western Kamchatka in summer. *Izvestiya TINRO*, 1998, vol. 124, pp. 635–650. (In Russian)

Статья поступила в редакцию: 22.10.2020

Статья принята после рецензии: 21.11.2020