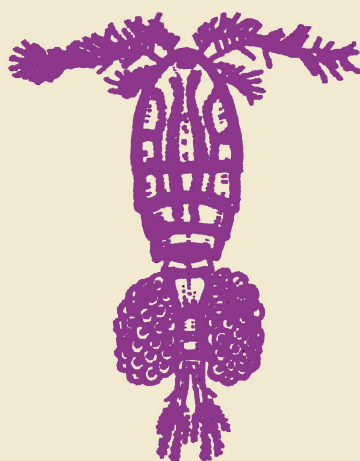




**Методы
определения
продукции
водных
животных**

SOVIET NATIONAL COMMITTEE OF IBP OF THE ACADEMY
OF SCIENCES OF THE USSR

THE BYELORUSSIAN LENIN STATE UNIVERSITY

THE METHODS FOR THE ESTIMATION OF PRODUCTION OF AQUATIC ANIMALS

(HANDBOOK AND PAPERS)

Edited by G. G. WINBERG

PUBLISHER «HIGHER SCHOOL»
MINSK 1968

СОВЕТСКИЙ НАЦИОНАЛЬНЫЙ КОМИТЕТ
МЕЖДУНАРОДНОЙ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ПРОГРАММЫ
АКАДЕМИИ НАУК СССР

БЕЛОРУССКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ОРДЕНА ТРУДОВОГО
КРАСНОГО ЗНАМЕНИ УНИВЕРСИТЕТ им. В. И. ЛЕНИНА

МЕТОДЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПРОДУКЦИИ ВОДНЫХ ЖИВОТНЫХ

МЕТОДИЧЕСКОЕ РУКОВОДСТВО
И МАТЕРИАЛЫ

Под общей редакцией
Г. Г. Винберга

ИЗДАТЕЛЬСТВО «ВЫШЕШНЯЯ ШКОЛА»
МИНСК 1968

Методы определения продукции водных животных.
М54 Под ред. Г. Г. Винберга. Минск, «Вышэйш. школа», 1968.
246 стр. с илл.

Руководство по методам определения продукции водных животных.

Книга состоит из двух частей. В первой части описываются методы расчета величин продукции водных животных на основе данных по росту, размножению, интенсивности обмена, скорости воспроизводства и других биологических характеристик. Даны методы определения сырого и сухого веса, химического состава и калорийности гидробионтов. Оценена роль продукции видовых популяций животных в экологической системе водоемов.

Вторая часть книги содержит материалы по исследованию биологической продуктивности ряда конкретных водоемов нашей страны.

2-10-4

57(077)

ПРЕДИСЛОВИЕ

Советским национальным комитетом Международной биологической программы Академии наук СССР и Белорусским государственным университетом им. В. И. Ленина был создан симпозиум по методам расчета продукции водных беспозвоночных животных (Минск, 30 августа — 4 сентября 1966 г.).

Участниками симпозиума были: докт. биол. наук Г. Г. Винберг, канд. биол. наук М. М. Драко, канд. биол. наук П. Г. Петрович, канд. биол. наук Г. А. Печень, И. П. Арабина, В. А. Бабицкий, Ю. Э. Брегман, С. И. Гаврилов, Р. З. Ковалевская, Н. М. Крючкова, В. А. Костин, А. П. Остапеня, А. П. Павлютин (Белорусск. ун-т); докт. биол. наук И. И. Николаев, Л. А. Жаков (Ленингр. ун-т); канд. биол. наук Б. М. Медников, канд. биол. наук Н. Ю. Соколова, Л. И. Лебедева (Моск. ун-т); канд. биол. наук В. М. Круглова (Ростов. ун-т); докт. биол. наук Н. З. Хусанова (Казах. ун-т); канд. биол. наук Е. А. Яблонская (ВНИРО); канд. биол. наук Л. М. Маловицкая (АтлантНИРО); канд. биол. наук И. И. Куренков (КО ТИНРО); А. Ф. Тимохина (ПИНРО); В. И. Кузьмичева, Т. С. Мальцман (ВНИИПРХ); А. М. Сахаров (ГосНИОРХ); канд. биол. наук П. М. Мирошниченко (Волгогр. отд. ГосНИОРХ); канд. биол. наук В. Ф. Осадчих (КаспНИИРХ); М. Н. Некрасова, Т. Г. Плещачевская, С. К. Спичак, Е. И. Студеникина, О. Е. Тевяшова (АзНИИРХ); канд. биол. наук Г. А. Галковская, канд. биол. наук В. П. Ляхнович (БелНИИРХ); канд. биол. наук А. В. Монаков, канд. биол. наук М. Я. Кирпиченко (Ин-т биол. внутр. вод АН СССР); канд. биол. наук Э. А. Шушкина (Ин-т океанологии АН СССР); Э. Л. Афанасьева, М. Ю. Бекман (Лимнолог. ин-т АН СССР); канд. биол. наук В. В. Меншуткин (Ин-т эволюц. морфол. и биохим. АН СССР), докт. биол. наук В. Н. Грезе (Ин-т биол. южных морей АН УССР); канд. биол. наук М. Л. Пидгайко (Ин-т гидробиол. АН УССР); канд. биол. наук А. Я. Кумсаре (Ин-т биол. АН Латв. ССР).

По приглашению Академии наук СССР в симпозиуме приняли участие Я. Грбачек из Чехословакии и польские гидробиологи З. Каяк, К. Паталас и А. Гильбрихт-Ильковская.

Согласно программе симпозиума, были рассмотрены следующие вопросы: способы выражения биомассы (калорийность, сухой и сырой вес и т. д.); продолжительность развития и плодовитость животных в зависимости от температурного и пищевого факторов; рост водных беспозвоночных; методы определения продукции водных беспозвоночных без постоянного пополнения; методы определения продукции водных животных при постоян-

ном пополнении; определение продукции сообществ и трофических уровней.

Симпозиум принял решение о составлении руководства по методам определения продукции животных и о публикации материалов, представленных участниками симпозиума. Составление и редактирование текста руководства было поручено редколлегии: Г. Г. Винберг (председатель), Г. А. Печень (секретарь), В. Н. Грезе, В. П. Ляхнович, Б. М. Медников, А. П. Остапеня, Е. А. Яблонская.

Настоящее издание публикуется в осуществление этого решения.

Первую часть книги составляет методическое руководство. Во второй — публикуются отдельные материалы по определению продукции водных животных.

Текст I части подготовлен следующими авторами: гл. 1 — Г. Г. Винбергом; гл. 2 — А. П. Остапеня при участии Л. И. Лебедевой (2.2.1) и А. П. Павлютина (2.2.2 и 2.2.3); гл. 3 — Г. Г. Винбергом (3.1 и 3.2) и Г. А. Печень (3.3); гл. 4 — Е. А. Яблонской, М. Ю. Бекман и Г. Г. Винбергом; гл. 5 — Г. А. Печень (5.1, 5.2.1., 5.6), В. Н. Грезе (5.2.2), Э. А. Шушкиной (5.3), Г. А. Галковской (5.4), Г. Г. Винбергом (5.5); гл. 6 — В. П. Ляхновичем и В. В. Меншуткиным (6.5). Были использованы также материалы, представленные участниками симпозиума, например А. Ф. Тимохиной (4.4), Б. М. Медниковым (3.2), Е. А. Яблонской (6.2).

При подготовке книги к печати особенно большую помощь оказала Г. А. Печень, а также А. П. Остапеня, В. П. Ляхнович и другие сотрудники кафедры зоологии беспозвоночных и проблемной лаборатории экспериментальной биологии Белорусского университета, которые приняли участие и в составлении текста методического руководства.

Руководство представляет собой первую попытку собрать и обобщить методы определения продукции животных. Надеемся, что и в настоящем виде оно окажется полезным и будет способствовать развитию фундаментальных исследований биологической продуктивности водоемов — необходимой научной основы рационального и эффективного практического использования их биологических ресурсов.

Г. Г. Винберг

ЧАСТЬ I

МЕТОДИКА РАСЧЕТА ВЕЛИЧИН ПРОДУКЦИИ ВОДНЫХ ЖИВОТНЫХ

ГЛАВА 1. ВВЕДЕНИЕ

1. 1. Общие задачи определения продуктивности водных животных

Рациональное использование биологических ресурсов природы тормозится недостаточной разработанностью теории биологической продуктивности экологических систем. Отсюда следует, что развитие теории биологической продуктивности представляет собой одну из центральных задач современной биологии, решение которой требует коллективных и организованных усилий биологов многих различных специальностей и международного сотрудничества ученых. Признание этих положений и составляет основу Международной биологической программы, посвященной изучению фундаментальных закономерностей продуктивности наземных и водных сообществ, знание которых необходимо для лучшего использования биологических ресурсов природы на благо человека.

Общее направление работ по изучению биологической продуктивности пресных вод, соответствующих задачам Международной биологической программы, рассматривалось в ноябре 1965 г. на специальном симпозиуме, созванном Советским национальным комитетом Международной биологической программы Академии наук СССР.

На симпозиуме были разработаны «Общие основы советской национальной программы работ по изучению продуктивности пресноводных сообществ» (1966). В этом издании указывается, что «в теоретическом аспекте продуктивность пресноводных сообществ рассматривается как единый многоступенчатый процесс, все этапы которого закономерно связаны и взаимообусловлены».

Используемые человеком продукты могут принадлежать разным различным этапам продукционного процесса. В том случае, когда полезный продукт, например рыба, далеко отстоит от исходных материальных и энергетических ресурсов продукционного процесса, практика выработала многие приемы повышения рыбопродуктивности водоемов путем воздействия как на первые звенья пищевых цепей, или первые этапы продукционного процесса (минеральное удобрение водоемов и др.), так и на последующие, или промежуточные этапы (интродукция и акклиматизация кормовых организмов и другие методы улучшения кормовой базы), и на конечную продукцию (рыбоводные и многие другие мероприятия рационального рыбного хозяйства).

Процесс продуцирования в экосистеме водоема осуществляется через трофические взаимоотношения между организмами, которые заключаются в передаче определенных количеств вещества и энергии с одного трофического уровня на последующие.

Следовательно, основное значение приобретает знание тех особенностей отдельных организмов, которые определяют взаимодействие последних с организмами смежных трофических уровней, например их пищевых потребностей. При изучении закономерностей продукционного процесса биомассу, продукцию и отдельные функции организмов разных трофических уровней необходимо выражать в сравнимых единицах. Такими единицами служат единицы массы или энергии.

Выражение «единицы массы или энергии» здесь относится к миллиграммам, граммам или другим весовым единицам сухого, сырого органического вещества, органического углерода или азота, к калориям и т. д., т. е. к таким единицам, которые при известных предпосылках с большим или меньшим приближением можно с помощью некоторых коэффициентов заменить одну на другую.

В каждом отдельном случае, чтобы в конечном итоге выразить биомассу, а в особенности продукцию видовой популяции или сообществ, например в калориях, надо первоначально располагать детальными сведениями о численности, индивидуальном весе, калорийности и о многих других особенностях и специфических свойствах изучаемых объектов. Таким образом, выражение биологических данных в единицах массы или энергии не заменяет, а дополняет результаты тщательного изучения специфических свойств отдельных видов и других биологических объектов, возникает на их основе и предъявляет к ним особенно высокие требования.

При организации и выполнении работ по изучению продуктивности пресноводных водоемов, во-первых, сбор материала должен быть организован так, чтобы полученные данные были репрезентативны по отношению ко всему водоему; во-вторых, конечные результаты исследований должны быть представлены в виде величин, которые могут быть отнесены ко всему водоему.

Для выполнения первого требования достаточно рационально разместить станции отбора проб, места наблюдений на водоеме, горизонты взятия проб по глубинам и т. д. Чтобы это сделать, надо располагать хотя бы предварительными сведениями или соображениями о характерных зонах водоема, об их относительных размерах и о главных особенностях распределения населяющих водоем организмов.

Второе требование окажется выполненным при надлежащей обработке исходных данных. В частности, при получении средних величин должны быть учтены относительные объемы слоев

воды и т. д. Только полученные таким образом данные могут служить для расчета величин, относящихся ко всему водоему.

Необходимость таких расчетов не означает, что конечные результаты должны быть представлены в виде биомасс или продукций во всем водоеме. Этот нередко применяемый прием должен быть решительно отвергнут, так как громоздкие цифры общей биомассы или продукции во всем водоеме с трудом поддаются осмысливанию и оценке и непригодны для сравнительных целей. Поэтому после расчета величин, относящихся ко всему водоему, эти итоговые данные должны быть отнесены к его площади и выражены в килограммах на 1 га, граммах и калориях на 1 м² и т. д., т. е. в форме, допускающей сопоставление с аналогичными материалами по другим водоемам.

Биомасса, т. е. вес популяции животных на определенной площади биотопа, зоны или всего водоема, в данный момент представляет собой некоторый итог противоположно направленных процессов размножения и роста с одной стороны, и элиминации — с другой.

Биомасса позволяет оценить степень количественного развития видов, населяющих водоемы. Однако по этим данным ничего нельзя сказать о продукционных свойствах видов, т. е. об интенсивности роста и размножения организмов в видовых популяциях. Знание этих особенностей популяций совершенно необходимо, когда стремятся не только выявить качественные или специфические особенности трофических цепей в данном водоеме, но и количественно оценить отдельные трофические звенья и переход вещества и энергии с одного трофического уровня на последующий.

За последние десятилетия создано большое количество новых крупных водоемов (водохранилищ), в формировании флоры и фауны которых наряду со стихийными процессами участвует и человек. В частности, для рационального хозяйственного использования водохранилища заселяются молодью ценных видов рыб.

Огромные средства вкладываются в строительство рыбоводных заводов и нерестово-выростных хозяйств в низовьях рек Волги, Дона, Куры, Кубани и других, чтобы компенсировать потери естественных нерестилищ проходных или полупроходных рыб, в связи с зарегулированием стока этих рек. Масштабы работ по искусственному разведению молоди ценных видов рыб в основном определяются мощностью кормовой базы на местах нагула (в море, водохранилище и т. п.), т. е. продукционными свойствами сообществ и популяций видов кормовых организмов.

Без знания скорости воспроизводства кормовой базы рыб, без определения интенсивности размножения и роста беспозвоночных, составляющих пищу рыб, невозможно установить, ка-

кую рыбную продукцию можно получить с того или иного водоема или единицы его площади. Как известно, в настоящее время в силу малой разработанности теории биологической продуктивности водоемов даже детальные гидробиологические данные могут быть использованы для рыбохозяйственных выводов лишь в слабой степени. Постоянно встречающиеся в рыбохозяйственных работах заключения о том, что кормовая база «недоиспользуется» или «хорошо используется», не обосновываются какими-либо количественными расчетами, а представляют собой в значительной степени произвольные и субъективные мнения. Такое положение в столь важном в практическом отношении вопросе совершенно нетерпимо и должно быть устранено в результате развития теории биологической продуктивности. Следует разработать методы количественных сопоставлений этапов продукционного процесса в водоемах разного типа, которые и позволят устранить субъективные оценки зависимости между кормовой базой и рыбопродуктивностью водоемов. В решении этого вопроса не последнюю роль будут играть методы расчета продукции водных животных.

Хотя определение продукции водных животных в первую очередь необходимо для решения вопросов продукционно биологического направления гидробиологии, соответствующие методы окажутся нужными и для второго направления практического приложения гидробиологических знаний — для санитарно-технической гидробиологии. В этой области наиболее актуальная задача нашего времени — определение функционального значения населения водоемов в самоочищении загрязненных вод. Рассматривая эти сложные процессы в самой общей форме, встречаемся, во-первых, с ролью организмов в процессе минерализации и деструкции нестабильных веществ загрязнений, во-вторых, с их стабилизацией путем превращения в живое вещество тел организмов. Первый процесс в основном пропорционален интенсивности обмена, умноженной на биомассу, второй — приросту, или продукции. Процесс самоочищения, в котором участвует многовидовое сообщество, осуществляется в значительной мере на основе трофических взаимоотношений видов. Количественно оценить эти взаимоотношения и выявить закономерности биологического круговорота, определяющие процесс самоочищения, можно только в том случае, если есть возможность судить о продукции участвующих в этом процессе видовых популяций.

Как известно, в настоящее время широко развернуты работы по изучению первичной продукции водоемов, которая с помощью современных методов исследования может быть измерена и выражена, например, в граммах органического углерода на 1 м² или в калориях на 1 м² за сутки или за год. Для определения пути и степени утилизации первичной продукции на последующих этапах продукционного процесса необходимо

знать не только численность и биомассу организмов промежуточных трофических уровней, но также и их продукцию. остро встает вопрос о методах расчета этой величины применительно к видовым популяциям разных водных животных. Многие авторы определяли величины продукции видовых популяций планктонных или бентосных животных, применяя различные методы и приемы. Эти разбросанные в обширной гидробиологической литературе данные еще никем не были собраны, применявшиеся методы расчета продукции не были сопоставлены и критически оценены в отношении их обоснованности, правильности получаемых с их помощью результатов и границ применения. Настоящая работа представляет собой первую попытку такого рода сопоставления. Она должна облегчить выбор и применение методов расчета продукции, их дальнейшую разработку и совершенствование и в этом смысле в какой-то мере может играть роль руководства. Однако следует помнить, что рассматриваемые методы еще не получили широкого распространения и нуждаются в проверке их пригодности и в дальнейшем совершенствовании. Применение их не может быть механическим, а требует творческого и критического подхода, хорошего понимания основных предпосылок каждого метода и трезвой оценки границ его рационального применения.

В связи с тем что многие методы расчета продукции водных животных в равной мере могут быть применены к пресноводным и морским животным, в некоторых случаях использованы и работы авторов, имевших дело с морскими или с солоноватоводными видами и водоемами.

Расчеты продукции могут иметь реальный смысл только тогда, когда они основаны на результатах количественного учета населения водоемов, правильно отражающих численность и биомассу данной видовой популяции. Как известно, вследствие несовершенства методов количественного учета населения водоемов последние условия нелегко соблюсти на практике. Однако достоверность данных, получаемых с помощью принятых в гидробиологии методов количественного учета населения водоемов, — особый и трудный вопрос, требующий специального рассмотрения. Он не затрагивается в настоящей книге. В дальнейшем, как бы предполагается, что есть возможность получить данные, с достаточной точностью и достоверностью отражающие численность и биомассу рассматриваемой популяции.

В равной мере не рассматриваются и статистические методы обработки количественных данных, излагаемые в соответствующих руководствах. Все расчеты продукции, основанные на средних значениях биомассы и численности отдельных видов, имеют статистическую природу, и все эти этапы и используемые величины должны сопровождаться оценкой их достоверности принятыми в биологической статистике методами.

При современном состоянии наших знаний главное внимание уделяется расчетам продукции видовых популяций, что следует признать вполне оправданным. Однако сразу возникает необходимость оценить значение продукции данной видовой популяции в экосистеме в целом (этот вопрос затрагивается в гл. 6). К сожалению, даже теоретически неоспоримые положения не всегда соблюдаются в практике гидробиологических исследований. Например, до сих пор нередко приводят суммарную величину продукции зоопланктона или зообентоса несмотря на то, что в их состав входят как хищные, так и нехищные формы. Вместе с тем вполне очевидно, что суммировать продукцию видовых популяций, принадлежащих к разным трофическим уровням, бессмысленно и неправильно.

Вопрос о способах количественной оценки утилизации продукции видовых популяций в направлении того или иного конечного продукта, «полезного» или «бесполезного» для человека, только начинает проясняться. Вернее, только начинают проясняться общие основы его плодотворного исследования. Несомненно, что одной из таких основ, теперь общепринятой в современной продукционной экологии и гидробиологии, служит энергетическая трактовка биотического круговорота — количественные исследования «потока энергии» в экосистемах. Вместе с тем в последнее время становится все более и более очевидным, что энергетическое рассмотрение этапов биотического круговорота должно сочетаться с применением основных понятий популяционной экологии, с количественными исследованиями основных моментов, определяющих динамику и возрастную структуру популяции, таких, как величина смертности, скорость воспроизведения и др. В содержании последующих глав можно найти много примеров, иллюстрирующих сказанное, несмотря на то, что настоящая книга посвящена только одному строго определенному вопросу — методам расчета продукции водных животных, и оставляет в стороне другие весьма важные проблемы современной экологии и гидробиологии, многие из которых теснейшим образом связаны с методами определения продукции. В частности, не рассмотрены эколого-физиологические методы определения рационов, интенсивности обмена, усвояемости пищи и другие, с помощью которых получают величины, используемые при некоторых излагаемых ниже способах расчета продукции животных. Эти вопросы заслуживают отдельного изложения.

Как видим, касаясь способов определения продукции водных животных, мы встречаемся с многими нерешенными или недостаточно изученными вопросами современной гидробиологии, которые тем самым получают новый стимул для своего развития. Необходимость использования для расчетов продукции таких величин, как скорость роста, интенсивность обмена, скорость размножения и смертность, организует и направляет эксперимен-

тальные эколого-физиологические и полевые гидробиологические исследования.

Уточнение методов и представлений в области теории биологической продуктивности самым непосредственным образом отразится на эффективности применения результатов гидробиологических исследований для решения практически важных вопросов рыбного хозяйства или санитарно-технического использования водоемов. Например, будет устранено то положение, когда при рыбохозяйственных исследованиях из-за слабости теоретических представлений заключения о том, «недоиспользуется» или нет кормовая база водоемов, нередко делаются на основе неясных и субъективных соображений. Каждый шаг в развитии теории биологической продуктивности водоемов приближает нас к конечной цели — управлению продуктивностью водоемов.

1. 2. Термины и обозначения

Понятия и величины, встречающиеся при определении величин продукции животных, разными авторами понимаются и обозначаются различным образом. При настоящем состоянии этого вопроса нелегко достигнуть необходимого единообразия в употреблении терминов и обозначений отдельных величин. Тем не менее при использовании данных многих авторов в последующих главах оказалось необходимым принять единую систему терминов и соответствующих им буквенных символов. Везде, где это было возможно, выбирались те значения, которые используются большей частью авторов, т. е. могут рассматриваться как наиболее употребительные.

Прежде всего следует уточнить, в каком смысле понимается термин «продукция». В данной книге этот термин в согласии с наметившейся в последнее время общей тенденцией имеет то же содержание, что и термин «чистая продукция» (*net production*) некоторых авторов, главным образом пишущих на английском языке (Clarke, 1946), которые считают нужным от чистой продукции отличать «валовую продукцию» (*gross production*). Под валовой продукцией в этом случае понимают не только прирост, но и траты на обмен за тот же отрезок времени.

Укрепившееся в последнее время понимание термина «продукция» восходит к известному определению А. Тинеманна (Thienemann, 1931). Продукция видовой популяции за определенное время рассматривается как сумма приростов всех особей, как бывших в наличии к началу изучаемого периода времени, так и вновь отрожденных, включая в величину продукции не только прирост особей, оставшихся к концу периода, но и прирост, который в силу потребления, отмирания и других причин не входит в конечную биомассу популяции. Здесь, как и при

изучении роста, прирост понимается прежде всего как увеличение количества живого или органического вещества данного вида и заключенной в нем энергии (Броцкая и Зенкевич, 1936; Ивлев, 1945 и др.).

С этой наиболее распространенной точки зрения термин «валовая продукция» оказывается излишним. Он вполне эквивалентен распространенному термину «усвоенная или ассимилированная пища» (*assimilated food*), энергия и вещество которой, как известно, идет на прирост, или продукцию, и на потребность энергетического обмена (траты на обмен).

В равной мере нет надобности к термину «продукция» прибавлять прилагательное «фактическая» (*actual*).

В тех специальных случаях, когда речь идет не о фактической, а о так называемой потенциальной (*potential*) продукции, следует употреблять последний термин, что обычно и делается. Потенциальная продукция, т. е. рассчитанная величина продукции в идеальных условиях при отсутствии каких-либо ограничений роста и размножения, кроме «естественной смертности», дает представление о продукционных возможностях вида (*Embody*, 1912; Брискина, 1950; Мордухай-Болтовской, 1949; Пидгайко, 1965). В некоторых случаях может оказаться полезным сравнение этой величины с фактически достигнутой продукцией (Бекман, 1954).

Некоторые авторы (Nelson, Scott, 1962) применяют термин «кажущаяся продукция» (*apparent production*) для обозначения величины, полученной суммированием всех наблюдавшихся за рассматриваемый период времени приростов биомассы популяции. Например, если кривая биомассы за рассматриваемый период имеет три вершины, суммируются три величины, соответствующие разностям между максимальными и предшествовавшими им минимальными биомассами. В каком — близком или отдаленном — соотношении находится полученная таким путем величина с величиной продукции зависит от конкретных условий наблюдения и от особенностей объекта. Поэтому термин «кажущаяся продукция» не имеет определенного содержания и намного лучше и точнее в необходимых случаях соответствующие величины именовать «приростом биомассы», или «суммой приростов биомассы за определенный период времени».

До последнего времени, особенно авторы, пишущие на английском языке, нередко употребляют термин «продуктивность» (*productivity*) как синоним термина «продукция» (Макфедьен, 1965). В работах советских авторов укрепился термин «продуктивность» для обозначения характерной особенности данной популяции, сообщества или водоема, выражающейся в определенной — малой или большой — величине продукции. Следует признать правильным такое употребление этого термина и необходимость различать термины «продуктивность» и «продукция».

Поскольку в основе продукции лежит прирост живого вещества, эта величина получает выражение в единицах, пропорциональных единицам массы (сырой вес, сухой вес, вес органического углерода и др.) или эквивалентных им единицах энергии (калории), отнесенных ко времени (сутки, год и т. д.).

В некоторых случаях для специальных целей или как промежуточный этап расчетов продукция может быть выражена и в числе особей, отрожденных за определенное время.

Как и биомасса, численность и другие величины, характеризующие видовую популяцию в данных конкретных условиях, продукция может быть отнесена к сообществу, экосистеме или водоему в целом, или к единице объема (литр, куб. метр и т. д.), или площади (кв. метр, га и т. д.).

Наиболее содержательны величины, рассчитанные для экосистемы в целом, и затем отнесенные к единице площади. Это обеспечивает возможность сравнения продукции в различных экологических системах.

Необходимость сопоставления вторичной или промежуточной продукции с первичной и с выходом конечного продукта, например с рыбопродуктивностью, выражаемой в килограммах на 1 га, заставляет считать обязательным отнесение биомассы, численности и продукции животных к единице площади. В частности, данные по численности, биомассе и продукции фито- и зоопланктона могут быть использованы для продукционно-биологических выводов и выяснения закономерностей продукционного процесса только в том случае, когда эти величины приводятся отнесенными не только к единицам объема, но и к единицам поверхности.

В последующих главах для обозначения главнейших величин, встречающихся при расчете продукции, использован главным образом латинский алфавит.

N (в отдельных случаях n) — численность особей. Как и все последующие единицы, относящиеся к популяции, N может быть отнесен к экосистеме или водоему в целом, или к единице объема (литр, куб. метр и др.). В последнем случае N может рассматриваться как показатель плотности животных. N обычно снабжается индексом (N_0 , N_t , N_1 и т. д.) для уточнения, о какой численности идет речь: начальной, конечной или какой-либо другой стадии.

Кроме того, буквой N (без индекса) обозначена одна из констант в уравнениях роста (см. гл. 3).

w — вес (масса) одной особи. Эта величина может быть выражена в весовых единицах сырого или сухого веса, органического углерода и т. д. или в пропорциональных им энергетических единицах (калориях). Когда нужно подчеркнуть, что речь идет о среднем весе, то, как и в других таких же случаях, употребляется та же буква с чертой — $\bar{w}$.

W — предельный (дефинитивный) вес (масса) особи, выраженный в тех же единицах, что и w .

B — биомасса. Этот термин означает суммарный вес (массу) всех особей популяции или ее изучаемой части. Таким образом,

$$B = \sum_1^n w \text{ или } B = N\bar{w}. \text{ Биомасса, естественно, получает выраже-}$$

ние в тех же единицах, что и w . Иногда термин «биомасса» применяют по отношению к одной особи, без нужды заменяя им более определенные термины, как например сухой вес особи, калорийный эквивалент веса особи и др. Следует признать это нежелательным и применять термин «биомасса» только к популяции или сообществу

t — время. Соответственно N_t — численность ко времени t ; w_t — вес ко времени t и т. д. Кроме того, в других случаях t означает температуру.

D — продолжительность развития. Стадия развития, к которой относится символ, указывается индексом, например D_k — продолжительность развития копепоидита.

$D^{-1} = \frac{1}{D}$ — скорость развития, означающая долю от продолжительности развития, приходящуюся на единицу времени.

Q — общий обмен (метаболизм) особи, выраженный в единицах объема или веса потребленного кислорода, в количестве освобожденной энергии (калориях) и т. д. за единицу времени при определенной температуре.

Q/w — интенсивность обмена, выражается в тех же единицах, что и Q , но отнесенных к единице веса.

T — траты на обмен, т. е. обмен (метаболизм), выраженный в тех же единицах, что и w . Траты на обмен могут быть представлены как абсолютными величинами, когда речь идет о тратах на обмен одной или любого определенного числа особей, так и в относительных, когда траты на обмен отнесены к w . В последнем случае, который по аналогии с Q/w следовало бы обозначать T/w , — траты на обмен оказываются выраженными в долях от w за единицу времени, т. е. эта величина имеет размерность время в степени минус единица.

P — продукция популяции и прирост особи. (В работах Г. Г. Винберга и других советских авторов эта величина обозначалась русской буквой П.) Рассчитанные величины продукции оказываются выражены в тех же единицах, что и w , и отнесены ко времени.

R — рацион — количество пищи, потребленное за единицу времени особью или всей популяцией (обозначалось русской буквой Р). R может быть сопоставлен с P и T в том случае, когда он выражен в тех же единицах.

A — усвоенная или ассимилированная часть рациона. Очевидно, $A = P + T$.

P , R , A , как и T , могут быть выражены в абсолютных единицах и в относительных, имеющих размерность время в степени минус единица. В первом случае они означают некоторое количество вещества или энергии, приходящееся на одну особь или на некоторое известное число особей (популяцию) за единицу времени. Во втором — долю от ω в случае особи или от B — в случае популяции за единицу времени.

Возможно, было бы целесообразно обозначать относительные величины не прописными, а строчными буквами (p , r , a , t). Однако в опубликованных работах, как правило, это не применяется. Поэтому и в последующих главах в обоих случаях используются прописные буквы. Из контекста должно быть ясно, какой смысл они имеют в каждом отдельном случае.

E — элиминация, т. е. потребленная или устраненная иным путем часть продукции популяции. Выражается в тех же величинах, что и P .

$^{1/u}$ — усвояемость — безразмерный коэффициент, представляющий собой отношение к рациону усвоенной его части.

$$\frac{1}{U} = \frac{A}{P}, \text{ следовательно, } \frac{1}{U} P = A.$$

K_1 — коэффициент использования на рост потребленной пищи (коэффициент использования пищи первого порядка В. С. Ивлева; коэффициент экологической эффективности роста Одума и других авторов). Этот безразмерный коэффициент равен отношению прироста особи или продукции популяции к рациону $K_1 = \frac{P}{R}$.

K_2 — коэффициент использования на рост усвоенной (ассимилированной) пищи (коэффициент второго порядка В. С. Ивлева; эффективность роста тканей по Одуму) $K_2 = \frac{P}{A}$.

Другие коэффициенты и константы, встречающиеся в последующих главах, объяснены в соответствующих местах текста.

ГЛАВА 2. БИОМАССА И СПОСОБЫ ЕЕ ВЫРАЖЕНИЯ

2.1. Определение биомассы

Под биомассой следует понимать массу организмов в водоеме или на единицу площади или объема. Масса организмов может быть выражена в единицах сырого либо сухого веса, а также в пропорциональных им величинах (содержание углерода, азота, количество кислорода, необходимого для окисления органического вещества), либо в энергетических единицах.

Не рекомендуется применять термин «биомасса» по отношению к одной особи, когда речь идет о ее весе или пропорциональных ему величинах.

Некоторыми авторами в особенности в рыбохозяйственной литературе применяется термин «остаточная биомасса». Этот термин применяется без четкого определения его содержания обычно в том же смысле, что и термин «биомасса». Это излишний термин и его употребление не рекомендуется.

2. 2. Методика определения сырого, сухого весов водных организмов и их зольности

2. 2. 1. Сырой вес

При определении сырого веса используются как различные косвенные методы, так и взвешивание водных организмов. Большая часть косвенных методов заключается в определении объема тела животного. При этом удельный вес сырого вещества тела водных организмов обычно принимается равным единице. Большинство косвенных методов разработано для тех случаев, когда требуется определить сырой вес мелких, чаще всего планктонных организмов.

Одним из них является расчетный метод геометрического подобия. По этому методу форма тела организмов приравнивается к каким-либо простым геометрическим телам (шар, эллипс, цилиндр, конус и т. п.). Под микроскопом измеряются необходимые для расчета параметры, и по известным формулам рассчитывается объем. Может быть применен метод Ломана (Lohman, 1908), который для определения объема использовал

модели исследуемых организмов. Модель может быть изготовлена из пластилина на проволочных осях, длина которых пропорциональна промерам, снятым с исследуемого объекта.

Методы определения индивидуальных сырых весов по объему исследуемых организмов обладают рядом общих для них недостатков, основными из которых являются значительная трудоемкость и недостаточная точность получаемых результатов, в особенности когда тела организмов имеют сложную форму.

Кроме расчетных методов определения объема, для этой цели часто используются приборы разной конструкции, измеряющие объем организмов в пробе,— валюминометры, например валюминометр П. И. Усачева в модификации Б. С. Грезе (1948). При работе с валюминометром этого типа регистрируются изменения уровня жидкости, заполняющей прибор, до и после внесения в него исследуемых объектов, и по этим данным рассчитывается их объем.

Валюминометрические методы чаще всего применяются при определении биомассы планктона и дают удовлетворительные результаты при достаточно больших пробах (порядка нескольких сотен миллиграммов).

При определении сырого веса у сравнительно крупных объектов или при работе с достаточно большими пробами (вес от нескольких миллиграммов и выше) часто используют методы прямого взвешивания. Основная трудность, с которой сталкиваются при прямом взвешивании водных организмов, заключается в следующем. Перед взвешиванием организмы должны быть освобождены от наружной воды. При обсушивании сразу же после удаления наружной воды начинает извлекаться вода, входящая в состав тела. Уловить момент, когда организм освободился от наружной воды и еще не начал терять внутреннюю, очень трудно.

В 1960 г. появилась работа Л. Д. Резвого и Н. С. Ялынской, в которой приведена методика, исключая предварительную обсушку. Суть метода заключается в следующем: «На чашке весов прежде всего идет испарение захваченной организмами наружной воды. Пока она испаряется, не происходит испарение внутренней воды, защищенной наружными покровами. Если непрерывно следить за весом, мы сначала наблюдаем сравнительно быстрое его падение, пока не испарится вся наружная вода. Тогда в потере веса наступает остановка или хорошо заметное замедление. Далее потеря воды возобновляется, но уже более медленным темпом, так как при этом будет испаряться внутренняя вода через наружные покровы. Наблюдая за весом через равные промежутки времени, мы можем построить кривую потери веса. Момент исчезновения поверхностной воды будет отмечен или полной остановкой, горизонтальным участком кривой или перегибом кривой, за которым она станет более

пологой. Вес, соответствующий остановке или перегибу, и будет истинным весом организма».

Однако этот метод не всегда дает четкие результаты. Так, в работе Л. М. Сущени и С. Н. Ветровой (1957) показано, что очень часто кривые падения веса во времени не имеют четко выраженного перегиба и поэтому неясно, какая из точек соответствует прекращению испарения внешней воды. Аналогичные результаты были получены Л. И. Лебедевой при работе с некоторыми планктонными ракообразными и А. П. Павлютиным при работе с хирономидами (неопубликованные данные). Таким образом, метод Л. Д. Резвого и Н. С. Ялынской не может быть рекомендован для определения сырого веса водных организмов.

Для определения количества наружной воды предлагались методы, при которых предварительно взвешенные животные помещаются в раствор определенного вещества известной концентрации. Вместе с организмами вносится некоторое количество воды, которое определяется по степени разведения раствора. Н. С. Гаевская (1938) для этой цели использовала раствор глюкозы и предложила вторую, более чувствительную модификацию этого метода.

Организмы помещаются в раствор глюкозы с известной концентрацией, а затем переносятся в бюкс с известным количеством воды. Для того чтобы найти количество внесенной вместе с животными внешней воды, в бюксе методом Хагедорна и Иенсена определяется количество раствора глюкозы, попавшего сюда при внесении животных, которое принимается равным количеству наружной воды. Этот метод сравнительно громоздок и трудоемок и, видимо, поэтому не получил широкого распространения в практике гидробиологических исследований.

Большинство авторов, разрабатывая различные варианты определения сырого веса методом прямого взвешивания, пошли по пути стандартизации времени и способов обсушивания организмов. Так, например, Е. В. Боруцкий (1934) при определении сырого веса бентосных организмов рекомендует одностороннее обсушивание. С. Н. Уломский (1951) при работе с планктонными организмами предлагает обсушивать пробу до прекращения появления мокрых пятен на фильтровальной бумаге. Этот же способ обсушивания предлагает Ф. Д. Мордухай-Болтовской (1954).

Практика применения различных способов определения сырого веса планктонных организмов показывает, что метод С. Н. Уломского дает сравнительно хорошие результаты. По-видимому, этот метод может быть применен и при определении сырого веса бентосных организмов. Приведем этот метод в изложении автора.

«Животные, перенесенные на часовое стекло и просчитанные под биноклем или штативной лупой, всасываются в трубку

пипетки. После того как оседающие организмы сконцентрируются в нижнем конце пипетки, они с 3—4 каплями воды переносятся на вырезанный из мельничного газа (№ 20—25) квадратик материи площадью 2 см², положенный на колечко, лежащее на фильтровальной бумаге. Капля воды с заключенными в ней животными в течение некоторого времени не успевает смочить газ и не впитывается фильтром. Захватив пинцетом одну из сторон квадратика, придерживаем препаровальной иглой другую, пока капля воды не просочится, впитанная фильтром. Прошедшая через газ капля должна возможно меньше смочить нижнюю сторону материи и не растечься. Влажные кружки на газе должны иметь одинаковую площадь, что достигается равным числом капель. На смоченной поверхности газа в один слой обычно равномерно располагаются организмы. После этого газ с организмами опускают на сухой фильтр и, приподнимая, а затем прижимая его иглой с пинцетом, подсушивают до тех пор, пока на бумаге перестанет оставаться влажный след. После этого квадратик газа с организмами переносят в бюксу, закрывают крышкой и взвешивают. Взвешивание повторяют. Для этого газ споласкивают в часовом стекле и просушивают до постоянного веса, а организмы просчитываются и снова наносятся пипеткой на сухой кусочек газа. Берется среднее из двух взвешиваний».

Тщательное и точное соблюдение условий и времени обсушки позволяет получать результаты с ошибкой 5% и менее.

Определение сырого веса моллюсков, особенно пластинчатожаберных, часто сопряжено с большими погрешностями за счет воды, содержащейся в мантийной полости. Поэтому перед взвешиванием моллюсков нужно удалять воду из мантийной полости. У мелких видов для этого достаточно проколоть тонкой препаровальной иглой раковину, при помощи фильтровальной бумаги извлечь полостную жидкость и только после этого производить взвешивание.

При определении сырого веса гидробиологам в большинстве случаев приходится работать с фиксированным материалом. Известно, что вес фиксированных формалином организмов может отличаться от веса живых организмов. По данным Е. В. Боруцкого (1934), вес фиксированных животных изменяется в процессе хранения и стабилизируется лишь после 4 месяцев. Для бентосных организмов разница в весе между фиксированными и живыми организмами порядка 2—4%. Для планктонных организмов различия сырого веса у фиксированных и живых организмов еще очень плохо изучены.

Методы определения сырого веса требуют дальнейшей разработки. В настоящее время для массовых определений сырого веса может быть рекомендован метод С. Н. Уломского. При определении сырого веса фиксированных организмов следует

учитывать изменения сырого веса, возникающие за счет фиксации. Необходимо дальнейшее накопление данных по различию сырых весов фиксированных и нефиксированных объектов.

2.2.2. Сухой вес

Под сухим весом следует понимать постоянный вес полностью обезвоженного вещества тела исследуемых организмов. Применяется несколько способов высушивания биологического материала до постоянного веса: высушивание в эксикаторах над различными осушителями (CaCl_2 , H_2SO_4 , силикогель и т. п.), высушивание под вакуумом, лиофильная сушка, сушка в инфракрасных лучах, высушивание проб в сушильном шкафу.

При массовых определениях сухого веса немаловажным условием является количество времени, затрачиваемое на доведение пробы до постоянного веса. Высушивание пробы в эксикаторе требует для достижения постоянного веса пробы в 15—20 мг 20—25 дней (Lovegrove, 1962), в то время как в сушильном шкафу эта же навеска достигает постоянного веса за несколько часов. Поэтому в практике гидробиологических исследований при определении сухого веса чаще всего применяется простой и быстрый метод высушивания проб в сушильном шкафу. Остальные способы используются значительно реже в основном для специальных целей, когда следует опасаться окисления липидов и других легко окисляющихся соединений.

Разные авторы при высушивании проб биологического материала в сушильном шкафу рекомендуют различные температуры в интервале 50—105°. Известно, что величины постоянного веса, полученные при разных температурах, несколько различаются. Однако различия эти столь невелики, что при массовых определениях сухого веса ими можно пренебречь. Например, по неопубликованным данным А. П. Павлютина, постоянный вес *Chironomus thummi*, полученный при 50°, отличался от постоянного веса, полученного при 105°, всего на 3,5%. Продолжительность высушивания после достижения постоянного веса при температурах не выше 105° на результаты определений не влияет.

Так как результаты определения сухого веса при температурах 100—105° незначительно отличаются от результатов, полученных при более низких температурах, а процесс сушки при использовании высоких температур значительно ускоряется, массовые определения сухого веса водных организмов следует проводить при температуре высушивания 100—105°. При этой температуре навески 100—300 мг сырого веса достигают постоянного веса за 2—3 часа.

При определении сухого веса следует обращать внимание на тип весов, с тем чтобы точность определений была не менее ± 1 —3%.

2. 2. 3. Определение золы

Количество золы у различных представителей одного и того же вида может колебаться в значительных пределах и зависит, по-видимому, от экологических условий и физиологического состояния организмов. В табл. 2. 2. 1 приведен пример, показывающий, насколько велики могут быть колебания содержания золы в тканях животных определенного вида.

Т а б л и ц а 2.2.1

Содержание золы в тканях тела некоторых пресноводных моллюсков (по Т. И. Биргер, 1961) в процентах от сухого вещества

Вид	Среднее содержание	$\pm \sigma$	Коефф. вариации
<i>Unio tumidus</i>	15,8	4,8	30,3
<i>Monodacna colorata</i>	11,3	3,3	29,1
<i>Unio pictorum</i>	12,8	5,9	42,2
<i>Viviparus viviparus</i>	30,3	6,0	19,8
<i>Anodonta piscinalis</i>	14,1	2,0	15,4
<i>Dreissena polymorpha</i>	17,5	2,7	15,4

Для определения содержания золы в теле водных организмов чаще всего используется метод прокаливания проб в муфельной печи. Известно, что на результат сильно влияет температура, при которой происходит прокаливание пробы. Некоторые соли, входящие в состав минеральной фракции тела водных организмов, при определенных температурах разлагаются с выделением газообразных продуктов, что приводит к потере веса минеральной фракции, остающейся после прокаливания пробы.

По данным Гроу, Джонса и Матьюз (Grove, Jones and Mathews, 1960), при температуре свыше 550° происходят значительные потери К и Na. В интервале же $400-450^{\circ}$ длительное прокаливание не вызывает заметной потери этих элементов.

Основным скелетным материалом у многих водных беспозвоночных служит CaCO_3 . Пейн (Paine, 1964) показал, что это соединение интенсивно разлагается при температуре свыше 550° , с образованием CaO . Это может снизить величину минерального остатка на 44%. Процесс разложения минеральных солей после достижения критической температуры происходит очень резко в небольшом температурном интервале (рис. 2.2.1).

При определении зольности следует учитывать, что внутри муфельной печи может создаваться значительный температурный градиент (до 50°). Поэтому во избежание его влияния на ре-

зультат определения тигли с пробами следует помещать компактно в среднюю часть муфельной печи на равном расстоянии от передней и задней стенок.

Иногда содержание золы определяют по количеству минеральных веществ, оставшихся в калориметрической бомбе после сгорания при температурах, близких к 1000° , органического вещества пробы. Результаты определения золы, полученные

подобным методом, всегда несколько занижены вследствие термического разложения некоторых солей. (Подробнее вопросы, связанные с определением золы этим методом, будут рассмотрены в разделе 2.3.2.)

При определении содержания золы у водных организмов, скелетный материал которых представлен в основном CaCO_3 (например, моллюски с раковиной), значительные ошибки могут возникать из-за недоучета кристаллизационной воды, сцепленной с CaCO_3 . При высушивании этих организмов при температурах вплоть до 105° кристаллизационная вода остается, а при

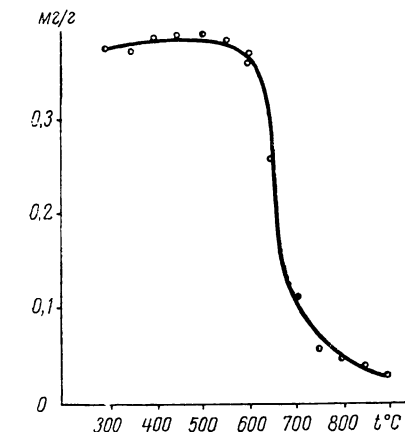


Рис. 2.2.1. Содержание калия в золе в зависимости от температуры прокаливания проб в муфельной печи (Grove et al., 1960).

прокаливании пробы полностью теряется. Следует рекомендовать прокаливание проб в муфельной печи при температурах $500\text{—}550^{\circ}$ (не выше). Для полного сгорания органического вещества навески порядка 100 мг сухого веса достаточно 20—24 часов прокаливания.

Определение золы в теле моллюсков следует проводить, предварительно освободив его от раковины, и анализировать только мягкие ткани.

2. 3. Калорийность вещества тела водных организмов и методы ее определения

2. 3. 1. Калорийность вещества тела животных

Для того чтобы выразить массу вещества тела исследуемых организмов в энергетических единицах, необходимо знать его калорийность. Под калорийностью следует понимать энергетическую ценность единицы массы исследуемого вещества. Однако гидробиологи этим термином часто обозначают и число калорий,

заклученное в теле отдельного организма, и биомассу, выраженную в калориях, что приводит к некоторой путанице. Поэтому следует строго различать энергетическую ценность, или энергетический эквивалент веса организма (размерность этой величины — калории на организм); энергетическую ценность, или энергетический эквивалент биомассы (размерность — калории на 1 м^3 , калории на 1 м^2 , калории на водоем и т. д.); калорий-

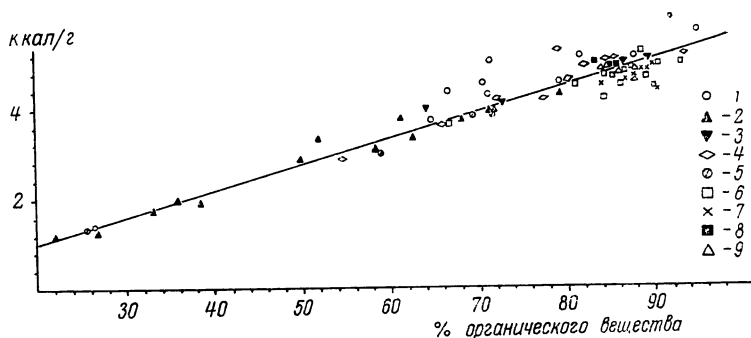


Рис. 2.3.1. Зависимость калорийности сухого вещества тела водных организмов от содержания органического вещества.

1 — пресноводный планктон по Генгу (из работы Винберга и др., 1934), 2 — планктон Черного и Азовского морей (по Виноградовой, 1958), 3 — морские организмы (по Виноградовой, 1958), 4 — сравнительные данные по ракообразным, 5 — *Gammarus marinus*, 6 — сравнительные данные по *Lamellibranchiata*, 7 — *Mytilus galloprovincialis*, 8 — *Pachygrapsus marmoratus*, 9 — *Pecten ponticus* (4–9 по Аблямитовой-Виноградовой, 1949).

ность — энергетическую ценность организма, отнесенную к единице веса (размерность — калории на 1 г сырого, сухого либо сухого беззольного вещества).

Накопленные данные показывают, что калорийность сухого вещества тела водных организмов колеблется в широких пределах от 0,2 до 8,0 ккал/г, что обусловлено в основном разным соотношением минеральной и органической фракций. Относительно меньшее значение имеют различия в химическом составе органического вещества тела разных организмов.

А. П. Остапеня и А. И. Сергеев (1963) показали, что калорийность сухого вещества самых разнообразных морских и пресноводных, планктонных и бентосных организмов прямо зависит от соотношения между органической и минеральной фракциями сухого вещества (рис. 2.3.1). Эта зависимость описывается уравнением:

$$Y = 0,0559X \text{ при } \sigma_{Y/X} = 0,28 \text{ ккал/г,}$$

где Y — калорийность сухого вещества в килокалориях на 1 г, X — процент органического вещества в пробе.

Квадратическое отклонение $\sigma_{Y/X}$, рассчитанное для приведенного выше уравнения, показывает, что 68% данных отклоняется от расчетных величин на $\pm 5\%$. Это позволяет с достаточной для многих практических целей точностью рассчитать калорийность сухого вещества по приведенному выше уравнению, когда известно содержание золы.

Из уравнения следует, что калорийность органического вещества различных водных организмов с вероятностью 0,997 лежит в пределах $5,59 \pm 3\sigma$, т. е. колеблется в пределах 4,74—6,42 ккал/г орг. в-ва при наиболее вероятном значении 5,6 ккал/г орг. в-ва.

Практически совпадающие средние величины калорийности органического вещества (5,6—5,8 ккал/г орг. в-ва) приводятся в работах американских авторов (Slobodkin and Richman, 1961; Comita, Schindler, 1963; Paine, 1964). Таким образом, в настоящее время довольно твердо установлено, что калорийность органического вещества водных организмов в огромном большинстве случаев близка к 5,6—5,8 ккал/г орг. в-ва. Отклонения от этой величины обусловлены колебаниями химического состава органического вещества и в некоторой степени отражают экологические условия и физиологическое состояние организмов (Slobodkin, 1961).

Соотношение между белковой и углеводной фракциями сравнительно мало влияет на калорийность, так как энергетические эквиваленты этих веществ близки (5,65 и 4,10 ккал/г). Основное влияние на калорийность оказывают колебания липидной фракции тела водных организмов. Содержание жира в тканях водных организмов, тесно связанное с экологическими условиями их обитания и физиологическим состоянием, изменяется иногда в весьма значительных пределах. По данным Бэджа и Джеди (Birge and Juday, 1922), *Daphnia pulex* в период размножения содержит 21% жира, тогда как в другое время — 3,9%. По этим данным Ричман (Richman, 1958) нашел, что калорийность неполовозрелых дафний равна 5,05 ккал/г орг. в-ва, половозрелых — 6,09 ккал/г орг. в-ва, т. е. калорийность размножающихся дафний на 20% выше.

У некоторых водных организмов наблюдаются значительные сезонные колебания в содержании жира, обусловленные различными причинами. В некоторых случаях это связано с тем, что пища для данного организма доступна в течение определенного периода. За это время животное должно накопить достаточное количество богатых энергией веществ, с тем чтобы обеспечить свои энергетические потребности на тот период, когда оно будет испытывать недостаток пищи (Copover, 1962). Иногда сезонные колебания содержания жира, а следовательно и калорийности, вызваны тем, что размножение, переход из одной стадии в другую или иные проявления жизнедеятельности организмов, свя-

занные с изменением содержания жира, приурочены к определенным сезонам года (Fischer, 1962). В значительной степени содержание жира в теле водных организмов зависит от температуры, что также вызывает сезонные колебания в содержании жира, сказывающиеся на калорийности органического вещества.

Различия в химическом составе могут иногда довольно существенно влиять на калорийность органического вещества. Представим себе два гипотетических организма с предельно высоким и с предельно низким содержанием жира. Органическое вещество первого на 80% состоит из углеводов и на 20% из белковых соединений, а второго на 30% представлено белками и на 70% липидами. В первом случае калорийность органического вещества будет равна 4,4 ккал/г орг. в-ва, во втором — 8,3 ккал/г орг. в-ва. Следует обратить внимание на первую величину. В литературе иногда встречаются величины калорийности органического вещества, близкие к 4,4 ккал/г орг. в-ва и даже более низкие. Ясно, что столь низкие величины калорийности объясняются ошибкой либо в определении калорийности, либо в определении содержания золы. Величины калорийности органического вещества ниже 5 ккал/г орг. в-ва должны настораживать исследователя, поскольку организмы с подобной калорийностью встречаются довольно редко.

Колебания калорийности органического вещества, обусловленные различиями в химическом составе, должны учитываться гидробиологами. Однако тот факт, что калорийность органического вещества самых разнообразных организмов независимо от их видовой принадлежности в большинстве случаев близка к 5,6 ккал/г орг. в-ва, позволяет использовать эту величину при приближенных расчетах.

Для получения более точных данных во всех случаях, когда это возможно, величину калорийности следует определить экспериментально.

2.3.2. Прямая калориметрия

Для определения калорийности методом прямой калориметрии пользуются прибором, называемым калориметрической бомбой. Суть метода заключается в сжигании пробы в избытке кислорода под повышенным давлением в бомбе, погруженной в воду. Количество выделившейся при сгорании исследуемого вещества энергии определяется по повышению температуры воды. Чтобы обеспечить полное сгорание, навеска исследуемого вещества брикетирована в небольшую таблетку, которая подвешивается на запальной проволоке между двумя электродами, введенными в бомбу. Бомба заполняется кислородом под давлением 25—30 атм и погружается в калориметрический сосуд, заполненный водой. При подаче напряжения на электроды, накоротко

замкнутые запальной проволокой, происходит зажигание пробы. Повышение температуры воды, вызванное теплом, выделившимся при сгорании пробы, регистрируется при помощи специального термометра с точностью до $0,002^{\circ}$. По этим данным, исходя из веса пробы, рассчитывается калорийность исследуемого вещества.

Метод прямой калориметрии позволяет определить величину так называемой физической калорийности, т. е. то количество тепла, которое освобождается при полном окислении органического вещества. При точном соблюдении всех условий измерения можно определить теплоту сгорания с точностью до $0,1\%$ (Дроздов, 1962). Практически при работе с биологическим материалом точность определений порядка 1% (Фаустов и Зотов, 1965). Высокая репрезентативность получаемых результатов объясняет все более частое использование метода прямой калориметрии при гидробиологических и экологических исследованиях.

Определение калорийности методом прямой калориметрии можно совместить с определением золы (Golley, 1961), так как после сгорания органического вещества в калориметрической бомбе остается минеральная фракция исследуемой пробы. Однако при подобных определениях следует помнить, что процесс сгорания органического вещества в калориметрической бомбе протекает при температуре, близкой к 1000° . При такой температуре происходит разложение некоторых солей, что может обусловить существенную ошибку в определении золы. По данным Пейна (Paine, 1964), при определении золы в теле некоторых моллюсков эта ошибка колеблется в пределах $5\text{—}33\%$. По неопубликованным данным А. П. Остапени, для проб тотального морского планктона результаты определения золы в калориметрической бомбе занижены в среднем на 15% . Понятно, что такие погрешности в определении количества минеральных веществ искажают результаты расчета калорийности, отнесенные к органическому веществу пробы. Кроме того, на результатах определения калорийности могут сказаться эндотермические процессы, сопровождающие термическое разложение солей. По данным Пейна (Paine, 1966), при зольности, меньшей чем 25% , влияние эндотермического разложения солей не существенно. При 50% золы следует вводить поправку в $3\text{—}4\%$ от определенной величины калорийности.

Нет нужды подробно останавливаться на методике определения калорийности методом прямой калориметрии, поскольку каждая калориметрическая установка снабжена обстоятельной инструкцией по проведению калориметрического анализа. Следует отметить, что при работе с наиболее часто встречающимися в лабораториях калориметрическими бомбами типа «Крекер», Бертело, СКБ-52 для достижения хороших результатов требуются навески исследуемого материала порядка $0,5\text{—}1,5$ г сухого

веса. Столь высокие навески значительно ограничивают возможности применения метода прямой калориметрии при гидробиологических исследованиях. Использование микрокалориметров, позволяющих работать с навесками порядка 50 мг (Mc-Evan, Andersen, 1951; Slobodkin, Richman, 1960), значительно расширяет возможности применения метода прямой калориметрии. К сожалению, микрокалориметрические установки пока еще не получили распространения в гидробиологических лабораториях в Советском Союзе и практически не доступны для большинства исследователей.

2.3.3. Методы мокрого сжигания

Суть этих методов заключается в том, что исследуемую пробу обрабатывают раствором сильного окислителя, например, $K_2Cr_2O_7$, KJO_3 . По разности между исходным количеством окислителя и оставшимся после окисления пробы рассчитывают количество кислорода, затраченное на окисление органического вещества. По этим данным с помощью оксикалорийного коэффициента определяется калорийность исследуемого вещества.

Несомненным достоинством методов мокрого сжигания является то, что при сравнительной простоте и доступности они позволяют с достаточной точностью ($\pm 3-5\%$) определить калорийность даже в таких небольших навесках, как 0,5—1,0 мг сухого веса, что значительно превосходит возможности современных микрокалориметрических установок.

Несмотря на большие различия химического состава, количество энергии, приходящееся на одну весовую или объемную единицу кислорода, необходимого для полного окисления разных органических веществ (оксикалорийный коэффициент), колеблется незначительно. Оксикалорийные коэффициенты белков, жиров и углеводов равны соответственно 3,305, 3,280, 3,529 ккал/г O_2 . В работах Г. Г. Винберга и др. (1934) и В. С. Ивлева (Ivlev, 1934) рассчитаны оксикалорийные коэффициенты для различных водных беспозвоночных животных. Эти коэффициенты различались в очень узких пределах от 3,33 до 3,49 ккал/г O_2 . Средний оксикалорийный коэффициент 3,38 или округленно 3,4 ккал/1 г O_2 общепринят в настоящее время и широко применяется гидробиологами при определении калорийности методами мокрого сжигания.

Методы мокрого сжигания позволяют определить массу окислившегося вещества в весовых единицах. Для этого необходимо знать величину кислородного эквивалента органического вещества.

Некоторые авторы при пересчете результатов потребления кислорода на количество окислившегося вещества применяют кислородный эквивалент, равный 1,14—1,20 мг O_2 /мг орг. в-ва.

Эти величины соответствуют кислородному эквиваленту углеводов. Поскольку органическое вещество тела водных организмов представлено не только углеводами, то понятно, что использование кислородного эквивалента углеводов приводит к ошибочным результатам.

Б. А. Скопинцев (1947) на основании химического состава морского планктона, приведенного в работе Брандта и Рабена (Brandt, Raben, 1919), и химического состава пресноводного планктона, по данным Бэджа и Джеди (Birge and Juday, 1922), считает возможным в среднем для планктона принять величину кислородного эквивалента, равную 1,50 мг O_2 /мг орг. в-ва. Эта величина широко используется в настоящее время различными авторами.

Однако на основании следующих соображений она кажется несколько заниженной. Как уже указывалось, калорийность органического вещества тела водных организмов в среднем равна 5,6 ккал/г орг. в-ва. Эта величина обоснована различными авторами на достаточно большом материале. Оксикалорийный коэффициент, равный 3,38 кал/мг O_2 , ни у кого не вызывает сомнения. Имея величины средней калорийности планктона и оксикалорийного коэффициента, можно, разделив первую на вторую, вычислить кислородный эквивалент органического вещества. Полученная величина равна 1,65 мг O_2 /мг орг. в-ва, что на 10% выше кислородного эквивалента, предложенного Б. А. Скопинцевым.

Из методов мокрого сжигания наибольшей популярностью пользуется бихроматное окисление. В практику лимнологических исследований этот метод впервые был введен в Советском Союзе Г. Г. Винбергом и др. (1934) и в разных модификациях стал широко применяться вначале на пресных (Винберг и Платова, 1951; Винберг и Захаренков, 1950; Винберг, 1954; Вотинцев, 1955; Кузнецов, 1945; Николаева и Скопинцев, 1964), а в последнее время и на морских водах (Strickland, 1960; Сушня и Михалкович, 1961; Сушня, 1961; Финенко, 1965; Остапеня и Ковалевская, 1965).

Существуют различные модификации метода хромового окисления. Разные авторы рекомендуют применять хромовую смесь с различной концентрацией бихромата. Так, по И. В. Тюрину (1931), окисление ведется 0,4 н. хромовой смесью, В. С. Ивлев (1934) рекомендовал применять 0,2 н. смесь. Т. Н. Сивко (1960) исследовала полноту окисления органического вещества речной воды 0,1 и 0,4 н. растворами хромовой смеси и не обнаружила разницы в полноте окисления. По данным Мациолек (Maciolek, 1962), практически одинаковое окисление дают растворы хромовой смеси в интервале нормальностей 2,00—0,05. Следовательно, концентрация бихромата может быть выбрана произвольно в пределах указанного интервала. Однако следует помнить, что

применение более концентрированного раствора бихромата увеличивает ошибку за счет неточностей при отмеривании окислительной смеси.

Большое влияние на скорость и полноту окисления оказывает соотношение между водой и серной кислотой в окисляющей смеси. Фрейдеман и Кендел (Friedemann and Kendall, 1924) показали, что при окислении органических веществ биологического происхождения скорость и полнота окисления значительно увеличиваются при использовании смеси, содержащей малое количество воды. Однако бихромат калия в хромовой смеси, приготовленной на концентрированной серной кислоте, при температуре свыше 150° начинает разлагаться. Эти свойства хромовой смеси обусловили два варианта окисления органического вещества бихроматом калия. В первом варианте применяется хромовая смесь, приготовленная на концентрированной серной кислоте, и окисление ведется при относительно низких температурах (порядка 100°) в течение 30—120 минут. Во втором варианте применяется хромовая смесь, приготовленная на разбавленной серной кислоте, и окисление ведется при высоких температурах нагревания ($180—200^{\circ}$) в течение 5 минут.

Количество кислорода, затраченного на окисление пробы, определяют по разности между начальным количеством $K_2Cr_2O_7$ и количеством оставшегося после окисления непрореагировавшего бихромата. Количество бихромата в пробе можно определить различными способами. Чаще всего применяются следующие.

1. Иодометрическое определение бихромата калия. При прибавлении KJ к окисляющей смеси происходит выделение иода в количестве, эквивалентном наличному бихромату. Выделившийся иод оттитровывается гипосульфитом.

2. Бихромат калия оттитровывается серноокислым железом в присутствии индикатора дифениламина. Чтобы обеспечить четкий переход от красно-голубого цвета к ярко-зеленому, в титруемый раствор хромовой смеси добавляется несколько миллилитров фосфорной кислоты, устраняющей влияние ионов окисного железа.

3. Вместо серноокислого железа для титрования часто применяют более стойкий раствор соли Мора. При использовании в качестве индикатора дифениламина четкий переход окраски в конце титрования получается при использовании 0,2—0,1 н. растворов серноокислого железа или соли Мора (Николаева, 1953). Столь концентрированный раствор дает слишком большую ошибку титрования. Замена дифениламина на фенилатраниловую кислоту (Симаков, 1957) позволяет получить четкий переход окраски в конце титрования 0,02 н. раствором соли Мора, причем применение фосфорной кислоты для увеличения контрастности перехода не требуется.

4. Количество бихромата в растворе можно определить фотометрически, измеряя поглощение света раствором окисляющей смеси при длине волны 440 мμ.

Таким образом, существующие варианты метода хромового окисления отличаются как условиями, при которых протекает реакция окисления (концентрация окисляющей смеси, температура, продолжительность нагрева), так и способами регистрации результатов окисления.

Советскими гидробиологами применяются две модификации хромового окисления. В основу одной из них положен метод, разработанный на Косинской лимнологической станции (Винберг и др., 1934). Окисление в этой модификации ведется 0,2 н. раствором $K_2Cr_2O_7$ в концентрированной серной кислоте без катализатора при двухчасовом нагревании на водяной бане. В основе другой модификации лежит метод И. В. Тюрина (1934). Здесь окисление производится 0,4 н. раствором $K_2Cr_2O_7$ в серной кислоте, разведенной водой в отношении 1:1 при пятиминутном кипячении. Окисление производится в присутствии катализатора.

Эти широко применяемые модификации метода хромового окисления не дают полного окисления органического вещества тела водных организмов, а получаемые результаты в значительной мере зависят от химического состава окисляемого органического вещества. Первый вариант метода хромового окисления дает результаты, заниженные в среднем на 25% в основном за счет недоокисления белковых веществ (Ивлев, 1934). Второй вариант дает результаты, заниженные на 28% в основном за счет недоокисления липидов.

Значительно более полного окисления органических веществ можно достигнуть, сжигая их в растворе бихромата калия в концентрированной серной кислоте при достаточно сильном нагревании. Однако, как уже отмечалось, при этом возникают затруднения, связанные со значительным и неравномерным разложением бихромата калия. Тем не менее оказалось возможным подобрать температуру, при которой органические вещества окисляются достаточно полно, и при этом не происходит разложения бихромата калия в концентрированной серной кислоте (Симаков и Ципленков, 1961). На основании этих данных была разработана модификация метода хромового окисления, позволяющая определять calorийность органического вещества тела водных организмов при полноте окисления, равной 90% (Остапеня, 1965).

В колбу для сжигания (объем 100 мл) вносится навеска 0,5—4,0 мг сухого тщательно размельченного исследуемого вещества. Окисление производится 10 мл 0,1 н. $K_2Cr_2O_7$ в концентрированной H_2SO_4 в присутствии катализатора (100 мг Ag_2SO_4). Колбы нагреваются в течение 15 минут при температуре 140° в сушильном шкафу с терморегуляцией. Для того чтобы избавиться от

существующего в шкафу градиента температуры и обеспечить равномерный нагрев проб, шкаф оборудуется простым дополнительным устройством, создающим внутри него два противоположно направленных потока воздуха, за счет чего происходит выравнивание температуры во всем нагреваемом объеме. Это устройство представляет собой введенную внутрь шкафа ось, на которую насажены металлические лопасти, создающие противоположно направленные потоки воздуха. Ось вращается электромотором, укрепленным на внешней стенке сушильного шкафа.

После нагревания колбам дают остыть и к их содержимому медленно, обмывая стенки горлышка колбы, добавляется 15 мл дистиллированной воды. При этом содержимое колб сильно разогревается. После остывания избыток бихромата оттитровывается 0,02 н. раствором соли Мора в присутствии фенилантраниловой кислоты.

Этот вариант метода хромового окисления, сохранив все основные достоинства методики И. В. Тюрина, позволил значительно увеличить полноту окисления органического вещества и может быть рекомендован для определения калорийности вещества тела водных организмов.

При определении калорийности органического вещества тела водных организмов применяется метод иодатного окисления (Биргер, 1961; Карзинкин и Тарковская, 1960; Махмудов, 1964). Иодат калия является сильным окислителем и в кислой среде в присутствии органического вещества разлагается с выделением кислорода, который окисляет органическое вещество пробы.

Г. С. Карзинкин и О. И. Тарковская (1960) предложили модификацию метода иодатной окисляемости для определения калорийности в сравнительно небольших пробах. По этому методу в колбу объемом 300 мл с притертым обратным холодильником вносится навеска сухого вещества от 8 до 15 мг. Туда же добавляется 3 мл 5%-ного раствора KJO_3 и 20 мл концентрированной серной кислоты. Содержимое колбы кипятится в течение часа. После остывания к совершенно прозрачной слегка желтоватой жидкости, находящейся в колбе, добавляется 50 мл дистиллированной воды. При этом происходит выделение свободного иода. Колба нагревается (не до кипения) до полного исчезновения окраски и запаха иода, а ее содержимое разбавляется 100 мл воды. Туда же вносится по 10 мл 10%-ного раствора иодистого калия и на 10 минут колбу помещают в темноту. Выделившийся при этом иод, количество которого эквивалентно не израсходованному на окисление остатку иодата калия, оттитровывается 0,1 н. раствором гипосульфита. С помощью этого метода достигается полнота окисления, близкая к 90%. Аналогичную степень окисления дает описанный выше метод бихроматного окисления. Оба приведенных метода мокрого сжигания (иодатный и бихроматный) вполне пригодны для определе-

ния калорийности вещества тела водных организмов, однако метод бихроматного окисления более удобен при работе с большими сериями проб исследуемого материала.

2.3.4. Расчет калорийности по химическому составу исследуемой пробы

Все органические вещества характеризуются определенными величинами теплоты сгорания. Отсюда, если определен химический состав органической фракции исследуемых организмов и известны калорийные эквиваленты найденных веществ, нетрудно рассчитать калорийность исследуемых организмов.

Органическое вещество тела различных организмов принято подразделять на три крупные группы: жиры, белки и углеводы. При сжигании в калориметре эти вещества в среднем выделяют следующие количества тепла: белки 5,65, жиры 9,45 и углеводы 4,10 ккал/г. Эти средние величины приводятся в известной сводке Броди (Brody, 1945) со ссылкой на работы Фрейса, Аутвотера и Брианта, Бенедикта и Аутвотера, Рубнера и ряда других авторов. Отдельные вещества, входящие в состав белков, жиров и углеводов, могут иметь несколько отличающиеся величины калорийности. Так, например, в группе углеводов калорийность глюкозы равна 3,8 ккал/г, сахарозы — 4,0 ккал/г, крахмала и гликогена — 4,2 ккал/г (Kleiber, 1961). Для жиров некоторые авторы считают возможным принять калорийный эквивалент равным не 9,45, а 9,30 ккал/г, хотя в большинстве работ все же приводится первая величина (Brody, 1945; Richman, 1958; Kleiber, 1961).

Если состав органического вещества исследуемой пробы выражен в процентах, то калорийность рассчитывается по формуле

$$\frac{5,65Б + 4,10У + 9,45Ж}{100} = \text{ккал/г}, \quad (2.3.1)$$

где Б, У, Ж — процентное содержание соответственно белков, углеводов и жиров.

Поскольку при подобном расчете используются калорийные эквиваленты, полученные при сжигании белков, жиров и углеводов в калориметрической бомбе, результат расчета калорийности должен соответствовать данным, получаемым методом прямой калориметрии, т. е. так называемой физической калорийности.

Жиры и углеводы при сгорании в калориметре и организме дают одни и те же продукты (CO_2 и H_2O), поэтому их физическая калорийность равна физиологической. Физическая и физиологическая калорийности белков и других азотсодержащих веществ могут значительно различаться, так как в организме азот-

содержащие вещества пищи не окисляются полностью и поэтому физиологическая калорийность азотистых соединений ниже физической.

Животные разных систематических групп экскретируют различные конечные продукты азотистого обмена. Так, например, основным конечным продуктом азотистого обмена для большинства водных беспозвоночных и пресноводных рыб является аммиак NH_3 , для многих насекомых, пресмыкающихся и птиц — мочевая кислота $\text{C}_5\text{H}_4\text{N}_4\text{O}_5$. Амфибии, морские рыбы и млекопитающие в основном экскретируют мочевины $\text{N}_2\text{H}_4\text{CO}$ (Коштоянц, 1950). Конечные продукты азотистого обмена обладают различной энергетической ценностью, отсюда физиологическая калорийность белковых соединений для животных различных групп будет несколько отличаться.

При средней физической калорийности белка 5,65 ккал/г физиологически доступная энергия белковых веществ для животных, окисляющих белок до аммиака, равна 5,5 ккал/г, для животных, экскретирующих мочевины и мочевую кислоту, — соответственно 4,8 и 4,3 ккал/г.

По отношению к млекопитающим некоторые авторы учитывают, что с мочой может выводиться не только мочевина, но и другие вещества, например креатинин. В этом случае калорийный эквивалент белка будет не 4,8 ккал/г, а несколько ниже. Броди (Brody, 1945) и Ласк (Lusk, 1928) принимают его равным 4,3 ккал/г. С учетом того, что при смешанной диете белки в организме человека в среднем усваиваются на 85%, каждый грамм потребленного белка при окислении продуцирует 4,1 ккал (Rubner, 1902; König, 1904). Эта величина прочно вошла в литературу по вопросам физиологии питания наряду с эквивалентами 9,3 ккал/г для жира и 4,1 ккал/г для углеводов (Бурштейн, 1963; Таблицы химического состава и питательной ценности пищевых продуктов, 1961).

Эти же эквиваленты, часто называемые коэффициентами Рубнера, некритически принимаются многими авторами для расчета калорийности водных организмов по химическому составу (Виноградова, 1960, 1961; Кизеветтер, 1954; Маляревская и Биргер, 1965; Костылев, 1965).

Несомненно, что при использовании коэффициентов Рубнера полученные расчетным способом величины калорийности несколько ниже истинных вследствие того, что продукты азотного обмена у водных беспозвоночных и пресноводных рыб в основном представлены аммиаком, а не мочевиной. Кроме того, введенная Рубнером поправка на усвояемость белка в организме человека вряд ли может быть обоснованно применена по отношению к водным организмам, усвояемость корма у которых может колебаться в значительных пределах и пока еще недостаточно изучена.

Как показал А. П. Остапеня (1968), использование коэффициентов Рубнера для расчета калорийности водных организмов по их химическому составу приводит к результатам, которые на 18% ниже данных, получаемых методом прямой калориметрии, в то время как расчет калорийности с использованием коэффициентов 5,65 для белков, 9,45 для жиров и 4,10 для углеводов дает результаты, практически совпадающие с данными, получаемыми при сжигании пробы в калориметре.

Таким образом, применение при гидробиологических исследованиях коэффициентов, учитывающих неполноту окисления белков, может быть оправдано только в тех случаях, когда калорийность определяется как показатель кормовой ценности исследуемых организмов. Однако при этом следует принимать во внимание тип азотного обмена у потребляющих их животных. В тех случаях, когда расчет калорийности производится с целью выразить в энергетических единицах биомассу или вес исследуемых животных, следует употреблять приведенные выше коэффициенты, соответствующие энергии, выделяющейся при сжигании белков, жиров и углеводов в калориметрической бомбе.

2.3.5. Сравнительная оценка различных методов определения калорийности

Сравнивая все рассмотренные выше методы определения калорийности, следует отметить, что истинные и наиболее точные результаты дает метод прямой калориметрии. Возможности использования этого метода сильно ограничиваются тем, что необходимая аппаратура имеется далеко не во всех лабораториях. Кроме того, из-за относительной сложности определений метод прямой калориметрии не очень удобен при работе с большим количеством исследуемого материала.

Методы мокрого сжигания сравнительно просты, удобны при серийных определениях и позволяют работать с небольшими навесками исследуемого материала. Однако следует учитывать, что из-за некоторого недоокисления величины калорийности, получаемые с помощью этих методов, составляют примерно 90% от величин калорийности, получаемых методом прямой калориметрии. Поэтому для получения абсолютных величин калорийности необходимо вводить соответствующую поправку.

Достоинством методов мокрого сжигания является то, что они позволяют наряду с калорийностью приближенно определять в весовых единицах массу окислившегося вещества.

Метод расчета калорийности по химическому составу позволяет получить ориентировочные данные. Получаемые результаты зависят от погрешностей, связанных с определением химического состава и от некоторой условности используемых энергетических эквивалентов белков, жиров и углеводов.

2. 4. Анализ органического вещества на содержание белков, жиров и углеводов

2. 4. 1. Определение белков

При гидробиологических исследованиях количество белка в теле водных организмов чаще всего определяют по содержанию азота, которое находят методом Кьельдаля. Умножив найденное количество азота на 6,25, получают количество белка. Коэффициенту $6,25 = \frac{100}{16}$ соответствует 16%-ное содержание азота в белке. Это условная величина, так как содержание азота в белках может колебаться от 13 до 19%. Кроме того, обычно методом Кьельдаля определяется не только белковый азот, но также азот, входящий в состав других органических соединений. Поэтому способ расчета количества белка по содержанию азота дает условную величину, часто обозначаемую термином «сырой протеин». Ошибка метода $\pm 20\%$.

В последнее время широкое распространение получили фотометрические методы определения химического состава природных органических соединений, которые начинают использоваться и в гидробиологии. Большим достоинством фотометрических методов является то, что при вполне удовлетворительной точности они позволяют работать с навесками исследуемого материала порядка нескольких миллиграммов сухого веса.

Из фотометрических методов определения белков в теле водных организмов следует указать простой и доступный биуретовый метод, основанный на реакции белков с CuSO_4 в щелочной среде (Grey, 1958; Racusen, Johnston, 1961; Ананьичев, 1961).

Стриклянд и Парсонс (Strickland, Parsons, 1960) рекомендуют метод Келлера (Keller, 1959), в основе которого лежит несколько измененная реакция Элсон-Моргана. Этот метод детально описан в сводке Стриклянда и Парсонса. Отметим, что он примерно в 6 раз чувствительней биуретового метода.

В последнее время при определении белков широко используется метод Лоури, основанный на совместном применении биуретового метода и фенольного реактива Фолина (Lowry et al, 1951). Суть его сводится к следующему: органическое вещество обрабатывается щелочью при нагревании на водяной бане. К полученному раствору последовательно добавляются щелочной раствор сернокислой меди и реактив Фолина. При этом раствор окрашивается в синий цвет, интенсивность которого пропорциональна концентрации белка в пробе. В настоящее время это один из наиболее чувствительных и точных методов определения белка. Реакция с нингидрином и прямое спектрофотометрирование при 280 мμ по точности значительно уступают методу Лоури, а биуретовая реакция почти в 100 раз менее чувствительна.

Для определения белка по методу Лоури требуются следующие реактивы: 1) А — 2%-ный раствор Na_2CO_3 в 0,1 н. NaOH ; 2) В — 0,5%-ный раствор $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$ в 1%-ном растворе виннокислого натрия; 3) С — смесь 1 мл реактива В и 50 мл реактива А; 4) реактив Фолина¹; 5) 1 н. раствор NaOH (Колбу соединяют с обратным холодильником и кипятят в течение 10 часов. В конце кипячения добавляют 150 г сульфата лития, 50 мл воды и несколько капель жидкого брома. Жидкость кипятят без холодильника 15 минут для удаления избытка брома. Содержимое колбы охлаждают, доводят до 1 л дистиллированной водой и фильтруют. Готовый реактив не должен иметь зеленоватой окраски).

Определение белка в сухом веществе тела водных организмов по методу Лоури может быть выполнено следующим образом (Остапеня, 1964). В мерную центрифужную пробирку вносят 1—2 мг измельченного в ступке исследуемого материала и туда же добавляют 5 мл 1 н. NaOH . Пробирки на 10 минут помещают на кипящую водяную баню. По данным Хевитт (Hewitt, 1958), более длительное нагревание не дает заметного увеличения экстракции протеина. После десятиминутного нагревания пробиркам дают остыть, и объем их содержимого доводится дистиллированной водой до 10 мл. Затем пробы центрифугируют 5 минут при 3000 оборотах в минуту. В небольшой колбочке (20—30 мл) к 1 мл супернатанта добавляют 5 мл реактива «С». Пробы энергично перемешивают и оставляют на 10 минут, после чего к каждой пробе добавляют по 0,5 мл разведенного вдвое реактива Фолина. Через 40 минут пробы фотометрируют при длине волны 750 мμ. По полученным величинам оптической плотности с помощью калибровочной кривой определяют содержание белков в пробе.

При определении белков по этому методу зависимость между оптической плотностью и концентрацией белков не линейна (Lowry et al., 1951). Это заставляет с особой тщательностью относиться к построению калибровочной кривой. Калибровочную кривую можно строить по тщательно очищенному казеину. По данным Лоури, при определении белка в целой неэкстрагированной ткани этим методом ошибка порядка 3—5%.

Несомненным достоинством этого метода является то, что на анализ серии из 15—20 проб затрачивается всего 3—3,5 часа.

Рассмотренные выше методы определения белков можно рекомендовать при массовых определениях белков в теле водных организмов. Выбор того или иного метода зависит от экспериментатора. Следует помнить, что наиболее простым и доступным

¹ Приготовление реактива Фолина. В колбу на 1,5 л вносят 100 г $\text{Na}_2\text{WO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ и 25 г $\text{Na}_2\text{MoO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$, добавляют 50 мл 85%-ного H_3PO_4 и 100 мл концентрированной HCl .

является метод определения белков, основанный на биуретовой реакции. В тех случаях, когда приходится работать с микроколичествами исследуемых веществ, следует применять метод Лоури.

2.4.2. Определение жиров

При определении содержания жира в теле водных организмов чаще всего используется метод экстракции жира в аппаратах Сокслета с последующим определением веса экстрагированных липидов. Метод Сокслета достаточно хорошо известен и нет надобности останавливаться на его описании.

Применяются также различные способы экстракции жиров методом настаивания. Навеска исследуемого вещества заливается растворителем и в таком состоянии оставляется на длительное время (порядка нескольких суток). Затем определенное количество растворителя вместе с растворенными липидами переносится в тарированную посуду. Растворитель испаряется. Оставшиеся липиды доводят до постоянного веса и по увеличению веса тарированной посуды определяется содержание жира в исследуемом веществе. Различные модификации метода настаивания отличаются друг от друга растворителем (серный эфир, хлороформ, петролейный эфир, смеси различных растворителей) и временем настаивания. В большинстве случаев экстрагирование методом настаивания применяется при работе с макронавесками. Д. М. Витюк (1964) разработал микровариант определения липидов методом настаивания. По этому методу навеску сухого тщательно растертого вещества (3—10 мг) взвешивают на микроаналитических весах с точностью до 10^{-5} г, помещают в пикнометр и заливают сухим серным эфиром. В таком виде пробы оставляют для экстракции на 7 суток. В течение этого времени содержимое пикнометра не менее двух раз в день тщательно перемешивают. После 7 суток настаивания объем экстракта доводится до 5 мл. Оттянутой пипеткой из пикнометра отбирается 2 мл экстракта и переносится в тарированную чашку для выпаривания. В термостате при температуре 40° чашки доводят до постоянного веса и по увеличению веса определяют количество экстрагированного жира. Вес навески в пределах 2,34—19,09 мг не влияет на результат определения. Отклонения параллельных от среднего арифметического, по данным Д. М. Витюка, 0,15—3,36%. В целом метод довольно удачен. Однако необходимость обеспечить точность взвешивания до 10^{-5} мг сильно снижает возможность применения этого метода в большинстве гидробиологических лабораторий, оснащенных обычными аналитическими весами.

Стриклянд и Парсонс (Strickland, Parsons, 1960) для определения количества жира воспользовались методом, предложенным

Мукерджи (Mukerjee, 1956). Липиды омываются щелочным раствором этилового спирта и затем обрабатываются пинацианоловым реактивом. Образовавшийся при этом окрашенный комплекс экстрагируется бромбензолом. При длине волны 620 мμ измеряют экстинкцию экстракта, окрашенного в голубой цвет. Калибровочная кривая строится по стандартным растворам стеариновой кислоты. Недостатком метода является светочувствительность окрашенного комплекса. Сильно сказывается на результате определения величины рН после добавления пинацианола. Оптимальным является рН $8,7 \pm 0,1$.



Рис. 2.4.1.
Прибор
для экс-
тракции
жиров.

Для сравнительно быстрого определения жиров в небольших навесках можно воспользоваться методом, описанным А. П. Остапеней (1964). Жировая фракция исследуемой пробы экстрагируется в простом приборе (рис. 2.4.1), основной частью которого является коническая центрифужная пробирка на 10 мл, по середине длины которой сделаны вмятины. На этих вмятинах устанавливается конусообразная экстракционная гильза, свернутая из предварительно обезжиренного беззольного фильтра. Тщательно измельченная навеска исследуемого материала вносится в экстракционную гильзу. Гильза помещается в доведенную до постоянного веса пробирку, в которую предварительно вносится 2—3 мл петролейного эфира. Сверху в пробирку вставляется пальчиковый холодильник, который легко изготовить из такой же пробирки.

Прибор нагревается на воздушной бане при температуре 70°. Пары петролейного эфира конденсируются на холодильнике и свежие порции растворителя обеспечивают непрерывную капельную экстракцию липидной фракции из исследуемого материала. По окончании экстракции из пробирки удаляется холодильник и гильза, растворитель выпаривается, а пробирка с оставшейся в ней липидной фракцией доводится до постоянного веса. По увеличению веса пробирки судят о количестве липидов, экстрагированных из навески.

При определении количества липидов этим методом требуется навеска исследуемого материала около 10—15 мг сухого веса. Все взвешивания производятся на аналитических весах с точностью до 10^{-4} г. Время экстракции — 6 часов. Отклонения результатов параллельных определений от средней при навеске 15 мг не превышают $\pm 7\%$. Метод может быть рекомендован для массовых определений липидов в небольших навесках исследуемого материала.

При изучении химического состава органического вещества тела водных организмов большая часть авторов устанавливает содержание углеводов косвенным путем по разности между 100 процентами и процентным содержанием белков, жиров и золы, определенных экспериментальным путем. Найденная таким способом величина весьма условно отражает истинное содержание углеводов в исследуемой пробе, так как она в сильной степени зависит от всех погрешностей и недостатков методов определения белков, жиров и золы. Однако отсутствие подходящей методики, позволяющей определять углеводы с достаточной точностью в небольшом количестве анализируемого материала, долгое время не позволяло отказаться от определения углеводов по разности.

В последнее время в связи с развитием фотометрических методов биохимического анализа появились простые и точные методы, которые могут быть успешно применены при определении углеводов в теле водных организмов.

В практике биохимических исследований большую популярность завоевал метод определения углеводов с антроновым реактивом в концентрированной серной кислоте. Хевит (Hewitt, 1958) применил этот метод для определения углеводов в клетках хлореллы. Этот же метод для определения содержания углеводов в теле водных организмов рекомендуют в своей сводке Стрикленд и Парсонс (Strickland, Parsons, 1960).

Навеску тщательно измельченного исследуемого материала (1—3 мг) суспензируют в 10 мл дистиллированной воды. К 1 мл этой суспензии добавляют 10 мл антронового реактива (0,2 г антрона, 8 мл абсолютного этилового спирта, 30 мл воды и 100 мл концентрированной серной кислоты). Содержимое пробирок тщательно перемешивают и нагревают в кипящей водяной бане в течение 7 минут. После нагревания пробирки сразу же охлаждают и их содержимое фотометрируют при длине волны 620 м μ . Калибровочная кривая строится по глюкозе.

Мендель с соавторами (Mendel et al., 1954) предложили простой микрометод для определения концентрации углеводов в крови, оказавшийся вполне пригодным для определения углеводов в теле водных организмов (Raymont, Krishnaswamy, 1960; Raymont, Conover, 1961; Остапеня, 1964).

Суть этого метода заключается в том, что разбавленные растворы глюкозы либо других сходных углеводов образуют с концентрированной серной кислотой 5-гидрооксиметилфурфурол, который при взаимодействии со своими предшественниками придает раствору голубовато-розовую окраску. Реакция специфична для глюкозы, фруктозы, гликогена, крахмала и других углеводов.

Для определения углеводов по этому методу требуется всего лишь два реактива: 5%-ный раствор трихлоруксусной кислоты, содержащий 0,1% Ag_2SO_4 , и химически чистая концентрированная серная кислота с удельным весом 1,84. Из навески исследуемого вещества (2—6 мг сухого веса) углеводы экстрагируют раствором трихлоруксусной кислоты при 30-минутном нагревании на водяной бане. При этом наряду с экстракцией осаждаются мешающие определению белки и хлориды. После экстракции углеводов пробы центрифугируют при 3000 об/мин в течение 5 минут и к 1 мл чистого супернатанта добавляют 3 мл серной кислоты. Полученную смесь встряхивают и помещают на кипящую водяную баню точно на 6,5 минут. После остывания пробы фотометрируют при длине волны 520 мμ. Калибровочную кривую строят по глюкозе. Ошибка метода $\pm 5\%$.

Метод прост, удобен и может быть рекомендован для определения углеводов в теле водных организмов.

ГЛАВА 3. РОСТ, СКОРОСТЬ РАЗВИТИЯ И ПЛОДОВИТОСТЬ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ УСЛОВИЙ СРЕДЫ

3. 1. Общие закономерности роста животных

Продукция видовой популяции складывается из индивидуальных приростов особей, входящих в состав популяции, включая прирост половых продуктов и других органических образований, которые за рассматриваемое время отделились от тела особи. Поэтому для определения величин продукции нужны количественные данные по росту, продолжительности развития отдельных стадий, плодовитости, а также сведения о зависимости этих величин от условий среды. При этом следует руководствоваться общими представлениями о типах роста, о зависимости продолжительности развития и плодовитости от температуры и от других условий.

Индивидуальный рост представляет собой процесс приращения массы развивающегося организма. При изучении процессов роста прослеживают либо изменения веса или других пропорциональных ему величин, как например содержание азота в теле (весовой рост), либо изменения линейных размеров (линейный рост). Очевидно, что основное значение имеют закономерности весового роста, непосредственно связанные с закономерностями обмена вещества.

В практике исследований часто встречаются с данными по линейному росту и возникает необходимость выяснить, в каком соотношении они находятся с весовым ростом.

Связь между каким-либо определенным показателем линейных размеров растущего животного (l) и его весом (w) может быть передана уравнением

$$w = ql^b, \quad (3.1.1)$$

где q — константа, равная w при $l=1$.

При росте с сохранением геометрического подобия, т. е. без изменения формы тела, $b=3$. Если при росте форма меняется так, что отношение рассматриваемого линейного признака к весу снижается, то $b>3$, в обратном случае $b<3$ (табл. 3.1.1).

Когда по эмпирическим данным находят значение константы q , формулу (3.1.1) берут в логарифмическом виде

$$\lg w = \lg q + b \lg l.$$

Как видим, $\lg w$ и $\lg l$ находятся в линейной связи друг с другом (рис. 3.1.1). Эмпирические данные удовлетворяют этой формуле в том случае, когда на логарифмическом графике они располагаются по прямой. В этом случае $\lg q$ представляет собой коэффициент прямолинейной регрессии $\lg l$ на $\lg w$ и легко может быть найден одним из принятых в статистике методов.

Таблица 3.1.1

Примеры соотношения длины и веса у пресноводных гидробионтов

Организм	q	b	Пределы весов, мг	Автор
<i>Daphnia sp. sp.</i>	0,052	3,0	0,01—5,0	Печень, 1965
<i>Bosmina sp. sp.</i>	0,124	2,2	0,002—0,2	»
<i>Diaphanosoma</i>	0,092	2,4	0,02—0,2	»
<i>Macrocyclus albidus</i>	0,055	2,7	0,001—0,25	Клековский, Шушкина, 1966
<i>Asplanchna priodonta</i>	0,209	3,0	0,0008—0,25	Брегман, 1967
<i>Moina sp.</i>	0,081	3,0	0,01—0,2	Крючкова, Кондратюк, 1966
<i>Einfeldia carbonaria</i>	0,018	2,2	0,3—3,8	Гаврилов, Арабина, 1967
<i>Sphaerium corneum</i>	0,669	2,6	5,0—259,0	»
<i>Asellus aquaticus</i>	0,133	2,4	0,9—81,5	»
<i>Chironomus plumosus</i>	0,034	2,1	1,1—85,0	»
<i>Anodonta anatina</i>	0,052	3,0	5,0—30,0	»

Примечание. В таблице приведены примеры значений b , полученных в отдельных случаях. Эти величины не могут считаться характерными для любой популяции указанных видов, так как значения b для одного и того же вида в известных пределах зависят от условий обитания данной популяции, условий фиксации и т. д.

В каждом случае применения формулы (3.1.1) должно быть указано, для какого интервала весов она найдена и пригодна.

Формула (3.1.1) в подавляющем большинстве случаев оказывается вполне пригодной в приложении к самым разнообразным представителям животного мира (рыбы, моллюски, ракообразные, личинки насекомых), причем чаще всего получают значения не столь сильно отличные от 3, например в пределах 2,5—3,5. Некоторые авторы (Константинов, 1962) считают, что для широкого круга объектов можно принять $b=3$. Однако это допустимо только при грубо приближенных расчетах.

Нет никаких оснований для выражения связи между линейными признаками и весом прибегать к другим чисто эмпирическим формулам, которые не имеют никаких преимуществ. Например, М. М. Камшилов (1951) длину цефалоторакса и вес морских веслоногих связывает формулой $w(\text{мг}) = [0,286l(\text{мм}) + +0,05]^3$. Эта зависимость может быть выражена практически эквивалентным выражением

$$w = 0,0242 l^{2,984}.$$

Рассматривая количественные закономерности роста, встречаемся со следующими основными понятиями.

Абсолютный прирост за время $\Delta t = \Delta w : \Delta t$. Когда Δt достаточно мало, абсолютный прирост характеризует скорость роста $\frac{dw}{dt}$.

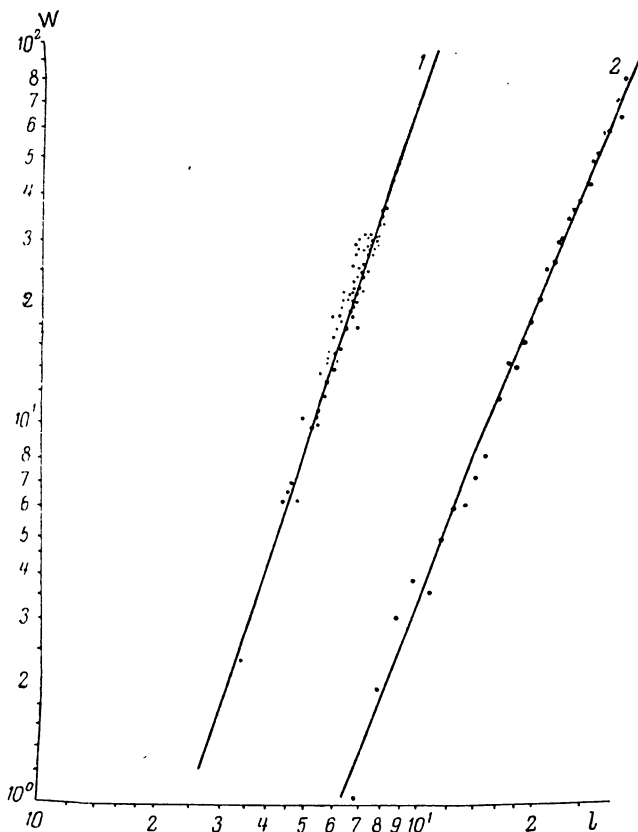


Рис. 3.1.1. Примеры связи между длиной тела и весом животных.

1 — *Anodonta anatina*, 2 — *Chironomus plumosus*. По оси абсцисс — логарифм длины, мм, по оси ординат — логарифм веса, мг.

Относительный (удельный) прирост, т. е. прирост на единицу веса, равен

$$\frac{1}{w} \cdot \frac{\Delta w}{\Delta t}.$$

Когда Δw достаточно мало, получаем удельную скорость роста, часто обозначаемую C_w ,

$$C_w = \frac{1}{w} \cdot \frac{\Delta w}{\Delta t}.$$

При всех типах роста среднюю удельную скорость роста ($\bar{C}_w$) за период (t_1-t) рассчитывают по формуле

$$\bar{C}_w = \frac{\ln w_2 - \ln w_1}{(t_2 - t_1)} = \frac{\lg w_2 - \lg w_1}{(t_2 - t_1) 0,4343}, \quad (3.1.2)$$

где w_2 и w_1 — вес в начале и в конце рассматриваемого периода, т. е. в моменты времени t_2 и t_1 .

Когда средняя удельная скорость роста невелика и не превышает 0,10 (10% прироста за единицу времени), она может быть с достаточной точностью рассчитана по формуле

$$\bar{C}_w = \frac{(w_2 - w_1) \cdot 2}{(w_2 + w_1)(t_2 - t_1)}.$$

Аналогичные величины могут быть получены для линейного роста. При этом удельные скорости линейного (C_1) и весового (C_w) ростов находятся в простом соотношении

$$C_1 = \frac{C_w}{b},$$

где b берется по (3.1.1).

Когда рост идет с постоянной удельной скоростью, т. е., когда

$$\frac{1}{w} \frac{dw}{dt} = C_w = \text{const},$$

вес находится в экспоненциальной (показательной) зависимости от времени

$$w_t = w_0 e^{C_w t} = w_0 10^{0,4343 C_w t}, \quad (3.1.3)$$

где w_t — вес ко времени t ; w_0 — начальный вес, $0,4343 = \log_e$.

При этом типе роста на полулогарифмическом графике получаем прямую, так как $\lg w$ и t линейно связаны между собой:

$$\lg w_t = \lg w_0 + 0,4343 C_w t.$$

Некоторые случаи роста животных (личинки насекомых, эмбриональный рост, первые стадии постэмбрионального роста рыб) могут быть приближенно выражены формулами экспоненциального роста. Однако, как правило, индивидуальный рост животных сопровождается более или менее выраженным снижением скорости роста при увеличении размеров и может быть правильнее отражен с помощью рассмотренных ниже способов.

Для целей продукционно-биологических исследований данные, характеризующие индивидуальный рост, следует рассматривать в их связи с интенсивностью обмена.

Изложенному выше простейшему случаю — росту с постоянной удельной скоростью — соответствует независимость интенсивности обмена от веса животного. В действительности у самых различных животных интенсивность обмена и удельная скорость роста с возрастанием размеров тела снижаются.

Хорошо известно, что взаимосвязь между энергетическим обменом и индивидуальным весом позвоночных, беспозвоночных и даже одноклеточных животных может быть выражена степенной функцией, которую в биологической литературе нередко называют параболическим уравнением, а именно:

$$Q = Mw^{\frac{a}{b}}; \frac{Q}{w} = Mw^{-(1-\frac{a}{b})}, \quad (3.1.4)$$

где Q — показатель общего обмена, например количество кислорода, потребленного особью за единицу времени; $\frac{Q}{w}$ — интенсивность обмена, т. е. обмен, отнесенный к единице веса; M — константа, равная общему обмену у животного, вес которого равен единице; w — индивидуальный вес; $\frac{a}{b}$ — константа, причем $0 < \frac{a}{b} < 1$.

Чаще всего значения $\frac{a}{b}$ укладываются в пределы 0,6—0,9.

Уравнение (3.1.4) может быть дано в форме

$$T = T_1 w^{\frac{a}{b}}. \quad (3.1.5)$$

Здесь T — траты на обмен, отнесенные к одной особи и единице времени и выраженные в тех же единицах, что и w ; T_1 — константа, равная тратам на обмен особи, вес которой равен единице.

Переход от (3.1.4) к (3.1.5) поясним на примере. Как известно, оксикалорийный коэффициент равен или точнее близок к 3,4 кал/мг О или 4,86 кал/мл О. Пользуясь этим, по скорости потребления кислорода можно получить скорость рассеяния энергии при обмене. Например, $M = 0,3 \cdot \text{мл О/г} \cdot \text{час}$ эквивалентно $0,30 \cdot 4,86 = 1,458 \text{ кал/г} \cdot \text{час}$. Чтобы рассчитать траты на обмен, надо также знать калорийность единицы веса. Если калорийность равна 600 кал/г и $w = 1 \text{ г}$, то в нашем примере траты на обмен T_1 за час составят $1,458/600 = 0,00243$ и за сутки — 0,0583 г, или 5,83 % от w .

Когда по мере роста отношение (v) между приростом (P) и тратами на обмен T остается постоянным, то $P = vT$. Отношение $P/T = v$ связано простой зависимостью с коэффициентом использования усвоенной пищи на рост:

$$v = \frac{K_2}{1 - K_2}; K_2 = \frac{P}{P + T}.$$

Заметив, что $P = dw/dt$ и приняв во внимание (3.1.5), находим

$$\frac{dw}{dt} = v T_1 w^{\frac{a}{b}} = N w^{\frac{a}{b}}, \quad (3.1.6)$$

где $N = T_1 v$.

Выражение (3.1.6) представляет собой дифференциальную форму уравнения «параболического» роста. Из сказанного выше следует, что рост должен быть параболическим в тех случаях, когда v и K_2 остаются постоянными и, наоборот, когда рост идет по параболическому типу, это означает, что v и K_2 константны.

Формулы параболического роста применимы для передачи роста многих объектов (личинки насекомых, некоторые ракообразные, а в отдельных случаях рыбы и др.).

Уравнение (3.1.6) показывает зависимость прироста от достигнутого веса. Интегральная форма этого уравнения представляет вес как функцию времени

$$w = \left[N \left(1 - \frac{a}{b} \right) (t - t_0) + w_0^{1 - \frac{a}{b}} \right]^{\frac{b}{b-a}}. \quad (3.1.7)$$

Здесь w_0 — начальный вес к моменту времени t_0 ; w — вес, достигаемый за время $(t - t_0)$.

Обозначив $(1 - a/b) = n$, получаем

$$w^n - w_0^n = Nn(t - t_0). \quad (3.1.7a)$$

Полезно заметить, что

$$N = \frac{w_2^n - w_1^n}{n(t_2 - t_1)},$$

где w_1 и w_2 — веса, соответствующие моментам времени $(t_1 - t_0)$ и $(t_2 - t_0)$.

Если отсчет времени вести от начальной точки, где $w_0 = 0$, то по (3.1.7a) получим

$$w = (Nnt)^{\frac{1}{n}}. \quad (3.1.8)$$

Чтобы применить это уравнение к данным по росту, выраженным с помощью (3.1.7), надо найти t_0 . Из (3.1.7a) по условию $w=0$ при $t_0=0$ получаем, что

$$t_0 = \frac{w_0^n}{Nn}.$$

При параболическом росте по мере возрастания w удельная скорость роста (C_w) снижается пропорционально w^{-n} :

$$C_w = \frac{1}{w} \cdot \frac{dw}{dt} = Nw^{-\left(1 - \frac{a}{b}\right)} = Nw^{-n}. \quad (3.1.9)$$

По (3.1.8) видим, что если отсчет времени идет от момента, когда $w = 0$, то

$$N = \frac{w^n}{nt}.$$

Подставив это в (3.1.9), получаем, что в этом случае

$$C_w = \frac{1}{nt} = \left(\frac{b}{b-a} \right) \frac{1}{t}, \quad (3.1.9a)$$

т. е. что удельная скорость роста, когда он идет по параболическому типу, обратно пропорциональна времени t при условии, что время отсчитывается от момента, когда $w = 0$.

Несмотря на снижение удельной скорости со временем, параболический рост выражается вогнутой кривой, так как всегда $a/b < 1$. При высоких, т. е. близких к единице значениях показателя степени a/b , а следовательно, при малых n и высоких $1/n$, формула параболического роста с успехом может быть применена и для случаев роста, практически неотличимого от экспоненциального в особенности, когда рассматривается участок кривой, соответствующий достаточно большим значениям t .

В случае параболического роста скорость его снижается со временем благодаря снижению интенсивности обмена при возрастании размеров, но w неограниченно возрастает. В реальных случаях параболического роста, например у насекомых, при достижении имагинальной стадии рост внезапно прекращается.

Формула параболического роста была выведена выше по уравнению (3.1.4) и коэффициенту K_2 , обобщающим физиологические данные по зависимости между обменом и весом. Это открывает возможность обратных расчетов. Определив по результатам наблюдений за ростом константу N и зная K_2 , получаем возможность рассчитать T_1 , пользуясь тем, что

$$N = T_1 v = T_1 \frac{K_2}{1 - K_2}.$$

Зная T_1 , по (3.1.5) находим траты на обмен (T).

У большей части животных скорость роста снижается быстрее, чем при параболическом росте, и стремится к нулю по мере приближения к дефинитивным размерам и весу. В этом случае кривая роста приобретает S-образную форму. При таком типе роста скорость его снижается не только благодаря снижению интенсивности обмена с возрастанием веса, как при параболическом росте, но также и потому, что с возрастанием веса отношение прироста к тратам на обмен не остается постоянным, как при параболическом росте, а снижается. Очевидно, что при росте этого типа в начале роста K_2 и v имеют максимальную величину $(K_2)_m$ и $v_m = \frac{(K_2)_m}{1 - (K_2)_m}$. Далее v снижается пропорционально некоторой функции от достигнутого веса $v = v_m \cdot f(w)$. Следовательно, по (3.1.6) общая формула роста, стремящегося к дефинитивным размерам, когда $N = T_1 v_m$, может быть представлена в виде

$$\frac{dw}{dt} = T_1 v_m w^{\frac{a}{b}} f(w) = N w^{\frac{a}{b}} f(w). \quad (3.1.10)$$

В частном случае, если $f(w) = (W^n - w^n) W^{-n}$, т. е. когда v снижается пропорционально $(W^n - w^n)$,

$$\frac{dw}{dt} = T_1 v_m \left(\frac{W^n - w^n}{W^n} \right) w^{1-n}. \quad (3.1.11)$$

Заметим, что $1 - n = a/b$, так как $n = 1 - a/b$, а также, что

$$v = \frac{P}{T} = \frac{K_2}{1 - K_2} = \frac{(K_2)_m}{1 - (K_2)_m} \left(\frac{W^n - w^n}{W^n} \right). \quad (3.1.11a)$$

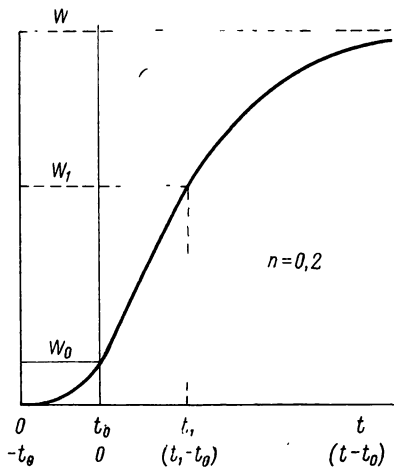


Рис. 3.1.2. Кривая роста по уравнениям (3.1.12) и (3.1.12a).

определено, например, по двум эмпирически найденным точкам кривой роста, одной из которых может быть w_0 . Если известны w_1 и w_2 и соответствующие им $(t_1 - t_0)$ и $(t_2 - t_0)$, то

$$k = \frac{1}{n(t_2 - t_1)} \ln \left(\frac{W^n - w_2^n}{W^n - w_1^n} \right) = \frac{2,3026}{n(t_2 - t_1)} \log \left(\frac{W^n - w_2^n}{W^n - w_1^n} \right).$$

Уравнение (3.1.12) получает значительно более удобный и простой вид, если время отсчитывается от момента, когда $w = 0$, т. е. когда $t_0 = 0$. Тогда

$$w = W(1 - e^{-nkt})^{\frac{1}{n}}. \quad (3.1.12a)$$

Чтобы перейти от (3.1.12) к (3.1.12a), надо найти t_0 (рис. 3.1.2). Из условия $t = 0$ при $w = 0$ по (3.1.12) находим

$$t_0 = \frac{1}{nk} \ln \frac{W^n}{W^n - w_0^n} = \frac{2,3026}{nk} \log \frac{W^n}{W^n - w_0^n}.$$

Рассматриваемый случай имеет особое значение, так как, проинтегрировав (3.1.11) и приняв во внимание, что $N/W^n = k$, получим хорошо известное уравнение роста, разработанное Пюттером, Бертаданфи и Тайлором (Винберг, 1966):

$$w = [W^n - (w_0^n - w_0^n) e^{-nk(t-t_0)}]^{\frac{1}{n}}. \quad (3.1.12)$$

Многими авторами было показано, что это уравнение оказывается пригодным для выражения данных по росту различных животных.

При использовании уравнения (3.1.12) полезно знать, что, когда W и n известны, k может быть

Если w выразить в долях от W и за независимую переменную взять произведение kt , то рост, выраженный в такой форме, зависит только от n

$$\frac{w}{W} = (1 - e^{-nkt})^{\frac{1}{n}}. \quad (3.1.126)$$

Пользуясь (3.1.126), легко построить кривые, соответствующие определенным значениям n (рис. 3.1.3). По (3.1.126)

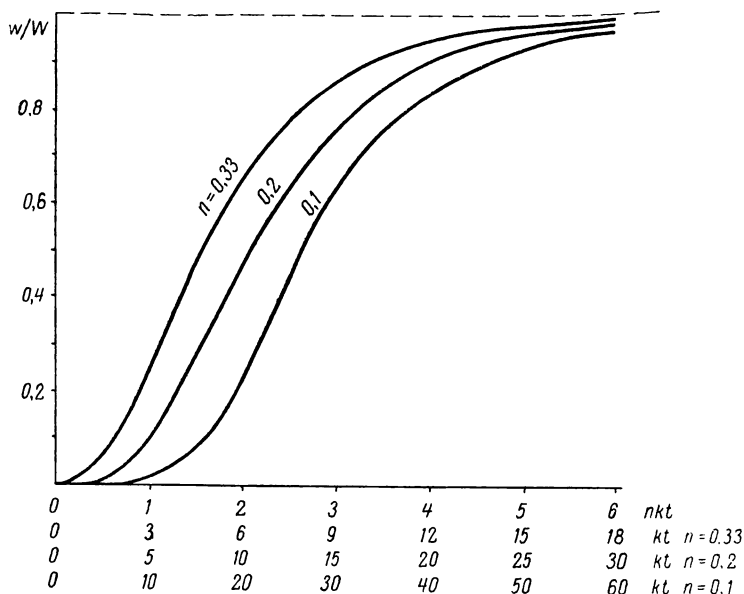


Рис. 3.1.3. Кривые роста, построенные по уравнению (3.1.126), при трех различных значениях n .

можно определить, при каком значении kt вес (w) достигает определенной доли от W . Если t известно по эмпирическим данным, то, зная kt , находим соответствующие k или, зная k , находим t .

Значение k , а следовательно, и N может быть найдено также и другими способами, например по известным величинам удельной скорости роста (C_w), соответствующим определенным величинам w .

По (3.1.11), приняв во внимание, что $\frac{a}{w^{\frac{a}{b}}} \cdot w^{-1} = w^{-n}$, определяем, как при росте рассматриваемого типа C_w зависит от w

$$\begin{aligned} C_w &= \frac{1}{w} \frac{dw}{dt} = N w^{-n} \left(\frac{W^n - w^n}{W^n} \right) = N (w^{-n} - W^{-n}) = \\ &= k \left[\left(\frac{w^n}{W} \right)^{-n} - 1 \right]. \end{aligned} \quad (3.1.13)$$

Легко видеть, что отношение $\frac{C_w}{N}$ для каждого данного $\frac{w}{W}$ зависит только от n

$$\frac{C_w}{N} = w^{-n} - W^{-n} = W^{-n} \left[\left(\frac{w}{W} \right)^{-n} - 1 \right]. \quad (3.1.13a)$$

При известном значении n для любого значения $\frac{w}{W}$ и w можно найти соответствующую величину отношения $\frac{C_w}{N}$.

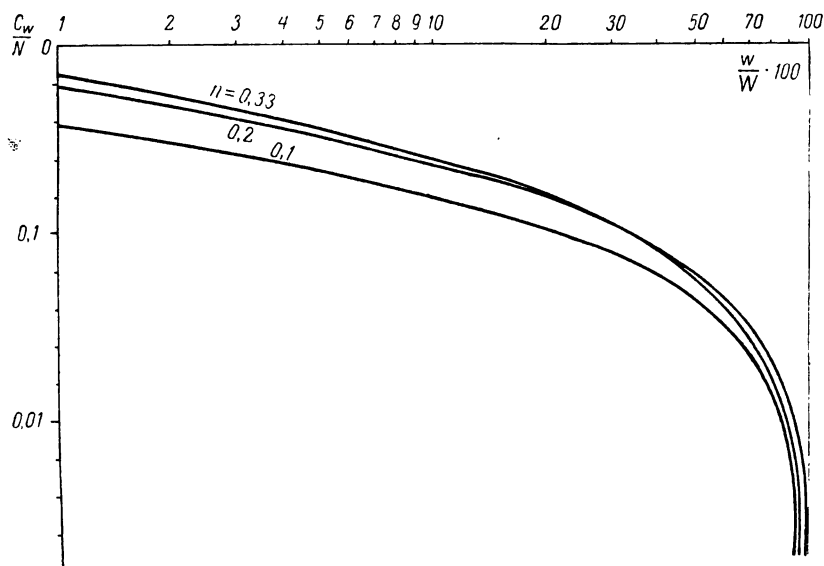


Рис. 3.1.4. Зависимость между удельной скоростью роста C_w и константой N по уравнению (3.1.12a) при трех разных значениях n .

Если для определенного w , например для среднего веса некоторого размерного класса, эмпирически определено значение удельной скорости роста (C'_w), то, найдя по (3.1.13a) соответствующую этому w величину $\frac{C_w}{N}$, получим возможность определить N , так как, очевидно, что

$$C'_w / (C_w/N) = N. \quad (3.1.13б)$$

Рис. 3.1.4 показывает, что отношение C_w/N резко снижается при приближении к дефинитивному весу, когда C_w стремится к нулю. По тому же графику можно видеть, что отношение C_w/N относительно слабо зависит от n .

Во многих случаях важно знать, как снижается с возрастанием веса отношение прироста к тратам на обмен (P/T) и коэф-

фициент использования на рост усвоенной пищи (K_2). По (3.1.11a) видим, что

$$\frac{P}{T} = \frac{K_2}{1 - K_2} = v_m \left[1 - \left(\frac{w}{W} \right)^n \right]. \quad (3.1.14)$$

Отсюда же следует, что

$$K_2 = \left\{ v_m \left[1 - \left(\frac{w}{W} \right)^n \right]^{-1} + 1 \right\}^{-1}. \quad (3.1.14a)$$

Напомним, что

$$v_m = \frac{(K_2)_m}{1 - (K_2)_m}.$$

Заметив, что, согласно (3.1.12a),

$$\left(1 - \frac{w^n}{W^n} \right) = e^{-nkt},$$

представим P/T и K_2 как функции времени

$$\frac{P}{T} = v_m e^{-nkt} \text{ и } K_2 = \left[\frac{1}{v_m} \cdot e^{nkt} + 1 \right]^{-1}. \quad (3.1.15 \text{ и } 3.1.15a)$$

Все приведенные выше показатели роста были рассмотрены с очень существенным ограничением. Рост понимался только как увеличение веса тела, в то время как по меньшей мере у самок многих животных в репродуктивный период жизни прирост половых продуктов либо составляет большую долю от общего прироста, либо даже, начиная с известной стадии, служит единственным проявлением роста. У многих объектов, например у самок пресноводных планктонных веслоногих, рост при достижении половозрелости практически прекращается, если рассматривать только рост индивидуального веса, и продолжается с большой скоростью, если принимать во внимание вещество и энергию выметываемых яиц. Насколько велико может быть относительное значение роста яйцеклеток, показывают данные Г. А. Печень и А. П. Кузнецовой (1966), определивших, что суммарный сухой вес яиц, отложенных одной самкой *Daphnia pulex* в 2,5 раза превышает ее конечный вес (рис. 3.1.5).

Естественно считать, что в лучшем случае прирост яиц за единицу времени (P_g) составляет некоторую постоянную долю (v_g)

трат на обмен, т. е. $P_g = T v_g$, тогда $P_g = T_1 v_g w^{\frac{\sigma}{b}}$. В этом простейшем случае, когда $v_g = \text{const}$, зная, как зависит w от времени, нетрудно найти как по мере роста изменяется и P_g .

Более реально считать, что по меньшей мере с известного возраста соотношение между приростом яиц и тратами на обмен снижается. Тогда v_g не остается постоянной величиной, а снижается со временем. Сейчас за отсутствием данных еще невозможно установить, по какому закону идет это снижение,

и нужны специальные исследования по определению величины v_g . Для каждого данного веса w , когда известна соответствующая ему величина P_g , v_g , может быть получено по формуле

$$v_g = \frac{P_g}{T_1 w^{\frac{a}{b}}} = \frac{P_g}{T}. \quad (3.1.16)$$

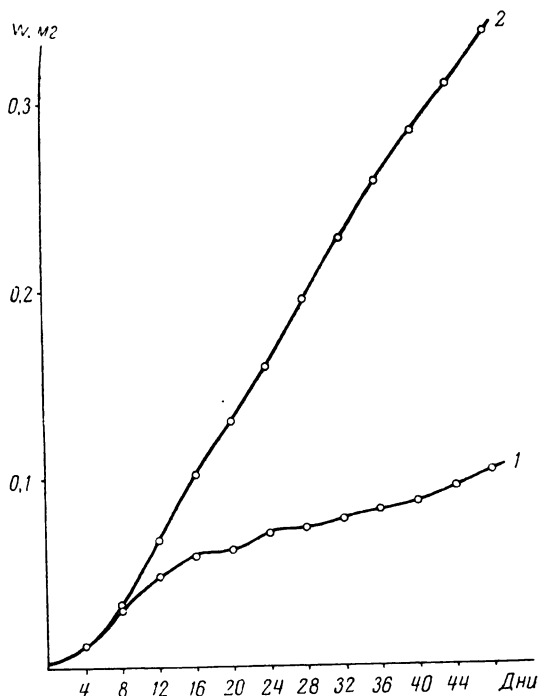


Рис. 3.1.5. Индивидуальный рост самки *Daphnia pulex*.

1 — без учета половых продуктов (вес тела), 2 — с учетом половых продуктов (сумма веса тела и веса всех отложенных к данному времени яиц).

Общий прирост складывается из индивидуального прироста $P = \frac{dw}{dt}$ и P_g , поэтому истинные величины коэффициентов использования энергии пищи на рост, по которым можно судить о пищевых потребностях, должны рассчитываться с учетом затрат на прирост яиц, т. е. по формуле

$$\frac{P + P_g}{T} = v + v_g = \frac{K_2}{1 - K_2} \quad (3.1.16a)$$

или

$$K_2 = \frac{v + v_g}{1 + v + v_g}.$$

Часто возникает вопрос, каким образом разные условия роста в особенности условия питания, влияющие, как известно, на его скорость, могут быть отражены параметрами рассмотренных уравнений роста.

В случае параболического роста трофические и другие факторы в первую очередь могут влиять на скорость роста через интенсивность обмена, которая в известных пределах зависит от условий. В какой степени и как условия роста влияют на величину K_2 , еще не достаточно выяснено. Очевидно, однако, что при неполном удовлетворении пищевых потребностей значительная доля усвоенной пищи идет на пополнение трат на обмен и K_2 снижается. По этим причинам константа N , которой при данном ω пропорциональна удельная скорость роста, при неблагоприятных условиях должна иметь более низкие значения, чем при оптимальных.

По отношению ко второму из двух рассмотренных типов роста эти соображения сохраняют свое значение и, кроме того, с трофическими и другими условиями роста в большей или меньшей мере связан и дефинитивный вес (W).

На практике нередко имеют дело с данными по росту возрастов или размерных групп, далеких от дефинитивных размеров, и это при всегда имеющемся большем или меньшем разбросе эмпирически найденных точек затрудняет определение, какой из трех возможных путей влияния условий роста на параметры его уравнения имеет наибольшее значение для каждого данного объекта. По-видимому, дальнейшие исследования покажут, что здесь возможны различные случаи и их комбинации у разных объектов и при разных условиях.

Кроме того, следует помнить условность сделанного допущения, что при росте, следующем s -образной кривой, скорость его и отношение P/T снижаются пропорционально ($W^n - \omega^n$). Это допущение оправдано тем, что оно приводит к ранее известному уравнению роста (3.1.12), которое, как было многократно показано, удовлетворительно выражает рост многих объектов. Нельзя недооценивать этого весьма важного обстоятельства, но также не следует забывать о том, что рассмотрен только один из частных случаев общего уравнения (3.1.10). Нет никаких биологических оснований отрицать возможность его других форм.

По (3.1.10) получаем, что

$$C_\omega = T_1 \omega^{-n} f(\omega).$$

Это выражение позволяет провести специальные исследования роста при возможно более константных условиях и выяснить, как может быть выражена $f(w)$ для различных объектов. Для этого надо эмпирически определить C_w для разных w и установить, при каком виде $f(w)$ удовлетворяется условие $N = \text{const}$. Как уже указывалось, рассмотренные выше уравнения (3.1.8 — 3.1.12) приложимы в тех случаях, когда поставленному условию $N = \text{const}$ удовлетворяет

$$f(w) = v_m (W^n - w^n) W^{-n}.$$

При приложении развитых выше представлений к конкретному материалу встречаются многие трудности и осложнения, возникающие вследствие больших различий в скорости роста отдельных особей одной популяции, резко выраженных изменений хода развития на отдельных его этапах, например при метаморфозе, сезонных изменений роста, неконстантности условий и по многим другим причинам.

Все эти обстоятельства, благодаря которым конкретный ход роста отдельных объектов может быть много сложнее рассмотренных простейших случаев роста, не устраняют необходимости выяснения основных форм и общих закономерностей роста. Наоборот, сложный ход роста того или иного животного может быть расшифрован и понят, только если известны общие законы роста и выяснены конкретные условия, влияющие на рост данного объекта.

При пользовании уравнениями роста следует отчетливо представлять себе, в каких границах и при каких условиях они могут быть плодотворными. Очевидно, что наибольшее соответствие идеальному ходу роста, следующему определенному закону, можно получить на объектах с относительно простыми формами роста, когда весь цикл роста и развития проходит при константных условиях. К этому можно приблизиться при лабораторных работах. Особенно необходимо систематическое параллельное изучение роста, обмена и питания у одних и тех же объектов. Широкое развитие таких работ могло бы дать прочную основу для понимания более сложных проявлений роста.

Выбор того или иного приема обработки данных по росту не может быть сделан только на основе того, что некоторый участок кривой можно удовлетворительно аппроксимировать определенным уравнением. Такого формального основания совершенно недостаточно для плодотворного использования количественных закономерностей роста. Поясним это существенное утверждение на примере. Допустим, что известен только некоторый участок левой вогнутой части кривой роста строго следующего (3.1.12а). При всегда имеющемся известном разбросе эмпирических точек этот участок может быть аппрокси-

мирован также и с помощью (3.1.7), что, впрочем, может быть сделано только за счет допущения, что $\omega_0 \neq 0$ и имеет некоторую положительную величину. Тогда удельная скорость при весе ω будет равна

$$C_{\omega} = N\omega^{-n},$$

в то время как по условию (3.1.12а)

$$C_{\omega} = N\omega^{-n} - N\omega^{-n}.$$

Теперь если для определения N взять эмпирически найденную величину C'_{ω} , то в зависимости от того, какая из двух формул взята для расчета, по (3.1.13б) получим разные N , а следовательно, и интенсивности обмена, которая при аппроксимации по (3.1.7) будет ниже истинной.

Таким образом, при рассмотрении взаимозависимости роста и обмена применение определенных уравнений роста должно быть тщательно обосновано с привлечением данных, отражающих существенные биологические особенности изучаемого объекта. Например, применение формул параболического роста оправдано в тех случаях, когда на протяжении достаточно большого периода роста соотношение прироста и трат на обмен остается неизменным.

3.2. Зависимость скорости развития от температуры

Во всех расчетах продукций водных животных в той или иной форме участвует продолжительность развития (длительность эмбрионального, личиночного периодов и т. д.). Чем лучше известна продолжительность развития, тем точнее и достоверней результаты расчета величин продукций. Как известно, продолжительность развития пойкилотермных животных зависит от температуры, которая в природных условиях изменяется в широких пределах. Поэтому при продукционных расчетах вводят соответствующие коэффициенты, или «температурные поправки». Для этой цели нужно иметь представление о форме связи между температурой и продолжительностью развития.

По результатам многих биологических исследований общая форма связи между температурой и продолжительностью индивидуального развития пойкилотермного животного может быть передана кривой a (рис. 3.2.1). Увеличение продолжительности развития при наивысших температурах, наблюдаемое в лабораторных условиях (пунктирная часть кривой), по-видимому, не имеет экологического значения, так как при этих близких к пограничным температурах вряд ли возможно нормальное развитие и длительное существование видовой популяции в природных условиях. Поэтому нет смысла брать эту особен-

ность кривой за основу математического выражения зависимости развития от температуры (Janish, 1932).

При исследовании влияния различных факторов на развитие целесообразно пользоваться не продолжительностью развития D , а обратной ей величиной $v = \frac{1}{D}$ — скоростью разви-

тия, с размерностью единица времени в минус первой степени, которая означает, какая доля от общей продолжительности рассматриваемого периода развития приходится на единицу времени.

Без правой нисходящей части (пунктир на рис. 3.2.1, б) график скорости развития как функции температуры представляет собой S-образную кривую, состоящую из левой вогнутой и правой выпуклой ветви. Математические функции, соответствующие кривым подобной формы, довольно сложны. Положение облегчается тем, что при расчетах продукции имеют дело с данными по скорости развития при некоторых средних температурах, которые, по-видимому, недалеко от оптимальных. Четких границ оптимальной зоны температур, при которых возможно нормальное развитие, не существует. Могут быть определены только условные границы, например

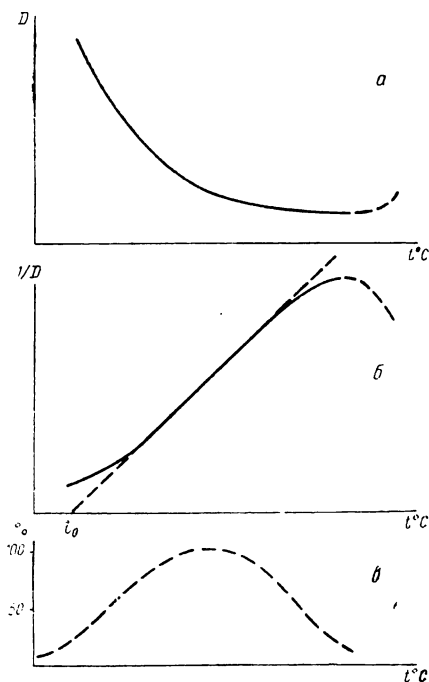


Рис. 3.2.1. Общий вид зависимости от температуры:

a — продолжительность развития (D), b — скорости развития ($\frac{1}{D}$), c — процента выживания.

верхняя и нижняя температуры, при которых проходят развитие (выживают) 50% особей. Для экспериментального определения этих границ при обработке результатов соответствующих опытов рекомендуется пользоваться методом пробитов, излагаемым в статистических руководствах, например в книгах И. П. Ашмарина и А. А. Воробьева (1962), В. Ю. Урбаха (1964).

В тех случаях, когда рассматриваемая («оптимальная») зона температур приходится на средний участок S-образной кривой, зависимость v от температуры может быть приближенно передана (аппроксимирована) восходящей прямой (пунк-

тирная прямая на рис. 3.2.1,б). Для этого среднего участка при определении «температурной поправки» удобно пользоваться издавна известным в биологии «правилом сумм температур».¹ В количественной форме это правило применялось многими авторами (Peairs, 1927; Blunck, 1923; Bodenheimer, 1934 и др.).

Согласно правилу сумм температур, произведение продолжительности развития (D) на эффективную температуру ($t-t_0$) есть величина постоянная (S)

$$S = D(t-t_0), \quad (3.2.1)$$

где t_0 — температура условного «биологического нуля», или «нижнего термического порога», соответствующего точке пересечения с осью абсцисс прямой, передающей скорости развития при разных температурах. Из (3.2.1) видим, что

$$v = \frac{1}{S} (t - t_0) = \frac{1}{S} t - \frac{1}{S} t_0. \quad (3.2.2)$$

Когда $v=0$, $t=t_0$.

Чтобы найти t_0 и S , достаточно знать две величины D_1 и D_2 , соответствующие температурам t_1 и t_2 . Тогда

$$t_0 = \frac{D_1 t_1 - D_2 t_2}{D_1 - D_2}.$$

Когда известно несколько величин $D_1, D_2, D_3, \dots$, соответствующих температурам $t_1, t_2, t_3, \dots$, и когда при их графическом изображении точки располагаются по прямой, то одним из общеупотребительных способов находят коэффициенты уравнения прямой (3.2.2), наилучшим образом отвечающие эмпирическим данным (способ средних, наименьших квадратов, графический и др.). По (3.2.1) видим, что по правилу сумм температур продолжительность развития находится в гиперболической зависимости от температуры

$$D = \frac{S}{t-t_0}. \quad (3.2.3)$$

Константа S представляет собой произведение времени на эффективную температуру (градусо-дни, градусо-часы и т. д.).

Величина S характерна для каждого объекта. Она тем больше, чем продолжительнее развитие при данной эффективной температуре. Формально значение S равно продолжительности развития при эффективной температуре 1° , что не имеет прямого биологического смысла, так как при малых эффективных

¹ Укрепившееся название «правило сумм температур» неточно. Точнее было бы «правило сумм градусо-дней или градусо-часов».

температурах рассчитанные по правилу сумм температур величины v отличаются от фактических.

Обратная величина $1/S=k$, которую некоторые авторы (Кожанчиков, 1946; Медников, 1965) называют «коэффициентом термолабильности», соответствует коэффициенту регрессии скорости развития по температуре и первой производной скорости развития по температуре. Формально k означает, какая доля от общей продолжительности развития приходится на единицу времени при эффективной температуре 1° . Все эти определения относятся, естественно, к условиям, при которых соблюдается правило сумм температур.

Много раз было показано, что правило сумм градус-дней применимо в широком интервале средних температур по отношению к эмбриональному и личиночному развитию насекомых. Так, например, А. С. Константинов (1958), изучив длительность личиночного развития нескольких видов хирономид при 15° , 20° и 25° , получил характерные для каждого вида суммы градус-дней и t_0 :

	S	t_0
<i>Chironomus dorsalis</i>	306—350	6
<i>Chironomus annularius</i>	390—395	7
<i>Chironomus plumosus</i>	615—640	5
<i>Polypedium nubeculosum</i>	238—252	8
<i>Cryptochironomus pararostratum</i>	208—229	9
<i>Limnochironomus nervosus</i>	330—382	9

Это правило может быть полезным и во многих других случаях для приближенного выражения зависимости скорости развития от температуры. В этом можно убедиться по рис. 3.2.2., на котором показаны кривые зависимости скорости эмбрионального развития пресноводных ракообразных от температуры. Исходные экспериментальные данные Эльстера и Эйхорна, по которым они построили свои таблицы продолжительности развития, получены на небольшом материале, поэтому нет оснований придавать значение различиям в форме кривых 1, 2, 3.¹ Интересно, что для *Diaptomus gracilis* прямолинейный участок кривой охватывает температуры всех слоев воды, в которых, согласно Эльстеру, обитает этот вид в летнее время.

Вогнутый или выпуклый участок кривой зависимости скорости развития ($1/D$) от температуры, который не может быть

¹ Эльстер, как и Эйхорн, по своим данным пришли к ошибочному заключению о непостоянстве суммы градусо-часов, что объясняется неправильным расчетом этой величины. Не была принята во внимание необходимость определять t_0 и пользоваться в качестве множителя не непосредственно температурой, как делали эти авторы, а эффективной температурой.

удовлетворительно аппроксимирован прямой, может быть описан формулой Белерадека (Beleradeck, 1929, 1935), которая отличается от (3.2.3) тем, что $(t - t_0)$ берется в некоторой степени b ($b > 1$ — вогнутая, $b < 1$ — выпуклая кривая)..

$$D = \frac{a}{(t - t_0)^b} \text{ или } \frac{1}{D} = \frac{1}{a} (t - t_0)^b. \quad (3.2.4)$$

По этой формуле зависимость скорости процесса от температуры передается не одной, а двумя константами. Это осложняет

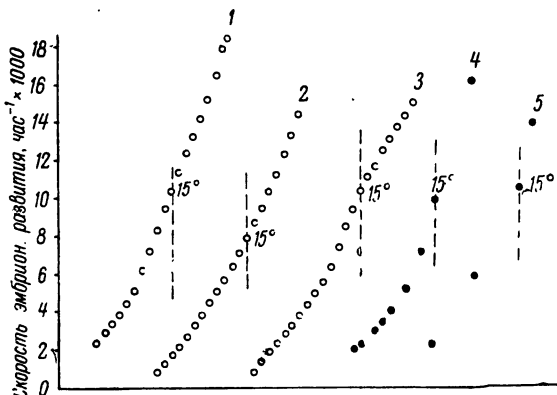


Рис. 3.2.2. Зависимость скорости эмбрионального развития пресноводных ракообразных от температуры.

1 — *Eudiaptomus gracilis* (Elster, 1954), 2 — *Acanthodiaptomus denticornis* (Eichorn, 1957), 3 — *Myxodiaptomus lacinatus* (Eichorn, 1957), 4 — *Daphnia galeata mendotae*, (Hall, 1964), 5 — *Daphnia longispina sevanica eulimnetica* (Мешкова, 1953). 1, 2, 3 — точки святы с кривой, построенной по эмпирическим данным; 4, 5 — эмпирические данные. Деления оси абсцисс равны интервалам в 5°.

применение этой чисто эмпирической формулы, делает ее мало-пригодной для сравнительных целей и не позволяет рекомендовать ее, несмотря на то, что до самого последнего времени находятся ее сторонники (Mc Lagen, 1963).

Для описания зависимости интенсивности обмена и многих других биологических явлений от температуры широко применяются две разные, хотя и близкие, показательные, или экспоненциальные, функции с одной константой, значение которой передает ускорение рассматриваемого процесса с температурой. Эти функции пригодны для левой вогнутой части кривой зависимости скорости развития. Скорость процесса рассматривается как показательная функция либо обратной величины абсолютной температуры $(1/T)$, либо температуры (t) (рис. 3.2.3).

К функциям первого типа относится известное уравнение Вант-Гоффа-Аррениуса

$$v = v_0 e^{-\frac{\Delta F}{R} \cdot \frac{1}{T}}, \quad (3.2.5)$$

где $\frac{\Delta F}{T}$ — величина с той же размерностью (кал/моль·градус), что и R — газовая постоянная, равная 1,986 кал/моль·градус. Поэтому отношение $\frac{\Delta F}{RT}$ — безразмерный коэффициент (отвлеченное число), передающий ускорение процесса с возрастанием температуры. ΔF в применении к биологическим процессам именуется «температур-

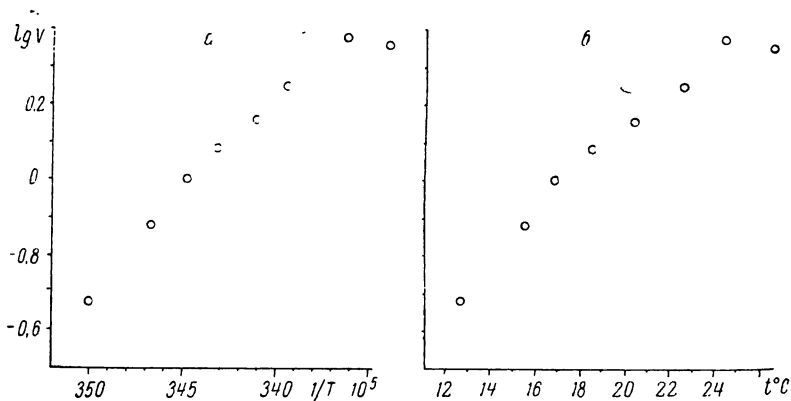


Рис. 3.2.3. Скорость процесса как функция обратной величины абсолютной температуры (а) или температуры (б) на примере скорости деления *Paramaecium caudatum*. На ординате логарифм числа делений в сутки (Mitchell, 1929).

ной характеристикой» и часто обозначается μ или E . Для отношения скоростей процесса при двух температурах t_2 и t_1 получаем

$$\frac{v_1}{v_2} = e^{-\frac{\Delta F}{R} \left(\frac{1}{T_2} - \frac{1}{T_1} \right)}. \quad (3.2.5a)$$

По исходному физико-химическому смыслу ΔF — энергия активации химической реакции, скорость которой рассматривается. Если считать, что в основе действия температуры на скорость обмена и развития лежит зависимость от температуры скорости синтеза белков, то уравнение Вант-Гоффа-Аррениуса приобретает определенный смысл также и в приложении к биологическим явлениям. Впрочем, в настоящее время большая часть авторов рассматривает это уравнение только как прием описания зависимости рассматриваемого биологического явления от температуры.

График функции (3.2.5) представляет собой прямую, если на оси абсцисс отложена обратная величина от абсолютной температуры, а на оси ординат — логарифм скорости процесса (рис. 3.2.3, а). Поэтому эту функцию следует применять в тех случаях, когда расположение эмпирических данных, нанесенных на график в такой системе координат, удовлетворяет этому условию.

Чаще всего зависимость скорости биологических процессов от температуры передают с помощью показательной функции типа

$$v = v_0 \alpha^t \text{ или } \frac{v_2}{v_1} = \alpha^{(t_2 - t_1)}. \quad (3.2.6)$$

Эта функция выпрямляется на полулогарифмическом графике, так как $\log v_2 = \log v_1 + (t_2 - t_1) \log \alpha$. Следовательно, она наилучшим образом выражает те эмпирические данные, которые на графике располагаются по прямой, если на оси абсцисс отложена температура, а на оси ординат — логарифм скорости процесса (рис. 3.2.3, б).

Функция (3.2.6) применяется в двух формах.

1. Приняв, что $\alpha = e^k$, получаем формулу Таути (Tauti, 1925)

$$\frac{v_2}{v_1} = \frac{D_1}{D_2} = e^{k(t_2 - t_1)}. \quad (3.2.7)$$

Константа

$$k = \frac{1}{v} \frac{dv}{dt}$$

(коэффициент термоллабильности Б. М. Медникова) тем больше, чем сильнее выражена зависимость процесса от температуры

$$k = \frac{\log v_2 - \log v_1}{0,4343(t_2 - t_1)}. \quad (3.2.8)$$

2. Если взять $\alpha = Q_{10}^{\frac{1}{10}}$, то

$$\frac{v_2}{v_1} = \frac{D_1}{D_2} = Q_{10}^{\frac{t_2 - t_1}{10}}. \quad (3.2.9)$$

Получаем известную формулу, в которую входит широко используемый в биологии «температурный коэффициент» Вант-Гоффа. Цифровое значение этого коэффициента непосредственно указывает, во сколько раз ускоряется процесс при увеличении температуры на 10° .

Очевидно,

$$\log Q_{10} = \frac{10(\log v_2 - \log v_1)}{t_2 - t_1}. \quad (3.2.10)$$

Q_{10} и k связаны соотношениями

$$\ln Q_{10} = 2,3026 \log Q_{10} = 10 k. \quad (3.2.11)$$

Когда известно несколько значений v_1, v_2, v_3 при соответствующих температурах t_1, t_2, t_3 , то, пользуясь тем, что функции (3.2.7) и (3.2.9) могут быть представлены в виде прямой на полулогарифмическом графике, усредненное значение k и Q_{10} находят одним из общеупотребительных способов расчета параметров уравнения прямой.

Часто возникает надобность сравнить данные, выраженные через ΔF , через Q_{10} или k .

Приняв во внимание, что $t_2 - t_1 = T_2 - T_1$ из (3.2.5а) и (3.2.7), легко получить, что

$$k = \frac{\Delta F}{1,986 T_1 T_2} \quad (3.2.12)$$

и из (3.2.5а) и (3.2.9), что

$$\log Q_{10} = 2,187 \frac{\Delta F}{T_1 T_2}. \quad (3.2.13)$$

Для облегчения сопоставления ΔF , Q_{10} и k приводим сравнительную таблицу для разных их значений в двух интервалах температур (табл. 3.2.1).

Т а б л и ц а 3.2.1

Сравнительная таблица значений F , Q_{10} и k в двух интервалах температур

$F = \mu$ (кал/моль)	$t = 5 - 15^\circ \text{C}$		$t = 15 - 25^\circ \text{C}$	
	k	Q_{10}	k	Q_{10}
6000	0,0374	1,45	0,0349	1,42
8000	0,0499	1,65	0,0466	1,59
10 000	0,0624	1,87	0,0582	1,79
12 000	0,0749	2,11	0,0698	2,01
14 000	0,0874	2,39	0,0815	2,26
15 500 ¹	0,0967	2,63	0,0902	2,46
17 000	0,1061	2,88	0,0989	2,69
18 500	0,1154	3,15	0,1077	2,91
20 000	0,1248	3,49	0,1164	3,19

¹ ΔF , k , Q_{10} , близкие к «нормальной кривой» Крота.

Как видим по формулам (3.2.12) и (3.2.13) и таблице, соотношение между Q_{10} или k и ΔF зависит от того, для какого интервала температур оно берется, например, если $F = 15500$, то в интервале $5^\circ - 15^\circ$ этой величине соответствует $Q_{10} = 2,63$, а в интервале $15^\circ - 25^\circ$ $Q_{10} = 2,46$.

Реальное значение этих различий невелико в связи с тем, что только в редких случаях в широком интервале температур F или k и Q_{10} остаются постоянными. Как правило, при низких температурах скорость биологических процессов в большей мере зависит от температуры, чем при высоких, и соответственно ΔF , k и Q_{10} имеют более высокие значения при более низких температурах, чем при более высоких. Этот факт отражен в эмпирически полученной «нормальной кривой» А. Крога (Krogh, 1914, 1916), которая была построена по измерениям интенсивности газообмена у разных животных, но получила более широкое применение. Зависимость скорости процесса от температуры по кривой Крога может быть для отдельных интервалов температур передана следующими коэффициентами:

	5°—10°	10°—15°	15°—20°	20°—25°	25°—30°
Q_{10}	3,5	2,9	2,5	2,3	2,2
k	0,125	0,106	0,091	0,083	0,079
ΔF	19 570	17 230	15 350	14 440	14 130

Для внесения поправок по этой кривой удобно пользоваться таблицей 3.2.2, в которой ее ординаты q даны в относительных величинах, а скорость при 20° взята за единицу.

Таблица 3.2.2

Температурные поправки (q) для приведения значений обмена к 20°С по «нормальной кривой» (по Винбергу, 1956)

t	q	t	q	t	q	t	q
5	5,19	11	2,40	17	1,31	23	0,779
6	4,55	12	2,16	18	1,20	24	0,717
7	3,98	13	1,94	19	1,09	25	0,659
8	3,48	14	1,74	20	1,00	26	0,609
9	3,05	15	1,57	21	0,920	27	0,563
10	2,67	16	1,43	22	0,847	28	0,520
						29	0,481
						30	0,444

Когда скорость развития следует правилу сумм температур, то, как легко вывести из (3.2.2),

$$\frac{v_2}{v_1} = \frac{t_2 - t_0}{t_1 - t_0} \quad (3.2.14)$$

Следовательно, в этом случае каждому интервалу эффективных температур соответствует вполне определенное ускорение

скорости развития при повышении температуры, т. е. вполне определенные значения ΔF , Q_{10} или k . Таким образом, ускорение развития с температурой не связано с присущей данному объекту большой или малой скоростью развития, что отражается константой S (сумма градусо-дней или градусо-часов), которая не имеет отношения к большей или меньшей зависимости скорости развития от температуры.

По (3.2.14) и (3.2.9) для отдельных температурных интервалов эффективных температур получаем следующие значения:

от $(t_1 - t_0)$ до $(t_2 - t_1)$	5° — 10°	10° — 15°	15° — 20°
Q_{10}	4,0	2,25	1,78

Как видим, в тех случаях, когда соблюдается правило сумм температур, ускорение развития с повышением температуры быстро снижается от низких к более высоким температурам и очень резко возрастает при эффективных температурах ниже 5°. Напомним, что в этой области правило сумм уже не отражает реальной зависимости развития от температуры. Действительная кривая этой зависимости при низких температурах всегда отклоняется влево от прямой (см. рис. 3.2.1, б) и имеет вогнутую форму. Если взять наиболее часто встречающиеся значения t_0 в пределах 5—10°, то по правилу сумм для среднего интервала получаем такое же ускорение развития с температурой, как и по кривой Крота.

Этот факт представляет значительный интерес, так как правило сумм температур есть обобщение эмпирических данных по зависимости от температуры скорости развития большого числа объектов.

Возникает вопрос, насколько эмпирические данные соответствуют высказанным соображениям. На этот вопрос трудно ответить, так как сведения, разбросанные в обширной биологической литературе, не собраны и не обобщены. Большая часть имеющихся материалов касается зависимости скорости эмбрионального развития от температуры. Длительных наблюдений за скоростью развития питающихся стадий меньше, в то время как именно последний случай представляет интерес. Скорость развития питающихся стадий в особенности при высоких температурах — функция не только интенсивности обмена, как у стадий без внешнего питания, но и интенсивности потребления пищи. Как известно, при удалении от оптимальных температур и приближении к верхней температурной границе потребление пищи начинает снижаться при температурах, далеких от тех, при которых достигается максимальная интенсивность обмена. Например, максимум скорости фильтрационного питания даже у теплолюбивых видов достигается при относительно низких температурах (рис. 3.2.4).

Следовательно, следует ждать, что в области высоких температур ускорение скорости роста и развития питающихся стадий с температурой должно особенно быстро снижаться. Для выяснения этого вопроса нужны специальные исследования, но имеющиеся данные не находятся в противоречии со сказанным. В этом отношении интересны данные Брауна (Brown, 1929), определившего зависимость скорости разви-

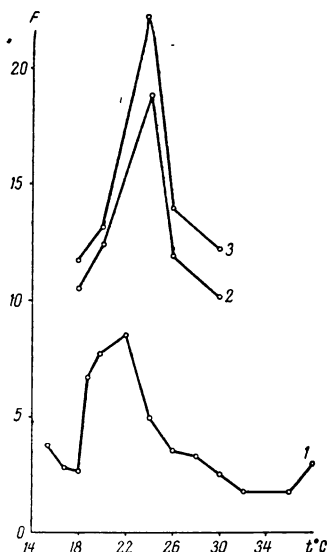


Рис. 3.2.4. Зависимость скорости фильтрации — F (мл/экз. сутки) от температуры ($t^{\circ}\text{C}$).

1 — *Moina rectirostris*, 2 — *Simocephalus vetulus*, 3 — *Daphnia pulex* (Крючкова, Кондратюк, 1966).

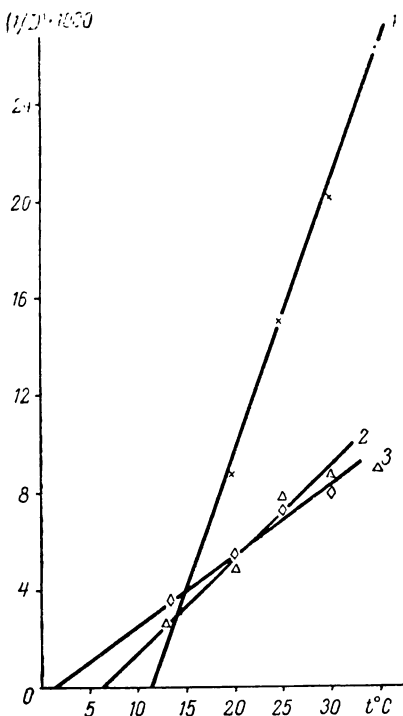


Рис. 3.2.5. Зависимость скорости развития ветвистоусых ракообразных от температуры. D — продолжительность развития от яйца до половозрелости в часах.

1 — *Moina macrocopa*, 2 — *Simocephalus sp. sp.*, 3 — *Daphnia longispina* (Brown, 1929).

тия ветвистоусых ракообразных от температуры. По продолжительности периода от рождения до первого появления молоди были получены следующие величины Q_{10} .

	13°—20°	20°—30°	30°—35°
<i>Moina macrocopa</i>	3,96	2,39	1,76
<i>Pseudosida bidentata</i>	2,90	2,03	1,63
<i>Simocephalus sp. sp.</i>	2,36	1,81	1,15
<i>Daphnia pulex</i>	2,64	1,70	—

Весьма интересно, что эти материалы находятся в соответствии с правилом суммы температур (рис. 3.2.5).

К важному результату пришел Б. М. Медников (1962), который показал, что по имеющимся литературным материалам продолжительность развития морских, солоновато-водных и пресноводных видов планктонных веслоногих ракообразных

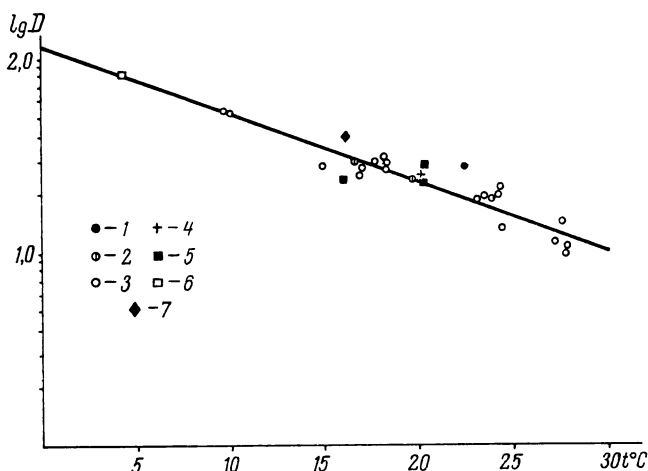


Рис. 3.2.6. Продолжительность метаморфоза калянид при разной температуре. На оси абсцисс температура, на оси ординат десятичные логарифмы продолжительности метаморфоза (D) в днях.

1 — *Acartia clausi*, 2 — *Centropages kroyeri*, 3 — *Calanipeda aquaedulcis*, 4 — *Pseudodiaptomus coronatus*, 5 — *Neutrodiaptomus inconcruens*, 6 — *Calanus finmarchicus*, 7 — *Acanthodiaptomus denticornis* (Медников, 1962).

при «оптимальных» для каждого вида температурах может быть описана одним общим для всех видов уравнением зависимости скорости развития от температур (рис. 3.2.6)

$$D = 125 e^{-0.0833t},$$

где D — продолжительность развития в днях при температуре t . Заметим, что $k=0.0833$ соответствует $Q_{10}=2.30$, т. е. вновь получаем то значение ускорения развития с температурой, которое для среднего температурного интервала следует из изложенных выше общих соображений.

Примерно к такой же зависимости скорости развития пресноводных планктонных ракообразных пришла и Э. А. Шушкина (1964), которая по своим данным заключила о пригодности «нормальной кривой» Крюга для внесения температурных по-

правок. Другие имеющиеся в литературе данные, по-видимому, не противоречат этому заключению.

Таким образом, когда нет достоверных данных, характеризующих зависимость скорости развития данного конкретного объекта от температуры, следует вносить «температурные поправки» в соответствии с «нормальной кривой» или пользоваться $Q_{10}=2,25$, $k=0,081$ и в интервале $15^{\circ}-25^{\circ}$ $\Delta F=13\ 820$.

В большинстве случаев в особенности для узких интервалов температур и в пределах их средних значений это не приводит к заметным ошибкам. Однако требуется большая осторожность при приближении к верхним и нижним температурным границам и по отношению к видам и популяциям, обитающим в условиях низких или высоких температур.

Следует считаться с возможными последствиями физиологической и конституциональной адаптации к температурным условиям обитания.

По меньшей мере у многих водных животных при адаптации (акклимации) к низким температурам интенсивность обмена, а следовательно, и скорость развития повышаются, обратное происходит в условиях высоких температур, что может вести к сглаживанию зависимости от температуры. Это явление может быть особенно выражено при сравнении скорости развития популяций определенного вида, обитающих при разных средних температурах. При таком сравнении можно встретить примеры очень слабой зависимости скорости развития от температуры. Согласно Б. М. Медникову, таким примером может служить скорость эмбрионального развития разных популяций жаброного рака *Triops cancriformis*.

Возможно и даже вероятно, что адаптация к температуре может оказывать влияние и на зависимость от температуры скорости развития в разные сезоны. Например, не исключено, что не случайно скорость развития *Diaptomus graciloides* в оз. Эркин при 7° по наблюдениям Науверка (Nauwerck, 1963) оказалась значительно выше ожидаемой.

Таким образом, в рассматриваемой области очередными задачами исследований, выполнение которых нужно для расширения возможности и повышения достоверности определения продукции водных животных, следует считать:

а) критическое обобщение и оценку литературных данных по зависимости скорости развития от температуры;

б) выяснение зависимости от температуры скорости развития эмбриональных и постэмбриональных стадий руководящих видов водных животных при обязательном сопоставлении экспериментальных данных с определениями скорости развития и роста в природных условиях.

3.3. Влияние пищи и температуры на плодовитость и скорость размножения пойкилотермных животных

При определении продукции видовых популяций животных встречаются с необходимостью характеризовать определенными величинами интенсивность или скорость размножения и плодовитость животных при различных трофических и температурных условиях.

Несмотря на то что общие закономерности действия этих факторов на скорость размножения и плодовитость очень малоизучены, полезно рассмотреть немногие имеющиеся данные по этому вопросу.

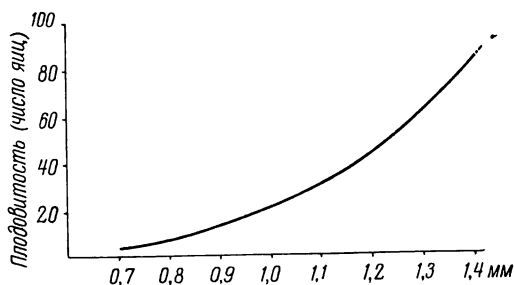


Рис. 3.3.1. Отношение между размером кладки и длиной тела самки *Pseudocalanus* (Mc Laren, 1965).

Интенсивность размножения животных, определяемая средним числом яиц в помете и частотой их откладки, может быть выражена средним количеством яиц, отложенных одной самкой за единицу времени. Плодовитость животных определяют как среднее число яиц в кладке.¹

Действие температурного и пищевого факторов на плодовитость животных в естественных условиях осуществляется через их влияние на размеры тела, так как плодовитость животных непосредственно связана с размерами самок, продуцирующих яйца. При одних и тех же условиях более крупные самки имеют большее число яиц в кладке. Эта закономерность показана для морских копепод (Marshall, 1949) (рис. 3.3.1), двух прес-

¹ Заметим, что для выяснения плодовитости обычно пользуются фиксированным материалом. Нужно иметь в виду, что плодовитость некоторых животных, найденная по фиксированным 4%-ным формалином пробам, может оказаться заниженной. Например, у многих ветвистоусых ракообразных при фиксации формалином возможно выпадение яиц из выводковой камеры. Поэтому плодовитость ветвистоусых рекомендуется определять на свежезловленном материале или выбирать соответствующий фиксатор, например, Холл (Hall, 1964) рекомендует использовать 95%-ный спирт.

новодных диаптомид (Ravera and Tonolli, 1956), циклопов (Margalef, 1955), ветвистоусых ракообразных (Дунке, 1960; Галковская, Ляхнович, 1966; Green 1954).

Связь между длиной тела и размерами кладки у пойкилотермных животных может быть выражена степенной функцией $F = ml^k$, где F — число яиц в кладке; l — длина тела; m и k — константы. Следовательно, основным фактором, влияющим на плодовитость, будет фактор, определяющий размеры животного или скорость его роста. Имеющиеся в литературе данные по

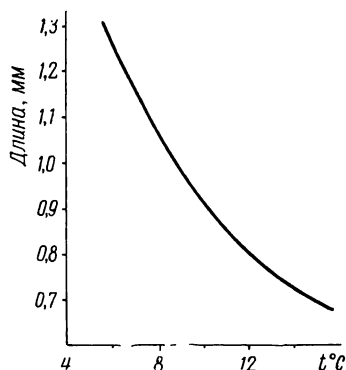


Рис. 3.3.2. Размер взрослых самок *Pseudocalanus* как функция температуры (Mc Laren, 1965).

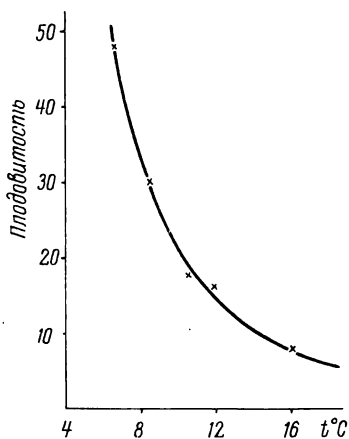


Рис. 3.3.3. Отношение между плодовитостью и температурой у *Pseudocalanus* (построен на основании рисунков 3.3.1 и 3.3.2).

влиянию температуры на размер тела планктонных ракообразных показывают, что по этому вопросу были получены принципиально различные результаты.

Рядом авторов (Mc Laren, 1965; Coker, 1933) показано, что для морских копепод (*Pseudocalanus*), щетинкочелюстных (*Sagitta*), пресноводных циклопов размер животного в природных условиях является обратной функцией средней температуры их места обитания (рис. 3.3.2). Построенные Мак-Лареном (1965) кривые связи размера кладки и длины тела *Pseudocalanus* и последней величины с температурой показывают характер зависимости плодовитости от температуры (рис. 3.3.3). Не исключено, что для названных животных некоторое влияние оказывает и количество пищи, но это влияние настолько незначительно (Deevey, 1960), что им можно пренебречь. Таким образом, в этих случаях главным фактором, влияющим на плодовитость, служит температура.

С другой стороны, в опытах Холла (Hall, 1964) над *Daphnia galeata mendotae* размер взрослых животных находился в ясно выраженной прямой зависимости от наличного количества пищи (рис. 3.3.4). В соответствии с размером тела изменялась и плодовитость животных. В этом случае решающим фактором была пища. Не исключено, что в двух рассмотренных группах живот-

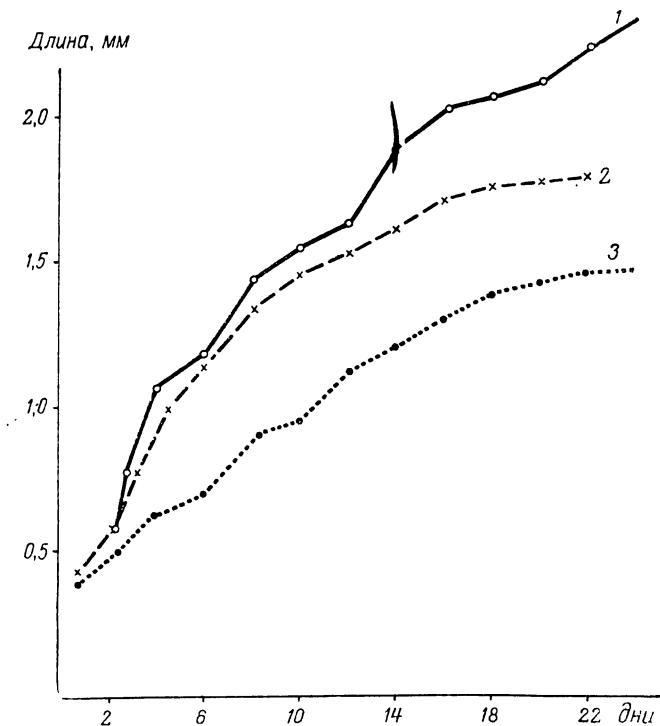


Рис. 3.3.4. Рост *Daphnia galeata mendotae* на разных концентрациях пищи (Hall, 1964).

1 — 1 млн. кл/мл, 2 — 0,062 млн. кл/мл, 3 — 0,015 млн. кл/мл смеси протококковых.

ных имеются принципиальные различия во влиянии температурного и пищевого фактора. На это указывает Мак-Ларен (Mc Laren, 1965), рассматривая зависимость основных показателей развития пойкилотермных животных от температуры и пищи. Он пишет: «Скорость роста и окончательные размеры могут быть функцией пищевых запасов, в то время как скорость развития может быть относительно независимой. Это верно для животных, наиболее часто используемых в экспериментах по росту и продукции (*Daphnia* sp., креветки). Однако есть другой род

пойкилотермных, у которых размер на любой стадии развития (включая половозрелые и последние стадии развития) — функция температуры в течение развития, хотя рост и развитие могут быть подвержены действию пищи. Этот вид роста может быть правилом у таких важных групп, как рыбы (Taylor, 1958), моллюски (Taylor, 1960), циклопы (Coker, 1933), каляноиды и щетинкочелюстные морского планктона» (Mc Laren, 1963).

В сезонном ходе (с мая по октябрь) плодовитости планктонных ракообразных наблюдается весенний максимум в то время, когда температура воды еще относительно низка, а концентрация фитопланктона велика. Возможно, что этот максимум обусловлен разными причинами у разных групп: низкой температурой у циклопов и обильным питанием у ветвистоусых.

Увеличение плодовитости животных с увеличением концентрации корма показано в экспериментальных условиях. Такие данные имеются для разных групп водных беспозвоночных: *Cladocera*, главным образом *Daphnia* (Жукова, 1953; Ingle, Wood and Banta, 1937; Richman, 1958); *Copepoda*, *Diaptomus* (Nauwerck, 1963); *Oligochaeta*, *Enchitreus* (Ивлева, 1953).

С другой стороны, в естественных условиях, где могут действовать два и больше фактора, изменение плодовитости в отдельных случаях также тесно коррелирует с концентрацией пищи (Мешкова, 1952; Comita and Anderson, 1959; Nauwerck, 1963).

Естественно предположить, что плодовитость животных зависит от концентрации пищи до некоторой определенной величины. Общее представление о характере этой зависимости можно получить из кривой, построенной по данным Грина (Green, 1954) для ветвистоусого рачка *Daphnia magna* (рис. 3.3.5). Корреляционная кривая подобного вида приблизительно может быть описана функцией $f = F(1 - e^{-kC})$, где f — плодовитость при концентрации пищи C ; F — максимальная плодовитость; k — константа. Концентрация пищи, при которой достигается максимальная плодовитость, должна быть различной у видов, различающихся экологически. Максимум плодовитости *D. cucullata* — вида, живущего при низких концентрациях пищи, — следует ожидать при меньших ее концентрациях, чем у *D. magna*, обычно встречающегося при высоких концентрациях. Одной из важных задач изучения плодовитости водных животных нужно считать установление концентраций, при которых достигается



Рис. 3.3.5. Зависимость плодовитости *Daphnia magna* от количества пищи (*Chlorella*) (Green, 1954). На оси абсцисс — произведение оптической плотности на объем, величина, пропорциональная количеству пищи.

максимальная плодовитость у разных видов животных, принадлежащих к различным экологическим группам.

Скорость размножения животных (B^1), производная от плодовитости и представляющая среднее количество яиц, отложенное одной самкой за день, может быть рассчитана по формуле

$$B^1 = \frac{E}{D},$$

где E — среднее число наличных яиц, приходящееся на одну самку; D — продолжительность эмбрионального развития (сутки). Рассчитанная таким путем величина B^1 в последнее время используется как основа для расчета продукции планктонных животных (Elster, 1954, 1955; Edmondson, 1960, 1961, 1965; Edmondson, Comita and Anderson, 1962; Wright, 1965; Hall, 1964) (см. гл. 5. 5).

Так как значение B^1 рассчитывается по плодовитости животных, их численности и продолжительности эмбрионального развития, то оно должно отражать связь этих величин с температурными и пищевыми условиями. Плодовитость животных и пропорциональная ей величина E уменьшаются с увеличением температуры выше оптимальной, однако одновременно сокращается и продолжительность эмбрионального развития (D). В какой зависимости от температуры находится $B^1 = \frac{E}{D}$, определяется тем, на какую из величин E или D температура оказывает большее влияние. Если, как это обычно и бывает, D в большей мере зависит от температуры, чем E , с повышением температуры B^1 возрастает.

Многие авторы (Жукова, 1953; Шушкина, 1964 б; Elster, 1955; Ingle, Wood and Banta, 1937) на разных объектах показали независимость продолжительности эмбрионального развития от условий питания самки. Что же касается численности популяции, которая входит в расчет величины E , то на эту величину,

а следовательно, и на скорость воспроизведения влияет не сама численность, а возрастной состав популяции. Однако использование скорости воспроизведения (B^1) для расчета продукции оправдано лишь в тех случаях, когда возрастной состав популяции остается неизменным. Следовательно, при соблюдении последнего условия зависимость скорости воспроизведения от пищевых условий будет повторять характер зависимости плодовитости от этого фактора. Действительно, в результате экспери-

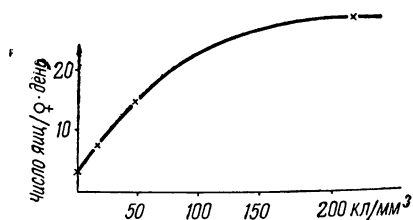


Рис. 3.3.6. Среднее число яиц, отложенных за день самкой *Calanus*, при различных концентрациях *Chlamydomonas sp.* (Marshall and Orr, 1952)

ментов на *Calanus finmarchicus* Маршалл и Опп (Marshall and Opp, 1952) получили кривую зависимости скорости воспроизведения от концентрации пищи в среде, которая принадлежит к тому же типу, что и кривая связи плодовитости с питанием, построенная по данным Грина (рис. 3.3.6). Однако попытки установления этой связи в естественных условиях не показали четкой зависимости скорости воспроизведения от концентрации пищевых организмов (Edmondson, 1965; Edmondson, Comita and Anderson, 1962). Причиной этого может быть либо достаточное количество пищи в водоеме, либо доминирующая роль другого фактора (главным образом, температуры).

. Таким образом, имеющиеся данные показали примеры зависимости плодовитости и скорости размножения животных от температуры и трофических условий, которая, по-видимому, может существенно различаться у разных объектов. Для уточнения имеющихся сведений и выяснения общих закономерностей влияния температурных и трофических условий на плодовитость и скорость размножения водных животных настоятельно необходимы систематические исследования.

ГЛАВА 4. МЕТОДЫ РАСЧЕТА ПРОДУКЦИИ ВИДОВЫХ ПОПУЛЯЦИЙ БЕЗ ПОСТОЯННОГО ПОПОЛНЕНИЯ

4.1. Метод Бойсен-Иенсена

Размножение многих водных животных происходит в относительно краткие периоды. В этих случаях вслед за размножением наступает период индивидуального роста, во время которого нет нового пополнения и численность данного поколения, или когорты¹, снижается. У видовых популяций с таким характером размножения нет непрерывного поступления молоди (пополнения). Продукция таких популяций рассчитывалась многими авторами, применявшими впервые предложенные Бойсен-Иенсеном (Boysen-Jensen, 1919) способы расчета или независимо разработавшими сходные приемы определения продукции.

Бойсен-Иенсеном была определена продукция видовых популяций руководящих видов донных животных в двух бухтах Лим-фьорда (Дания). Наиболее внимательно была изучена продукция мелких двустворок и полихет — важнейших кормовых объектов камбалы и угря. Продукция рассчитывалась за ряд лет (с 1910 по 1917 г.). Ежегодно весной и осенью выполнялась серия дночерпательных станций, более или менее равномерно распределенных по площади бухты. Годовая продукция рассчитывалась от весны (май) до весны следующего года. При этом Бойсен-Иенсен применял ряд терминов для обозначения величин, встречающихся при расчетах продукции.

1. Запас или начальная биомасса (Stock) — количество и вес особей по весенним пробам.

2. Остаточный запас или биомасса (rest Stock) — количество и вес особей, оставшихся к весне следующего года.

3. Потребление (Consumption) — количество и вес особей съеденных (исчезнувших) в течение года.²

4. Прирост (Growth increment) — прирост веса всех особей в течение года, включая и прирост погибших за это время.

¹ Термином «когорта» обозначают совокупность одновременно родившихся особей данного вида, совместно обитающих при идентичных условиях (Nees and Dugdall, 1959).

² То, что Бойсен-Иенсен называет потреблением, соответствует общей убыли от потребления и от других причин смертности, и в дальнейшем обозначается E или индексом c (B_c , N_c).

5. Отрождение молоди или пополнение (Uppgrowth) — количество и вес вновь отродившейся молоди, сеголетков (O-group).

6. Годовая продукция (annual Production) — сумма прироста (Growth increment) и пополнения (Uppgrowth).

Все эти величины были отнесены к единице площади (1 м²).

Биомасса в начале и в конце года, а также новое пополнение учитывались непосредственно по материалам дночерпательных проб. За величину потребления (B_e) принималась разность между начальной (N_1) и конечной (N_2) численностями, умноженная на среднее арифметическое из начального (B_1/N_1) и конечного (B_2/N_2) средних индивидуальных весов рассматриваемой группы животных, т. е. по формуле¹

$$B_e = (N_1 - N_2) \frac{1}{2} \left(\frac{B_1}{N_1} + \frac{B_2}{N_2} \right), \quad (4.1.1)$$

где N_1 и N_2 — численность особей данного поколения в начале и в конце года; B_1 и B_2 — биомасса в начале и в конце года.

Прирост определен по сумме потребления и остатка биомассы в конце года за вычетом начальной биомассы. Иначе говоря, эта величина представляет собой продукцию старших поколений (без O-группы) и может быть обозначена P . Тогда

$$P = B_e + B_2 - B_1.$$

Годовая продукция по Бойсен-Иенсену, т. е. продукция всей популяции, представляет собой сумму прироста особей старших поколений, учтенных в начале года, и прироста особей нового отрождения.

Наиболее просто рассчитывается продукция у моноциклических видов, у которых все особи популяции принадлежат к одному возрастному (годовому) классу и новая молодежь появляется только через год, когда почти не остается особей, родившихся весной предыдущего года. В этом случае к следующей весне происходит только убыль численности при одновременном увеличении среднего индивидуального веса.

Чаше, как отмечает Бойсен-Иенсен, приходится иметь дело с популяциями, в состав которых входят особи, принадлежащие к двум или нескольким возрастным классам. В этом случае, чтобы вычислить годовую продукцию, надо иметь возможность отличать молодежь (O-group) от более старших особей. Продукция молоди, родившейся в год исследования, и продукция остальных возрастных классов рассчитываются отдельно и суммируются. Для большинства двустворок (Solen, Abra, Corbula, Mya) Бойсен-Иенсену удавалось с удовлетворительной точно-

¹ Здесь, как и везде далее, для облегчения сравнения разных способов расчета оригинальные символы авторов заменены в соответствии с принятой в данной книге системой обозначений.

стью отличать новое поколение. Он использовал данные по скорости весового роста и сделал некоторые допущения относительно степени выедания молодежи в летнее и в зимнее время. По расчетам Бойсен-Иенсена в изученном им заливе годовая продукция бентоса в течение 1910—1915 гг. колебалась от 42,1 до 72,1 г/м² в сыром весе, весенняя биомасса — от 22,3 до 60,8 г/м².

Заметим, что расчет годовой продукции только по двум сериям наблюдений за численностью и биомассой популяции может дать лишь очень приближенное представление о ее действительной величине в особенностях по отношению к видам с относительно коротким жизненным циклом и более или менее растянутым по времени или многократным размножением. Позднее Блегвад (Blegvad, 1928), работавший в той же Датской рыбохозяйственной лаборатории, признал недостаточно точными расчеты Бойсен-Иенсена, а полученные им величины продукций слишком низкими.

Однако основные принципы расчетов, впервые примененные Бойсен-Иенсеном, получили признание и были использованы и развиты рядом авторов.

4.2. Продукция гомотопных бентических животных

К числу первых исследований продукции пресноводных гомотопных животных принадлежит работа А. К. Маркосяна (1948), посвященная озерному гаммарусу (*Gammarus lacustris*) озера Севан, выполненная в 1938—1939 гг. А. К. Маркосян весьма обстоятельно изучил экологию и биологические свойства этого массового в данном озере вида и установил, что он имеет двухгодичный цикл развития и за довольно растянутый период размножения (июль — сентябрь) дает четыре генерации. По сезонным изменениям численности и биомассы двух одновременно существующих возрастных групп была определена годовая продукция, которая в зоне харовых водорослей составила 42,3 г/м² при средней годовой биомассе в той же зоне, равной 20,6 г/м². Таким образом, согласно данным А. К. Маркосяна, годовой P/B -коэффициент озерного гаммаруса в озере Севан равен 2.

Позднее М. Ю. Бекман (1954) изучила другую экологическую форму этого же вида из эвтрофного заморного озера в пойме р. Ангары. В этом озере гаммарус имел одногодичный цикл жизни, сжатый период размножения и ряд других биологических отличий. Продукция была рассчитана методом В. В. Кузнецова (1948, см. стр. 84) по материалам четырех съемок. Сумма потерь биомассы родительского и новорожденного поколений составила за год 98 г/м², а годовсй P/B -коэффициент, рассчитанный по средней биомассе, — около 3.

В получившей широкую известность работе В. Н. Грезе

(1951) дан пример расчета продукции амфиподы *Pontoporeia affinis*, основанный на детальных наблюдениях, которые велись круглогодично в двух расположенных на севере водоемах — в реке (1941) и в озере с более низкой температурой воды (годовая сумма градусо-дней соответственно 1060 и 500). В реке рачок имел одногодичный цикл жизни (14 мес.), в озере — двухгодичный (27 мес.) с коротким периодом весеннего размножения в обоих случаях. По полученным данным, В. Н. Грезе строил кривые численности и темпа роста одного поколения за все время его существования (рис. 4.2.1).

Для расчета продукции для 15 числа каждого месяца по кривым находилась численность (N). По разности численностей в данный (N_2) и в предыдущий (N_1) месяц определялось число убывших особей за месяц. Например, для речной популяции по кривым было определено, что к 15 июля численность составляла 4800 экз./м², средний вес одной особи — 0,4 мг; к 15 августа соответственно — 3700 экз./м² и 2,2 мг. Следовательно, за месяц численность снизилась на 1100 экз./м².

За средний вес убывших особей В. Н. Грезе принимал вес, отсчитанный по кривой в середине рассматриваемого периода (1 августа), равный 0,9 мг. Отсюда биомасса особей, убывших за месяц, равна $1100 \cdot 0,9 = 990$ мг/м². Аналогичным образом, была определена убыль (элиминация) биомассы для всех месяцев гола, и по сумме этих величин — годовая продукция. В реке годовая продукция составила 45,15 г/м², при средней годовой биомассе — 13,10 г/м². Отсюда отношение этих величин, или годовой P/B -коэффициент равен 3,44.

В изученном северном озере со значительно более низкой температурой воды годовой P/B -коэффициент был равен 1,9.

В. Н. Грезе обращает внимание на то, что отношение всей продукции одного поколения к исходной биомассе производителей, т. е. P/B_0 , у обоих популяций было почти одинаковым —

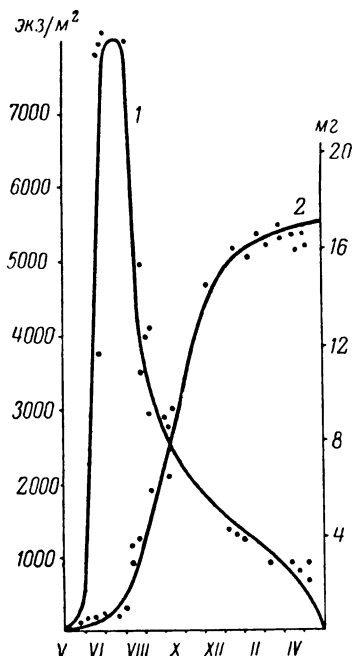


Рис. 4.2.1. Изменения плотности населения одного поколения *Pontoporeia* и ее рост в реке.

1 — плотность населения, экз./м², 2 — весовой рост, мг (Грезе, 1951).

3,2 и 3,4. Этот показатель, выраженный в процентах, он называется «константой продукции».

Способ расчета продукции, примененный В. Н. Грезе, был использован М. Ю. Бекман (1959, 1962), которая рассчитала продукцию ряда видов байкальских амфипод. *Micruropus kluki* обитает в озере Байкал на прибрежных песках Малого моря. Массовое появление молоди этого вида приходится на июнь — август. Родительское поколение к зиме исчезает, прожив, таким образом, немногим более года. Продукция популяции ($11,4 \text{ г/м}^2$) за год превышает среднюю ($4,6 \text{ г/м}^2$) и близкую к ней исходную биомассу ($4,5 \text{ г/м}^2$) в 2,5 раза.

Для других амфипод подробных материалов не приводится. Указывается только, что близкий к 3 P/B -коэффициент получен так же для *Micruropus possolskii* и *Crypturopus inflatus*, населяющих мелководья. Предварительные данные, полученные по двум популяциям амфипод с глубин около 80 м, говорят, что в связи с удлинением цикла жизни их воспроизводительная способность уменьшается по сравнению с обитателями мелководья в 2—3 раза.

В последней работе М. Ю. Бекман (1962) по своим данным привела расчет продукции двух видов байкальских эндемичных амфипод, населяющих мелководный эвтрофированный Посольский сор, соединенный с озером Байкал узким протоком, — *Micruropus possolskii* Sow. и *Gmelinoides fasciatus* Stelb.

При среднегодовой биомассе 5 г/м^2 годовая продукция *M. possolskii* оказалась равной 18 г/м^2 ($P/B=3,6$). Для *G. fasciatus* $P=3,5$, $B=1,2 \text{ г/м}^2$ ($P/B=2,9$). Оба вида в этом водоеме имеют годичный цикл жизни. Есть указание, что у популяции *M. possolskii* из озера Загли-Нур $P/B=3,4$ при $P=23 \text{ г/м}^2$, а у *G. fasciatus* из открытого побережья Байкала, где его рост растягивается на два года, $P/B=1,6$.

Работы В. Н. Грезе и М. Ю. Бекман показали, что для таких гомотопных животных, как амфиподы, продукция может быть рассчитана, когда имеются данные, характеризующие численность и индивидуальный рост животных за время существования одного поколения. В этом простейшем случае начальная и конечная биомассы поколения равны нулю и продукция поколения равна элиминации.

Для каждого из периодов между двумя наблюдениями элиминация (E) равна $E = (N_2 - N_1) \bar{w}$. Если на период существования одного поколения приходится n периодов наблюдения, продукция одного поколения за все время его существования равна

$$P = E_1 + E_2 + E_3 + \dots + E_n.$$

Если общая продолжительность поколения несколько лет, то известная часть его продукции приходится на первый, на второй и на последующие годы. Общая продукция популяции в этом

случае представляет собой сумму соответствующих долей продукции каждого из поколений.

Весьма содержательное исследование, посвященное расчету продукции амфиподы *Hyaella azteca* в небольшом мелководном эвтрофном озере Сугарлоф (шт. Мичиган, США), опубликовал Купер (Соорег, 1965). Весьма детальные еженедельные наблюдения на четырех станциях позволили получить данные, характеризующие возрастной и размерный состав популяции. Эти данные были дополнены лабораторными наблюдениями, на основании которых установили продолжительность развития стадий при разных температурах и величину прироста при каждой линьке. Для различия стадий была определена зависимость между стадией развития и общим числом члеников I и II антенн, а также зависимость между числом члеников антенн и длиной головной капсулы.

При каждом еженедельном наблюдении устанавливалось количество яиц, молоди (стадии 1—3), юных (стадии 4—5), взрослых нового и старого поколений. Зная продолжительность развития стадий при данной температуре, выраженную в сутках (D), Купер получил возможность рассчитать величину пополнения за сутки, которую он принимал равной $1/\varnothing \cdot N_0$, где N_0 — начальная численность предыдущей стадии развития в начале рассматриваемого периода. Заметим, что правильнее было бы брать не начальную, а среднюю численность предыдущей стадии за рассматриваемое время (неделю). На основе этого принципа расчета для каждой даты наблюдений и возрастной группы были рассчитаны величины пополнения и той численности каждой стадии, которая была бы достигнута за неделю при отсутствии смертности. По разности между последней величиной и фактически наблюдаемой была установлена элиминация, или, по терминологии автора, смертность каждой из стадий, и ее изменения на протяжении времени наблюдения. Продукцию Купер находит как произведение смертности на среднюю биомассу. Здесь смертность должна быть выражена в долях от биомассы за рассматриваемое время. Подводя итоги своим расчетам, Купер считает, что в изученном им озере средняя величина продукции популяции *Hyaella azteca* составляла 0,129 кг сухого веса на 1 га за сутки и средняя биомасса — 4,07 кг/га. Таким образом, P/B -коэффициент за сутки был равен 0,032. Если считать, что вегетационный сезон длится четыре месяца, получим годовой P/B -коэффициент — 3,8.

Работа Купера во многих отношениях представляет значительный интерес. В частности, он вполне справедливо указывает, что величина пополнения пропорциональна $1/D$ только при стабильной численности предыдущей стадии, и рассматривает, как снижение числа откладывающих яйца самок влияет на ожидаемое пополнение молоди, используя специально выведенные

расчетные формулы. Трудно сказать, каково реальное значение этой поправки, которую автор странным образом вводит только в расчеты ожидаемого количества заканчивающих развитие яиц, видимо, не замечая, что она в равной мере относится и к расчетам пополнения каждой из стадий.

Способ расчета продукции, примененный Купером, близок к методам определения продукции популяций с постоянным пополнением, излагаемым в главе 5.

Значительный интерес представляют работы В. В. Кузнецова (1941, 1948 а, б, в), детально изучившего биологию ряда литоральных моллюсков и некоторых других беспозвоночных Баренцева и отчасти Белого морей и определившего их продукцию. При этих работах необходимые материалы по росту, размножению и прочие были получены по наблюдениям за животными, помещенными в специальные садки, установленные в местах их обитания.

В. В. Кузнецов рассчитывает продукцию как убыль вещества за данный период, к которой добавляется прирост выживших особей. Первая величина рассчитывается по формуле

$$P = \left(\frac{a_1 - a}{2} + a \right) S,$$

где a и a_1 — средний вес особи в начале и в конце периода; S — снижение численности за период. В наших обозначениях $a = B_1/N_1$, $S = (N_1 - N_2)$. Простейшими преобразованиями легко показать, что формула В. В. Кузнецова идентична формуле 4.1.1.

Чтобы рассчитать продукцию всей популяции, необходимо выделить отдельные поколения и вычислить продукции каждого из них. Сумма продукций поколений дает продукцию всей популяции.

В качестве примера возьмем расчет продукции *Lacuna pallidula* за период с 11 ноября 1939 г. по 25 мая 1940 г. по данным табл. 4.2.1. По формуле была рассчитана продукция зимнего и летнего поколений 1939 г., оказавшаяся равной 31,40 и 14,02 г/м², и определен прирост веса тех особей этих поколений, которые дожили до второго срока наблюдений. Прирост особей зимнего поколения равен $30 \times (26,7 - 12,8) = 0,42$, летнего — $680 \times (13,5 - 3,6) = 6,73$ г/м². Старшие возраста в зимнее время не растут, поэтому в продукцию вошла только ноябрьская биомасса двух старших поколений, не доживших до второго срока наблюдений, а также биомасса зимнего поколения 1940 г. Кроме того, было определено, что биомасса отложенных и погибших в зимнее время кладок равна 20 г/м².¹ Таким образом, продукция всей популяции за указанный срок $7,00 + 39,40 + 31,4 + 14,02 + 0,42 +$

¹ Заметим, что не вполне ясно, правильно ли включать в расчет продукции биомассу отложенных яиц, вещество которых хотя бы частично должно было входить в учетную биомассу старших поколений.

+6,73+0,40+20,0=119,4 г/м². Аналогичным путем была рассчитана продукция от весны до осени, составившая 170 г/м². Следовательно, в данном примере годовая продукция *Lacuna pallidula* равна 289 г/м².

Другой вид — *Lacuna vincta* — отличается от предыдущего тем, что в своем развитии проходит стадию планктонной личинки. Это обстоятельство осложнило определение величины убыли (продукции) для первых этапов жизни поколения. Кроме сведе-

Таблица 4.2.1

Состав популяции *Lacuna pallidula* в губе Дальне-Зеленецкая на зарослях *Fucus serratus*

Поколения	11.XI 1939 г.			25.V 1940 г.		
	N_1 экз./м ²	Биомасса B_1 , г/м ²	$\frac{B_1}{N_1}$, мг	N_2 экз./м ²	Биомасса B_2 , г/м ²	$\frac{N_2}{B_2}$, мг
Зимнее 1938	80	7,00	87,5	—	—	—
Летнее 1938	770	39,40	51,2	—	—	—
Зимнее 1939	1620	20,70	12,8	30	0,80	26,7
Летнее 1939	2320	8,30	3,6	680	9,20	13,5
Зимнее 1940	—	—	—	280	0,40	1,4

ний о плодовитости самок и количества отложенных кладок, нужны были данные о выживании ранних стадий, которые были получены с помощью наблюдений в садках. Продукция *L. vincta* рассчитывалась на 1 м² площади зарослей ламинарий, где моллюск собирается к моменту размножения весной. Годовая продукция, рассчитанная для четырех площадок, составила 56, 151, 227, 996 г/м² сырого веса. Отношение продукции (227 г/м²) к исходной (в период размножения) биомассе было оксло 5.

Годовая продукция *Margarita helicina* для четырех площадок колебалась от 15 до 2286 г/м², а P/B -коэффициент равнялся 3,4; 3,5; 6,3; 15,1.

Возможность распространения на всю литораль полученных на отдельных площадках величин продукции зависит от репрезентативности выбранных площадок для всего района и точности количественного учета животных, живущих на прибрежных растениях и совершающих большие миграции. В этом, по-видимому, главная трудность исследования продукции литоральной фауны и возможный источник ошибок при ее определении.

Примененное В. В. Кузнецовым сочетание полевых работ с наблюдениями в садках, помещенных в водоем, дало ценные результаты. Эксперименты в садках для выяснения тех сторон биологии беспозвоночных, которые трудно поддаются изучению в полевых условиях (рост, размножение и т. п.), следует рекомендовать в работах по определению продукции.

4.3. Продукция гетеротопных животных

Расчет продукции гетеротопных видов, как например хирономид, несколько сложнее, чем гомотопных, так как приходится принимать во внимание вылет имаго из водоема.

Уже Лундбек (Lundbeck, 1926) сделал подсчет продукции личинок рода *Chironomus* Пленского озера. По данным дночерпательных проб он установил время достижения максимальной численности и время максимальной биомассы личинок. Эти два максимума обычно не совпадают, так как большое количество молодых личинок имеет небольшую биомассу, а по мере роста, несмотря на уменьшение численности, общая биомасса возрастает. К величине максимальной биомассы Лундбек прибавлял биомассу личинок, убывших за время от максимального количества их до наступления максимума биомассы, и прирост среднего веса личинок в последующее время, включая прирост веса особей, исчезнувших в периоды между сериями наблюдений. Сумму этих величин Лундбек принимал за годовую продукцию, которая в одном случае была равна удвоенной, в другом — утроенной максимальной биомассе личинок.

Недостаток этого способа определения продукции состоит в том, что при больших промежутках времени между наблюдениями в период отрождения молоди возможно преуменьшение убыли личинок и занижение среднего прироста веса одной личинки, так как место исчезнувших занимают вновь родившиеся. Во время вылета имаго занижение прироста могло получаться в результате окукливания и вылета более крупных экземпляров, а также благодаря тому, что совместно рассматривались два вида. Отрождение молоди *Chironomus bathophilus* за летнее время снижало рассчитанный весовой прирост личинок *Chironomus plumosus*.

Эти недостатки в значительной степени были устранены в получившем самую широкую известность исследовании Е. В. Боруцкого (1939 а, б), детально изучившего в 1935 и 1936 гг. динамику популяции и продукцию *Chironomus plumosus* в озере Белом в Косине. В 1938 г. еще до опубликования работы Е. В. Боруцкого его метод применила Е. А. Яблонская (1947) при изучении продукции *Chironomus plumosus* на двух небольших подмосковных озерах Большое и Малое Медвежье.

Принцип методики Е. В. Боруцкого заключается в раздельном количественном учете всех фаз развития каждого вида в отдельности с помощью достаточно частых сборов проб. Это позволяет определить продолжительность жизненного цикла, число генераций, периоды отрождения молоди и скорость роста. На озере Белом в летнее время три, а весной и осенью два раза в месяц брались дночерпательные пробы на постоянных станциях, расположенных на восьми разных глубинах от 2 до 13 м.

При обработке проб, полученных с помощью дночерпателя своей конструкции, Е. В. Боруцкий учитывал кладки, личинок, скукливающихся личинок и мертвых особей. Каждая личинка или куколка взвешивалась в живом состоянии на торзионных весах. При записи весь материал разбивался на размерные группы с интервалом 5 мг. Кроме того, определялся сухой вес.

Для учета количества вылетающих насекомых и кладок были применены специальные уловители, установленные в озере в тех же местах, где брались пробы. Уловители обследовались каждые 1—2 дня. Обнаруженные насекомые подсчитывались и взвешивались.

Обширные и тщательно обработанные данные позволили Е. В. Боруцкому детально описать распределение личинок в озере и установить, когда происходят массовые вылеты имаго и появление нового поколения. Соответственно с тремя наблюдавшимися вылетами и продолжительностью жизненного цикла одного поколения были выделены три периода, а именно: от весны до 20 июня 1935 г., с 20 июня по 1 сентября 1935 г. и с 1 сентября 1935 г. по 20 июня 1936 г. Для каждого из этих периодов Е. В. Боруцкий установил начальное общее число личинок во время максимальной численности молодежи ($N_{\max}$), общее количество найденных мертвыми личинок и куколок (N_m), количество вылетевших имаго (N_i) и количество личинок, оставшихся к концу периода (N_r). Е. В. Боруцкий ведет все расчеты, не прибегая к формулам и к буквенным обозначениям отдельных величин. Воспользовавшись принятыми нами буквенными символами, приведенными выше, можно написать основное равенство, которым фактически руководствовался Е. В. Боруцкий при расчетах баланса численности одного поколения за рассматриваемый период

$$N_{\max} - N_r = N_m + N_i + N_f.$$

Величина N_f означает количество «съеденных» личинок и куколок, которое определялось Е. В. Боруцким по разности

$$N_f = N_{\max} - (N_m + N_i + N_r).$$

Е. В. Боруцкий не применил статистических методов оценки достоверности полученных им величин, но рассмотрел многие возможные источники ошибок. В частности, он считает, что не все отмершие личинки могли быть учтены при наблюдениях. Совершенно очевидно также, что с помощью уловителей можно было получить только грубо приближенные величины числа вылетевших имаго и отложенных кладок.

В настоящее время, когда методы определения продукции животных несравненно лучше разработаны, можно заметить, что некоторые моменты в расчетах Е. В. Боруцкого необоснованы. Например, он считает возможным непосредственно сопо-

ставлять количество личинок с количеством куколок, обнаруженных при сборах, молчаливо принимая, что количество найденных куколок равно общему количеству окуклившихся личинок. В действительности это может быть верным лишь в том случае, когда продолжительность развития куколок точно соответствует продолжительности времени между двумя последовательными периодами наблюдений. Эти погрешности не затрагивают основу расчетов, выраженных приведенным выше равенством

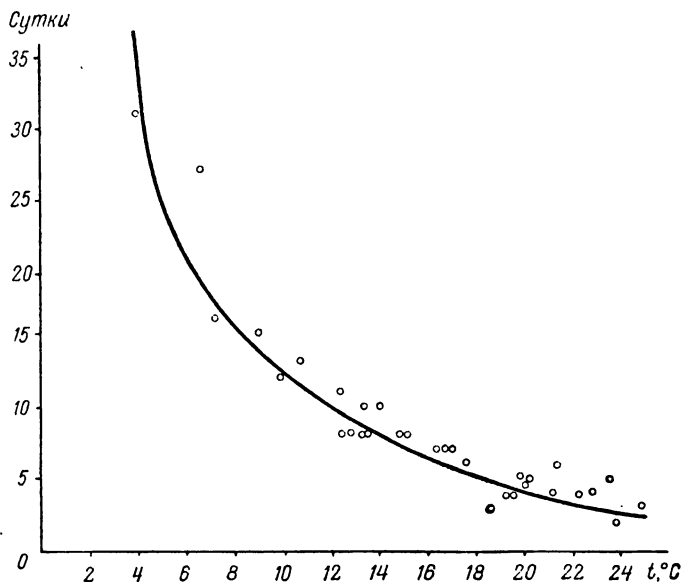


Рис. 4.3.1. Скорость разложения мертвых личинок *Chironomus plumosus* в илу при различных температурах (Яблонская, 1947).

вом, так как в него входит не количество окуклившихся личинок, а количество вылетевших имаго, определявшееся с помощью уловителей. Впрочем, последняя величина, как подчеркивает сам Е. В. Боруцкий, была определена с очень малой точностью и как бы нуждалась в подкреплении сравнением с общим числом окуклившихся личинок.

Располагая детальными данными по распределению личинок в озере и размерному составу их в каждый из сроков и для каждой из станций наблюдений, Е. В. Боруцкий имел возможность по соответствующим средним весам личинок, куколок и имаго перейти от численностей к весовым единицам и выразить все величины, входящие в балансовое равенство, в сухом весе по отношению к озеру в целом. Вес отмерших личинок определялся по длине тела и заранее найденному соотношению этой величины с весом. Для правильного определения количества ли-

чинок, отмерших в период между двумя последовательными отборами проб, как показала Е. А. Яблонская (1947), в теплое время года необходимо вносить соответствующие поправки на быстроту разложения трупов. При этом существенно учитывать температуру грунта или придонного слоя, так как скорость разложения мертвых личинок увеличивается с повышением температуры (рис. 4.3.1).

Изменения численности и биомассы на отдельных станциях в известной, а часто и в значительной мере вызываются миграциями личинок. Это затруднение Е. В. Боруцкий преодолел тем, что итоговую величину продукции рассчитывал по величинам, определенным для всей популяции, т. е. для озера в целом, и выраженным в килограммах сухого веса.

Этот расчет может быть передан равенством

$$P = B_m + B_i + B_f + B_d + (B_2 - B_1),$$

где B_m — биомасса мертвых личинок и куколок; B_i — биомасса вылетевших имаго; B_f — биомасса съеденных личинок и куколок; B_2 — конечная и B_1 — начальная биомасса; B_d — потеря вещества при метаморфозе. Эту величину Е. В. Боруцкий и Е. А. Яблонская определяли по снижению веса особи за время от окукливания до вылета имаго (табл. 4.3.1).

Таблица 4.3.1

Снижение сухого веса 1 особи Chironomus plumosus при метаморфозе

Стадии	По Боруцкому (1939)		По Яблонской (1947)	
	сухой вес, мг	%	сухой вес, мг	%
Личинка перед окукливанием	6,4	100	5,00	100
Куколка	5,5	85,9	4,18	83,6
Имаго: самка	5,7	89,1	3,25	65,0
самец	3,4	53,1	2,66	53,2

Определенную таким путем величину B_d Е. В. Боруцкий считает весом органического вещества, поступающего в водоем вместе с экзuviaми и другими путями при линьках, что оправдывает включение B_d в качестве одного из слагаемых, сумма которых равна продукции. Заметим, что это только частично верно, так как снижение сухого веса при метаморфозе в значительной части происходит в результате трат на обмен у куколки.

Итоговые данные исследований Е. В. Боруцкого (1939 а, б) и Е. А. Яблонской (1947) приведены в таблицах 4.3.1 и 4.3.2, где они, для облегчения сравнений с результатами других авторов, выражены в граммах сырого веса на 1 м².

Методика, примененная Е. В. Боруцким при расчете продукции *Chironomus plumosus* озера Белого, пригодна для тех случаев, когда у изучаемого вида есть небольшое число хорошо различимых генераций с кратковременными периодами вы-

Таблица 4.3.2

Годовая продукция *Chironomus plumosus* трех озер, определенная методом Е. В. Боруцкого, г/м² сырого веса

Озеро	Годовая продукция (P), г/м ²	Средняя летняя биомасса (B), г/м ²	P/B	Автор
Белое	34,70	14,63	2,4	Боруцкий
Б. Медвежье	106,30	35,80	3,0	Яблонская
М. Медвежье	76,20	28,80	2,6	»

Примечание. На долю потребителей приходится 26,5% продукции хирономуса в Белом озере и 54% в Б. Медвежьем озере.

лета и отрождения молоди. Например, при двух генерациях в год расчеты удобно вести, разбив год на следующие четыре периода: 1) от начала весеннего вылета имаго до отрождения молоди весенней генерации; 2) до начала летне-осеннего вылета имаго; 3) до отрождения молоди осенней генерации; 4) до начала весеннего вылета имаго. Важным преимуществом метода Е. В. Боруцкого служит то, что раздельный учет отмерших, съеденных и вылетевших организмов с одновременным определением их размера или стадии развития позволяет уточнить вес организмов в момент гибели или перехода в воздушную среду, в то время как Бойсен-Иенсен, Лундбек и другие все расчеты вели по среднему весу особи в популяции. В некоторых случаях различия могут быть существенными, как это показано в табл. 4.3.3, где расчет, по Е. В. Боруцкому, сопоставлен с расчетом по способу Бойсен-Иенсена (последняя графа). Как видим, последний метод в данном случае привел к величинам в 1,5 раза большим, чем метод Е. В. Боруцкого.

Е. В. Боруцкий, как уже указывалось, применял индивидуальное взвешивание всех особей в каждой пробс. Это точный, но исключительно трудоемкий способ. Удовлетворительные результаты можно получить, определяя вес особей отдельных размерных групп по заранее установленным соотношениям веса с линейными признаками.

Для различения стадий личинок хирономид можно пользоваться размерами головной капсулы, которые скачкообразно увеличиваются после каждой линьки (Яблонская, 1947; Константинов, 1951, рис. 4.3.2).

По Е. А. Яблонской (1947), у вылупившихся из яйца и приступивших к питанию личинок *Chironomus plumosus* средняя длина тела была равна 1,2 мм, а ширина головной капсулы —

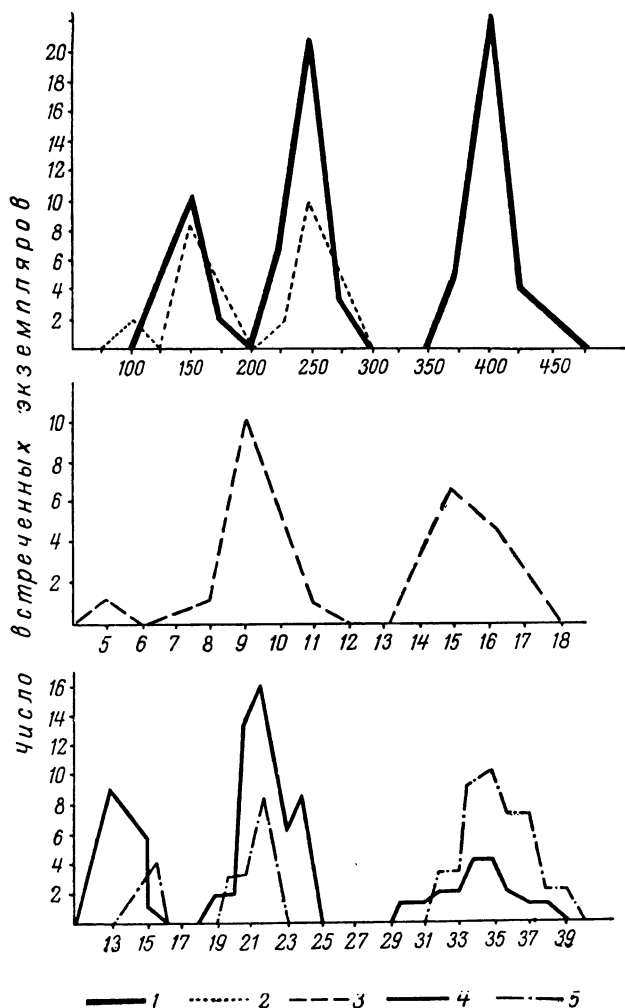


Рис. 4.3.2. Ширина головных капсул у личинок *Polypedilum gr. nubeculosum* (1), *Tanytarsus gr. manicus* (2), *Cricotopus gr. silvestris* (3), *Procladius sp.* (4), *Anatopinia gr. varia* (5) (Константинов, 1951). По оси абсцисс — ширина головной капсулы в μ (для 1 и 2) и в делениях окуляр-микрометра (3, 4, 5)

0,15 мм, после первой линьки соответственно 2,2—3,2 и 0,27 мм, после второй — 5,5—9,5 и 0,50, после третьей — 9,7—28,0 и 0,99 мм. После третьей линьки личинка еще весьма значительно увеличивается в размере и весе. Поэтому у крупных видов для

различения личинок IV возраста разных генераций недостаточно ограничиваться измерением размеров головной капсулы, необходимо измерять длину тела или определять их живой, сырой или сухой вес. Вес личинок можно определять и по длине их тела, когда для данного вида известны зависимость между длиной и весом (см. табл. 3.1.1). При установлении этой зависимости удовлетворительные результаты дает разбивка всех личинок по длине на размерные группы с интервалом 1 или 2 мм и последующее определение живого (или сырого) и сухого веса личинок отдельных размерных групп (Яблонская, 1947).

Таблица 4.3.3

Расчеты убыли (элиминации) биомассы *Chironomus plumosus*
М. Медвежьего озера (по Е. А. Яблонской, 1947)

Время наблюдений	Закончили метаморфоз и вылетели		Съедены хищниками		Отмерли между линьками		Общая убыль, кг сух. веса	
	млн. экз.	средний сухой вес 1 личинки ¹ , мг	млн. экз.	средний сухой вес 1 личинки, мг	млн. экз.	средний сухой вес 1 личинки ² , мг	по Боруцкому	по Бойсен-Иенсену
5.VI— 6.VII	0,3	6,80	75,1	2,03	176,2	0,58	256	511
6.VII—20.IX	10,2	5,70	95,1	4,60	72,0	2,96	709	816
20.IX—16.IV	0,8	6,08	4,2	4,50	35,3	2,77	122	181
16.IV—17.VI	7,4	6,90	2,8	6,80	5,7	7,53	113	108
5.VI—17.VI							1200	1616

¹ Вес личинки перед окукливанием.

² Вес восстановлен по измерениям длины мертвых личинок.

В те же годы, когда велись работы Е. В. Боруцкого, а затем Е. А. Яблонской, М. Я. Кирпиченко проводил детальные исследования бентоса двух небольших озер в пойме реки Днепра (озера Цыганское и Подборное). Независимо от других авторов он разработал метод расчета продукции по результатам частых (каждые 5 дней) наблюдений за численностью и биомассой бентических животных, в частности личинок хирономид (Кирпиченко, 1940). Продукция за каждый малый период между пробами рассматривалась как сумма приростов веса выживших и элиминированных за это же время личинок. Принимая во внимание, что элиминация идет во все дни периода между наблюдениями, М. Я. Кирпиченко рассчитывал число элиминированных личинок по формуле суммы членов убывающей арифметической прогрессии и умножал его на среднесуточный прирост веса особи. Как уже было показано (Винберг и Кобленц-Мишке, 1966), предло-

женный М. Я. Кирпиченко способ расчета сводится к определению продукции по формуле 4.1.1.

В последнее время весьма интересные результаты получены Н. Ю. Соколовой (Sokolowa, 1966), которая использовала метод Е. В. Боруцкого для расчета продукции многих видов хирономид в Учинском водохранилище и существенно дополнила методику Е. В. Боруцкого, применив количественные сборы личинок ранних возрастов в микробентосе, что имело особенно большое значение для мелких видов. Элиминация личинок первого и второго возрастов определялась по разности между рассчитанным числом отложенных яиц и количеством личинок данного вида в пробах микробентоса. Число отложенных яиц определялось по количеству кладок, собранных в специально предназначенных для этой цели уловителях.

Предварительно детальными исследованиями было изучено распространение по водоему каждого вида, что позволило должным образом выбрать места взятия проб. Для каждого вида были определены периоды вылета, отрождения молоди, число генераций, характер кривой роста в разные сезоны года. По этим данным для каждого вида в отдельности были установлены периоды, для которых целесообразно рассчитывать продукцию отдельных поколений.

Для всех 17 изученных видов отношение продукции одного поколения хирономид к его максимальной биомассе, которая, как правило, достигалась незадолго перед вылетом, было в пределах 1,10—5,2, а без крайних значений — 1,3—4,4. P/B -коэффициенты, рассчитанные не по максимальной, а по среднегодовой биомассе, для видов с коротким жизненным циклом (*Tanytarsini*, *Polypedilum scalaenum*, *Cryptochironomus* и др.) достигали очень высоких значений (20,5—36). У видов с длительным развитием и одной генерацией в год (*Chironomus antracinus*, *Psilotanypus limicola*) годовой P/B -коэффициент не превышал 6,6 (от 2,9 до 6,6). Промежуточное положение занимали виды с неполной второй генерацией за 1 год (*Chironomus plumosus*, *Polypedilum nubeculosum*).

По данным Н. Ю. Соколовой, в Учинском водохранилище, в котором в течение нескольких лет не было вылова рыб, на долю гибели от выедания приходится 80—90% от общего числа отродившихся личинок.

Оригинальный и, по-видимому, полезный прием расчета продукции когорты (поколения) растущих особей предложили Нис и Дагдалл (Nees and Dugdall, 1959), которые рассмотрели его в приложении к продукции хирономид.

Суть этого способа поясняет график на рис. 4.3.3. На горизонтальной оси отложены средние веса особей (w_t), от веса в момент рождения (w_0) до веса при окукливании (w_p). Кривая передает соответствующие им численности (N_t), отложенные на вертикальной оси.

Очевидно, что биомасса, когда средний вес равен w_t , а численность — N_t , равна $w_t \cdot N_t$, что на графике передается площадью прямоугольника со сторонами w_t и N_t .

Продукция ко времени t , когда средний вес достигает w_t , равна

$$P_t = \int_{w_0}^{w_t} N_t dw.$$

Этой величиной, следуя Кларку и др. (Clarke et al., 1946), авторы обозначают «фактическую чистую¹ продукцию» (actual net production). На рис. 4.3.3 ей соответствует площадь $ACDE$.

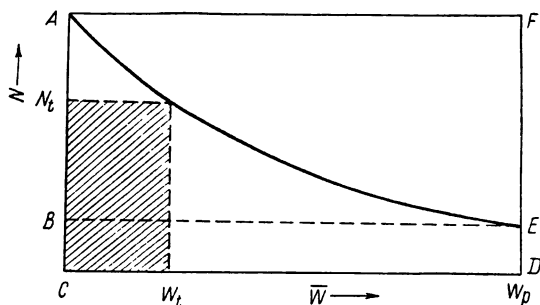


Рис. 4.3.3. Схематический график зависимости между численностью ($\bar{N}_t$) и средним весом одной личинки ($\bar{w}$). (См. текст, Nees and Dugdall, 1959.)

Пользуясь тем же графиком, Нис и Дагдалл рассматривают следующие термины.

Биомасса куколок или «фактический чистый прирост биомассы» Кларка и др. (actual net increase in standing crop) — площадь $BCDE$.

Возвращенная в круговорот продукция (directly recycled production), вполне соответствующая той величине, которая везде выше обозначалась как элиминация, — площадь ABE .

Потенциальная чистая продукция, т. е. продукция в отсутствии смертности ($N_0 w_p$) — площадь $ACDF$.

Таким образом, построив кривую численности как функцию среднего веса и определив соответствующие площади, например с помощью планиметра, можно найти продукцию и элиминацию. Нис и Дагдалл воспользовались ранее опубликованными данны-

¹ В данном случае чистая продукция противопоставляется валовой продукции, которая понимается как сумма прироста и трат на обмен. Целесообразнее последнюю величину называть ассимиляцией, или усвоенной пищей. В этом случае не возникает надобности в термине «чистая продукция», который оказывается равнозначным с термином «продукция».

ми по численности и среднему весу личинок *Tanytarsus jucundus* (Walker) в озере Сугарлоф, где этот вид имеет одну генерацию в год (Anderson and Hooper, 1956), и рассчитали своим способом продукцию, которая оказалась равной 0,247. Ранее по этим же данным Андерсон методом Бойсен-Иенсена получил 0,1745 (обе величины выражены в мл объема личинок на 0,25 м² за год).

Нис и Дагдалл рассмотрели идеальный случай, когда мгновенные скорости роста (k_q) и смертности (k_m) остаются неизменными, и нашли, что в этих условиях при данных N_0 , w_0 и w_p продукция зависит только от отношения k_q/k_m .

Когда отношение k_q/k_m константно,

$$\lg w_t = \lg w_0 + \left(\frac{k_q}{k_m} \right) \lg \left(\frac{N_0}{N_t} \right),$$

т. е. $\lg N_t$ находится в линейной зависимости от $\lg w_t$ (рис. 4.3.4). Нис и Дагдалл показали, что данные по численности и среднему весу *Tanytarsus jucundus* (Walker) в озере Сугарлоф удовлетворяют этому условию. В этом случае продукция может быть найдена не только графически планиметрированием кривой $N_t = f(w_t)$, но и рассчитана по приводимой авторами формуле, которая вряд ли найдет себе практическое применение. Константность отношения k_q/k_m может встретиться только как частный случай, мыслимый лишь по отношению к личинкам насекомых, у которых рост вплоть до окукливания может идти с близкой к постоянной скоростью.

Определение продукции и элиминации популяций (когорт), состоящих из растущих особей, по площади эмпирических кривых $N_t = f(n_t)$ может быть полезным как легкий способ нахождения приближенного значения этих величин.

4.4. Продукция популяций планктонных веслоногих ракообразных

Принципы определения продукций, рассмотренные выше в приложении к бентическим животным, были применены и для расчета продукции планктонных организмов с ограниченным во времени периодом размножения, после которого общая численность видовой популяции снижается. В. А. Яшнов (1940) по мате-

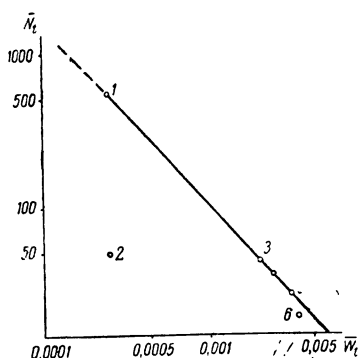


Рис. 4.3.4. Зависимость между численностью (N_t) и средним весом (w_t) личинки *Tanytarsus jucundus* в озере Сугарлоф. Логарифмические шкалы.

1 — наблюдение в августе, 2 — в сентябре, 3 — в декабре, 4 — в январе, 5 — в марте, 6 — в апреле (Nees and Dugdall, 1959).

риалам сборов в юго-западной части Баренцева моря, охватывающим период с июня по апрель 1930 г., рассчитал продукцию *Calanus finmarchicus*, который в этом районе моноцикличен.

При обработке проб устанавливалась численность каждой возрастной стадии вновь народившейся генерации. По этим данным определялось, на какой процент снижается общая численность исследуемой популяции между отдельными сроками наблюдений, что позволило вычислить для каждой стадии число погибших особей. Затем вычислялось количество экземпляров, перешедших на последующие стадии, а также сохранившихся на прежних стадиях развития. Общее количество экземпляров каждой стадии, погибших до превращения в следующую стадию, определялось суммированием данных всех периодов наблюдения.

Величина продукции, которую В. А. Яшнов именует «фактической продукцией»,¹ рассчитывалась как сумма погибших (элиминированных) особей каждой стадии и доживших до конца периода исследования. Для перехода к биомассе численность умножалась на средний вес соответствующих стадий.

Размножение калануса началось еще до начала исследований, поэтому было принято, что исходное количество науплисов в 2,5 раза превышало численность рачков в июне. Продукция *Calanus finmarchicus* за год составила, по расчетам Яшнова, 65 г/м² и превосходила в полтора раза максимальную биомассу этого вида или в 2,7 раза среднюю биомассу.

М. М. Камшилов (1958) в течение 5 лет проводил ежемесячные стационарные наблюдения за изменением численности и возрастного состава популяции *Calanus finmarchicus* в прибрежной зоне Восточного Мурмана. Он прослеживал сезонные изменения численности и биомассы калануса. Было отмечено, что пик численности приходится на середину мая. Вслед за максимумом наблюдалось быстрое падение численности, и к концу года оставались лишь единичные особи.

Полученные данные показали, что численность снижается как обратная показательная функция времени, т. е. с постоянной относительной скоростью, и может быть описана уравнением

$$N_t = 695 \cdot 10^{-0,00814t},$$

где N_t — численность к моменту времени t ; t — время в днях, отсчитываемое от момента максимальной численности; 695 — максимальная численность в 1 м³; 0,00814 — коэффициент элиминации. Заметим, что при таком коэффициенте за день элиминируется $(1 - 10^{-0,00814}) = 0,019$ часть, или 1,9% общей численности популяции. Умножив численности стадий на средний вес особи каж-

¹ Термин «фактическая продукция», которым вслед за В. А. Яшновым пользовались и другие авторы, не отличается по своему содержанию от термина «продукция» и поэтому должен быть признан излишним (см. гл. I).

дой стадии в соответствующий период года, автор получил кривую общей биомассы популяции с хорошо выраженным максимумом в июле. Для вычисления продукции калянуса по приведенному уравнению определялась убыль численности популяции для коротких интервалов времени (5-дневки), а по кривой биомассы — соответствующая им биомасса. Убыль биомассы за пятидневку получали в результате умножения величин убыли численности на средний вес особи за данную пятидневку, очевидно, равный

$$\frac{1}{2} \left(\frac{B_1}{N_1} + \frac{B_2}{N_2} \right).$$

Суммирование убыли биомассы за пятидневки дало величину продукции калянуса за год, которая оказалась равной 277 мг/м³ и была в 1,54 раза больше максимальной биомассы ($P/B=1,54$).

Теми же принципами расчета пользовалась А. Ф. Тимохина (1964) при определении продукции *Calanus finmarchicus* Норвежского моря. В прибрежных водах и водах Атлантического течения калянус размножается раньше (в мае, иногда — апреле), чем в смешанных водах и водах Восточно-Исландского течения, поэтому продукция рачка определялась отдельно для каждой водной массы по материалам ежемесячных проб за период апрель — ноябрь. Скорость убыли биомассы устанавливалась отдельно для молодых (I—III копепоидитных стадий) и для взрослых (IV—VI стадии) особей. Если уменьшение численности этих возрастных групп происходило синхронно, то такого деления не делалось.

Сумма убыли и биомассы рачков, оставшихся к концу наблюдений, принята равной продукции за изученный период. Продукция калянуса колебалась от 103 г/м² в прибрежных водах и до 10 г/м² в водах атлантических, средняя величина для всего исследованного района составила в 1959 г. 35,1 г/м², в 1960 г. — 37,9 г/м².

А. К. Гейнрих (1956) сделала ориентировочный расчет продукции некоторых копепод Берингова моря. Предварительно по планктонным пробам были изучены годовые циклы размножения и развития рачков. Выяснилось, что *Calanus cristatus*, *Calanus tonsus* и *Eucalanus bungii* в западных районах моря моноциклически. Поэтому за основную часть продукции этих видов автор принял их максимальную биомассу, которая наблюдалась в июне. Из сопоставления возраста и численности этих копепод в отдельных участках, различных по их сезонному (фенологическому) состоянию, была определена убыль копепод на разных стадиях развития и увеличения веса при переходе в старшие стадии.

Прибавив к максимальной биомассе биомассу копепод, погибших до достижения максимума на ранних стадиях развития, и прирост веса при переходе популяции в старшие стадии,

А. К. Гейнрих получила величину продукции этих рачков. Аналогичным образом была рассчитана продукция для моноциклических в северном районе Берингова моря *Calanus finmarchicus*, *Eucalanus bungii* и *Metridia pacifica* (табл. 4.4.1). Как указывает автор, эти расчеты не могут претендовать на большую точность и дают лишь ориентировочное представление о продукции названных выше рачков.

Таблица 4.4.1

Годовая продукция копепоид в Беринговом море
(по А. К. Гейнрих, 1956) г под 1 м²

Виды	Западные районы	Северные районы
<i>Calanus finmarchicus</i>	—	5,2
<i>Calanus tonsus</i>	22	—
<i>Calanus cristatus</i>	26,5	—
<i>Eucalanus bungii</i>	51	1,6
<i>Metridia pacifica</i>	16	3,3
Всего . . .	115,5	10,1

Б. М. Медников (1960) для расчета продукции *Calanus cristatus*, *Calanus plumchris* и *Eucalanus bungii* северо-западной части Тихого океана также пользовался принципом Бойсен-Иенсена и определял продукцию как сумму биомасс убыли и остатка. Он отмечал, что численность этих рачков резко снижается от мая к сентябрю, тогда как биомасса вследствие развития и роста копепоидитных стадий к середине лета возрастает. Такой характер динамики популяции вида соответствует условиям применимости формулы Бойсен-Иенсена. Однако, возможно, что расчеты были в одинаковой степени точны не для всех видов, так как Медников сообщает, что *Eucalanus bungii* в течение всего лета преобладали младшие копепоидитные стадии, из чего вытекает, что размножение этого вида растянуто. Как в этом случае автор пользуется формулой Бойсен-Иенсена, не совсем ясно.

Продукция указанных 3 видов копепоид составила, по Медникову, 41 г/м², а с уточнениями — 60—70 г/м².

Е. А. Яблонская и Н. К. Луконина (1962), определившие продукцию *Diaptomus salinus* Аральского моря, как и предыдущие авторы, считали, что годовая продукция представляет сумму биомассы убыли (B_e) и биомассы особей, оставшихся к концу года (B_r):

$$P = B_e + B_r.$$

Биомасса убыли определялась по формуле 4.1.1 с небольшим уточнением, сводившимся к тому, что была принята во внимание

биомасса особей, рожденных в период между наблюдениями, т. е. в промежутке времени между определениями B_1 и B_2 .

В этом случае формула 4.1.1 приобретает вид

$$B_e = \left[N_1 - (N_2 - N_q) \right] \left(\frac{B_1}{N_1} + \frac{B_2 - B_q}{N_2 - N_q} \right) \frac{1}{2}, \quad (4.4.1)$$

где N_q и B_q — численность и биомасса молоди, отродившейся в период между наблюдениями.

Расчеты продукции были сделаны по материалам 3 (май, июль, август) планктонных съемок всего моря в 1954—1957 гг. и по круглогодичным ежемесячным наблюдениям на стационарном пункте. За вновь отродившуюся молодь принимали всех диаптомусов в возрасте от науплиуса до III копеподитной стадии, так как для достижения III стадии рачкам требуется не более месяца. Это уточнение формулы расчета элиминации в данном случае было несущественно, так как *Diaptomus salinus* в Аральском море моноциклический.

Полученная величина продукции *Diaptomus salinus* Аральского моря ($P = 305$ мг/м³; B (весенняя) — 121 мг/м³; $P/B = 2,5$) должна быть несколько ниже истинной, так как не учтена продукция яиц, а средний вес самцов и самок взят без учета их роста в течение зимы.

4.5. Общие рекомендации по определению продукции популяции без постоянного пополнения

Методы определения продукции видовых популяций самых различных водных животных имеют общую основу. Однако при использовании общих принципов применительно к каждому отдельному случаю встречаются со множеством особенностей, специфических для вида и для данных конкретных условий. Поэтому приступать к определению продукции какого-либо вида можно в том случае, когда хотя бы в общих чертах уже известно распределение этого вида в водоеме, признаки, позволяющие различать отдельные стадии развития, и возрастная структура популяции. Важно также располагать сведениями о биологии вида, особенно о сроках и характере его размножения. Это позволит правильно решить, где и в какие сроки производить сбор количественных проб, по материалам которых можно судить об изменениях численности и биомассы каждой возрастной группы в популяции.

В тех случаях, когда изучается популяция, постоянно занимающая определенный биотоп, материал может быть собран на одной выбранной для этого станции. При изучении видов, совершающих сезонные миграции, пробы берутся на сети станций или по разрезу, секущему всю зону обитания вида. Если нужно получить сведения о всей продукции вида в водоеме в целом, места взятия проб должны охватывать все зоны глубин и грунтов, где

обитает изучаемый вид, ибо в разных условиях численность, скорость развития, интенсивность и время размножения и другие биологические свойства животных могут существенно различаться. При обработке проб данные, относящиеся к станциям, взятым на одних и тех же биотопах, могут быть осреднены. В дальнейшие расчеты величин, отнесенных ко всему водоему или к зоне обитания изучаемой популяции, эти средние данные входят с учетом относительных площадей или объемов, занимаемых отдельными биотопами или глубинными зонами с однородными условиями.

Продукция может быть определена для различных отрезков времени (декада, месяц, сезон, год). Необходимы повторные серии проб, взятые по единообразной методике на одних и тех же точках, разрезах или сети станций. Промежутки между повторными наблюдениями должны быть определены особо в каждом конкретном случае в зависимости от сезонных особенностей биологии изучаемого вида. Чем короче жизненный цикл животного, тем чаще надо брать пробы, чтобы иметь возможность проследить за изменениями популяции. При изучении видов с коротким жизненным циклом пробы отбираются через малые промежутки времени, которые, естественно, во всех случаях должны быть в несколько раз меньше общей продолжительности цикла.

Считается, что для видов с годичным циклом хорошие результаты дают ежемесячные наблюдения. Однако, как правило, громоздкий цикл круглогодичных работ не выполняется, да и не всегда он строго необходим. По отношению к видам с длительным жизненным циклом целесообразнее концентрировать внимание на времени формирования маточного стада, наращивания численности за счет отрождения молоди и интенсивного роста и элиминации когорты молодых. На таких материалах по 3—5 срокам наблюдений основана значительная часть расчетов годовой продукции видов с продолжительностью жизни от года и более (бентические и планктонные моноциклические формы). По-видимому, для популяции с годичным циклом этого достаточно, чтобы получить минимально необходимый объем информации.

Продуктивность животных с многолетним циклом, обитающих в более или менее стабильных условиях среды, можно приближенно оценить даже по одному полноценному сбору, проведенному в период размножения или близкое к нему время.

Во всех случаях нужно, чтобы материал состоял из такого количества проб, которое достаточно для определения ошибки величин численности и биомассы отдельных стадий и других исходных величин.

Обработка полученных полевых материалов проходит следующим образом. Все присутствующие в пробе особи измеряются или выясняется их принадлежность к определенной стадии развития. На основании этого выделяется некоторое число возрастных

групп, поколений или стадий развития, которые входят в состав популяции в данный момент. Затем подсчитывают количество индивидуумов каждого возраста, что в сумме дает общую численность особей данного вида в пробе. Биомассу каждой стадии или группы определяют либо непосредственным взвешиванием животных каждой группы, либо рассчитывают по заранее установленной зависимости между размером или стадией и весом 1 индивидуума. По суммам биомасс отдельных групп получают общую биомассу особей данного вида в пробе или, когда нужно, в 1 м³, на 1 м² и т. д. В результате такой обработки проб для каждой из дат наблюдений получают общую численность и биомассу популяции вида, а также численность и биомассу возрастных групп и сводят эти цифры в таблицу. О всех изменениях численности и возрастного состава популяции вида судят по результатам сопоставления материалов двух ближайших сроков наблюдений. Когда получены вполне регулярные материалы для расчетов продукции, можно непосредственно пользоваться сведенными в таблицу цифровыми данными, характеризующими состояние популяции в определенные даты. Однако неизбежные погрешности в определении численности и биомассы приводят к более или менее сильному отклонению полученных цифр от истинных значений соответствующих показателей. Поэтому обычно значительно лучшие результаты можно получить, если для каждого из поколений построить графики численности и индивидуального веса в зависимости от времени и для расчета продукции пользоваться не непосредственно эмпирическими данными, относящимися к определенным датам, а отсчетами по кривым. Таким путем до известной степени устраняются ошибки, возникающие благодаря отклонению отдельных величин, создается возможность вместо не вполне равных отрезков времени между пробами брать периоды равной продолжительности и т. д. Для возможно более правильного проведения кривых по эмпирическим точкам полезно знать общий тип динамики численности и индивидуального роста изучаемого вида и пользоваться принятыми приемами построения эмпирических кривых.

Расчеты продукции беспозвоночных с единовременным размножением удобно начинать с момента максимальной численности популяции, который приходится на период массового размножения. В последующее время происходит уменьшение численности, увеличение относительного значения старших возрастных групп и среднего веса одной особи в популяции.

Элиминацию, или убыль численности (N_e), за период между двумя наблюдениями ($t_2 - t_1$) получают как разность между начальной численностью (N_1) в момент времени t_1 и конечной численностью (N_2) в момент t_2 :

$$N_e = N_1 - N_2. \quad (4.5.1)$$

Биомасса элиминированных особей (B_e) равна разности численности за время $(t_2 - t_1)$, умноженной на средний вес элиминированных особей — $\bar{w}_e$

$$B_e = (N_1 - N_2) \bar{w}_e = N_e \bar{w}_e. \quad (4.5.2)$$

Когда период времени $(t_2 - t_1)$ достаточно мал, чтобы соответствующие ему отрезки кривых численности и индивидуально-го веса могли быть приравнены прямым, средний вес особи может быть найден простейшим способом и взят равным среднему арифметическому из средних весов в начале и в конце периода, т. е.

$$\bar{w}_e = \frac{\bar{w}_1 + \bar{w}_2}{2} = \frac{1}{2} \left(\frac{B_1}{N_1} + \frac{B_2}{N_2} \right). \quad (4.5.3)$$

В этом случае

$$B_e = N_e \frac{\bar{w}_1 + \bar{w}_2}{2} = (N_1 - N_2) \frac{1}{2} \left(\frac{B_1}{N_1} + \frac{B_2}{N_2} \right). \quad (4.5.4)$$

Очевидно, биомасса, как и численность элиминированных особей за все изучаемое время (год, сезон и т. д.), равна сумме соответствующих величин за отдельные периоды наблюдений.

Продукция за период $(t_2 - t_1)$ может быть рассчитана двумя способами. Рассмотрим сначала первый из них, когда продукция получается как сумма биомассы элиминированных особей и разности между конечной (B_2) и исходной начальной (B_1) биомассами популяции

$$P = B_e + (B_2 - B_1) = N_e \bar{w}_e + (N_2 \bar{w}_2 - N_1 \bar{w}_1). \quad (4.5.5)$$

Как видим, когда начальная и конечная биомассы равны ($B_2 - B_1 = 0$), продукция равна элиминации, т. е. $P = B_e$.

В тех случаях, когда в период наблюдений $(t_2 - t_1)$ продолжается появление молоди и ее можно отличить от остальных особей, следует применять 4.1.2

$$B_{en} = \left[N_1 - (N_2 - N_q) \right] \left(\frac{B_1}{N_1} + \frac{B_2 - B_q}{N_2 - N_q} \right) \frac{1}{2},$$

где N_q и B_q — численность и биомасса молоди, родившейся в период наблюдений за время от t_1 до t_2 .

В соответствии с основными целями исследований в конечном итоге расчетов продукция обычно бывает выражена в единицах биомассы. На известном этапе исследований или для определенных целей вполне возможно выражать продукцию в числе особей, что следует из рассмотренных методов расчета и не требует особых пояснений.

Когда известна не только общая элиминация за рассматриваемое время, но определено также, сколько особей убыло в результате отмирания (N_m), потребления (выедания) хищниками

(N_f), вылета имаго (N_i), численность элиминированных особей равна

$$N_e = N_1 - N_2 = N_m + N_f + N_i, \quad (4.5.6)$$

а биомасса

$$B_e = N_1 \bar{w}_1 - N_2 \bar{w}_2 = N_m \bar{w}_m + N_f \bar{w}_f + N_i \bar{w}_i. \quad (4.5.7)$$

При наиболее детальных исследованиях слагаемые правой части формул (4.5.6) и (4.5.7) в свою очередь могут быть представлены в виде сумм, например N_f — в виде суммы потребленных рыбами и хищными беспозвоночными; N_m в случае хирономид — в виде суммы отмерших куколок и личинок и т. д.

Средние индивидуальные веса рассматриваемой стадии развития или размерного класса могут быть установлены различными способами, из которых следует брать наиболее пригодный для данного объекта и условий.

Так, средний индивидуальный вес потребленных рыбами, а также мертвых особей обычно устанавливается по заранее определенной зависимости между длиной и весом, между размером головной капсулы и весом и т. п. Вес, полученный таким образом, часто называют восстановленным весом.

При линьке членистоногих, как известно, со сбрасываемыми экзuviaми и иными путями теряется часть органического вещества. Часто пренебрегают этой величиной, что, по-видимому, в некоторых случаях может внести заметную ошибку в определение общего количества органического вещества, вошедшего в продукцию данного вида. Когда необходимо избежать этой ошибки, к среднему весу рассматриваемой стадии развития следует прибавить некоторую величину, соответствующую потере вещества при переходе на данную стадию развития с предыдущей. Тогда, например, общее количество вещества, соответствующее особям, потребленным хищниками, будет $B_f = N_f(w_f + d)$, где d — потеря веса при переходе на данную стадию. Однако не всегда целесообразно вводить поправку в такой форме. Например, когда внимание концентрируется на том, сколько вещества и энергии с потребленными животными перешло на следующий трофический уровень, очевидно, биомассу потребленных особей следует брать без поправки на потерю органического вещества при линьке¹. Поэтому правильнее потерю вещества при всех линьках (B_d) суммировать и рассматривать в качестве одной из величин, сумма которых дает элиминацию. Тогда

$$B_e = B_m + B_f + B_i + B_d. \quad (4.5.8)$$

¹ По отношению к хирономидам и другим насекомым потерю органического вещества при вылете нельзя определять по разности сухого веса личинки перед окукливанием и сухого веса имаго, так как меньший вес имаго зависит также от затрат на обмен у куколки, что не всегда учитывалось при определении величины поправки (Боруцкий, 1939).

При втором способе определения продукции ее находят как сумму общего прироста веса тех особей популяции, которые дошли до конца рассматриваемого периода и прироста веса элиминированных особей¹

$$P = N_2 \Delta \bar{w}_2 + N_e \Delta \bar{w}_e, \quad (4.5.9)$$

где $\Delta \bar{w}_2$ означает абсолютный прирост за время $(t_2 - t_1)$ особей, выживших к концу периода, а $\Delta \bar{w}_e$ — средний абсолютный прирост элиминированных особей. Найти $\Delta \bar{w}_2$ нетрудно, так как $\Delta \bar{w}_2 = \bar{w}_2 - \bar{w}_1$ (строго говоря, это верно, если элиминация не зависит от веса особей). Когда отрезки кривых роста и кривых численности популяции за период $(t_2 - t_1)$ достаточно близки к прямым, можно считать, что средний вес одной элиминированной особи равен $\bar{w}_e = \frac{1}{2} (\bar{w}_1 + \bar{w}_2)$ и соответственно прирост веса

$$\bar{w}_e - \bar{w}_1 = \Delta \bar{w}_e = \frac{1}{2} (\bar{w}_2 - \bar{w}_1).$$

Следовательно, в этом случае

$$\begin{aligned} P &= N_2 (\bar{w}_2 - \bar{w}_1) + (N_1 - N_2) \frac{1}{2} (\bar{w}_2 - \bar{w}_1) = \\ &= \frac{N_1 + N_2}{2} (\bar{w}_2 - \bar{w}_1), \end{aligned} \quad (4.5.10)$$

т. е. при простейшем способе расчета, пригодном для достаточно малого периода времени, продукция равна среднему арифметическому из начальной и конечной численностей, умноженному на

¹ Легко убедиться, что оба способа определения продукции в принципе приводят к идентичным результатам. Если за время $(t_2 - t_1)$ элиминировано n особей, индивидуальные веса которых $w_{e1}, w_{e2}, w_{e3}, \dots, w_{en}$, то $B_e = \sum_1^n w_e$ и формула (4.5.5) приобретает вид

$$P = \sum_1^n w_e - N_1 \bar{w}_1 + N_2 \bar{w}_2.$$

Прирост элиминированных особей, очевидно, равен

$$N_e \Delta w_e = (w_{e1} - w_1) + (w_{e2} - w_1) + \dots + (w_{en} - w_1) = \sum_1^n w_e - n \bar{w}_1.$$

Приняв во внимание, что $\Delta w_2 = \bar{w}_2 - \bar{w}_1$ и что $n = N_1 - N_2$, формулу (4.5.9) запишем в виде

$$P = N_2 \bar{w}_2 - N_2 \bar{w}_1 + \sum_1^n w_e - N_1 \bar{w}_1 + N_2 \bar{w}_2 = \sum_1^n w_e + N_2 \bar{w}_2 - N_1 \bar{w}_1.$$

разность среднего индивидуального веса в конце и в начале периода.¹

Если рассматривают более длительные периоды, когда соответствующие им отрезки кривых роста и численности нельзя приравнять к прямым, следует прибегать к другим способам расчета среднего веса и прироста элиминированных особей. Как именно в этих случаях следует рассчитывать $\Delta\omega_e$, зависит от типа кривых численности и роста.

Среди показателей продуктивности, или скорости продуцирования, присущей данной видовой популяции в определенных условиях, особенно большое значение имеет так называемый P/B -коэффициент, т. е. отношение продукции к биомассе. P/B -коэффициент имеет вполне определенное и постоянное значение только в стационарной популяции, т. е. в популяции с постоянным возрастным составом и биомассой. В остальных случаях нестационарных популяций, которые и встречаются в действительности, P/B -коэффициент не остается константным и всегда представляет собой некоторую среднюю величину, найденную для определенного периода времени. Очевидно, что произведение P/B -коэффициента на биомассу равно продукции за соответствующий период времени.

Многие авторы в особенности в США аналогичный коэффициент называют «скоростью оборота» (turnover rate), а обратную ему величину — «временем оборота» (turnover time). «Время оборота» есть ни что иное, как средняя продолжительность жизни рассматриваемого объекта при данных условиях — L , а «скорость оборота» — $1/L$. Последняя величина, как и P/B -коэффициент, имеет размерность времени в степени минус единица. Нетрудно видеть, что в идеальных условиях стационарной популяции за время L она полностью обновляется. Иначе говоря, за это время $P/B = 1$. Следовательно, P/B за единицу времени, например за сутки, когда L выражено в сутках, равен $1/L$. В реальных условиях это приближенно верно для средних величин P/B и $1/L$ за некоторый достаточно малый период времени.

¹ Некоторые авторы, чтобы найти продукцию элиминированных особей, сначала по сумме членов убывающей арифметической прогрессии рассчитывают общую сумму прожитых ими дней, считая, что за сутки элиминируется $\frac{N_e}{n} = b$ особей, затем умножают эту сумму на среднесуточный прирост, равный

$$\gamma = \frac{\omega_2 - \omega_1}{n}, \text{ где } n = t_2 - t_1.$$

Сумма прогрессии $(N_e - 0,5b) + (N_e - 1,5b) + \dots + [N_e - (n - 0,5b)]$ равна $\frac{1}{2} N_e n$, а ее произведение на γ равно $(N_1 - N_2) \frac{1}{2} (\omega_2 - \omega_1)$. Иначе говоря, этот неоправданно сложный путь приводит к уже полученному выше результату, см. (4.5.10).

Естественно, что «скорость кругооборота» может служить для определения продукции, когда есть реальная возможность допустить, что популяция близка к стационарной и когда L определено правильными и достаточно точными способами, что далеко не всегда легко достижимо. Способы определения L рассматриваются ниже. Здесь достаточно сказать, что L может быть получено как частное от деления общей численности рассматриваемой популяции или стадии развития на величину пополнения за единицу времени.

P/B -коэффициент вычисляют разными способами и в связи с этим он приобретает разное содержание, на что не всегда обращают должное внимание. P/B -коэффициент, естественно, может быть рассчитан только тогда, когда продукция и биомасса выражены одинаковым образом и относятся к одному и тому же периоду времени.

Продукция, служащая числителем P/B -коэффициента, может быть отнесена к любому времени — суткам, неделе, месяцу, году и т. д. Соответственно получают суточный, недельный, месячный, годовой P/B -коэффициенты. В качестве знаменателя следует брать среднюю биомассу за тот же период, что обычно и делается. Однако нередко годовой P/B -коэффициент получают как отношение продукции к максимальной или к минимальной биомассе за год. В этих случаях следует применять обозначение $P/B_{\max}$, $P/B_{\min}$. Берут и другие величины биомассы, например весеннюю биомассу, среднюю летнюю биомассу и т. д. Предложена и особая модификация годового P/B -коэффициента — отношение продукции к биомассе нерестовой части популяции. Эта величина, которую предлагается обозначать P/B_0 в отличие от всех других P/B -коэффициентов, не может быть меньше единицы. Указывается, что она отражает воспроизводительную способность маточного стада вида в конкретных условиях данного водоема (Бекман и Меншуткин, 1964).

Какую форму P/B -коэффициента целесообразно применить в каждом случае, зависит от биологических особенностей изучаемого вида, продолжительности его жизненного цикла, условий обитания и целей исследования. Такие годовые коэффициенты, как $P/B_{\max}$, $P/B_{\min}$ и другие, могут быть полезны и даже необходимы для отражения особенностей популяций разных видов или популяций одного вида в разных водоемах, но не следует забывать, что они в значительной мере условны. Например, большая или меньшая высота максимума биомассы, зависящая от случайных причин, сильно отразится на величине $P/B_{\max}$ -коэффициента. Условность P/B -коэффициента поясним примером. Допустим, что P/B -коэффициент за 6 месяцев равен 12. Это может означать, что в каждый из 6 месяцев шло продуцирование и месячные коэффициенты были равны $12 : 6 = 2$. Но вполне возможно, что продуцирование шло только 2 месяца, но с месячными P/B -

коэффициентами 6, а в остальные месяцы при той же биомассе допустим вследствие низкой температуры продукции не было. Подобные соображения показывают, что наиболее содержательны P/B -коэффициенты, рассчитанные для относительно кратких периодов с относительно константными условиями, которые непосредственно отражают среднюю скорость прироста популяции в данной конкретной среде и могут быть сопоставлены с интенсивностью их обмена и скоростью роста особей того же вида.

P/B -коэффициенты, определенные с соблюдением этих условий, в сущности представляют собой средневзвешенную величину относительного прироста всех особей популяции за время $(t_2 - t_1)$. В этом случае к P/B -коэффициентам могут быть применены соображения о связи скорости роста и интенсивности обмена, которые были высказаны в главе об основных закономерностях роста. Если P/B -коэффициент получен для условий, когда $B_2 - B_1 = 0$, т. е. только по приросту элиминированных особей, можно считать, что $P/B = (t_2 - t_1) C_w$. Это остается практически верным и когда разность $(B_2 - B_1)$ мала. Например, если P/B -коэффициент, найденный при таких условиях, равен 2 за 10 дней, то $C_w = 0,2 \cdot \text{сутки}^{-1}$.

Всегда, когда приводятся рассчитанные значения P/B -коэффициентов, должно быть ясно указано, как именно они получены, к какому времени года и к какому моменту жизненного цикла приурочены, к каким условиям, особенно температурным, относятся взятые величины продукции и биомассы.

Получение достоверных материалов по коэффициентам, характерным для разных видов и условий, — одна из насущных очередных задач продукционного направления гидробиологических исследований. По мере накопления знаний в этой области трудоемкие и громоздкие работы по определению продукции отдельных видовых популяций в значительной мере смогут быть заменены расчетом продукции по известным коэффициентам и биомассе.

ГЛАВА 5. МЕТОДЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПРОДУКЦИИ ПОПУЛЯЦИИ С РАСТЯНУТЫМ ПЕРИОДОМ РАЗМНОЖЕНИЯ

5.1. Введение

В отличие от видов, у которых за периодом размножения следует период уменьшения популяций за счет элиминации животных, у многих полициклических видов в течение всего сезона имеет место взаимодействие двух одновременно идущих процессов: увеличения численности популяции за счет отрождения молоди и уменьшения ее за счет гибели животных. Это осложняет расчет продукции популяций животных с растянутым периодом размножения, так как требует детального знания биологии отдельных видов, закономерностей их роста и размножения.

При первых попытках оценки продукции зоопланктона, состоящего из видов с относительно кратким жизненным циклом и растянутыми периодами размножения, для перехода от биомассы к продукции применялись коэффициенты, значение которых определялось из общих соображений. Например, Джеди (Juday) в 1940 г. принимал, что в среднем за год в озере Мендота продолжительность жизни зоопланктонных организмов равна двум неделям. Отсюда он считал, что «число оборотов» за год (turnover) составляет 26. Умножением биомассы зоопланктона на этот коэффициент он получал годовую продукцию. Позднее (1943) тот же автор для озера Мендота взял коэффициент 52. Подобные же коэффициенты использованы для получения продукции в известной работе Линдемана (Lindeman, 1942) и в исследованиях многих других авторов в США. Нет надобности доказывать, что таким путем может быть получено только самое приближенное представление о возможной величине продукции зоопланктона. В работах советских авторов также принимались определенные значения P/B -коэффициентов, по произведению которых на биомассу получали продукцию популяции за выбранный период времени (Кожов, 1950; Петрович, 1954; Щербаков, 1956; Гейнрих, 1956).

Более детальный подход к определению продукции впервые наметился в известной работе Т. М. Мешковой (1953) по продукции зоопланктона озера Севан. Он основан на детальных наблюдениях за численностью отдельных размерных групп и рос-

том животных. Ход определения по этому способу сводился к следующему.

1. Из анализа динамики численности отдельных размерных групп определяется количество популяций, участвующих в создании годовой продукции.

2. Все животные, подсчитанные при обработке проб, разбиваются на отдельные размерные группы, по которым судят о принадлежности к той или иной популяции.

3. Рассматривается динамика биомассы каждой популяции за короткие промежутки времени (изменение за счет весового роста, за счет размножения, убыль биомассы).

4. Годовая продукция рассчитывается как сумма приростов биомасс всех популяций за год. Результаты расчета для *Cladocera* и *Copepoda* приведены в табл. 5.1.1.

Таблица 5.1.1

Биомасса и продукция дафний и копепод в озере Севан
(по Мешковой, 1953), мг/м³

Организм	Биомасса		Продукция	P/B-коэффициент
	максимальная	среднегодовая		
<i>Daphnia longispina sevanica eulimnetica</i>	1061,04	342,72	2153,48	6,2
<i>Acanthodiaptomus denticornis</i>	66,62	29,4	76,25	2,6
<i>Archodiaptomus bacillifer</i>	122,76	58,77	148,16	2,5
<i>Archodiaptomus spinosus var. fadееvi</i>	349,91	180,92	367,91	2,0
<i>Cyclops strenuus var. sevani</i>	85,49	53,02	242,69	4,6

Однако такой подход к определению продукции требует трудоемких расчетов. Заметим, что изложение автора не передает всех деталей расчетов и оставляет некоторые неясности в том, как именно они были сделаны.

Метод определения продукции веслоногих рачков был предложен Б. М. Медниковым (1962). Он основан на допущении, что смертность рачков на всех стадиях развития постоянна и скорость развития разных видов при одной и той же температуре различается незначительно. Продукция P вычисляется по формуле

$$P = DN_0 \left[\frac{(1 - e^{-kD_1})w_1}{D_1} + \frac{(e^{-kD_1} - e^{-k(D_1+D_2)})w_2}{D_2} + \frac{(e^{-k(D_1+D_2)} - e^{-k(D_1+D_2+D_3)})w_3}{D_3} \right],$$

где N_0 — начальная численность генерации, определяемая как произведение численности половозрелых самок на их плодови-

тость; D_1, D_2, D_3 — соответственно продолжительность развития науплиальных и копепоидных стадий и средняя продолжительность существования половозрелых особей (в днях); w_1, w_2, w_3 — средний вес особей по тем же группировкам; $D = D_1 + D_2 + D_3$ и k — коэффициент элиминации, расчисляемый по формуле

$$N_n = N_0 e^{-kD}.$$

Для морских веслоногих Б. М. Медников принимает

$$(D_1 - D_2) = 125e^{-0,0833t},$$

где t — температура, °C и $D_1 : D_2 : D_3 = 1 : 1 : 2$.

Этот метод имеет очень ограниченное применение: он пригоден лишь для предварительной оценки продукции стационарной популяции копепод с постоянным пополнением, т. е. когда соотношение стадий развития и общая численность не изменяются за срок, больший чем D . Подобная ситуация может встретиться в тропическом и глубоководном морском планктоне. Во всех иных случаях этот метод неприменим. Поэтому нельзя считать оправданной попытку применить метод Медникова к пресноводному зоопланктону (Вьюшкова, 1965).

Все последующие способы расчета в той или иной степени используют принцип Эльстера (Elster, 1954), который рассматривает изменение численности видовой популяции как итоговый результат действия противоположно направленных процессов: размножения и уменьшения числа особей в результате потребления, отмирания и т. д.

Для расчета скорости увеличения численности в результате размножения Эльстер пользуется «коэффициентом возобновления» (Erneuerungskoeffizient), который представляет собой обратную величину от продолжительности развития яиц ($E_k = 1/D_{ov}$). Эльстер рассчитывает «коэффициент возобновления» для 10 дней, т. е., иначе говоря, берет 10 дней за единицу времени и получает, что для яиц *Eudiaptomus gracilis* в летнее время E_k находится в пределах 2—3, что соответствует продолжительности развития яиц 5—3,3 дня.

Произведение коэффициента возобновления на общее число яиц в популяции (N_{ov}) равно количеству яиц, отложенных за единицу времени, т. е. пополнению (Zugang). Смертность (Verpichtung), или элиминация (E), вычисляется по разности между рассчитанной величиной пополнения ($N_{ov} \cdot 1/D_{ov}$) и изменением численности за время, к которому отнесен коэффициент возобновления

$$E = N_{ov} \frac{1}{D_{ov}} - (N_t - N_0).$$

Эльстер, как и его сотрудница Айхорн (Eichorn, 1957), на той же основе рассмотревшая популяцию *Diaptomus lacinatus*,

Acanthodiptomus denticornis, *Heteroscope saliens*, ограничился расчетом скорости пополнения и элиминации, выраженных в числе особей, и хотя близко подошли к расчету продукции, не ставили себе этой цели.

«Коэффициент элиминации» Эльстера или другие показатели продолжительности существования стадии или размерно-возрастной группы имеют весьма большое значение для продукционно-биологических исследований. Принципиально важно, что при любом сравнении численностей отдельных стадий или размерно-возрастных групп следует принимать во внимание продолжительность их существования. Действительно, если, например, в популяции с постоянной скоростью пополнения продолжительность стадии *A* равна 10 дням, а последующей стадии *B* — 5, то в каждый данный момент времени в популяции будет вдвое меньше особей стадии *B*, чем стадии *A*. Поэтому было бы совершенно ошибочно по меньшей численности стадии *B* заключать о том, что имела место элиминация. Несмотря на очевидную неправильность такого заключения, эта ошибка встречается даже в работах последнего времени. Например, ее допустили Хайнес (Hynes, 1961) при определении продукции водных насекомых небольшой речки и Крипс (Crips, 1962) при определении продукции водного клопа корикса. Полученные ими величины продукции, рассчитанные ошибочным способом, не могут быть верными.

Всегда следует помнить, что при постоянстве пополнения и отсутствии избирательной смертности численности отдельных стадий или размерно-возрастных групп в популяции соотносятся между собой как обратные величины соответствующих им продолжительностей развития, т. е.

$$N_1 : N_2 : N_3 = \dots = \frac{1}{D_1} : \frac{1}{D_2} : \frac{1}{D_3} \dots$$

Это соотношение следует принимать во внимание и в тех случаях, когда продолжительность развития стадии или длительность существования размерно-возрастной группы в природных условиях устанавливается по времени между максимумами численности данной стадии и последующей, например по времени между максимумом численности науплиусов и копеподитов. Часто полагают, что это время равно продолжительности развития одной стадии, например в нашем примере науплиусов. В действительности это верно, когда продолжительности развития обеих последовательных стадий равны. В идеальном случае, когда нет осложнений, вносимых избирательной смертностью и другими причинами, время между максимумами численности последовательных стадий равно полусумме продолжительности развития обеих стадий или, что то же самое, сумме половин продолжительностей развития двух стадий.

Используя принцип Эльстера, Стросс с соавторами (Stross, Nees and Hasler, 1961) рассчитали время замещения (время оборота — turnover time) стационарной популяции *Daphnia longispina* и *D. pulex* в известкованной и неизвесткованной частях озера (Peter and Paul Lake):

$$\text{Время оборота} = \frac{\text{численность} \times \text{интервал времени}}{\text{число поступивших}}$$

Продукция за данный отрезок времени в числе особей равна числу поступивших (рожденных), равному общему числу эмбрионов, когда за интервал времени взята продолжительность эмбрионального развития.

Время оборота популяции *Daphnia longispina* в известкованной части озера оказалось равным 2,1 недели, в то время как *D. pulex* в неизвесткованной — 4,6 недели. Авторы считают приведенные значения «turnover time» характерными для данных условий, но не видов.

Время оборота популяции может быть рассчитано и из скорости рождаемости животных в популяции. Такие расчеты приводят в своих работах Холл (Hall, 1964) для *Daphnia galeata mendotae* в Base Line Lake (шт. Мичиган) и Райт (Wright, 1965) для *D. galeata mendotae* и *D. schodleri* в водохранилище Canyon Ferry (шт. Монтана).

Если в изменении численности популяции игнорировать смертность, эмиграцию и иммиграцию, то равенство роста числа животных будет

$$N_t = N_0 e^{bt},$$

где b — мгновенная скорость рождаемости; N_0 и N_t — начальная и конечная численность животных; t — период времени в сутках.

Мгновенная скорость рождаемости может быть оценена, если известна величина B' — «скорость воспроизведения» (Edmondson, 1960).

$$B' = \frac{E}{D},$$

где B' — число яиц в день; E — число яиц в популяции на одну самку; D — эмбриональный период при наблюдаемых условиях в днях. Тогда мгновенная скорость рождаемости $b = \ln(1 + B')$.

Время оборота популяции принимается равным обратной величине мгновенной скорости рождаемости, что в строгом смысле верно только для стационарной популяции.

Для летней популяции *D. galeata mendotae* в Base Line Lake время оборота оказалось очень малым — 4 дня, т. е. скорость оборота очень высока; в водохранилище Canyon Ferry для того же вида дафний эта величина составляла 10 дней, а для *D. schodleri* — 6,7 дня.

Возможно, различия во времени оборота популяции одного и того же вида обязаны различиям в температуре (Hall, 1964), но не исключено и влияние других факторов.

Рассмотренный способ расчета продукции верен только для стационарной популяции и тогда, когда имеет место равномерная смертность по возрастам, т. е. сохраняется постоянный возрастной состав популяции. В противном случае время оборота численности животных будет отличаться от времени оборота их биомассы, и такой на первый взгляд простой способ расчета окажется непригодным.

Дальнейшее развитие принцип Эльстера получил в работе П. Г. Петровича, Э. А. Шушкиной и Г. А. Печень (1961) при расчете продукции пресноводного рачкового зоопланктона. Эти авторы не ограничились расчетом пополнения за счет вновь отложенных яиц, а использовали обратную величину продолжительности развития каждой стадии за счет предыдущей.

Продукция отдельной стадии за период t представляет собой разность между количеством особей, перешедших за время t на данную стадию из предыдущей, и количеством особей, перешедших на последующую стадию. Например, выраженная в числе особей продукция науплиусов веслоногих ракообразных может быть рассчитана по формуле

$$P_n = \frac{1}{D_q} N_q t - \frac{1}{D_n} N_n t,$$

где D_q , D_n — продолжительность развития яиц и науплиусов в сутках; N_q , N_n — численность яиц и науплиусов в начале рассматриваемого периода времени t , выраженного в днях.

Для перехода к биомассе итоговую численность каждой стадии П. Г. Петрович с соавторами умножали на средний вес особи данной стадии и получали продукцию видовой популяции как сумму продукций отдельных возрастных стадий. Если при расчете общей продукции популяции подставить индивидуальные веса отдельных стадий, то общая продукция популяции данного вида (P) будет равна

$$P = P_i + P_q + P_n + P_k = \left(\frac{q'}{D_e} N_i x F + \frac{n' - q'}{D_q} N_q + \right. \\ \left. + \frac{k' - n'}{D_n} N_n + \frac{i' - k'}{D_k} N_k \right) t,$$

где q' , n' , k' , i' — средние индивидуальные веса яиц, науплиусов, копепоидитов, взрослых; N_q , N_n , N_k , N_i — соответственно численности этих стадий в начале периода наблюдений; D_q , D_n , D_k — продолжительности развития в сутках яиц, науплиусов, копепоидитов; D_e — интервал между кладками в тех же единицах; x — отношение числа самок к общему числу половозрелых; F — количество яиц в одной кладке.

В числителе величин $(n' - q') : D_q$, $(k' - n') : D_n$, $(i' - k') : D_k$ стоит разность средних весов двух последовательных стадий развития, а в знаменателе — продолжительность развития стадии в днях. Эти отношения несколько выше истинной средней скорости роста соответствующей стадии, так как рассчитаны по средним, а не по начальным весам стадий. Если в числителе взять разность начального и конечного веса стадии (последний равен начальному весу последующей стадии), то расчет продукции популяции сведется к формуле

$$P = \left(\frac{q}{D_e} N_i x F + \frac{n - q}{D_q} N_q + \frac{k - n}{D_n} N_n + \frac{i - k}{D_k} N_k \right) t,$$

где q , n , k , i — начальные веса соответствующих стадий. Заметим, что дроби $(n - k) : D_q$, $(k - n) : D_n$ и т. д. близки к средним суточным приростам этих стадий за единицу времени.

Таким образом, продукция каждой стадии за единицу времени равна произведению скорости прироста веса особей данной стадии на численность этой стадии в водоеме, а продукция популяции — сумме продукции отдельных стадий.

Этот же принцип был использован Н. С. Константиновой (1961) для расчета продукции нескольких видов *Cladocera*. Н. С. Константинова считает возможным кривую весового роста ветвистоусых представлять в виде двух пересекающихся прямых, т. е. делить на 2 периода: до и после достижения половозрелости, для каждого из которых, по ее мнению, характерен постоянный суточный прирост. Согласно данным Н. С. Константиновой, относительный суточный прирост отдельных видов *Cladocera* до наступления половозрелости составлял: у *Simcephalus vetulus* — 0,05, у *Sida crystallina* — 0,04, у *Moina rectoris* — 0,02; после достижения половозрелости он соответственно был равен 0,01; 0,02 и 0,009. Зная эти величины, веса и численность половозрелых и молодых животных, легко рассчитать продукцию.

Способ расчета, подобный методу П. Г. Петровича с соавторами, но несколько детализированный, был применен Л. И. Лебедевой (1964) для расчета продукции *Daphnia longispina* Учинского водохранилища. Определялась численность отдельных размерных групп в каждый данный момент времени. Кроме того, на основе специальных наблюдений в садках устанавливались кривые весового роста, по которым размерные группы переводились в возрастные.

Зная возрастной состав, численность, биомассу видовой популяции в данный момент и скорость роста, можно рассчитать возрастной состав, численность и биомассу популяции, которые были бы достигнуты через определенный промежуток времени при отсутствии элиминации (так называемая рассчитанная биомасса). Разность между рассчитанной и исходной биомассами, со-

гласно Л. И. Лебедевой, представляет продукцию вида за взятый период времени. При этом способе расчета продукция всегда равна элиминации.

5.2. Графический метод расчета продукции

5.2.1. Первый вариант

Продукция видовой популяции в каждый данный период времени представляет собой сумму абсолютных приростов всех входящих в ее состав особей. В состав популяции входят особи разного возраста, с разной скоростью роста, которая закономерно зависит от возраста. Относительный (удельный) прирост обычно снижается от начальных стадий развития к последующим. Абсолютный прирост, который представляет собой произведение удельного прироста на вес особи, на ранних стадиях возрастает, достигает максимума на некоторой средней стадии развития и затем на последующих стадиях снижается. Поэтому для определения продукции надо знать, во-первых, как для данного объекта и условий абсолютный прирост зависит от возраста и, во-вторых, возрастной состав популяции, т. е. численность отдельных возрастов. Обе эти функции возраста могут быть получены по эмпирическим данным и выражены в виде кривых, которые и служат основой для определения продукции графическим способом.

В тех случаях, когда кривая индивидуального веса может быть передана некоторой функцией возраста, зависимость абсолютного прироста от веса можно получить, взяв первую производную этой функции. Чаще приходится иметь дело с эмпирическими данными, характеризующими индивидуальный рост, и, не выраженными какой-либо формулой. В этих случаях для построения кривой абсолютного прироста пользуются кривой весового роста особи.

Построение кривых и ход расчета продукции поясним, взяв в качестве примера определение продукции планктонного ракообразного. Для бентосных форм, которые обычно имеют большие размеры, встречается меньше затруднений, а общий ход расчета остается таким же.

Кривая весового роста особи строится по эмпирическим данным, характеризующим вес определенных возрастных стадий развития. Для планктонных ракообразных удобно строить кривую весового роста по начальным весам отдельных стадий развития, например, яиц, молоди, взрослых у ветвистоусых или яиц, науплиусов, копепоидитов и взрослых у веслоногих рачков (табл. 5.2.1, рис. 5.2.1, а). Очевидно, что начальные веса стадий равны конечным весам предыдущей стадии, если пренебречь весом экзuvia и другими потерями при линьках.

Кривую роста должна заканчивать точка, означающая максимальный вес животных в данной популяции. Если рост заканчивается при достижении половозрелости, то начальный вес взрослых оказывается также и максимальным весом, т. е. этой точкой заканчивается кривая весового роста особи.

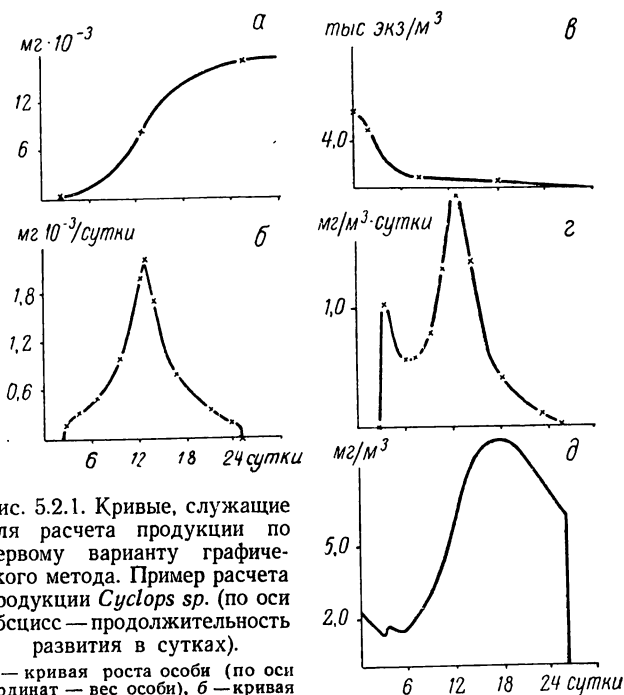


Рис. 5.2.1. Кривые, служащие для расчета продукции по первому варианту графического метода. Пример расчета продукции *Cyclops sp.* (по оси абсцисс — продолжительность развития в сутках).

а — кривая роста особи (по оси ординат — вес особи), б — кривая абсолютного прироста (по оси ординат — прирост особи), в — кривая численности возрастов в популяции вида (по оси ординат — численность возрастов), г — кривая продукции возрастов (по оси ординат — суточная продукция), д — кривая биомассы отдельных возрастов (по оси ординат — биомасса).

Начальные веса каждой данной стадии соответствуют наименьшему возрасту животных данной стадии, т. е. на графике они должны откладываться против той точки горизонтальной оси, которая соответствует времени перехода с предыдущей на данную стадию.

В тех случаях, когда рост продолжается и после достижения половозрелости, например у ветвистоусых рачков, максимальный вес взрослых при построении кривой весового роста должен откладываться против максимального возраста взрослых. Так как трудно определить максимальную продолжительность жизни взрослых в природных условиях, то при относительно малой численности наиболее крупных особей в некоторых случаях можно

пользоваться средним весом взрослых, откладывая его против средней продолжительности их жизни. Важно, что для рассматриваемой цели средняя продолжительность жизни может быть определена из формулы

$$D = \frac{N_i}{N_{i0}},$$

где N_i — общая численность взрослых; N_{i0} — численность взрослых самого младшего возраста, т. е. пополнение за единицу времени.

Минимальные (начальные) веса животных отдельных стадий могут быть определены по минимальным линейным размерам этих стадий и заранее известному соотношению между длиной и весом (гл. 3. 1). Возможны и другие способы определения веса (прямое взвешивание и т. д., см. гл. 2).

Так как продолжительность стадии зависит от температуры, это должно учитываться при построении кривых роста в каждом отдельном случае. (Зависимость продолжительности развития от температуры и способы приведения данных по продолжительности развития к нужной температуре рассмотрены в гл. 3.2.)

Трудно дать определенные рекомендации по отношению к возможной зависимости продолжительности развития стадий от количества пищи. Можно лишь предположить, что для развития популяций в природных условиях по меньшей мере во многих случаях трофический фактор имеет намного меньше значения, чем температурный.

Построенная по эмпирическим данным кривая индивидуального роста животного служит для получения кривой абсолютного прироста животного в зависимости от возраста (рис. 5. 2. 1, б, табл. 5. 2. 2). Когда возраст выражен в сутках, очевидно, получим суточный абсолютный прирост. Переход от кривой роста к кривой абсолютного прироста может быть сделан одним из принятых способов графического дифференцирования. Для отдельных достаточно малых отрезков кривой, которые могут быть приравнены к прямой, можно пользоваться простейшим способом, состоящим в том, что с кривой роста снимаются начальный и конечный веса для этого периода w_1 и w_2 , соответствующие моментам времени t_1 и t_2 , и рассчитывается средний прирост за период по формуле

$$\frac{\Delta w}{\Delta t} = \frac{w_2 - w_1}{t_2 - t_1}.$$

При построении кривой абсолютных приростов полученные значения $\frac{\Delta w}{\Delta t}$ откладываются против середин соответствующих отрезков времени, т. е. против абсциссы $t_1 + \frac{1}{2}(t_2 - t_1)$. При этом нулевую точку на графике абсолютного прироста следует располагать

в конце эмбрионального развития (если предполагается, что вес яйца равен начальному весу молоди).¹ По кривой зависимости среднесуточного абсолютного прироста от возраста легко определить прирост животного в любой момент развития.

В основу построения третьей кривой — кривой численности возрастов — положены следующие соображения. Если продолжительность развития стадии составляет несколько дней, то к ней относятся несколько различающихся по возрасту групп животных (так, если продолжительность копеподитной стадии *Copepoda* — 5 дней, то в нее входят копеподиты 1—5-дневного возраста). Если общее число особей данной стадии разделить на ее продолжительность (см. табл. 5. 2. 1), то получим среднюю численность всех суточных возрастов данной стадии. Полученные таким образом величины средней численности одно-возрастных групп стадии используются как ординаты кривой численности возрастов (рис. 5. 2. 1, в). Для упрощения построения кривой они могут откладываться против среднего времени развития данной стадии. Построенная таким путем кривая показывает приближенную величину численности каждого отдельного возраста любой стадии в рассматриваемый момент. Обычно, чем моложе стадия, тем больше ее численность в планктоне и меньше продолжительность развития, поэтому кривая численности возрастов, как правило, имеет вид убывающей кривой. Однако, например в периоды прекращения размножения, возможны и возрастающие кривые численности возрастов.

Таблица 5.2.1

Исходные величины для построения кривой роста и кривой численности отдельных возрастов на примере популяции Cyclops sp. в августе 1964 г. в озере Дривяты

Стадия	Начальный вес, мг · 10 ⁻³	Продолжит. развития сутки, <i>D</i>	Числен. жи- вотных, тыс. экз. м ³ , <i>N</i>	Ср. числен. каждодн. воз- растов $\left(\frac{N}{D}\right)$
Яйца	0,236	2,6	19,9	7,7
Науплиусы	0,236	10,2	11,2	1,1
Копеподиты	8	12,8	7,9	0,6
Взрослые самки и самцы	17	3,5	4,3	—

Продолжительность развития стадий приведена при $t = 18^{\circ}\text{C}$.

¹ На графиках ранее опубликованных работ (Печень и Шушкина, 1964; Винберг и др., 1965) эта точка ошибочно была расположена против середины продолжительности развития яйца, что было замечено В. А. Костиным.

Как уже указывалось, величина суточной продукции каждого возраста равна произведению среднесуточного абсолютного прироста особей данного возраста на их численность. Приросты и численность возрастов легко могут быть сняты с соответствующих кривых и по их произведениям можно получить продукции достаточного числа отдельных возрастов (табл. 5. 2. 3). По последним величинам строится кривая продукции возрастов популяции (рис. 5.2.1, *г*). Площадь,¹ ограниченная кривой (т. е. интеграл кривой), дает среднесуточную продукцию всей популяции данного вида за счет роста животных без учета прироста, или продукции взрослых за счет яиц.

Таблица 5.22

Расчет среднесуточного прироста отдельных возрастов (по кривой роста)

Промежутки времени, сутки	w_0 , мг. $\cdot 10^{-3}$	w_1 , мг. $\cdot 10^{-3}$	$w_1 - w_0 =$ $= \Delta w$	$t_1 - t_0 = \Delta t$, сутки	$\frac{\Delta w}{\Delta t} = P$, мг. $\cdot 10^{-3}$ /сутки	Среднее значение промежутков времени, сутки
0	0,236	—	—	—	—	—
0— 2,6	0,236	0,236	0	2,6	0	2,6
2,6— 3,0	0,236	0,30	0,064	0,4	0,16	2,8
3,0— 6,0	0,30	1,30	1,00	3,0	0,33	4,5
6,0— 8,0	1,30	2,30	1,0	2,0	0,50	7,0
8,0—12,0	2,30	6,50	4,20	4,0	1,05	10,0
12,0—12,6	6,50	7,70	1,20	0,6	2,0	12,3
12,6—13,0	7,70	8,60	0,90	0,4	2,25	12,8
13,0—15,0	8,60	12,00	3,40	2,0	1,70	14,0
15,0—19,0	12,00	15,30	3,30	4,0	0,82	17,0
19,0—23,0	15,30	16,60	1,30	4,0	0,32	21,0
23,0—25,6	16,60	17,00	0,40	2,6	0,15	24,3
25,6—25,7	17,00	17,00	0	0,1	0	25,6

Продукция яиц за единицу времени может быть рассчитана на основании данных по темпу кладки и биомассе яиц в данный период времени

$$P' = \frac{q}{D_e} N_i x F,$$

¹ Площадь, ограниченная кривой и осью абсцисс, может быть измерена одним из употребительных способов, например планиметром, подсчетом клеток на миллиметровой бумаге, взвешиванием на аналитических весах вырезанной кривой. Во всех случаях нужная точность может быть обеспечена правильным выбором масштаба.

где q — вес яйца; D_e — продолжительность развития яйца (в сутках); N_i — численность взрослых; x — отношение числа самок к общему числу животных; F — количество яиц в одной кладке. Общая продукция популяции данного вида определяется суммированием продукции за счет яиц с продукцией за счет индивидуального роста, найденной по кривой продукции возрастов.

Общая продукция популяции может быть учтена непосредственно графически описанным выше способом, если при построении кривой индивидуального роста учитывать рост за счет половых продуктов, т. е. к весу тела животного добавлять общий вес всех отложенных им к данному моменту яиц.

Помимо абсолютных величин продукции, большой интерес представляет отношение продукции к средней биомассе за соответствующий период, т. е. величина P/B -коэффициента. Поэтому желательно возможно точнее определять общую биомассу популяции, зависящую от ее возрастного состава. Это можно сделать следующим образом.

Перемножая численность каждого данного возраста, определенную по кривой численности возрастов (см. рис. 5. 2. 1, в), на средний вес особей этого возраста, найденный по кривой роста (см. рис. 5. 2. 1, а), получают значения биомассы отдельных возрастов в данный момент времени. Построив соответствующую кривую (см. рис. 5. 2. 1, д) и измерив ограниченную ею

Таблица 5.2.3

Расчет продукции и биомассы популяции *Cyclops* sp.

Возраст, сутки	P , мг/сутки	N , тыс. экз./м ³	P , мг/м ³ ·сутки	w , мг·10 ⁻³	B , мг/м ³
0	—	10,0	—	0,236	2,36
1,3	—	7,7	—	0,236	1,82
2,6	0	5,4	0	0,236	1,27
3,4	0,26	4,0	1,04	0,4	1,6
6,0	0,42	1,3	0,55	1,3	1,69
7,0	0,50	1,1	0,55	1,8	1,98
9,0	0,78	1,0	0,78	3,1	3,1
11,0	1,38	0,95	1,31	5,0	4,75
12,8	2,25	0,85	1,92	8,0	6,80
14,0	1,70	0,80	1,36	10,5	8,40
18,0	0,62	0,65	0,40	14,8	9,62
23,0	0,21	0,45	0,1	16,6	7,47
25,6	0	0,35	0	17,0	5,95

$$P = 16,61 \text{ мг/м}^3 \cdot \text{сутки}$$

$$B = 140,42 \text{ мг/м}^3$$

площадь (интеграл), получают биомассу растущих особей в популяции животных данного вида. Когда после достижения половозрелости рост взрослых прекращается, то к этой величине добавляется биомасса взрослых особей, определенная по средним численностям и средним весам взрослых.

Основные трудности, которые встречаются при определении продукции изложенным способом, связаны с определением продолжительности жизни взрослых животных в естественных условиях, что необходимо при построении кривой роста и кривой численности возрастов для животных, продолжающих расти после достижения половозрелости.

5. 2. 2. Второй вариант

Одной из модификаций графического способа расчета продукции популяций с постоянно протекающим процессом пополнения является методика, разработанная В. Н. Грезе при участии В. С. Тена (Грезе, Балдина, 1964). Она исходит из тех же общих положений, что, во-первых, основу процесса продукции отражает кривая роста отдельной особи вида и, во-вторых, что величина прироста особи меняется с возрастом. Следовательно, зная численность различных возрастных (весовых) групп в данной популяции, можно рассчитать общую величину даваемого ею прироста, т. е. общую продукцию популяции за определенное время.¹

При расчетах продукции прежде всего строится кривая роста особи для данных температурных и других условий. При этом производимые по достижении зрелости половые продукты также учитываются как прирост особи (рис. 5. 2. 2). В связи с тем что для расчета продукции популяции кривая роста должна отражать рост, характерный для средней особи популяции, т. е. для самцов и самок, в случае значительной разницы в их темпе роста следует строить осредненную кривую, с учетом соотношения численности самцов и самок.

Например, в определенном возрасте t самки достигают веса 0,025 мг, самцы в том же возрасте весят 0,019 мг. Соотношение численности самок и самцов равно 2 : 1. Следовательно, средний для популяции вес особи в возрасте t будет равен

¹ В 1963 г. (Зоол. ж., 42, 9) В. Н. Грезе был предложен графический метод расчета продукции, исходивший из этих же основных положений. В нем предлагалось определять продукцию популяции по одной средней величине суточного прироста у особи среднего для всей популяции размера. Однако в связи с трудностями определения этих средних величин и ошибками, возникающими при предлагавшемся графическом способе их нахождения, пришлось отказаться от такого определения продукции и перейти к излагаемой здесь методике (прим. В. Н. Грезе).

$(2 \cdot 0,25 + 0,019) : 3 = 0,023$ мг, который и должен быть принят при построении кривой весового роста.

Для получения величины суточных приростов на разных этапах жизненного цикла при разных размерах особи исследуется ряд точек кривой роста, соответствующих разным размерным (весовым) группам. Для этого проводятся касательные к избранным точкам кривой и суточный прирост определяется как тангенс угла α (см. рис. 5.2.2). При этом нужно правильно учитывать вертикальный и горизонтальный масштабы графика, определяя в соответствии с ними число миллиграмм (грамм) на противолежащем катете и число суток на прилежащем. Деление первой величины на вторую дает суточный весовой прирост для данного участка графика. Определенные таким образом величины прироста выписываются в таблицу и служат основанием для графика прироста в зависимости от веса (рис. 5.2.3, кривая 1).

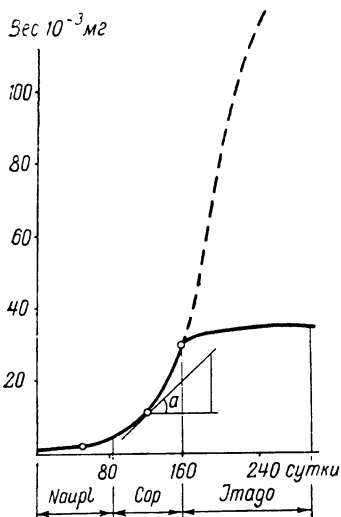


Рис. 5.2.2. Кривая роста *Cyclops kolensis* из озера Байкал.

Третий необходимый для вычисления продукции график должен отражать численность различных размерных групп в популяции. Исходными материалами для его составления могут служить результаты наблюдений, проводимых над популяцией в водоеме, с учетом численности отдельных стадий развития или размерных групп. График численности размерных групп строится нарастающим итогом, так что наивысшая точка кривой соответствует общей численности особей в популяции. Так, в разбираемом нами примере с *Cyclops kolensis* из озера Байкал (по материалам Мазеповой, 1963) в популяции численность науплиусов была определена — 750, копепоидов — 1200 и взрослых особей — 240 экз./м³. Общая численность — 2190 экз./м³. Составляя график 2 (см. рис. 5.2.3), учитывая, что в соответствии с кривой роста все науплиусы должны находиться в размерной группе $5 \cdot 10^{-3}$ мг и ниже. Поэтому против $5 \cdot 10^{-3}$ мг откладывается численность науплиусов — 750. Точно так же кривая роста показывает, что все копепоиды имеют вес не более $22 \cdot 10^{-3}$ мг. Численность копепоидов и науплиусов составляет 1950 экз./м³, что откладывается по ординате графика против веса $22 \cdot 10^{-3}$ мг. Вся численность рачков, включая численность взрослых, охватывается весовым диапазоном до максимального веса около

$35 \cdot 10^{-3}$ мг, как показано на кривой 2 (см. рис. 5.2.3), проведенной сплошной линией.

Однако если рассматривать продуцирование яиц как дальнейший весовой рост особи, то для данного примера *Cyclops kolensis* максимальный вес особи вместе с произведенными по-

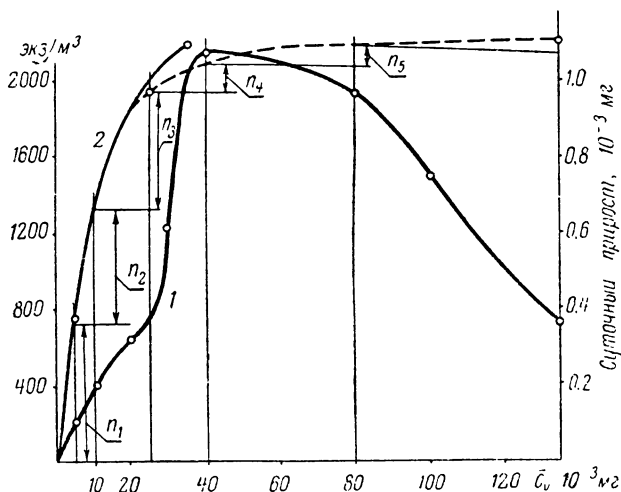


Рис. 5.2.3. Кривая суточного прироста (1) и численности (2) популяции *Cyclops kolensis* в зависимости от веса.

ловыми продуктами (0,1 мг) достигал 0,135 мг. Это отражает пунктирная ветвь кривой 2, которой соответствует численность в популяции половозрелых рачков, воспроизведших то или иное количество яиц и, следовательно, относящихся к той или иной весовой категории. Эта пунктирная ветвь кривой должна служить при расчете продукции. Кривая, проведенная сплошной линией, может быть использована для определения биомассы.

Совместив на одном графике кривую численности весовых групп и соответствующие им индивидуальные суточные приросты, производим расчет продукции. Для этого график разбивается по вертикали на некоторое число отрезков, соответствующих весовым группам. При этом учитывается характер изменения обеих кривых (1 и 2) на данном отрезке. Если они резко меняются, то целесообразно взять более узкие отрезки. При плавном ходе кривых они могут быть расширены.

После этого по графику определяются и выписываются в таблицу (табл. 5.2.4) средние для каждой весовой группы значения суточных приростов особи (кривая 1, рис. 5.2.3) и численности особей данной группы (кривая 2, рис. 5.2.3). Дальнейший

расчет продукции состоит в перемножении полученных цифр по весовым группам и суммировании их произведений в правом столбце табл. 5.2.4.

Как видно из этой таблицы и графика, численность первой весовой группы (менее $5 \cdot 10^{-3}$ мг) равна 750, численность второй

Т а б л и ц а 5.2.4

Расчет продукции *Cyclops kolensis*, мг $\cdot 10^{-3}$

Весовая группа	Число особей	Суточный прирост особи	Суточная продукция
0—5	750	0,07	52,5
6—10	575	0,15	86,2
10—25	625	0,29	181,2
25—40	130	0,87	113,1
40—80	100	1,06	106,0
80—135	10	0,67	6,7
Всего . . .	2190		545,7

группы (от $5 \cdot 10^{-3}$ до $10 \cdot 10^{-3}$ мг) равна 575 (1325—750) и т. д. Соответствующие средние приросты (по кривой 1, рис. 5.2.3) составляют $0,07 \cdot 10^{-3}$, $0,15 \cdot 10^{-3}$ мг и т. д. Их произведения равны $52,5 \cdot 10^{-3}$, $86,2 \cdot 10^{-3}$ мг и т. д. Сумма произведений или продукция всей популяции *Cyclops kolensis* в 1 м³ равна $545,7 \cdot 10^{-3}$ мг в сутки.

Таким образом, весь расчет продукции сводится к простой формуле

$$P = \sum_{i=1}^k N_i \bar{C}_{w_i}.$$

Полученная величина суточной продукции, выраженная в абсолютных единицах веса, может быть отнесена к биомассе продуцирующей популяции, которая легко определяется по численности и среднему весу отдельных весовых категорий, как видно это из табл. 5.2.5. Это отношение, или P/B -коэффициент, является показателем относительного прироста популяции и в рассматриваемом примере равняется $545 : 23462 = 0,023$.

Полученные величины суточного P/B -коэффициента и абсолютного суточного прироста популяции могут соответствовать большему или меньшему периоду времени в зависимости от того, какие материалы брались в основу построения кривых роста особи и весового состава популяции. Если располагают лишь разовым наблюдением состава популяции, то можно характеризовать интенсивность продукции в момент исследования и лишь

предположительно экстраполировать показатели продукции на какой-то период времени. Так как гораздо существеннее иметь более достоверные данные о ходе продукционного процесса в течение длительного времени (месяцев, года), то желательно ведение систематических наблюдений над численностью и соста-

Таблица 5.2.5
Расчет среднегодовой биомассы
Cyclops kolensis, г · 10⁻³

Весовая группа	Число особей <i>N</i>	Средний вес особи <i>w</i>	Биомасса <i>Nw</i>
0—5	750	2,5	1875
5—10	575	7,5	4312
10—20	520	15,0	7800
20—35	345	26,5	9475
Всего . . .	2190		23 462

вом популяции. В результате таких наблюдений могут быть получены кривые численности отдельных стадий или размерных групп в течение периода. Определяя продукцию за период, следует путем графического интегрирования этих кривых определить средние за период величины численности отдельных групп и строить по ним среднюю кривую размерного состава популяции. В этом случае полученные значения суточной продукции и *P/B*-коэффициентов можно будет с достаточным основанием считать средними для всего периода и рассчитывать абсолютную величину продукции за это время.

Естественно, что, определяя границы такого периода для расчета продукции, необходимо также считаться с различиями температурных условий в эти периоды и, следовательно, с различиями в темпе роста организмов. Поэтому, если эти периоды достаточно велики, следует для каждого из них строить не только свой график размерного состава, но и кривую роста особи, учитывая при ее построении среднюю для прироста температуру и вводя поправку в соответствии с зависимостью скорости роста от температуры, как это было указано выше.

Можно считать, что при разбивке годовичного цикла наблюдений на 4 сезона с определенными средними температурами и составом популяций, получаемые величины продукции будут практически достаточно достоверными.

Однако это утверждение не означает, что изложенная методика не нуждается в дальнейшей разработке, совершенствовании и уточнении. В частности, существенной задачей исследования является уточнение характера кривых роста у разных систематических групп, где в ряде случаев он может идти по кривой параболической, *S*-образной или иной формы. Накопле-

ние экспериментальных данных для типизации этих кривых весьма желательно.

Изложенная методика была разработана прежде всего в целях определения продукции длительно и интенсивно размножающихся организмов со сложным составом популяций, таких, как например клadoцеры, копеподы. Однако нет принципиальных оснований, исключающих применение ее и в случаях, когда сроки размножения ограничены и популяции имеют относительно простую структуру, состоящую из немногих генераций. При этом так же точно возможен расчет продукции популяции на основе ее размерного состава в разные периоды и свойственно-го этим размерным группам прироста. Следует сказать, что опыт применения этой методики к подобным популяциям еще недостаточен и требует дальнейшего накопления материала и сопоставления результатов с расчетами, производимыми по принципу учета убыли популяции. Однако в ряде случаев, когда организмы размножаются 2—3 раза в году и применение предыдущего метода затруднено, использование описанных приемов для определения продукции популяций окажется предпочтительнее. Сравнение результатов, получаемых в подобных случаях разными методами, и выяснение большей или меньшей целесообразности применения того или иного из них также является одной из задач ближайших исследований.

5.3. Физиологический способ расчета продукции видовых популяций

Общие закономерности роста животных, изложенные в гл. 3, могут быть положены в основу расчета продукции, рассматриваемой как сумма индивидуальных приростов всех особей популяции. Прирост с известным приближением может быть рассчитан, если известна интенсивность дыхания и коэффициент использования усвоенной пищи на рост (Винберг, 1966, 1967). Этот способ расчета продукции условно назовем физиологическим. Преимущество этого способа определения приближенной величины продукции состоит в том, что, когда для определенной популяции можно считать известными траты на обмен (T) и коэффициент использования на рост усвоенной пищи (K_p), то интенсивность продуцирования данной популяции может быть приближенно определена, если известны только численность (n_i) и индивидуальные веса (w_i) животных отдельных возрастов, составляющих популяцию.

Расчет продукции физиологическим методом возможен, когда известна зависимость обмена от индивидуального веса, обычно выражаемая уравнением типа

$$Q = Mw^{\frac{a}{b}}, \quad (5.3.1)$$

где Q — скорость потребления кислорода одной особью, мл/час; ω — вес особи, г; M — коэффициент, равный скорости обмена у животного весом 1 г; a/b — константа.

По скорости потребления кислорода можно с достаточным приближением судить об энергетических затратах. Когда известен калорийный эквивалент веса животного, по уравнению (5.3.1) можно найти, сколько вещества тела идет на нужды обмена одной особи в единицу времени (траты на обмен T)

$$T = T_1 \cdot \omega^{\frac{a}{b}}, \quad (5.3.2)$$

где T — траты на обмен особи весом ω за единицу времени, выраженные в тех же единицах, что и ω ; T_1 — константа, равная тратам на обмен особи, вес которой равен единице.

Искомая величина продукции или прироста P связана с величиной T через K_2 :

$$K_2 = \frac{P}{P + T}, \quad (5.3.3)$$

где P — прирост животного в единицу времени, выраженный в тех же единицах, что и T ; K_2 — коэффициент использования усвоенной энергии пищи на рост.

Из уравнения (5.3.3)

$$P = T \cdot \frac{K_2}{1 - K_2}. \quad (5.3.3a)$$

Подставляя в (5.3.3a) значение T из (5.3.2), получаем

$$P = T_1 \cdot \omega^{\frac{a}{b}} \cdot \frac{K_2}{1 - K_2} = N \omega^{\frac{a}{b}}, \quad (5.3.4)$$

где $N = T_1 \cdot \frac{K_2}{1 - K_2}$.

Уравнение (5.3.4) представляет собой дифференциальную форму уравнения параболического роста. В интегральной форме (5.3.4) можно записать

$$\omega_t = \left[N \left(1 - \frac{a}{b} \right) t + \omega_0^{1 - \frac{a}{b}} \right]^{\frac{b}{b-a}}, \quad (5.3.5)$$

где ω_t — вес животного в момент t ; ω_0 — начальный вес, например вес яйца.

По (5.3.4) удельная скорость роста, или относительный прирост, C_w равна¹

$$C_w = N \omega^{-\left(1 - \frac{a}{b}\right)}. \quad (5.3.6)$$

¹ Заметим, что $P = \frac{\Delta \omega}{\Delta t}$. При достаточно малой единице времени $P = \frac{d\omega}{dt}$. Тогда $C_w = \frac{1}{\omega} \cdot \frac{d\omega}{dt} = \frac{P}{\omega}$.

Тогда продукция всей популяции, состоящей из животных i -ых возрастов, будет равна

$$P = \sum_{i=0}^{i=D_m} C_{w_i} \cdot n_i \cdot w_i, \quad (5.3.7)$$

где D_m — продолжительность развития животных последнего возраста; n_i — численность животных i -того возраста; w_i — их средний вес.

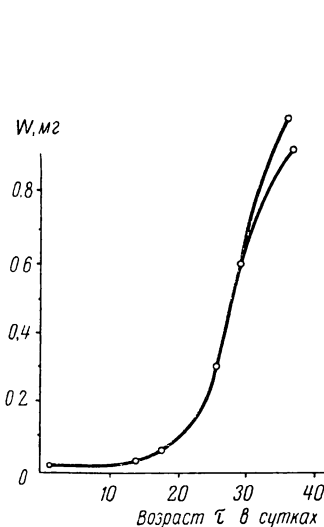


Рис. 5.3.1. Рост *Calanus helgolandicus* (Петипа, 1965).

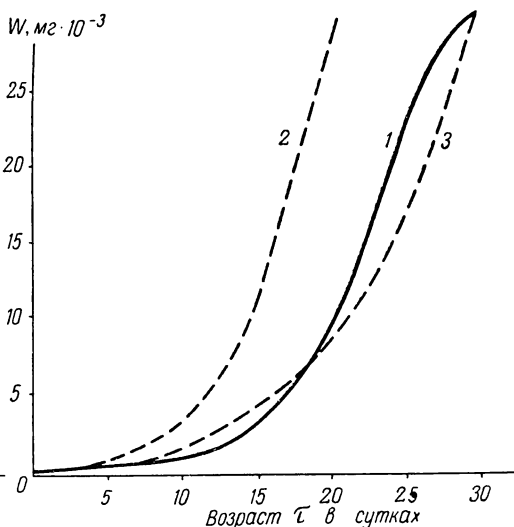


Рис. 5.3.2. Рост *Acartia clausi*.
1 — кривая по эмпирическим данным Т. С. Петипа (1965), 2 — теоретическая кривая параболического роста при $M = 0,437$ и $K_2 = 0,2$ (Петипа, 1965), 3 — теоретическая кривая параболического роста при $M = 0,300$ и $K_2 = 0,2$.

Уравнения (5.3.4), (5.3.5), (5.3.6) пригодны для определения продукции лишь тех животных, рост которых описывается кривой, близкой к параболической.

Как было показано выше (гл. 2.1), в случае параболического роста коэффициент использования усвоенной пищи на рост (K_2) постоянен. При любом другом типе роста K_2 не является константой, и продукция не может быть определена по приведенным выше формулам, но может быть рассчитана на основании данных гл. 2.1, если рост подчиняется уравнениям S-образного роста. Следовательно, расчет продукции животных физиологическим методом требует в первую очередь установления типа роста этих животных.

Ниже дан пример применения этого метода к некоторым пресноводным и морским веслоногим ракообразным.

Исходя из литературных и собственных данных, можно допустить, что рост копепод лучше описывается параболической кривой, чем S-образной (рис. 5.3.1; 5.3.2; 5.3.3), особенно если при построении кривой роста учитывать прирост за счет продуцирования яиц (рис. 5.3.4; 5.3.5). Предположив, что рост копепод описывается параболой, можно по уравнениям (5.3.6) и (5.3.7) рассчитать продукцию какого-либо вида копепод.

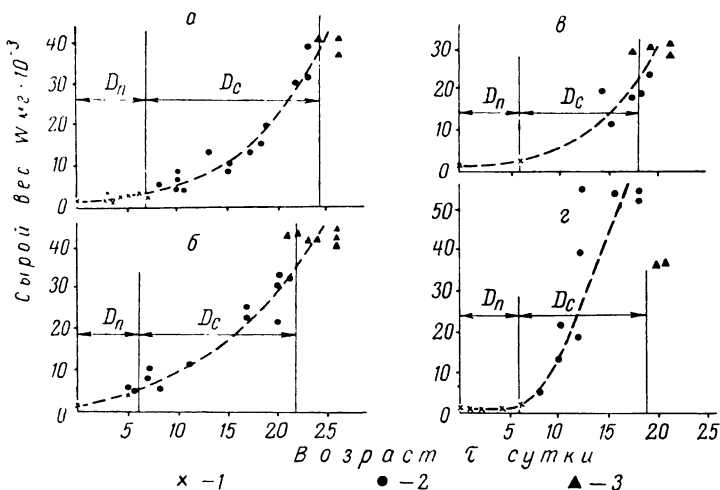


Рис. 5.3.3. Рост *Macrocyclus albidus* при разных концентрациях корма (Клековский, Шушкина, 1966).

1 — науплиусы, 2 — копеподиты, 3 — взрослые; а — 0,1 г/м³, б — 1,0 г/м³, в — 5,0 г/м³, г — 10,0 г/м³.

Пример расчета такого рода сделан для черноморской копеподы *Acartia clausi*. Данные по численности рачков отдельных возрастных стадий и их весу взяты из работы В. Н. Грезе и Э. П. Балдиной (1964), в которой эти авторы рассчитали продукцию *A. clausi* за четыре сезона: весну, лето, осень и зиму. Расчет продукции по тем же исходным данным, но не графическим способом (II вариант), а физиологическим методом сделан для *A. clausi* за один сезон — лето. При этом было принято, что калорийность рачков С около 600 кал/г сырого веса, а оксикалорийный коэффициент $K_c = 4,86$ кал/мл О. Тогда, если Q выражено в мл O_2 /час, то обмен у 1 особи, выраженный в калориях за сутки, по уравнению (5.3.2) будет равен

$$Q \cdot 24 \cdot 4,86 = 116,64 M w^{\frac{a}{b}}. \quad (5.3.2a)$$

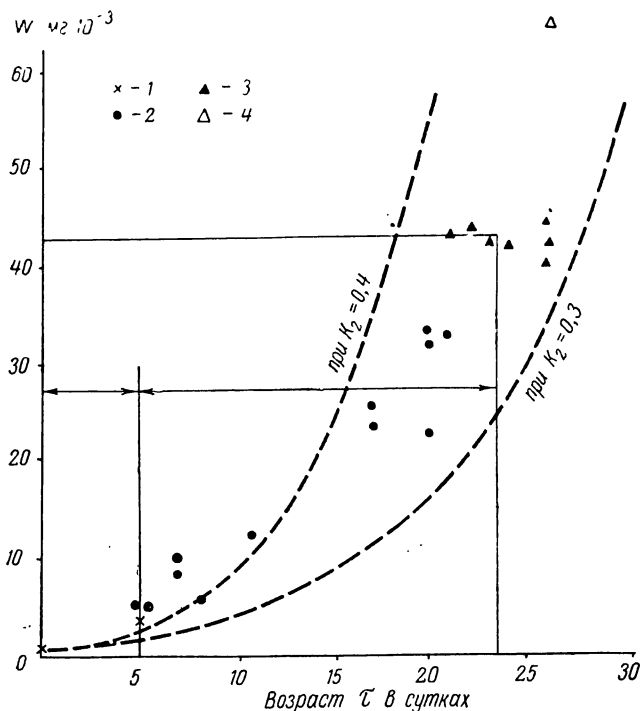


Рис. 5.3.4. Рост *Macrocyclus albidus* при $t = 21^\circ \text{C}$ и концентрации инфузорного корма 1 г/м^3 (Клековский, Шушкина, в печати). 1 — науплиусы, 2 — копеподиты, 3 — взрослые, 4 — прирост взрослого рачка за счет образования яиц первой кладки (1 и 2 — кривые роста, рассчитанные по уравнению 5.3.5, при $K_2 = 0,4$ и $0,3$ и $Q = 0,165\omega^{0,8}$).

Траты на обмен за сутки равны

$$\frac{116,64}{600} M \omega^{\frac{a}{b}} = 0,195 M \omega^{\frac{a}{b}}. \quad (5.3.26)$$

Показатель степени при весе $\frac{a}{b}$, по данным многих авторов, близок к 0,8. Коэффициент пропорциональности M колеблется в значительных пределах. Например, Г. Г. Винберг (1956) для ракообразных приводит среднее значение $M = 0,165 \text{ мл} \cdot \text{О} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{час}^{-1}$ при 20° . Т. С. Петипа (1965), определив обмен у черноморской *A. clausi*, получила значение $M = 0,288 \text{ мл} \cdot \text{О} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{час}^{-1}$ при 20° и $K_2 = 0,2$.

По литературным данным (табл. 5.3.1 и рис. 5.3.6), K_2 лежит в пределах $0,6 > K_2 > 0,2$, а среднее значение K_2 для естественных популяций за вегетационный сезон может быть принято

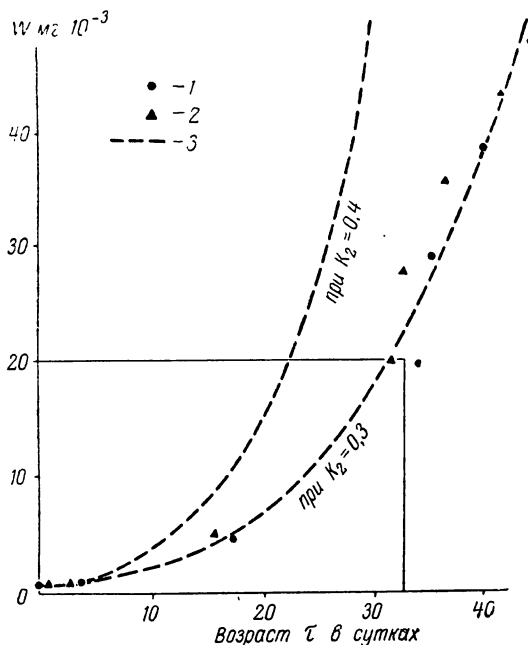


Рис. 5.3.5. Рост особей в популяции *Cyclopidae* с учетом продукции яиц в белорусских озерах в среднем за сезон (с мая по октябрь) (Шушкина, 1965). 1 и 2 — эмпирические данные по росту *Cyclopidae* в озере Мясро (1) и озере Баторно (2), 3 — теоретические кривые роста при $Q = 0,165w^{0,8}$, $K_2 = 0,4$ и $0,3$.

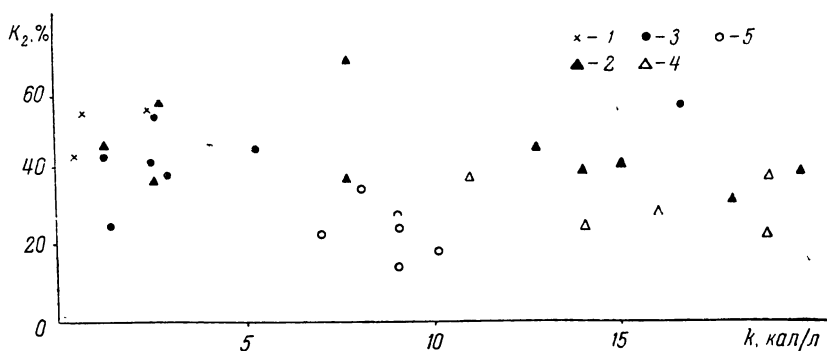


Рис. 5.3.6. Значения K_2 , полученные разными авторами при разных концентрациях корма — k .

1 — хищный зоопланктон трех озер (Винберг и др., 1965), 2 — *Brachionus calyciflorus* (Галковская, 1963), 3 — *Daphnia magna* (Остапеня и др., в печати), 4 — *Daphnia pulex* (они же), 5 — *Moina rectirostris* (они же).

Таблица 5.3.1

Значения K_2 по литературным данным

Автор	K_2	Вид, группа	Примечание
Ивлев В. С., 1939а	0,4	Карп	
» 1939а	0,6	Личинки сома	Максимальное значение K_2
» 1939а	0,4—0,5	Мальки щук	
» 1938а	0,45—0,5	<i>Paramaecium caudatum</i>	
Tangl и Farkas, 1903а, б	0,6	Рыбы, курица, лягушка, шелковичный червь	Получен при эмбриональном развитии
Tangl, Farkas и Mituchi, 1908	0,6		
Васильева, 1959	0,45	<i>Daphnia pulex</i>	K_2 для лабораторной культуры
Шпет, Козадаева, 1963	0,5	Карп	—
Галковская, 1963	0,5—0,6	<i>Brachionus calyciflorus</i>	K_2 для растущей популяции
Сущеня, 1964	0,25	<i>Artemia salina</i>	
Винберг, 1962	0,5	Популяции водн. животн.	K_2 для растущих популяций
» 1964	0,6	Беспозвоночные	Максимальное значение K_2
Петипа, 1965	0,2	<i>Acartia clausi</i>	Среднее значение K_2 для популяции
» 1965	0,4	<i>Calanus helgolandicus</i>	» »
» с соавтор., 1966	0,4	<i>Penilia avirostris</i>	K_2 для молоди самки
» » 1966	0,25	<i>Podon</i>	K_2 для самок
» » 1966	0,25	<i>Evadne</i>	» »
Клековский, Шушкина, 1966	0,5—0,6	<i>Macrocylops uibidus</i>	K_2 для растущих рачков
Хмелева (в печати)	0,4	<i>Artemia salina</i>	K_2 для смешанной (по возрасту) популяции
Остапеня с соавт. (в печати)	0,4	<i>Daphnia magna</i>	» »
	0,3	<i>Daphnia pulex</i>	» »
	0,25	<i>Moina rectirostris</i>	» »

близким к 0,3. Если возьмем два ряда значений M и K_2 для *Acartia clausi* по данным этих двух авторов:

1) $M = 0,268$; $K_2 = 0,2$ (данные Петипа, 1965),

2) $M = 0,165$; $K_2 = 0,3$ (усредненные данные Винберга для ракообразных, 1965),

то расчет величины N по формуле (5.3.4) дает:

$$1) N = 0,195 \cdot 0,288 \frac{0,2}{1-0,2} = 0,0141;$$

$$2) N = 0,195 \cdot 0,165 \frac{0,3}{1-0,3} = 0,0139.$$

Таким образом, расчет интенсивности продуцирования по уравнению (5.3.4) и (5.3.6) с использованием величин обмена Q и K_2 полученных Т. С. Петипа, с одной стороны, и усредненных данных для ракообразных, приводимых Г. Г. Винбергом, с другой, приводит к одинаковым результатам. Дальнейший ход расчета C_w и P для всей популяции *A. clausi* приведен в табл. (5.3.2).

Таблица 5.3.2

Расчет продукции *Acartia clausi* физиологическим методом при $C_w = N \cdot w^{-0,2}$
 $N = 0,014$, $P = \Sigma C w_i \cdot n_i \cdot w_i$, $C = 0,6$ кал/мг сырого веса и 1) $M = 0,165$,
 $K_2 = 0,3$; 2) $M = 0,29$, $K_2 = 0,2$

Стадия развития	$w, г \cdot 10^{-6}$	$\lg w$	$\lg w$	$-0,2 \lg w$	$w^{-0,2}$	C_w	n числ.	$B, мг \cdot 10^{-3}$	$P, мг/сутки$	P/B суточный
Науплиусы	0,8	$\overline{7,903}$	$-6,097$	1,2119	16,6	0,23	730	584	0,136	0,233
Копеподиты	6,0	$\overline{6,778}$	$-5,222$	1,044	11,1	0,16	406	2436	0,377	0,155
Взрослые	38,0	$\overline{5,580}$	$-4,420$	0,884	7,6	0,11	173	6400	0,685	0,107
Общее								9420	1,198	0,124
								9700 ¹		

¹ Общее + яйца

Результаты определения продукции *A. clausi* тремя методами обнаружили хорошее совпадение в величинах общей суточной продукции, табл. 5.3.3, хотя относительная роль отдельных возрастных групп в создании продукции получается разной при разных методах расчета. При расчете продукции *Acartia*, приняв во внимание, что этот вид прекращает рост при достижении половозрелости, средний вес взрослого животного на кривой роста откладывался в начале отрезка времени, соответствующего продолжительности жизни взрослой особи (т. е. в нашем случае $w_i = 38 \cdot 10^{-3}$ мг должен соответствовать возрасту не 65 суток, а 28) (рис. 5.3.7).

Приведенный пример демонстрирует возможность использования физиологического метода. Достоверность получаемых с его помощью данных тем выше, чем лучше изучены интенсивность обмена, тип роста и другие исходные величины. Интерес метода заключается в том, что лежащие в его основе физиоло-

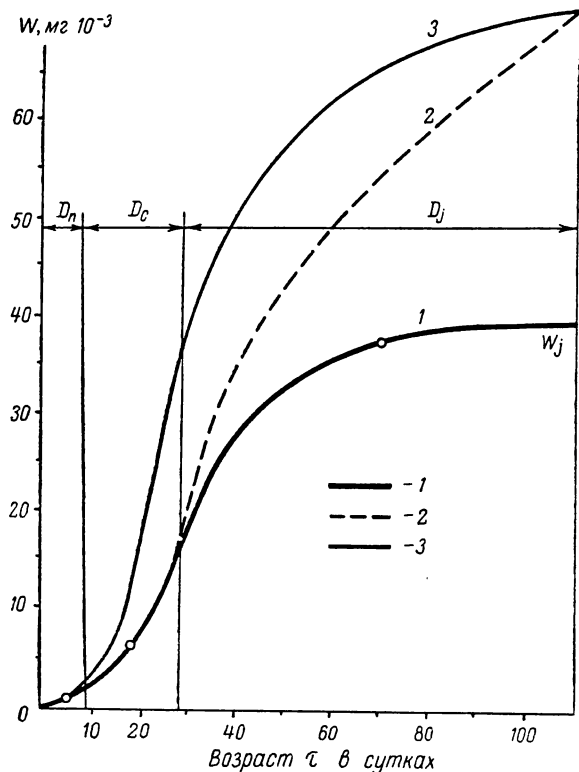


Рис. 5.3.7. Рост *Acartia clausi* по данным В. Н. Греза (1964).
1 — кривая В. Н. Греза без учета продукции яиц, 2 — та же кривая с учетом продукции яиц, 3 — исправленная кривая.

гические константы в малой мере связаны со специфическими видовыми особенностями и могут характеризовать крупные экологически однородные группы животных.

Физиологический метод может дать представление о приближенных величинах продукции в тех случаях, когда невозможно экспериментально определить скорость развития животных отдельных возрастов, составляющих популяцию, а известны лишь численность и вес животных этих возрастов, а также зависимость интенсивности обмена от веса, калорийность животных

и значение коэффициента использования усвоенной пищи на рост.

Для приближенных расчетов продукции планктонных ракообразных можно принять, что Q (мл $O_2 \cdot g^{-1} \cdot час^{-1}$ при 20°) = $0,165 \omega^{0,8}$, если ω — выражен в граммах сырого веса и $K_2 = 0,2 — 0,4$.

Таблица 5.3.3

Сравнение результатов определения P/B -коэффициентов популяции *Acartia clausi* Черного моря, полученных тремя методами (P в mg/m^3)

Стадия развития	B		Графический метод								Физиологический метод			
	mg/m^3	% от общего	вариант I				вариант II				P		P/B	
			P		P/B		P		P/B		P		P/B	
			суточное	% от общего	суточный	месячный	суточное	% от общего	суточный	месячный	суточное	% от общего	суточный	месячный
Науплиусы	0,58	6	0,15	15	0,26	7,7	0,26	21	0,44	13,2	0,14	11	0,23	7,0
Копеподиты	2,44	25	0,64	62	0,26	7,8	0,80	66	0,33	9,8	0,38	31	0,16	4,6
Взрослые	6,40	66	0,24	23	0,04	1,1	0,15	13	0,02	0,7	0,68	57	0,11	3,2
Яйца	0,30	3												
Общее	9,72		1,03		0,11	3,2	1,21		0,12	3,7	1,20		0,12	3,7

5.4. Продукция планктонных коловраток

Высокая воспроизводительная способность коловраток при сравнительно малой продолжительности жизни позволяет считать, что их продукция играет существенную роль в общем процессе превращения вещества в водоеме.

Однако существующие способы расчета продукции планктонных организмов, как правило, неприменимы для коловраток. Они разработаны применительно к видам, имеющим характерные стадии индивидуального развития и значительную продолжительность жизни. У коловраток же практически невозможно установить размерные и возрастные группы при обработке проб, отличить половозрелых неийценосных от сенильных самок и т. д. (Edmondson, 1965).

Применив способ Эльстера (Elster, 1954, 1955), Эдмондсон (Edmondson, 1960) впервые рассчитал естественную скорость воспроизведения ийценосных планктонных коловраток (B), т. е. среднее количество яиц, откладываемых за день в расчете на одну самку

$$B' = \frac{E}{D},$$

где E — среднее количество наличных яиц на 1 самку; D — продолжительность эмбрионального развития в днях.

Когда за малый промежуток времени общая численность популяции изменяется относительно мало, можно считать, что продукция популяции в единицу времени равна произведению ее средней наличной численности на скорость воспроизведения (B'). Тогда продукцию популяции за время t , выраженную в числе особей, можно рассчитать по формуле

$$P = \frac{N_0 + N_t}{2} B' t, \quad (5.4.1)$$

где N_0 и N_t — начальная и конечная численность коловраток.

При ничем не ограниченном приросте числа особей в популяции и отсутствии смертности вместо 1 особи (самки) через день будет в наличии $(B' + 1)$ особь, через 2 дня $(B' + 1)^2$ и т. д. В этом случае число особей — показательная функция времени: $N_t = N_0 e^{bt}$, где $b = \ln(B' + 1)$ — мгновенная скорость роста числа особей. В действительности изменения численности популяции зависят не только от скорости прироста, но и от смертности. Если считать, что смертность за единицу времени пропорциональна наличному числу особей, она может быть отражена константой смертности — α , взятой с отрицательным знаком. Тогда изменение численности популяции будет передано уравнением

$$N_t = N_0 e^{(b-\alpha)t}.$$

Эта формула дает возможность рассчитать α , когда для периода t известны b , N_t и N_0 . Зная α , по соотношению $\alpha = -\ln(1 - M)$ находим, какая доля от наличного числа коловраток отмирает за сутки (M'). Теперь, зная среднее число коловраток за период ($\bar{N}$), находим элиминацию $N_e = \bar{N} M' t$ и продукцию $P = N_e + (N_t - N_0)$.

Безусловно, при определении B' и исходных величин E и D возможны ошибки. Так, если существует суточный ритм в откладке яиц (Edmondson, 1965; Галковская, 1965), то большие трудности возникают при определении E . Следует учитывать также методику сбора проб, так как при использовании мельничным газом возможна потеря коловраток нескольких наиболее распространенных видов, таких, как *Keratella cochlearis*, *Ascomorpha* sp., *Chromogaster* sp., *Polyarthra* sp. (Галковская, 1965).

Если представить себе, что через сеть проходят преимущественно мелкие, т. е. молодые животные каждого вида, то величина B' может быть сильно завышена.

Метод определения времени эмбрионального развития, предложенный Тонолли (Edmondson, 1960, 1965), можно принять очень осторожно. Эмбриональный период по этому методу определяется по убыванию числа яиц в живой пробе. Время от ис-

ходного количества яиц до полного их отсутствия в пробе принимается за продолжительность эмбрионального периода в данных условиях. Так как время эмбрионального развития обычно соизмеримо с периодом между кладками, за время наблюдения могут быть отложены новые яйца, поэтому применение метода Тонолли может привести к искусственному удлинению времени эмбрионального развития. Экспериментальные данные по времени эмбрионального развития почти отсутствуют.

Может быть предложен менее трудоемкий и более общий метод определения продукции, основанный на определении относительного суточного прироста индивидуума как величины, обратной времени генерации (Галковская, 1965). За время генерации (удвоения) принимался период от выхода коловратки из яйца до выхода из яйца ее потомка. Расчет приводился по формуле

$$P = \frac{1}{D_2} \cdot t \frac{N_0 + N_t}{2}, \quad (5.4.2)$$

где N_0 и N_t — начальная и конечная биомасса или численность данного вида; t — продолжительность периода в сутках; D_2 — время удвоения; P — продукция за время t в числе особей. Для перехода к весовым единицам за каждый период должен быть определен средний размер индивидуума, по которому может быть рассчитан средний вес.

Таблица 5.4.1
Относительный суточный прирост ($1/D_2$)
некоторых видов коловраток

Вид	$t^\circ \text{C}$	$1/D_2$
<i>Asplanchna priodonta</i>	21	0,33
<i>Keratella cochlearis</i>	15	0,15
<i>Kellicottia longispina</i>	15	0,15
» »	18	0,20
<i>Euchlanis dilatata</i>	19	0,25
» »	20	0,27
<i>Synchaeta grandis</i>	19	0,25
<i>Anuraeopsis fissa</i>	19	0,33
<i>Epiphanes senta</i>	20	0,25
<i>Ploesoma hudsoni</i>	19	0,28
<i>Polyarthra sp. sp.</i>	15	0,25

Этим методом рассчитана продукция коловраток в озере Нарочь в мае — октябре 1961 г. Величина D_2 была определена для нескольких видов планктонных коловраток при индивидуальном культивировании их на озерной воде при определенной температуре (табл. 5.4.1).

Материалом для расчета продукции служили пробы осадочного планктона, отбирившиеся по вертикальному и горизонтальному разрезу каждые 2—3 дня. Полученные значения величин продукции коловраток, рассчитанные для каждого месяца наблюдения, приведены в табл. 5.4.2.

Для двух видов *Keratella cochlearis*, *Kellicottia longispina* продукция была рассчитана по методу Эдмондсона и по времени удвоения. По методу Эдмондсона были получены более низкие величины продукции. Среднесуточный P/B -коэффициент для *Keratella cochlearis* по методу Эдмондсона — 0,14, по времени удвоения — 0,18, для *Kellicottia* — соответственно 0,08 и 0,14.

Возможно, что для определения продукции коловраток особенно полезным будет физиологический метод (гл. 5.3), в основу которого положены результаты непосредственных определений интенсивности обмена и эффективности использования энергии пищи на рост. В этом случае продукция рассчитывается по формуле

$$P = T \cdot \frac{K_2}{1 - K_2},$$

где T — траты на обмен в долях от веса (энергии) за единицу времени; K_2 — коэффициент использования усвоенной пищи на рост.

Таблица 5.4.2

Биомасса, продукция и среднесуточный P/B -коэффициент коловраток планктона озера Нарочь в мае—октябре 1961 г.

Время наблюдения	В, мг/л		Р, мг/л		Р/В-коэфф.	
	<i>Asplanchna</i>	прочие коловр.	<i>Asplanchna</i>	прочие коловр.	<i>Asplanchna</i>	прочие коловр.
Май (с 15.V)	0,229	0,179	0,396	0,504	0,115	0,18
Июнь	0,129	0,227	0,505	0,803	0,17	0,12
Июль	0,068 ¹	0,120	0,088	0,636	0,26 ¹	0,16
Август	0,147	0,141	0,783	1,216	0,20	0,28
Сентябрь	0,003	0,103	0,015	0,534	0,18	0,17
Октябрь (до 10 октября)	0	0,131	0	0,190	—	0,14
С 15.V до 10.X	0,089	0,150	1,787	3,883	0,16	0,17

¹ Биомасса и среднесуточный P/B -коэффициент рассчитаны за период с 26 по 31 июля.

Таким образом, достаточно знать T и K_2 для точного определения продукции.

Определено потребление кислорода четырьмя видами планктонных коловраток, содержащихся на озерной воде. В табл. 5.4.3 приведены полученные величины потребления кислорода в расчете на единицу времени в относительных единицах.

Измерение потребления кислорода для коловратки *Brachionus calyciflorus* проведено при нескольких концентрациях водорослей *Scenedesmus obliquus*. Как видно из табл. 5.4.4, величина потребления кислорода в значительной степени определяется концентрацией водорослей.

Таблица 5.4.3
Скорость газообмена и траты на обмен у коловраток

Вид	w , 10^{-3} кал/экз	Интенсивность обмена		T , сут- ки $^{-1}$
		$\text{мг} \cdot 10^{-5} / \text{экз} \times$ $\times \text{час}$	$\text{кал} \cdot 10^{-3} / \text{экз} \times$ $\times \text{сутки}$	
<i>Brachionus calyciflorus</i>	0,75	0,17	0,14	0,18
<i>Epiphanes senta</i>	1,50	0,35	0,29	0,19
<i>Filinia longiseta</i>	0,11	0,026	0,021	0,19
<i>Keratella cochlearis</i>	0,094	0,032	0,027	0,28

Таблица 5.4.4
Интенсивность обмена коловратки *Brachionus calyciflorus* при разных концентрациях пищи (*Scenedesmus obliquus*)

Концентрация пищи, млн. клеток/мл	Интенсивность обмена		Траты на обмен T , сутки $^{-1}$
	$\text{мгO} \cdot 10^{-3}$ мг · час	$\text{кал} \cdot 10^{-3}$ экз · сутки	
0	0,80	0,13	0,17
0,2	3,30	0,55	0,73
0,5	2,45	0,41	0,55
0,8	3,10	0,52	0,70
1,0	4,80	0,81	1,08
2,0	2,45	0,41	0,55
5,0	2,10	0,35	0,47

Параллельно были определены скорости роста и размножения коловраток на тех же концентрациях *Scenedesmus obliquus*.

В табл. 5.4.5 приведены средние значения относительных рацийонов (R/w), усвояемости ($1/U$), коэффициентов использова-

ния на рост потребленной (K_1) и усвоенной (K_2) пищи при раз-
ной биомассе корма. Как видим, K_2 при изменении рациона в
10 раз колеблется в пределах от 0,33 до 0,53, не обнаруживая
закономерной зависимости от величины рациона.

Таблица 5.4.5

Основные показатели утилизации пищи на рост
у *Brachionus calyciflorus*

Биомасса водорослей, мг/л	Относительный рацион, R/w	Усвояемость	K_1	K_2
5	1,02	0,75	0,24	0,33
10	1,25	0,78	0,20	0,53
30	1,50	0,70	0,20	0,40
70	1,45	0,70	0,20	0,42
100	5,21	0,48	0,19	0,39
300	10,23	0,25	0,17	0,51

В среднем, по данным табл. 5.4.5, $K_2=0,41$, следовательно, по
формуле (5.4.3) $P=0,70 T$. Если T выражено в долях от B за
сутки, то P в данном случае равно суточному P/B -коэффи-
циенту.

По результатам измерения скорости поглощения кислорода
для четырех видов коловраток (*Brachionus calyciflorus*, *Epipha-
nes senta*, *Filinia longiseta*, *Keratella cochlearis*) было возможно
получить величины T и найти по формуле $P=0,70 T$ величины
суточной продукции, которые оказались равными соответствен-
но 0,13; 0,13; 0,13 и 0,19.

Для расчета были использованы величины интенсивности об-
мена при температуре 20°, характерной для летних месяцев
(июль — август). Для этого времени года среднесуточные P/B -
коэффициенты, рассчитанные по времени удвоения, были поряд-
ка 0,19—0,23, рассчитанные по методу Эдмондсона,—0,13—
0,17. Таким образом, все три метода расчета продукции колов-
раток дали очень сходные результаты.

Изложенные выше данные позволяют высказать некоторые
соображения о возможном значении продукции коловраток. Су-
точный P/B -коэффициент, равный 0,15, соответствует месячному
4,5; суточный коэффициент 0,2 — месячному 6,0 и т. д. Для ко-
ловраток планктона озера Нарочь P/B -коэффициент за август
оказался равным 6,8. Это в 2—3 раза больше месячных P/B -ко-
эффициентов большей части видов планктонных ракообразных,
полученных для того же озера Г. А. Печень и Э. А. Шушкиной
(1964). Следовательно, при в 2—3 раза меньшей биомассе про-

дукция видовой популяции коловратки будет равна продукции планктонного ракообразного.

Уже возможно ориентировочно определить продукцию коловраток, но все предложенные способы расчетов еще нуждаются в уточнении и проверке. Необходимо накопление данных, характеризующих скорость размножения, рост и интенсивность обмена у коловраток при разных трофических и других условиях. Систематические исследования в этом направлении должны быть признаны весьма актуальными и первоочередными.

5.5. Радиоуглеродный метод определения продукции зоопланктона

Радиоуглеродный метод широко применяется для определения первичной продукции. Этот же принцип был использован В. Д. Чмырем (1967) для определения продукции зоопланктона.

В основу предложенного В. Д. Чмырем метода положены следующие соображения. Как известно, при определении первичной продукции радиоуглеродным методом количество органического вещества, вновь образованного в процессе фотосинтеза (C_{Φ}), рассчитывается по формуле

$$C_{\Phi} = \frac{C_k}{R} r, \quad (5.5.1)$$

где C_k — содержание углерода углекислоты и бикарбоната; R — радиоактивность внесенного в склянку изотопа; r — радиоактивность фитопланктона, приобретенная за время опыта.

Если в экспериментальном сосуде вместе с фитопланктоном находится и питающийся им зоопланктон, то, потребляя продуцируемое фитопланктоном вещество C_{Φ} , зоопланктон приобретает радиоактивность r_1 . Тогда аналогично (5.5.1) вновь образованное за счет фитопланктона вещество зоопланктона (C_a) может быть определено из уравнения

$$C_a = \frac{C_{\Phi}}{r} r_1. \quad (5.5.2)$$

Поскольку к началу опыта в экспериментальном сосуде уже имелся фитопланктон с биомассой B , потенциальная пища зоопланктона равна сумме $(C_{\Phi} + B)$. Специальными экспериментами В. Д. Чмырь подтвердил сделанное им вполне естественное предположение, что от величины B за время опыта усваивается такая же часть наличной пищи, как и от C_{Φ} , равная в обоих случаях r_1/r . Это позволяет определить общее приращение органического вещества зоопланктона, т. е. его продукцию за опыт, — C_a по формуле

$$C_a = \frac{r_1}{r} (C_{\Phi} + B). \quad (5.5.3)$$

Очевидно, C_a представляет собой прирост (продукцию) всего зоопланктона в целом за время опыта.

Автор применил свой метод в сентябре и октябре 1965 г. в восточной части экваториальной Атлантики и получил вполне регулярные весьма обнадеживающие результаты. Экспериментальными сосудами служили большие стеклянные баллоны, установленные на палубе. Для предохранения от излишнего света баллоны были покрыты белой тканью и орошались водой для поддержания температуры, близкой к температуре воды в море. После суточной экспозиции баллонов, в которые в начале опыта вносился C^{14} , вода отфильтровывалась через планктонное сито и собранный зоопланктон промывался для удаления фитопланктона, после чего взвешивался и служил для определения радиоактивности. Параллельно определялась первичная продукция.

Этот метод требует тщательной проверки и уточнения многих методических приемов. В принципе он может быть с равным успехом применен и на пресных водах. Если радиоуглеродный метод получит признание, то в сочетании с другими методами определения продукции он откроет новые перспективы изучения вторичной продукции и утилизации первичной продукции фитопланктона.

Значение радиоуглеродного метода ограничивается тем, что с его помощью можно получить только общий прирост зоопланктона, точнее то количество усвоенной и использованной на рост пищи, которое остается в составе зоопланктона к концу опыта, и нельзя получить продукцию отдельных видовых популяций. Кроме того, смысл получаемой радиоуглеродным методом величины продукции будет различен в случае, когда в состав зоопланктона входят только питающиеся фитопланктоном виды и когда наряду с ними есть потребляющие их хищники.

5.6. Общие рекомендации по определению продукции популяций с растянутым периодом размножения

Расчет продукции популяции животных с постоянным пополнением основан на тех же принципах, что и расчет продукции популяции без пополнения. Особенность же определения продукции популяции постоянно размножающихся животных заключается в том, что значительно труднее проследить изменение среднего веса и численности особей в популяции, что связано с одновременным присутствием разных возрастных групп животных. В связи с этим методы расчета продукции рассматриваемых животных разработаны недостаточно. Рекомендовать какой-либо один метод расчета, как это было сделано в гл. 4.5, на данной стадии изучения невозможно, так как выбор метода зависит от путей изучения (ведутся интенсивные или экстенсив-

ные наблюдения). Например, при экстенсивных исследованиях для расчета продукции зоопланктона может быть использован физиологический метод. Правда, сложность получения физиологических характеристик (K_2) и (T) затрудняет его применение для конкретных определений, однако он пригоден для оценки порядка величин, что вполне достаточно при экстенсивных исследованиях. Очевидно, очень полезным для таких работ окажется радиоуглеродный метод, который не дает продукцию отдельных видовых популяций, но характеризует весь зоопланктонный комплекс в целом.

Выбор метода должен основываться также на особенностях жизненного цикла изучаемых животных. Рассмотренный выше метод Б. М. Медникова ограничен в своем применении стационарной популяцией животных с постоянным пополнением, что вообще само по себе редкое явление. Расчет продукции по времени оборота (turnover time), широко используемый в настоящее время зарубежными авторами, требует равномерной смертности отдельных возрастов в популяции. В противном случае время оборота численности животных будет отличаться от времени оборота их биомассы и простой на первый взгляд способ расчета оказывается непригодным. Графический метод расчета продукции (оба варианта) применим для популяций животных, у которых достаточно легко можно различать отдельные возрастные группы (например, ракообразных), применение же его к таким животным, как коловратки, у которых в течение короткого жизненного цикла нет хорошо различимых стадий развития, затруднено.

Все рассмотренные методы расчета продукции, как уже указывалось, разработаны в последнее время. В них много допущений, поэтому дальнейшие усилия исследователей должны быть направлены на проверку, совершенствование и уточнение этих методов. Необходимо изучение таких важнейших показателей, как скорость развития животных данного вида в зависимости от температурных и пищевых условий, установление характера роста, закономерностей потребления и усвоения пищи у животных разных систематических групп.

ГЛАВА 6. МЕСТО ПРОДУКЦИИ ВИДОВЫХ ПОПУЛЯЦИЙ В СООБЩЕСТВЕ

6.1. Общие замечания

Для многих беспозвоночных, играющих важную роль в продукционном процессе, обычно главным элиминирующим фактором является потребление их животными следующего трофического уровня. Это позволяет судить о величине той части продукции видовых популяций, которая используется на удовлетворение пищевых потребностей организмов следующего трофического звена. Количественный учет элиминации за счет выедания дает представление о направлении и эффективности утилизации продукции видовых популяций в сообществе, позволяет точнее определить функциональную роль изучаемой популяции в экосистеме.

Определением величин потребления водных беспозвоночных начали заниматься довольно давно, главным образом в рыбохозяйственной гидробиологии и в опытах по изучению питания хищных беспозвоночных, однако только в немногих случаях результаты этих работ использовались для оценки возможной продуктивности потребляемых организмов. Очевидно, что чем полнее будут учтены потребители данного вида беспозвоночных и чем точнее будут определены рационы этих потребителей (хищников), тем ближе рассчитанная величина приблизится к истинной продукции потребляемого вида. Однако она всегда будет меньше продукции по крайней мере на величину естественной смертности организмов потребляемого вида, являющегося жертвой.

Хотя некоторые исследователи и раньше сопоставляли рацион рыб с биомассой потребляемых ими беспозвоночных, одним из первых обратил внимание на возможность оценки продуктивности беспозвоночных по величине их выедания рыбами новозеландский исследователь Аллен (Allen, 1946, 1951), изучавший популяцию кумжи в реке Хорокиви. Определив количество рыб в изучаемом участке реки, темп их роста и возрастной состав популяции, Аллен одновременно исследовал состав пищи рыб и определил их рацион. Это дало возможность установить, какие беспозвоночные и в каком количестве удовлетворя-

ли пищевые потребности изучаемого стада рыб. Сопоставление полученных величин с учтенной биомассой беспозвоночных на изученном участке реки привело автора к выводу, что продукция беспозвоночных, потребляемая стадом рыб, должна быть в 40—150 раз выше их биомассы.

Аналогичными приемами пользовался Геркинг (Gerking, 1954, 1962, 1964) при изучении продуктивности и эффективности утилизации пищи популяцией ушастого окуня.

Манн (1964) исследовал поток энергии в животной части населения (рыбы и беспозвоночные) участка реки Темзы и пришел к заключению, что рыбы за год потребляли беспозвоночных в 18 раз больше их среднегодовой биомассы.

В Советском Союзе сходный подход к определению той части продукции беспозвоночных, которая утилизируется рыбами, находим в работах В. П. Воробьева (1949), А. А. Шорыгина (1952) и др. По величине потребления рыбами эти авторы определили возможные P/B -коэффициенты для беспозвоночных морского бентоса. На рыбоводных карповых прудах определением продукции беспозвоночных, идущей на удовлетворение пищевых потребностей рыб, занимались В. П. Ляхнович (1958, 1961); Г. Г. Винберг и В. П. Ляхнович (1965) и Л. П. Максимова (1961).

Открываемые этим направлением перспективы количественной оценки значения продукции видовых популяций в сообществе привлекают все большее внимание исследователей.

6.2. Примеры расчета продукции бентоса по величине его потребления рыбами

В. П. Воробьев (1949) одним из первых в Советском Союзе произвел ориентировочные расчеты продукции бентоса Азовского моря по величине потребления бентосоядными рыбами. Фактически он вычислил ту часть продукции бентоса, которая используется в пищу бентофагами. На протяжении ряда лет В. П. Воробьев подробно изучал состав, распределение, численность и биомассу бентоса и на этом основании определил его общие запасы, изменения по сезонам и удельный вес руководящих форм и групп в общей биомассе. Одновременно исследовался состав содержимого кишечника рыб-бентофагов, что позволило установить процентное соотношение отдельных групп беспозвоночных в рационе. Общее количество потребленного рыбами бентоса за год автор определил, исходя из допущения, что запасы рыб-бентофагов (ихтиомасса) в Азовском море составляли 600 000 т и что рыба в течение года потребляла бентоса в 23 раза больше собственного веса. Полученный таким образом общий годовой рацион всего стада рыб был пересчитан на площадь 1 м² и распределен по группам потребляемых живот-

ных в соответствии с их удельным весом в составе содержимого кишечника рыб.

Несмотря на выедание бентоса рыбами, биомасса его на протяжении летнего периода увеличивалась. Разницу между осенней и весенней биомассой беспозвоночных В. П. Воробьев

Таблица 6.2.1

Ориентировочный расчет средней продукции бентоса
(по В. П. Воробьеву, 1949), г/м²

Систематические группы	Средняя биомасса		Прирост биомассы за лето	Потреблено рыбами	Продукция без учета смертности Р	Р/В
	весной В	осенью				
Пластинчатожаберные моллюски	124	299	175	197	372	3
Брюхоногие моллюски	3	4	1	26	27	9
Ракообразные	5	10	5	60	65	13
Баланусы	6	27	21	21	42	7
Черви	7	8	1	69	70	10
Всего . . .	145	348	203	373	576	4

называет остаточной продукцией и суммирует ее с количеством беспозвоночных, съеденных рыбами, получая таким образом фактическую продукцию. Отношение этой продукции к весенней биомассе дают Р/В-коэффициенты основных групп бентоса (табл. 6.2.1). Термин «остаточная продукция», отражающий увеличение биомассы за изучаемый отрезок времени, нам представляется излишним, хотя учет этой величины, как и других возможных изменений биомассы, при расчете возможной продукции вполне оправдан.

Для некоторых видов моллюсков Азовского моря В. П. Воробьев имел возможность рассчитать продукцию и другим способом, по его мнению, более точным. Это можно проиллюстрировать на примере *Cardium*. Автор заметил, что доля сеголетков кардиума в общей численности популяции (в процентах) уменьшается от районов слабо используемых рыбами к районам с длительным пребыванием и большими скоплениями рыб. Допустив, что осаждение личинок кардиума и естественная смертность моллюсков во всех районах одинакова и что в северной части моря, где рыб очень мало, выедания молоди кардиума нет, В. П. Воробьев рассчитал среднюю для моря убыль сеголетков моллюсков за счет потребления рыбами от весны до осени (табл. 6.2.2).

Средняя численность сеголетков осенью, по данным дочерпательных проб, составляла 486 экз./м², а это, согласно расчетам по табл. 6.2.2, равно $100 - 57,3 = 42,7\%$. Убыль от выедания (57,3%) составит 652 экз. Располагая данными по среднему весу сеголетков, автор вычислил, что рыбами было съедено 103,7 г/м². Вы-

Таблица 6.2.2

*Убыль молоди моллюсков в связи с концентрацией рыб
(по данным В. П. Воробьева, 1949)*

Районы	Численность сеголетков		Концентрация рыб	Убыль молоди по сравнению с убылью в районе, где выедания нет, %
	% от общей	экз/м ²		
I	12,42	177	Много	77,70
II	17,86	255	Порядочно	67,88
III	25,79	368	Меньше	53,65
IV	38,97	556	Мало	29,97
V	55,69	794	Нет	0,00
Средний				57,3

едание кардиума других возрастных групп было принято пропорционально их доле от количества сеголетков моллюсков в составе содержимого пищеварительных трактов рыб. В результате этих расчетов В. П. Воробьев нашел, что P/B -коэффициент для кардиума равен 4,25. Сходным образом были рассчитаны и P/B -коэффициенты для *Mytilaster lineatus* (3,22) и *Syndesmus ovata* (2,05). Средний для трех видов P/B -коэффициент, равный 3,17, оказался очень близким к P/B для всех пластинчатожаберных, рассчитанных другим способом (табл. 6.2.1).

А. А. Шорыгин (1952), изучавший питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря, так же как и В. П. Воробьев, определил величину продукции бентоса, идущую на удовлетворение пищевых потребностей рыб. Отношения величин потребления к биомассе соответствующих групп бентоса автор справедливо считает минимально возможными значениями P/B -коэффициентов (табл. 6.2.3).

Для брюхоногих моллюсков P/B -коэффициент явно завышен, а личинки хирономид, по-видимому, недостаточно используются рыбами Северного Каспия. А. А. Шорыгин не сообщает метода, с помощью которого он вычислял общие запасы рыб и величину их годового рациона, поэтому определить источники возможных ошибок трудно. Интересно, что для всего зообентоса Северного Каспия А. А. Шорыгин получил значение P/B -коэффициента такое же, какое было вычислено В. П. Воробьевым для бентоса Азовского моря.

Кроме целого ряда допущений, наиболее уязвимым в этих расчетах является определение биомассы рыб (ихтиомассы), которую в естественных водоемах определить даже приблизительно очень трудно. Поэтому получаемые таким способом расчета ве-

Т а б л и ц а 6.2.3
*Минимально возможные Р/В-коэффициенты бентоса
(по А. А. Шорыгину, 1952)*

Название	Р/В	Название	Р/В
Ракообразные	17,0	Митилястер	9,0
Дидакна	0,5	Брюхоногие	20
Адакна	4,6	Все моллюски	3
Монодакна	2,4	Черви	3,2
Кардиум	3,5	Хирономиды	2,5
Дрейссена	5,7	Весь зообентос	4

личины возможной продукции нужно сопоставлять с результатами определения продукции другими методами, изложенными в предыдущих главах этой книги.

6.3. Расчет продукции беспозвоночных по величинам их потребления в озерах

Как и в морских водоемах, попытки вычислить суммарное потребление пищи стадом рыб в озерах за изучаемый отрезок времени наталкиваются на те же трудности в определении абсолютной численности и веса (ихтиомассы) рыб. В некоторых случаях эти затруднения удается преодолеть.

Для расчета величин потребления беспозвоночных рыбами озера Севан М. Г. Дадибян (1955 а, б) воспользовался способом, близким к тем, которые применялись В. П. Воробьевым (1949) и А. А. Шорыгиным. Подробно изучив состав пищи форелей различных возрастов (начиная с двулетнего) за ряд лет (1948—1951), Г. М. Дадибян установил соотношение отдельных компонентов в рационе форели. Величину рациона форели автор рассчитал по суточному ритму питания, по которому он судил, сколько раз за сутки рыба наполняет и опорожняет кишечник. На основании этих данных и ряда предположений, касающихся сезонных изменений интенсивности питания форелей, Г. М. Дадибян вычислил, что в течение года форели различных рас потребляли пищи за год в 6,38—7,80 раза больше их среднего веса.

Для расчета общего количества рыб в озере (ихтиомассы) Г. М. Дадибян использовал статистику уловов рыбы по возрастам за ряд лет. Расчеты показали, что общее потребление пищи

форелями за год в озере Севан составляет 739,2 т. Другие виды рыб в этом озере малочисленны и их доля в общем потреблении пищи незначительна, однако и она была рассчитана по аналогии с форелью. Общее потребление беспозвоночных в озере было за-

Таблица 6.3.1

Соотношение биомасс и величин потребления рыбами беспозвоночных озера Севан (по М. Г. Дадикиану), т

Показатели	Олигохеты	Личинки хирономид	Пиявки	Ручейники	Моллюски
Годовая биомасса	2998	976	383	56,1	16,4
Выедается рыбами	—	62	45	120,7	15,9
P/B	—	0,06	0,12	2,2	0,96

тем распределено по группам в соответствии с их удельным весом в составе содержимого кишечных трактов рыб. Полученные результаты сопоставлены с биомассой или продукцией беспозвоночных в Севане, определенными другими авторами.

М. Г. Дадикиан обнаружил, что рыбы в возрасте старше двух лет используют только 2% продукции зоопланктона (продукция определена Т. М. Мешковой, 1952), а продукция гаммарусов, определенная А. К. Маркосяном (1948), используется полностью. По другим группам беспозвоночных величины их потребления рыбами были сопоставлены не с продукцией, а со среднегодовой биомассой, которую определяли другие сотрудники Гидробиологической станции на озере Севан (табл. 6.3.1).

Первые три группы беспозвоночных в Севане лишь в малой мере используются рыбами в возрасте 2 лет и старше, поэтому судить об их продукции по этим показателям невозможно. Продукция же ручейников, идущая на удовлетворение пищевых потребностей рыб, в 2,2 раза превышает среднегодовую биомассу, а потребление моллюсков составляет 0,96 от среднегодовой биомассы. Эти данные наглядно иллюстрируют степень утилизации беспозвоночных на формирование рыбной продукции озера.

Значительно точнее была определена продукция хирономид, потребленная рыбами в нерестово-выростных водоемах Тепловского рыбоводного завода (Леванидова, 1959; Леванидов и Леванидова, 1962). В этих условиях оказалось возможным учесть не только общую ихтиомассу, но и прирост рыбопродукции за определенный отрезок времени. Экспериментальным путем были определены количества естественной пищи, потребляемой рыбой на единицу прироста рыбопродукции (так называемые кормовые коэффициенты). В результате была вычислена продукция личинок хирономид, потребленная молодью кеты и других рыб в реке Тепловке и озере Теплом. Автор затем суммировала количество

хиროномид, съеденных рыбами, с биомассой личинок хиროномид, определенной в водоемах перед вылетом имаго, и полученную величину принимала за продукцию без учета естественной смертности.

В составе хиროномид изученных водоемов преобладали мелкие личинки *Chironomidae*, *Diamesinae* и *Orthoclaadiinae*. Для хиросомид в целом отношение вычисленной продукции к весенней биомассе оказалось равным 4,3.

Для небольших озер Северной Америки, заселенных преимущественно ушастым окунем (*Lepomis macrochirus*), Геркинг рассчитал величины потребления кормовых беспозвоночных рыбами, применив для этого ряд специальных методов (Gerking, 1954, 1962, 1964). Наряду с детальным изучением состава пищи, потребляемой рыбами, он обратил особое внимание на определение ихтиомассы озер, ее продукции и убыли за счет вылова и естественной смертности. Общее количество рыб в озере было найдено путем выпуска меченных особей и последующего облова. По проценту попадающихся в вылове меченных особей рассчитывали общий запас рыб; темп их роста определяли методом обратного расчисления по чешуе. Рассчитаны также величины пополнения и убыли стада за счет вылова и естественной смертности.

Рационы ушастого окуня Геркинг определял в лабораторных опытах по степени утилизации белка, для чего методом Кьельдаля нашел содержание азота в задаваемом корме, экскрементах рыбы и в самой рыбе в начале и в конце опыта. Пересчет на сухой вес кормовых беспозвоночных сделан исходя из среднего содержания в них 9,59% белка.

В результате произведенных расчетов было найдено, что в озере Вайленд потребление рыбами в июле в 6 раз превышает биомассу кормовых беспозвоночных. Продукция личинок хиросомид, истребленных стадом рыб, в 3,6 раза превышала их биомассу в июле. Геркинг (1962) критически рассматривал расчеты Аллена (1951) и показал, что найденные им значения возможной продукции беспозвоночных в реке Хорокиви значительно завышены.

Манн (1964), определяя часть продукции беспозвоночных, идущую на удовлетворение пищевых потребностей рыб изученного им участка реки Темзы, рационы рыб рассчитывал по балансовому равенству Г. Г. Винберга (1956), связывающему рацион, рост и интенсивность обмена рыб. Манн показал, что минимально возможное значение P/B -коэффициента бентосных беспозвоночных (исключая крупных двустворчатых моллюсков) должно быть не ниже 18.

Хорошо известно, что потребителями продукции водных беспозвоночных являются не только рыбы, но и хищные беспозвоночные, которые могут быть отнесены к тому же трофическому уровню, что и так называемые «мирные» рыбы, питающиеся бес-

позвоночными. Однако хищные беспозвоночные занимают иное место в пищевых цепях в водоеме, поскольку и сами они потребляются «мирными» рыбами.

О масштабах использования продукции беспозвоночных на удовлетворение пищевых потребностей хищников из числа беспозвоночных в конкретных условиях водоемов пока еще известно мало определенного. Рядом авторов в условиях лабораторных опытов было показано, что многие беспозвоночные хищники способны истреблять свои жертвы в огромных количествах, так как большинство этих хищников обычно не съедают жертвы целиком. Если бы потенциальные возможности хищных беспозвоночных в этом отношении фактически реализовались в естественных условиях водоема, то на долю рыб в лучшем случае приходилось бы очень немного пищи, исключая самих хищников.

Попытка количественно оценить роль хищных беспозвоночных планктона была сделана Э. А. Шушкиной (1964 а). В эвтрофном озере Баторин (Белорусская ССР) общая биомасса зоопланктона летом составляет 3,3—7,3 г/м³. В составе зоопланктона присутствуют хищные *Cyclopidae* и *Leptodora*. По данным Э. А. Шушкиной (1964), хищные циклопы составляли около 30% общей биомассы зоопланктона, причем *Mesocyclops leuckarti* (Claus) резко преобладал над другими четырьмя видами циклопов.

Летом 1962 г. на озере Баторин Э. А. Шушкина опытным путем определяла рационы хищных циклопов. Источником пищи циклопам служил сгущенный зоопланктон озера, изолировавшийся в опытные склянки, куда помещалось определенное количество взрослых циклопов и их копеподитов. Склянки выставлялись в воду озера на 2—3-е суток, затем на фиксированном материале подсчитывалась убыль зоопланктона за время опыта в зависимости от количества помещенных циклопов. Э. А. Шушкина установила, что планктонные коловратки лишь в слабой мере используются циклопами; основу рациона хищных копепод составляют ветвистоусые рачки. При концентрации корма и плотностях хищников, близких к условиям эвтрофного озера, суточный рацион популяции хищных циклопов составлял 26—39% (в среднем 35%) от сырого веса хищников за сутки. Сопоставив полученные результаты с фактическими величинами биомассы зоопланктона в озере, автор пришла к выводу, что копеподитные стадии и взрослые особи циклопов за сутки потребляют от 12 до 17% биомассы кормового зоопланктона, или 8—12% от его общей биомассы. Учтя возможную величину потребления лептодорой, плотность которой достигала 3 тыс./м³, Э. А. Шушкина подсчитала, что все планктонные хищники из ракообразных потребляют в озере Баторин 13—22% общей биомассы зоопланктона. Это значит, что только на удовлетворение пищевых потребностей планктонных хищников суточная продукция зоопланктона должна составлять в среднем около 18% его биомассы. Отсюда P/B -коэффици-

циент зоопланктона за летний месяц окажется равным 5,4. Если примерно столько же зоопланктона потребляется рыбами, промысловая продукция которых в этом озере составляет около 25 кг/га, то P/B -коэффициент зоопланктона в летнее время составит 10—12 за месяц.

Исходя из величин продукции хищного зоопланктона и его возможных рационов, рассчитанных по формуле Г. Г. Винберга (1956), Э. А. Шушкина (1966) показала, что пищевые потребности планктонных хищников превышают продукцию планктонных рачков-фильтраторов в озерах различного типа. Приблизительно оценив возможную продукцию всех групп зоопланктона первого трофического уровня (простейших, коловраток, кладоцер и диаптомид) и сопоставив эту продукцию с рационами хищного зоопланктона, Э. А. Шушкина обнаружила, что в озерах, близких к олиготрофным, хищники могут выедать 50% продукции мирного зоопланктона, в мезотрофных озерах — 65% и в эвтрофных озерах — около 40%. Для расчета той части продукции зоопланктона, которая может быть использована рыбами или другими животными, не относящимися к зоопланктону, Э. А. Шушкина использовала формулу

$$P = P_0 - R_e + P_e, \quad (6.3.1)$$

где P_0 — суммарная продукция видовых популяций зоопланктеров первого трофического уровня (нехищных); R_e — рацион хищного зоопланктона; P_e — продукция хищников (второго трофического уровня).

Автор называет продукцию, рассчитанную таким способом, реальной продукцией зоопланктона, поскольку простое суммирование продукций двух трофических уровней приводит к завышенной оценке кормовой базы планктоноядных рыб. Но простое суммирование продукций разных трофических уровней ведет к абсурду и вообще недопустимо, поэтому нет нужды выделять зоопланктон и вводить понятие реальной его продукции, тем более, что потребителями этой продукции видовых популяций зоопланктона являются не только зоопланктеры-хищники и рыбы, но также и многие другие беспозвоночные, не относящиеся к зоопланктону.

Приведенные выше способы и приемы определения той части продукции популяций, которая идет на удовлетворение пищевых потребностей организмов следующего трофического уровня (хищников), еще только начинают разрабатываться. Еще не достаточно хорошо выяснены типы питания и размеры рационов различных хищников из беспозвоночных и даже рыб — потребителей беспозвоночных. Однако даже эти первые попытки показывают перспективность и насущную потребность изучения этих вопросов для того, чтобы правильно понять место продукции видовых популяций в сообществах и экосистеме водоема в целом.

6.4. Расчет продукции по величинам потребления беспозвоночных в рыбоводных прудах

Многие затруднения, связанные с определением количества рыб, потребляющих водных беспозвоночных, легко преодолеваются в прудах, так как обычно туда выпускается строго определенное количество рыб известного возраста и видового состава, а за их ростом ведутся постоянные наблюдения. Эти обстоятельства придают большую надежность расчетам возможной продукции беспозвоночных по величине потребления их рыбами в прудах. В целом ряде случаев спускные пруды могут служить натурной моделью водоема гораздо более доступной для продукционно-биологических исследований, чем любые другие водоемы. Это следует учитывать при организации исследований по МБП на пресноводных водоемах.

На рыбоводных прудах и некоторых других мелких водоемах неоднократно пытались определить возможную продукцию беспозвоночных, идущую на удовлетворение пищевых потребностей рыб, с помощью методов контрольных площадок для бентоса (Ляхнович, 1954; Ассман, 1960; Lellak, 1957, 1961 и др.) или садков для планктона (Ярошенко и Набережный, 1955). Эти приемы изоляции части животного населения дна или толщи воды от выедания его рыбами не дали ожидаемых результатов потому, что сам факт элиминации части животных посредством выедания их рыбами служит существенным фактором, стимулирующим продуктивность видовых популяций беспозвоночных (Винберг и Ляхнович, 1965; Ляхнович, 1967 а, б). Оказывается, что даже интенсивное выедание рыбами может лишь в незначительной мере сказываться на величинах общей численности и биомассы беспозвоночных. В отдельных случаях при выедании рыбами общая биомасса беспозвоночных бывает даже выше, чем без выедания. Во всяком случае судить о величине продукции, идущей на удовлетворение пищевых потребностей рыб, по данным контрольных площадок, совершенно невозможно. Это хорошо подтверждается результатами параллельных наблюдений на прудах, заселенных рыбами с различной плотностью (Grygierek, 1962; Grygierek i Wolny, 1962; Григерек, Гильбрихт, Сподневская, 1962; Gwizda, 1960, 1965, Просяный и Макина, 1960 и др.), или на прудах с рыбой и без рыбы (Винберг и Ляхнович, 1965; Ляхнович, 1967 а; Hrbáček, 1962; Hrbáček, Dvoráková a. Auth., 1961; Hrbáček, Novotná-Dvoráková, 1965 и др.).

Оценкой возможной продукции беспозвоночных планктона, служащих естественной кормовой базой малькам карпов в рыбоводных прудах Белоруссии, занимался В. П. Ляхнович (1958, 1961). В нерестовых прудах он учитывал состав, численность и биомассу зоопланктона, численность, темп роста и био-

массу (ихтиомассу) мальков карпа и характер их питания по составу содержимого кишечных трактов. Суточные рационы мальков были рассчитаны по скорости роста и интенсивности дыхания на основе балансового равенства, связывающего эти величины между собой (Винберг, 1956). В. П. Ляхнович показал, что в изученных им нерестовых прудах молодь карпа за сутки утилизировала только 2,1—7,2% от средней биомассы зоопланктона за период наблюдений. Между тем запасы зоопланктона в прудах резко уменьшились, что свидетельствовало об интенсивном использовании зоопланктона другими потребителями, помимо рыб. Причины резкой убыли зоопланктона остались не выясненными.

Аналогичным методом пользовалась Л. П. Максимова (1961) при изучении выростных прудов рыбхоза Ропша Ленинградской области. По результатам наблюдений Л. П. Максимовой вычислены средние величины потребления беспозвоночных сеголетками карпов за сутки, выраженные в процентах от средней биомассы (табл. 6. 4. 1).

Таблица 6.4.1

Средние значения интенсивности выедания
беспозвоночных сеголетками карпа за сутки
в процентах от биомассы (по Л. П. Максимовой, 1961)

Название	Среднее для всех прудов	Колебания по отдельным прудам
<i>Daphnia</i>	40,8	27,8—77,6
<i>Eurycercus</i>	46,5	17,3—71,1
<i>Bosmina</i>	35,2	—
<i>Chydoridae</i>	27,4	27,1—27,6
Прочие <i>Cladocera</i>	10,3	0,7—22,6
<i>Cyclopidae</i>	20,5	14,0—30,3
<i>Diaptomus</i>	12,5	0,0—48,4
<i>Chironomus plumosus</i>	8,4	2,7—19,4
<i>Procladius</i>	1,1	—
Зарослевые личинки хирономид	18,4	13,8—24,4
Куколка хирономид	54,1	45,0—74,7
Личинки поденок	38,6	24,9—81,6
Прочие личинки насе- комых	12,2	—
Прочий бентос	2,1	0,1—4,3

Приведенные значения относительных величин выедания вычислены по результатам наблюдений за июль, август и сентябрь на шести прудах в разные годы. Данные Л. П. Максимовой сильно завышены вероятно вследствие недостаточно полного учета количества беспозвоночных, служивших источником пищи для молоди карпа. Вторым возможным источником ошибок могли быть неточности в расчете рационов, основанном на скорости роста и заимствованных из литературы величинах возможной интенсивности обмена у рыб данного возраста. Поправку на активный обмен у рыб Л. П. Максимова приняла равной 2, тогда как для молоди карпа в прудах, по-видимому, более близкой к истине была бы поправка 1,5 против нормального уровня обмена, получаемого в респирометрах.

В целом данные Л. П. Максимовой, несмотря на их возможные погрешности и недочеты, свидетельствуют о том, что в условиях интенсивного выедания прирост продукции организмов зоопланктона и бентоса в прудах в летние месяцы должен быть очень интенсивным. Весьма существенно, что в одном из прудов, где молодь карпа отсутствовала, и, следовательно, выедание в этом смысле не имело места, биомасса зоопланктона и зообентоса практически не отличалась от их биомасс в зарыбленных прудах.

Общее количество пищи, потребляемое стадом рыб, может быть приблизительно вычислено по суммарному приросту рыбопродукции и так называемому кормовому коэффициенту, отражающему, какое количество корма потребляется на единицу прироста. Этот прием был использован В. П. Ляхновичем (1961) при анализе материалов из выращенных и нагульных рыбоводных прудов Белоруссии. Отдавая себе отчет в том, что таким путем не может быть вычислена вся продукция водных беспозвоночных, а лишь ее некоторая часть, автор принял значение кормового коэффициента смешанной пищи зоопланктона и бентоса для карпа равным 4,5, полагая, что меньшим он быть не может. Умножив прирост рыбопродукции за лето на этот коэффициент, В. П. Ляхнович приблизительно определил, какое количество беспозвоночных было утилизировано рыбами. Полученные величины затем сопоставлялись со средними за сезон значениями биомассы кормовых для рыб организмов зоопланктона и бентоса в тех же прудах. Оказалось, что количество беспозвоночных, потребленных рыбами за лето, в 6,2—27 раз превышает среднюю биомассу этих беспозвоночных. Эти величины рассматриваются автором как наименьшие из возможных значений P/B -коэффициентов.

В более поздней работе на примере 20 прудов Белоруссии и 5 прудов Израиля В. П. Ляхнович рассчитал величины потребления и P/B -коэффициенты для двух возможных значений кормового коэффициента ($K.K.$) — 5 и 10 (Винберг и Ляхно-

вич, 1965). Среднее для всех вариантов значение P/B -коэффициента при $K.K.=5$ оказалось равным 13,3, а при $K.K.=10$, естественно, вдвое больше. Автор полагает, что для интенсивно растущей популяции сеголетков и годовиков карпа эффективность утилизации естественного корма не должна выходить за пределы указанных значений кормовых коэффициентов. По результатам упоминавшейся работы Л. П. Максимовой (1961) оказывается, что суммарное потребление рыбами кормовых беспозвоночных, рассчитанное ею иным путем, в выростных прудах в 4,8—17,8 раза превышает среднесезонную биомассу этих беспозвоночных. Среднее значение для 6 прудов дает величину, очень близкую к полученной В. П. Ляхновичем при $K.K.=5$.

Особенностью расчетов потребления и возможной продукции на прудах является то, что вычисленные значения элиминации не могут быть отнесены к начальной (весенней) биомассе, потому что биомасса в спускных прудах формируется заново при каждом заполнении прудов водой. На протяжении вегетационного периода биомассы как зоопланктона, так и бентоса подвержены резким и частым колебаниям, поэтому наиболее приемлемо сопоставление величин элиминации со средними значениями биомассы за изучаемый отрезок времени.

Полученные на прудах данные показывают, что величины части продукции, идущей на удовлетворение пищевых потребностей рыб, вполне реальны и дают определенное представление об эффективности использования продукции водных беспозвоночных на рост рыб.

* * *

Изложенные выше попытки оценить продуктивность отдельных форм, групп и целых сообществ водных беспозвоночных по интенсивности их выедания хищниками в отношении методики работы можно резюмировать следующим образом. На протяжении изучаемого отрезка времени (года, вегетационного периода) периодически учитываются состав и количество (биомасса) беспозвоночных, служащих пищей данной популяции хищников (например, рыб), на всей площади, фактически осваиваемой популяцией этих потребителей. Одновременно учитывается абсолютная численность, возрастной и размерный состав рыб (или других хищников) и характер их питания. По данным состава содержимого кишечника потребителей (рыб) устанавливается состав потребляемых организмов и их размеры или вес, что позволяет затем определить удельный вес каждого вида кормовых организмов в рационе популяции потребителей.

Непосредственным наблюдением невозможно установить ве-

личину рациона популяции потребителей в естественной обстановке водоема, и рационы приходится рассчитывать тем или иным путем. Для этого часто используют данные по суточному ритму питания популяций рыб и индексы наполнения их кишечника (Новикова, 1949, 1951; Дадикян, 1955а), но не всегда и не у всех видов потребителей удастся обнаружить наличие суточного ритма питания. Иногда прибегают к расчету рациона природной популяции потребителей по величинам рационов, полученным в условиях эксперимента путем непосредственного учета количества съеденной пищи, или методом азотного баланса.

Когда известен суммарный прирост (продукция) популяции потребителей (хищников) и кормовой коэффициент, т. е. количество данного вида пищи, затрачиваемого на единицу прироста, общее количество потребленной пищи вычисляют умножением кормового коэффициента на общий прирост потребителей. Более надежно и в то же время сравнительно просто рацион можно рассчитать по интенсивности обмена и скорости роста, с которыми он связан балансовым равенством (Винберг, 1956): «энергия рациона = 1,25 (энергия обмена + энергия прироста)». В гидробиологических и рыбохозяйственных исследованиях этот способ определения рациона у рыб и некоторых водных беспозвоночных находит все более широкое распространение (Ивлев, 1962; Манн, 1961; Максимова, 1961; Шушкина, 1966; Ляхнович, 1958 и др.). При расчетах рационов рыб следует принимать во внимание, что в естественных условиях интенсивность обмена у них выше измеренной в лабораторных условиях на 25—50% у менее активных и на 50—100% у более активных видов.

Располагая данными о рационе изучаемой популяции и о количественном соотношении видов потребленных организмов, подсчитывают общее количество и биомассу особей каждого вида, съеденных за рассматриваемый отрезок времени. Сопоставив эти величины с данными количественного учета тех же беспозвоночных в водоеме, устанавливают, какая часть от начальной или средней за данный отрезок времени биомассы кормовых беспозвоночных пошла на удовлетворение пищевых потребностей изучаемой популяции потребителя.

При рассмотрении достаточно продолжительных отрезков времени, например года или вегетационного периода, обычно получают величины рационов для популяции рыб, в несколько раз превышающие среднюю биомассу потребляемых организмов. Отношение рациона популяции потребителей к средней биомассе потребляемых организмов показывает, сколько раз возобновляется кормовая база за счет ее выедания, т. е. дает представление о той части продукции, которая идет на удовлетворение пищевых потребностей данной популяции.

Утилизация продукции видовой популяции путем выедания организмами следующего трофического уровня, по-видимому, имеет важное значение в продукционном процессе, так как ускоряет темпы продуцирования популяции потребляемого вида. Устойчивость экологической системы обеспечивается и тем, что воспроизводство организмов и их рост (продукция) возрастают тем более, чем интенсивнее данная популяция выедается хищниками. Это возрастание продолжается до тех пор, пока элиминация не превысит воспроизводительного потенциала выедаемой популяции, свойственного ей и фактически реализуемого в данных условиях. Сопоставление продукции видовых популяций, рассчитанной любым способом, изложенным в предыдущих главах, с той частью продукции, которая идет на удовлетворение пищевых потребностей организмов следующего трофического уровня, позволит судить о направлении, степени и эффективности использования продукции видовых популяций в сообществе.

6.5. Моделирование как средство исследования продуктивности водных сообществ

Конечной целью гидробиологических исследований на внутренних пресноводных водоемах является обеспечение возможности оптимального управления природными ресурсами этих водоемов. Под управлением понимается активное вмешательство человека в режим водоема как целостной системы (например, удобрение, рыборазведение, рыболовство и т. д.). Цель управления можно выразить через стоимостную или какую-либо иную меру выражения количества полезной продукции, добываемой человеком из водоема (например, рыбной продукции). При этом в естественных водоемах необходимо в качестве цели управления считать сведение к максимуму величины суммарной продукции за достаточно большой отрезок времени (во всяком случае большей продолжительности жизни самых долгоживущих обитателей водоема).

В такой интерпретации рассматриваемая проблема сводится к задаче оптимального управления весьма сложной системой. Эффективное решение этой задачи возможно только после построения модели объекта регулирования, достаточно точно отражающей функционирование экологической системы водоема.

К настоящему времени имеются только единичные попытки создания подобных моделей (Карпов, Крогиус, Крохин и Меншуткин, 1966; Винберг и Анисимов, 1966). Все эти модели были реализованы на цифровых электронных вычислительных машинах среднего или высшего класса. Модели представляли собой или системы дифференциальных уравнений, решаемые числен-

ными методами, или непосредственно конечно-разностные системы с дискретным временем. Возможно также построение модели экосистемы как композиции некоторого числа конечных автоматов.

Ввиду крайней ограниченности опыта трудно сделать какие-либо обобщения или дать рекомендации по выбору того или иного метода моделирования. Можно только отметить плодотворность применения цифровых электронных вычислительных машин, не зачеркивая при этом и потенциальные возможности других методов (например, аналоговое моделирование). Целесообразно сделать попытку разработки набора стандартных операторов для ЭВМ, реализующих определенные биологические процессы (например, «размножение», «смертность от хищников» и т. д.), попытка такого рода применительно только к популяциям рыб уже сделана (Меншуткин, в печати).

Построение моделей экологических систем должно базироваться на гармоническом сочетании энергетического и популяционного (функционального) направлений. Развитие моделирования следует вести как по пути построения абстрактных моделей, предназначенных для исследования самых общих закономерностей динамики экологических систем, так и по пути создания моделей конкретных реальных объектов, например модель экосистемы озера Дальнего на Камчатке (Карпов, Крогиус, Крохин и Меншуткин, 1966). При этом модели конкретных объектов целесообразно использовать для планирования гидробиологических и ихтиологических исследований на данном водоеме.

Следует отметить, что построение модели экологической системы требует надежных количественных данных о таких процессах, как рост, размножение, смертность, питание и других для всех видов популяций системы, и является естественным обобщением и синтезом всех сведений о биологических явлениях в водоеме. Такой подход предъявляет высокие требования к качеству исходных данных по всем звеньям трофической сети, стимулирует организацию биологических исследований на водоемах в нужном направлении и ставит исследователей перед необходимостью единообразной обработки первичного материала. Помимо основной задачи оптимального управления, построение модели экосистемы является мощным средством проверки взаимной непротиворечивости отдельных экспериментальных фактов и наблюдений.

Таким образом, моделирование может служить одним из существенных методов изучения количественных закономерностей биологического продуцирования. Познавание этих закономерностей позволит полнее использовать биологические ресурсы и продукционные возможности пресных водоемов на благо человека.

ЛИТЕРАТУРА

- Аблямитова-Виноградова З. А. 1949. О химическом составе беспозвоночных Черного моря и его изменениях.—Тр. Карадагск. биол. ст., 7: 3—50.
- Ананьичев А. В. 1961. Сравнительная биохимическая характеристика некоторых пресноводных беспозвоночных и рыб.—Биохимия, 26, 1: 38—41.
- Ассман А. В. 1960. Изменение доступности личинок *Chironomidae* при выедании рыбами.—Изв. АН СССР, сер. биол., 5: 670—685.
- Ашмарин И. П., Воробьев А. А. 1962. Статистические методы в микробиологических исследованиях. Л.
- Бекман М. Ю. 1954. Биология *Gammarus lacustris* Sars прибайкальских водоемов.—Тр. Байкальск. лимн. ст., 14: 263—311.
- 1959. Некоторые закономерности распределения и продуцирования массовых видов зообентоса в Малом Море. Тр. Байкальск. лимн. ст., 17: 520—530.
- 1962. Экология и продукция *Micruropus possolskii* Sow и *Gmelinoides falcatus* Stelb.—Тр. Лимн. ин-та, 2/22, ч. 1: 141—155.
- , Меншуткин В. В. 1964. Анализ процесса продуцирования у популяций простейших структур.—Ж. общ. биол., 25, 3: 177—187.
- Биргер Т. И. 1961. Кормовая ценность для рыб массовых форм бесхребетных Днепра і Дніпровсько-Бугського лиману. Київ.
- Борущий Е. В. 1934. К вопросу о технике количественного учета донной фауны. Сообщ. III. Тр. лимн. ст. в Косине, 18: 119—136.
- 1939 (а). Динамика биомассы *Chironomus plumosus* профундали Белого озера. Тр. лимн. ст. в Косине, 22: 156—195.
- 1939 (б). Определение продуктивности бентоса озер путем изучения динамики биомассы. Докт. дисс.
- Брегман Ю. Э. 1967. Рост и продукция коловратки *Asplanchna priodonta* в эвтрофном озере Дривяты. В наст. сб.: 84—93.
- Брискина М. М. 1950. Материалы по биологии развития и размножения некоторых морских и солоноватоводных амфипод.—Тр. Карадагск. биол. ст. АН УССР, 10: 46—59.
- Броцкая В. А., Зенкевич Л. А. 1936. Биологическая продуктивность морских водоемов.—Зоол. ж., 15, 1: 13—25.
- Бурштейн А. И. 1963. Методы исследования пищевых продуктов. Киев.
- Васильева Г. А. 1959. Исследование по экологии ветвистоусых в связи с выращиванием их как живого корма для рыб.—Тр. Моск. техн. ин-та рыб. пром. и х-ва, 10: 88—138.
- Винберг Г. Г. 1954. Некоторые количественные данные по биомассе планктона озер БССР.—Уч. зап. Белорус. ун-та, сер. биол., 17: 20—37.
- 1956. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск.
- 1962. Энергетический принцип изучения трофических связей и продуктивности экологических систем.—Зоол. ж., 41, II. 1618—1630.
- 1964. Пути количественного изучения потребления и усвоения пищи водными животными.—Ж. общ. биол., 25, 4: 254—266.
- 1966. Скорость роста и интенсивность обмена у животных.—Успехи совр. биол., 61, 2: 274—293.
- , Анисимов С. И. 1966. Математическая модель водной экосистемы. Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности. М.: 213—223.
- , Захаренков И. С. 1950. К количественной характеристике роли планктона в круговороте веществ в озерах.—ДАН СССР, 73, 6: 1037—1039.
- , Ивлев В. С., Платова Т. П., Россолимо Л. Л. 1934. К методике определения органического вещества. Опыт калорической оценки кормовых запасов водоема.—Тр. лимн. ст. в Косине, 18: 25—40.

- Винберг Г. Г., Кобленц-Мишке О. И. 1966. Проблемы первичной продукции водоемов.— Экология водных организмов. М.: 50—62.
- , Ляхнович В. П. 1965. Удобрение прудов. М.
- , Печень Г. А., Шушкина Э. А. 1965. Продукция планктонных ракообразных в трех озерах разного типа.— Зоол. ж., 44, 5: 676—687.
- , Платова Т. П. 1951. Биомасса планктона и растворенное органическое вещество в воде озер.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 56 (2): 24—37.
- Виноградова З. А. 1958. К познанию химического состава кормовых организмов и рыб Черного моря.— Тр. Совещ. по физиол. рыб. М.: 427—436.
- 1960. Динаміка біохімічного складу і калорійності планктону Чорного моря в сезонному та географічному аспектах.— Навук. зап. Одеської біол. ст., 2: 3—34.
- 1961. Особливості біохімічного складу та калорійності фіто- і зоопланктону північнозахідної частини Чорного моря в 1955—1959 рр.— Навук. зап. Одеської біол. ст., 3: 3—26.
- Витюк Д. М. 1964. К методике определения сырого жира в планктоне.— Тр. Севастоп. биол. ст. АН СССР, 17: 304—308.
- Воробьев В. П. 1949. Бентос Азовского моря.— Тр. Азовско-Черноморск. НИИ морск. рыбн. х-ва и океаногр., 13: 1—129.
- Вотинцев К. К. 1955. Вертикальное распределение и сезонные вариации органического вещества в воде озера Байкал.— ДАН СССР, 102, 2: 359—363.
- Вьюшкова В. П. 1965. О продуктивности зоопланктона Волгоградского водохранилища.— Тр. Саратов. отд. Гос. НИОРХ, 8: 55—61.
- Гаврилов С. И., Арабина И. П. 1967. Соотношение веса и линейных размеров у представителей пресноводного бентоса.— Гидробиол. ж., 3, 2.
- Гаевская Н. С. 1938. О некоторых новых методах в изучении питания организмов. 1. Определение точного веса мелких водных животных в живом состоянии.— Зоол. ж., 17, 1: 165—174.
- Галковская Г. А. 1963. Об использовании пищи на рост и об условиях максимального выхода продукции коловратки *Brachionus calyciflorus* Pallas.— Зоол. ж., 12, 4: 506—512.
- 1965. Планктонные коловратки и их роль в продуктивности водоемов. Автореф. дисс. Минск.
- , Ляхнович В. П. 1966. Продукция прудового зоопланктона. Сообщ. 1. Продукция ветвистоусых рачков *Daphnia pulex* (De Geer) и *Daphnia longispina* O. F. Müller в опытных прудах (рыбхоз Изобелино).— Гидробиол. ж., 2, 4: 8—15.
- Гейнрих А. К. 1956. О продукции копепод в Баренцевом море.— ДАН СССР, 103, 1: 199—202.
- Грезе Б. С. 1948. Материалы по продуктивности зоопланктона в Валдайском озере.— Изв. ВНИОРХ, 26, 2 (II): 25—88.
- 1951. Продукция *Pontoporeia affinis* и метод ее определения.— Тр. гидробиол. о-ва. 3: 33—43.
- 1963. Метод расчета продукции планктонных копепод.— Зоол. ж., 17, 9: 1329—1337.
- , Балдина Э. П. 1964. Динамика популяций и годовая продукция *Acartia clausi* Giesbr. и *Centropages Krøyeri* Giesbr. в неритической зоне Черного моря.— Тр. Севастоп. биол. ст. АН УССР, 17: 249—261.
- Григорек Е., Гильбрихт А., Сподневская И. 1962. Изменения планктонного биоценоза, вызванные влиянием рыб, действующих как хищники и контролирующей среду прудов.— Вопр. экологии, 5: 46—47.
- Дадикян М. Г. 1955 а. Питание севанских форелей.— Тр. Севан. гидробиол. ст., 14: 5—76.
- 1955 б. Опыт определения величины годового потребления корма севанскими форелями и выедаемости отдельных представителей бентоса.— Изв. АН Арм. ССР, 8: 3—18.
- Дроздов Б. Н. 1962. Калориметр для определения теплоты сгорания топлива. М.
- Дунке Н. А. 1960. Некоторые данные с состоянием популяции *Bostrina lon-*

- girostris* (O. F. Müller) в прудах, удобренных разным количеством азотно-фосфорных солей.— Тр. Белорус. НИРХ, 3: 71—76.
- Жукова Н. А. 1953. Цикломорфоз у дафний.— Уч. зап. Ленингр. пед. ин-та, 3: 85—148.
- Ивлев В. С. 1938. О превращении энергии при росте беспозвоночных.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 47 (4): 267—277.
- 1939. Энергетический баланс карпов.— Зоол. ж., 18: 308—318.
- 1945. Биологическая продуктивность водоемов.— Успехи совр. биол., 19: 99—120.
- 1962. Метод вычисления количества пищи, потребляемой растущей рыбой.— Биол. внутр. водоемов Прибалтики. Петрозаводск: 132—137.
- Ивлева И. В. 1953. Влияние питания на интенсивность размножения энхитреид.— Тр. Латвийск. отд. ВНИРО, 1: 197—202.
- Камшилов М. М. 1951. Определение веса *Calanus finmarchicus* (Gunner) на основании измерения длины тела. ДАН СССР, 76, 6: 945—949.
- 1958. Продукция *Calanus finmarchicus* (Gunner) в прибрежной зоне восточного Мурмана.— Тр. Мурманск. биол. ст., 4: 45—55.
- Карзинкин Г. С., Тарковская О. И. 1960. Определение калорийности в малых навесках.— Тр. Томск. ун-та, 148: 103—108.
- Кизеветтер И. В. 1954. Кормовая ценность планктона.— Изв. ТИНРО, 39: 97—110.
- Кирпиченко М. Я. 1940. Донне тваринне населення заплавних водойм р. Дніпра Циганське и Пидбирне (в зв'язку з виявленнем их типу та продуктивності).— Тр. гідробіол. ст. АН УРСР, 19: 3—83.
- Клековский Р., Шушкина Э. А. 1966. Энергетический баланс *Macrocylops albidus* Jur в период его развития.— Экология водных организмов, М.: 125—136.
- — (В печати). Питание, рост и обмен *Macrocylops albidus* за время его метаморфоза при разных концентрациях корма.— Ж. общ. биол.
- Кожанчиков И. В. 1946. К вопросу о жизненном термическом оптимуме VIII. О лабильности процессов развития насекомых в отношении термических влияний.— Зоол. ж., 25, 1: 27—34.
- Кожов М. М. 1950. Животный мир озера Байкал. Иркутск.
- Константинов А. С. 1951. О количественном учете хирономид в пище рыб. Методика определения возраста личинок.— Тр. Саратов. отд. Касп. филиала ВНИРО, 1: 31—33.
- 1958. Влияние температуры на скорость роста и развития личинок хирономид. ДАН СССР, 120, 6: 1362—1365.
- 1962. Вес некоторых водных беспозвоночных как функция их линейных размеров.— Науч. докл. высш. шк., биол. науки, 3: 17—20.
- Константинова Н. С. 1961. О темпе роста ветвистоусых рачков и определении их продукции.— Вопр. ихтиол., 1, 2 (19): 363—367.
- Костылев Э. Ф. 1965. К вопросу определения суммарных и удельных калорийностей биологических объектов.— Гидробиол. ж., 1, 5: 61—65.
- Коштоянц Х. С. 1950. Основы сравнительной физиологии. Т. 1, М.
- Крючкова Н. М., Кондратюк В. Г. 1966. Зависимость фильтрационного питания от температуры у некоторых представителей отряда ветвистоусых ракообразных.— ДАН БССР, 10, 2: 120—124.
- Кузнецов В. В. 1941. Динамика *Microporella ciliata* в Баренцевом море.— Тр. Зоол. ин-та, 7: 122—131.
- 1948 а. Биология и биологический цикл *Lacuna pallidula* в Баренцевом море.— Сб. памяти академика Зернова. М.: 72—93.
- 1948 б. Биоэкологическая характеристика массовых видов морских беспозвоночных, ч. 1. Биологический цикл *Lacuna vineta* (Montaga) на Восточном Мурмане.— Тр. Мурманск. биол. ст., 1: 192—214.
- 1948 в. Биоэкологическая характеристика массовых видов морских беспозвоночных, ч. 2. Биологический цикл *Margarita helicina* (Phipp) Восточного Мурмана и Белого моря.— Изв. АН СССР, сер. биол., 5: 538—564.

- Кузнецов С. И. 1945. Биологический метод оценки богатства водоема биогенными элементами.— Микробиол., 14: 248—253.
- Лебедева Л. И. 1964. Определение продукции ветвистоусых рачков в водохранилищах.— Тезисы 10-й науч. конф. по изуч. внутр. водоемов Прибалтики: 109—110.
- Леванидов В. Я., Леванидова И. М. 1962. Нерестово-выростные водоемы Тепловского рыбоводного завода и их биологическая продуктивность.— Изв. ТИНРО, 48: 46—54.
- Леванидова И. М. 1959. Биологическая продуктивность нерестово-выростных водоемов тихоокеанских лососей на примере озера Теплое.— Тр. VI Совещ. по пробл. биол. внутр. водоемов.— М.—Л.: 114—123.
- Ляхнович В. П. 1958. Естественная кормовая база рыб в прудовых хозяйствах БССР. I. Кормовая база нерестовых прудов и ее использование мальками.— Тр. Белорус. НИИ рыбн. х-ва, 2: 150—199.
- 1961. Соотношение кормовой биомассы и рыбопродуктивности в карповых прудах.— Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва, 11: 299—308.
- 1967 а. Влияние двулетних карпов на количественное развитие зоопланктона и бентоса.— Тр. 11-й науч. конф. по изуч. внутр. водоемов Прибалтики. Петрозаводск.
- 1967 б. Зависимость характера питания двулетних карпов от состава естественной кормовой базы и влияние факторов потребления на динамику популяций зоопланктона и зообентоса.— Тр. 12-й науч. конф. по изуч. внутр. водоемов Прибалтики. Вильнюс (в печати).
- Мазепова Н. Ф. 1963. Биология пелагического рачка *Cyclops kolensis* Lill. В озере Байкал.— Тр. Лимн. ин-та, 1, XXI: 49—134.
- Максимова Л. П. 1961. Питание и степень использования естественных и искусственных кормов гибридами карпа с амурским сазаном.— Изв. Гос. НИИ озери. и речн. рыбн. х-ва, 51: 65—95.
- Макфедьен Э. 1965. Экология животных. Цели и методы. М.
- Маляревская А. Я., Биргер Т. И. 1965. Химический состав производителей, икры и личинок тарани и леща.— Влияние качества производителей на потомство у рыб. Киев: 5—34.
- Маркосян А. К. 1948. Биология гаммарусов озера Севан.— Тр. Севан. гидробиол. ст., 10: 40—74.
- Махмудов А. М. О химическом составе бентоса среднего и южного Каспия.— Зоол. ж., 43, 9: 1265—1270.
- Медников Б. М. 1960. О продукции каланид северо-западной части Тихого океана.— ДАН СССР, 134, 5: 1006.
- 1962. О продолжительности метаморфоза веслоногих рачков и определении продукции видов с растянутым периодом размножения.— Океанол., 2, 5: 881—887.
- 1965. Влияние температуры на развитие пойкилотермных животных. I. Показательные групповые уравнения развития.— Ж. общ. биол., 26, 2: 190—200.
- Меншуткин В. В. 1966 а. Об оптимальной стратегии рыболовства.— Вопр. ихтиол., 6, 38: 3—13.
- 1966 б. Оптимальное управление популяцией промысловой рыбы.— Вопр. ихтиол., 6, 41: 735—738.
- Мешкова Т. М. 1952. Зоопланктон озера Севан (биология и продуктивность).— Тр. Севан. гидробиол. ст., 13: 5—171.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1949. Жизненный цикл некоторых каспийских гаммарид.— ДАН СССР, 66, 5.
- 1954. Материалы по среднему весу водных беспозвоночных Дона.— Тр. проблемн. и тематич. совещ., 2. Проблемы гидробиологии внутренних вод, 2. М.—Л.: 223—241.
- Николаева Е. А. 1953. О бихроматном методе определения окисляемости органических веществ в природных водах.— Гидрохим. материалы, 20: 68—78.
- , Скопинцев Б. Л. 1961. Бихроматная окисляемость рек и озер Под-

- московья и крупных рек Советского Союза.— Гидрохим. материалы, 31: 113—126.
- Новикова Н. С. 1949. О возможности определения суточного рациона рыб в естественных условиях (на примере северокаспийской воблы). Вестн. Моск. ун-та, сер. физ.-матем. и естеств. наук, 6: 115—134.
- 1951. Определение суточного рациона воблы Северного Каспия непосредственно в море.— Вестн. Моск. ун-та, сер. физ.-матем. и естеств. наук, 5: 96—112.
- Общие основы советской национальной программы работ по изучению продуктивности пресноводных сообществ. 1966. М.—Л.
- Остапеня А. П. 1964. Полумикрометоды определения химического состава водных организмов.— Биол. основы рыбн. х-ва на внутр. водоемах Прибалтики. Минск: 269—272.
- 1965. Полнота окисления органического вещества водных беспозвоночных методом бихроматного окисления.— ДАН БССР, 9, 4: 273—276.
- (В печати.) Расчет калорийности сухого вещества водных организмов.
- , Ковалевская Р. З. 1965. Содержание взвешенного органического вещества в поверхностном слое морских вод.— Океанология, 5, 4: 649—652.
- , Павлютин А. П., Бабицкий В. А., Инкина Г. 1968. Трансформация энергии пищи некоторыми видами планктонных ракообразных. Ж. общ. биол., 28.
- , Сергеев А. И. 1963. Калорийность сухого вещества кормовых водных беспозвоночных.— Вopr. ихтиол., 3, 1: 177—183.
- Петипа Т. С. 1965. Питание и энергетический баланс некоторых массовых планктонных копепоид Черного моря, относящихся к различным экологическим группировкам. Докт. дисс.
- , Павлова Е. В., Миронов Г. Н. 1966. Энергетический баланс планктонных организмов из различных экосистем Черного моря.— Тезисы II Междунар. Океанограф. конгресса. М., 284.
- Петрович П. Г. 1954. Количественное развитие и распределение зоопланктона в озерах Западных областей БССР.— Уч. зап. Белорус. ун-та, сер. биол., 17: 38—71.
- , Шушкина Э. А., Печень Г. А. 1964. Расчет продукции зоопланктона.— ДАН СССР, 139, 5: 1235—1238.
- Печень Г. А. 1965. Продукция ветвистоусых ракообразных озераго зоопланктона.— Гидробиол. ж., 4: 19—27.
- , Кузнецова А. П. 1966. Потребление и использование пищи *Daphnia pulex* (De Geer).— ДАН БССР, 10, 5: 344—347.
- , Шушкина Э. А. 1964. Продукция планктонных ракообразных в озерах разного типа.— Биол. основы рыбн. х-ва на внутр. водоемах Прибалтики. Минск: 249—257.
- Пидгайко М. Л. 1965. Расчет биопродукции некоторых ветвистоусых ракообразных.— Вopr. гидробиол.: 336—337.
- Просняний В. Ф., Макина З. О. 1960. Питання ефективності вирощування дволітків коропа при високоущільнених посадках.— Навук. праці Укр. НДУ рыбн. госп., 12: 19—29.
- Резвой П. Л., Ялынская Н. С. 1960. К методике определения биомассы планктона и бентоса.— Зоол. ж., 39, 8: 1250—1252.
- Сивко Т. Н. 1960. К методике определения бихроматной окисляемости чистых и загрязненных вод. Гидрохим. материалы, 30: 190—197.
- Симаков В. Н. 1957. Применение фенилантрахиловой кислоты при определении гумуса по методу И. В. Тюрина.— Почвоведение, 8: 72—73.
- , Ципленков В. А. 1961. Пробирочный метод одновременного определения углерода и окисляемости в почве. Вестн. Ленингр. ун-та, 3: 46—53.
- Скопинцев Б. А. 1947. О кислородном эквиваленте для органического вещества природных вод.— ДАН СССР, 58, 9: 2089—2092.
- Сущеня Л. М. 1961. Некоторые данные о количестве сестона в водах Эгейского, Ионического и Адриатического морей.— Океанология, 1, 4: 664—669.

- Сущения Л. М. 1964. Количественные закономерности фильтрационного питания *Artemia salina* (L.).— Тр. Севастоп. биол. ст., АН УССР, 15: 434—445.
- , Ветрова С. Н. 1957. Весовая характеристика некоторых представителей пресноводного зоопланктона.— Уч. зап. Белорус. ун-та, сер. биол., 33: 219—228.
- , Михалкович В. И. 1961. Количество сестона в восточной части Рижского залива летом 1958 г.— Тр. НИИ рыбн. х-ва Лат. ССР, 4: 365—372.
- Тимохина А. Ф. 1964. О продукции зоопланктона в различных водных массах Норвежского моря.— Тр. ПИНРО, 14: 165—181.
- Тюрин И. В. 1934. Новое видоизменение объемного метода определения гумуса с помощью хромовой кислоты. Почвоведение, 5—6: 36—47.
- Таблицы химического состава и питательной ценности пищевых продуктов, 1961. М.
- Уломский С. Н. 1951. Роль ракообразных в общей биомассе планктона озер.— Тр. пробл. и темат. совещ. ЗИН, 1: 121—130.
- Урбах В. Ю. 1964. Биометрические методы. М.
- Фаустов В. С., Зотов А. И. 1965. Изменение теплот сгорания яиц рыб и амфибий во время развития.— ДАН СССР, 162, 4: 965—968.
- Финенко З. З. 1965. Содержание органического вещества в сестоне Черного и Азовского морей. Киев.
- Хмелева Н. Н. 1966. (В печати.) Затраты энергии на дыхание, рост и размножение у *Artemia salina* L.
- Чмырь В. Д. 1967. Радиоуглеродный метод определения продукции зоопланктона в естественной популяции. ДАН СССР, 173: 201—203.
- Шорыгин А. А. 1952. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. М.
- Шпет Г. И., Козадаева Т. В. 1963. Энергетический и белковый баланс нагульных карповых прудов.— Повышение рыбопродуктивности прудов, 15: 27—43.
- Шушкнна Э. А. 1964 а. Рационы питания популяций циклопов в озерном планктоне. Науч. докл. высш. школы, биол. науки, 4: 25—31.
- 1964 б. Размножение и развитие планктонных циклопов при различных условиях питания.— Биол. основы рыбн. х-ва на внутр. водоемах Прибалтики: 265—269.
- 1964 в. Роль веслоногих ракообразных в общей продукции зоопланктона озер. Канд. дисс.
- 1966. Соотношение продукции и биомассы зоопланктона озер.— Гидробиол. ж., 2, 1: 27—35.
- Щербаков А. П. 1956. Продуктивность зоопланктона Глубокого озера. I. Рачковый зоопланктон.— Тр. Всесоюзн. Гидробиол. о-ва, 7: 237—270.
- Яблонская Е. А. 1947. Определение продукции личинок *Chironomus plumosus* Медвежьих озер. Канд. дисс.
- , Луконина Н. К. 1962. К вопросу о продуктивности Аральского моря. I. Интенсивность образования продукции зоопланктона.— Океанология, 2, 2.
- Ярошенко М. Ф., Набережный А. И. 1955. О биологической продуктивности кормовой гидрофауны в прудах для карпов. Изв. Молдавск. фил. АН СССР, 6, 26: 117—138.
- Яшнов В. А. 1940. Планктоническая продуктивность Северных морей СССР. М.
- Allen K. R. 1946. The trout population of the Horokiwi River: an investigation of the fundamentals of propagation growth and survival.— Rep. Fisch. New Zeland (1945), 33—40.
- Allen K. R. 1951. The Horokiwi stream. A study of a trout population.— New Zeland Marine Dept. Fisch. Bull., 10. Wellington, 231.
- Anderson K. O., Hooper F. F. 1956. Seasonal abundance and production of littoral bottom fauna in a Southern Michigan lake.— Tr. Am. Micr. Soc., 75, 259—270.
- Belera deck J. 1929. Sur la signification des coefficients de Temperature.— Protoplasma, VII, 232—255.

- Beléradeck J. 1935. Temperature and living matter. Berlin. Protoplasma-monogr., 8, Gebr., Born. traeger.
- Birge E. A., Juday Ch. 1922. The plankton. I. Its quantitativ and chemical composition. Wisc. Geol. and Natur. Hystory Survey, Bull., 64, 13, 1—222.
- Blegvad N. 1928. Investigation of the bottom invertebrates in the Limfjord 1910—1927 with special reference to the placefood. Rep. Danish—Biol. St., XXXIV: 33—52.
- Blunck M. 1923. Die Entwicklung von *Dytiscus marginalis* L. von Ei bis zur Imago. Zeitschr. Wiss. Zool., 121: 171—392.
- Boysen-Jensen P. 1919. Valuation of the Limfjord I. Studies on the Fish-Food in the Limfjord 1909—1917. Rep. Danish—Biol. St., XXVI: 1—44.
- Bodenheimer F. S. 1934. Über die Temperaturabhängigkeit der Insekten.—Zool., Jahrbuch (Syst. u. Physiol.), 66: 113—151.
- Brandt K., Raben E. 1919. Zur Kenntniss der chemischen Zusammensetzung des Planktons und einiger Bodenorganismen.—Wiss. Meeresuntersuch Kiel., N. F., 19, 175—210.
- Brody S. 1945. Bioenergetics and growth.—Reinhold Pub. Co., N. Y. 1023.
- Brown Z. A. 1929. The natural history of Cladocerans in relation to temperature II. Temperature coefficients for development.—Amer. Natur., LXIII, 687, 346—352.
- Clarke G. L. 1946. Dynamics of production in a marine area.—Ecol. Monogr., 16, 321—335.
- Clarke G. L., Edmondson W. T., Ricker W. E. 1946. Mathematical formulation of biological productivity.—Ecol. Monogr., 16 (4), 336—338.
- Coker R. E. 1933. Influence of temperature on Size of fresh-water Copepoda (Cyclops).—Internat. Rev. gesamt. Hydrobiol. Hydrograph, 29, 406—436.
- Comita G., Anderson G. 1959. The seasonal development of a population of *Diaptomus ashlandi* Marsh. and related phytoplankton cycles in lake Washington.—Limnol. and Oceanogr., 4, 1, 37—52.
- Comita G. W., Schindler D. W. 1963. Calorific values of Microcrustacea.—Science, 140, 3574: 1391—1398.
- Conover R. 1962. Metabolism and growth in *Calanus hyperboreus* in relation to its life cycle.—Rapports et proces verbaux des reunions, 153, 190—196.
- Cooper N. E. 1965. Dynamics and production of a natural population of a fresh-water Amphipod, *Hyalella azteca*.—Ecol. Monogr., 35 (4), 377—394.
- Crisp D. T. 1962. Estimates of the annual production of *Corixa germani* (Fieb.) in an upland reservoir.—Arch. Hydrob., 58, 210—223.
- Deevey G. B. 1960. Relative effects of temperature and food on seasonal variations in length of marine Copepods in some Eastern American and Western European Water.—Bull. Bingham. Oceanogr. Collect. 17, 55—86.
- Edmondson W. T. 1960. Reproductive rates of Rotifers in natural populations.—Mem. Ist. Ital. Hydrobiol., 12, 21—77.
- 1961. Food supply and reproduction of zooplankton in relation to phytoplankton population. Cons. int. explorat. mer. Rapp. et proc-verb, 153, 137—141.
- 1965. Reproductive rates of planktonic Rotifers as related to food and temperature in nature.—Ecol. Monographs., 35 (1), 61—111.
- Edmondson W. T., Comita G. W., Anderson G. 1962. Reproductive rate of Copepods in nature and its relation to phytoplankton population.—Ecol., 43, 4, 625—634.
- Eichorn R. 1957. Zur Populationsdynamik der Calaniden Copepoden in Titisee und Feidsee.—Arch. Hydrobiol., Suppl., 24, 2, 186—246.
- Elster H. I. 1954. Über die Populationsdynamik von *Eudiaptomus gracilis* Sars und *Heterocope borealis* Fischer in Bodensee-Obersee.—Archiv Hydrobiol., Suppl., 20, 4, 546—614.
- 1955. Zooplankton. Ein Beitrag zur Produktionsbiologie des Zooplanktons.—Verhandl. Intern. Ver. Limnol., 12, 404—411.
- Emboddy G. 1912. A preliminary study of the distribution, food and reproductive

- capacity of some fresh-water Amphipods.—Internat. Rev. Hydrobiol. Hydrograph., Biol. Suppl., Ser. III, IV, 1—33.
- Fisher L. R. 1962. The total lipid material in some species of marine zooplankton.—Rapp. et proc.-verb. des reunions., 153, 129—136.
- Friedemann T., Kendall A. 1924. The determination of carbon and carbon dioxide.—Journ. Biol. Chem., 82 (1), 45—55.
- Gierking S. D. 1954. The food turnover of a Bluegill population.—Ecol., 35 (4), 488—490.
- 1962. Production and food utilization in a population of Bluegill Sunfish.—Ecol. Monogr., 32 (1), 31—78.
- 1964. Timing and magnitude of the production of a Bluegill Sunfish population and its food supply.—Verh. Internat. Verein. Limnol., 14, 213—219.
- Golley F. B. 1961. Energy values of ecological materials.—Ecol., 42 (3), 581—583.
- Green J. 1954. Size and reproduction in *Daphnia magna* (Crustacea: Cladocera).—Proc. Zool. Soc., Lond., 124, 3, 535—545.
- Grove E. L., Jones R. S., Matthews W. 1961. The loss of sodium and potassium during dry ashing of animal tissue.—Analytical Biochemistry, 2, 221—230.
- Grygier E. 1962. Wpływ zageszczenia narybku karpi na faunę skorupiaków planktonowych.—Roczn. Nauk Roln., 81-B-2, 189—210.
- Grygier E., Wolny P. 1962. Wpływ narybku karpia na jakość i liczebność występowania ślimaków w małych stawach.—Roczn. Nauk Roln., 81-B-2, 211—230.
- Guźda A. 1960. Wpływ presji narybku karpi na dynamikę liczebności Tendipedidae i Cladocera.—Ekol. Polska, B 6, 3, 257—268.
- 1965. Density of carp populations and their artificial feeding and the utilization of food animals.—Ekol. Polska, A, 13, 73—99.
- Hall D. 1964. An experimental approach to the dynamics of a natural population of *Daphnia galeata mendotae*.—Ecol., 45, 5, 94—112.
- Hewitt B. R. 1958. Spectrophotometric determination of total carbohydrate.—Nature, 182, 246—247.
- Hrbáček J. 1962. Species composition and the amount of the zooplankton in relation to fish stock.—Rozpz. Českosl. akad. věd, Řada matem., a přírodn. věd., 72, 10, 116.
- Hrbáček J., Dvořáková M., Kořínek V., Procházková L. 1961. Demonstration of the effect of the fish stock on the species composition of zooplankton and the intensity of metabolism of the whole plankton association.—Verh. Internat. Verein. Limnol., 16, 192—195.
- Hrbáček J., Novotná-Dvořáková M. 1965. Plankton of four backwaters related to their size and fish stock. Rozpr.—Českosl. akad. věd. Řada matematik a přírodn. věd, 75, 13, 65.
- Hynes H. B. N. 1961. The invertebrate fauna of a Welsh mountain stream.—Arch. Hydrobiol., 57, 344—388.
- Ingie L., Wood F., Bania A. M. 1937. A study of longevity, growth, reproduction and heart rate in *Daphnia longispina*.—J. Exper. Zool., 76, 325—352.
- Ivlev V. S. 1934. Eine Mikromethode zur Bestimmung des Kaloriengehalts von Nährstoffen.—Bioch. Ztsch., 275, 49—61.
- Janisch E. 1932. The influence of temperature on the life history of Insects.—Tr. Entom. Soc., London, 80, 137—168.
- Juday Ch. 1940. The annual energy budget of an inland lake.—Ecol., 21, 438—451.
- 1943. The utilization of aquatic food resources.—Science, 97, 2525, 456—459.
- Keller R. F. 1959. Color reactions for certain amino acid, amines and proteins.—Science, 129, 1617—1618.

- Kleiber M. 1961. *The Fire of Life*. New Yourk.
- König J. 1904. *Chemie der menschliden Nahrungs und Genussmittel*. Berlin.
- Krey J. 1958. Chemical method of estimation standing crop of phytoplankton.—*Rap. et proces-verbaux des réu nions*, 144, 20—27.
- Krogh A. 1914. The quantitative relation between temperature and standart metabolism in animals.—*Intern. Ztsch. physik-chem. Biol.*, 1, 491—508.
- Krogh A. 1916. *The respiratory exhange of animals and man*. London.
- Lellak J. 1957. Der Einfluß der Frestätigkeit des Fischbestandes auf die Bodensauna der Fischteiche. *Zeitschr. Fischerei*, 6, NF, 8, 621—633.
- Lellak J. 1961. Zur Benthosproduktion und ihrer Dynamik in drei böhmischen Teichen.—*Verh. Intern. Verein. Limnol.*, 14, 213—219.
- Lindeman R. L. 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology.—*Ecol.*, 23, 399—418.
- Lohman H. 1908. Untersuchungen zur Feststellung des vollständigen Gehaltes des Meeres an Plankton.—*Wissensch. Meeresuntersuch Abt. Kiel. N. F.* 10, 131—370.
- Lovegrove T. 1962. The effect of varians factors of dry weight values.—*Rep. et proces verbaux des reunion*, 153: 86—91.
- Lowry O., Rosenbrough N., Farr A., Randau R. 1951. Protein measurement with the Folin phenol reagent.—*J. Biol. Chem.*, 193, 1—265.
- Lundbeck J. 1926. Die Bodentierwelt norddeutschen Seen.—*Arch. Hydrobiologie, Suppl.* 7: 1—160.
- Lusk G. 1928. *The Science of Nutrition*.
- Maciolek J. A. 1926. Limnological organic analyses by quantitative dichromate oxidation.—*Res. Rep. Fish and Wildlife Serv. Dep. Interior.*, 60, 1—61.
- Mann K. H. 1964. The pattern of energy flow in the fish and invertebrata fauna of the River Thames.—*Verh. Intern. Verein. Limnol.*, 15; 485—495.
- Margalef R. 1955. Temperatures, dimensions u evolucion.—*Proc. Inst. Biol. Apl.*, Barcelone, 19, 13—94.
- Marshall S. 1949. Цитируется по McLaren, 1965. *Limnol. and Oceanogr.*, 10, 4, 525—538.
- Marshall S., Orr A. P. 1952. On the biology of *Calanus finmarchicus*. VII. Factors affecting egg production.—*J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 30, 3, 327—347.
- McEvan W. S., Andersen C. M. 1951. Miniature bomb calorimeter for the determination of heats of combustion of samples of the order of 50 mg mass.—*Rev. Sci. Instrum.* 26, 280—284.
- Mendel B., Kemp A., Mayerr D. H. 1954. A colorimetric micro-method for the determination of glucose.—*Biochem. Journ.*, 56, 1, 639—646.
- McLaren J. A. 1963. Effects of temperatures on growth of zooplankton, and the adaptive value of vertical migration.—*J. Fish. Res. Board Canada*, 20 (3), 685—727.
- McLaren J. A. 1965. Some relationships between temperature and egg size, body size, development rate, and fecundity of the Copepod *Pseudocalanus*.—*Limn. and Oceanogr.*, 10, 4, 525—538.
- Mitchell W. H. 1929. The division rate of *Paramecium* in relation to temperature.—*J. Exper. Zool.*, 54: 383—410.
- Mukerjee P. 1956. Use of ionic dyes in the analysis of ionic surfactants and other ionic organic compounds. *Anal. Chem.*, 28, 870—873.
- Nauwerck A. 1963. Die Beziehungen zwischen Zooplankton und Phytoplankton in See Erken.—*Symbolae botanicae Upsaliensis*, 17,5: 1—164.
- Nees J., Dugdall R. C. 1959. Computation of production for populations of aquatic Midgelarvae.—*Ecol.*, 40 (3), 425—430.
- Nelson D. J., Scott D. C. 1962. Role of detritus in the productivity of rock-outcrop community in Piedmonstream.—*Limnol. and Oceanogr.*, 7 (3), 396—413.
- Paine R. T. 1964. Ash and caloric determinations of Sponge and Opisthobranch tissues.—*Ecol.*, 45, 2: 384—387.
- 1966. Endotermiy in bomb calorimetry.—*Limnol. and Oceanogr.*, 11, I, 126—129.

- Peairs L. M. 1927. Some phases of the relation of temperature to the development of Insects.—Bull. West. vd. Agr. Exper. Sta., 208, 1—62.
- Racusen L., Johnston R. 1961. Estimation of protein in cellular material.—Nature, 191, 4787, 492—493.
- Ravera O., Tonolli V. 1956. Body size and number of eggs in Diptomids, as related to water renewed in mountain lakes.—Limnol. and Oceanogr. 1 (2), 118—122.
- Raymont J. E. G., Krishnaswamy S. 1960. Carbohydrates in some marine plankton animals.—J. Mar. Biol. Assoc. U. K., 39, 239—248.
- Raymont J. E. G., Conover R. J. 1961. Further investigations on the carbohydrate content of marine zooplankton.—Limnol. and Oceanogr., 6, 2, 154—164.
- Richman S. 1958. The transformation of energy by *Daphnia pulex*.—Ecol. Monogr., 28, 3, 273—291.
- Rubner M. 1902. Die Gesetze des Energieverbrauchs bei der Ernährung. Leipzig und Wien.
- Slobodkin B. 1961. Preliminary ideas for a predictive theory of ecology.—Am. Naturalist, 95 (882), 147—153.
- Slobodkin B., Richman S. 1960. The availability of miniature bomb calorimeter for ecology.—Ecol., 41; 785—790.
- Slobodkin B., Richman S. 1961. Calories/gm in species of animals.—Nature, 191 (4785), 299.
- Sokolowa N. J. 1966. Biologie der Massenarten und Produktivität den Chironomiden in Utschastausee.—Verh. Intern. Verein. Limnol. XVI.
- Strickland J. D. H. 1960. Measuring the production of marine Phytoplankton.—Bull. Fish. Res. Board Canada, 122, 1—172.
- Strickland J. D. H., Parsons T. R. 1960. A manual of sea water analysis.—Bul. Fisch. Res. Board Canada, 125, 185.
- Strickland J. D., Parsons T. R. 1961. A manual of seawater analysis (with special reference to the more common micronutrients and to particulate organic material).—Bull. Fisch. Res. Board Canada, 125, 1—185.
- Stross R. G., Nees J. C., Hasler A. D. 1961. Turnover time and production of planktonic Crustacea in limed and reference portion of a bog-lake.—Ecol., 42, 2, 237—245.
- Tangl F., Farkas A. 1903a. Beiträge zur Energetik der Ontogenese.—I. Entwicklungsarbeit im Fogelei, Pflüger's Arch., 93, 327—376.
- Tangl F., Farkas A. 1903b. Beiträge zur Energetik der Ontogenese. III.—Entwicklungsarbeit im Seidenspinner, Pflüger's Arch., 98, 490—546.
- Tangl F., Farkas A., Mituchi M. 1908. V. Entwicklungsarbeit im Hühnerei, 121, Pflüger's Arch., 437—453.
- Tauti M. 1925. J. Imp. Fisch. Inst., XXI, N 1. (Цитируется по Медникову 1965. Ж. общ. биол., 26, 2.)
- Taylor C. C. 1958. Cod growth and temperature (3).—J. Conseil. internat. explorat. mer., 23 (3), 366—370.
- 1960. Temperature, growth and mortality. The Pacific Cockle.—J. Cons. internat. explorat. mer., 26 (1), 117—124.
- Thienemann A. 1931. Produktionsbegriff in der Biologie.—Arch. Hydrob., 22, 616—621.
- Wright J. C. 1965. The population dynamics and production of *Daphnia* in Canyon Ferry Reservoir, Montana.—Limnol. and Oceanogr., 10, 4, 583—591.

ЧАСТЬ II

МАТЕРИАЛЫ ПО ОПРЕДЕЛЕНИЮ ПРОДУКЦИИ
ВОДНЫХ ЖИВОТНЫХ

БИОМАССА И ПРОДУКЦИЯ ЗООПЛАНКТОНА РАЗНОТИПНЫХ ОЗЕР НАРОЧЬ, МЯСТРО И БАТОРИНО ПО МНОГОЛЕТНИМ НАБЛЮДЕНИЯМ

П. Г. Петрович

(Белорусский государственный университет им. В. И. Ленина)

Многие гидробиологические учреждения нашей страны в настоящее время включились в исследования, предусмотренные планом, разработанным Советским национальным комитетом на основе Международной биологической программы, направленной не на описание частных особенностей отдельных водоемов или сообществ, а на изучение общих закономерностей биологической продуктивности и форм ее проявления в разных водоемах.

Выяснение функциональной роли в этих процессах видовых популяций зоопланктона, составляющего значительную часть населения водоема, может послужить основой для суждения об общем балансе органического вещества, продуцируемого этой группой.

Общеизвестно, что биологическая продуктивность зоопланктона определяется не только условиями существования, сложившимися в процессе длительного генезиса того или иного водоема, но и биологическими особенностями организмов, а также взаимосвязями и взаимоотношениями как особей одной и той же популяции, так и особями других видов. Поэтому выделить наиболее важные и характерные закономерности в развитии зоопланктона и отличить их от случайных различий, наблюдаемых в разные годы, можно только на основе многолетних исследований, выполненных по единой стандартной методике. В этой связи некоторый интерес могут представлять данные, полученные нами в результате наблюдений за развитием сообществ зоопланктона в трех разнотипных озерах: Нарочь, Мястро и Баторино с 1947 по 1951 г., а затем продолженных с 1955 г. по настоящее время.

Результаты исследований с 1947 по 1951 г. освещены в печати (Петрович, 1953, 1954), поэтому в данной статье характеризуется состояние зоопланктона за период с 1955 по 1964 г. Исследования проводились по общепринятой методике. Пробы отбирались 10-литровым планктоночерпачком из газа № 70 на постоянно установленных станциях, расположенных в пелагиали водоемов, с периодичностью в 10—15 дней в безледный период и ежемесячно в зимнее время, когда озера покрыты льдом.

Учитывая, что в названных озерах нет резкого термического расслоения воды, отбор проб производился по вертикали через каждые 5 м, а в мелководном озере Баторино с поверхности и у дна. Затем на основе всех проведенных сборов за сезон определялась средняя численность и биомасса планктона за период от вскрытия озер до ледостава.

В результате обработки большого количества проб получены усредненные величины, которые неизбежно привели к нивелировке особенностей, иногда весьма характерных для отдельных видовых популяций. Важные биологические особенности, характерные для тех или иных видов, могли остаться незамеченными. Вместе с тем наблюдения за ходом развития зоопланктона в одних и тех же водоемах за ряд лет позволили узнать самые общие, наиболее важные закономерности.

Прежде всего обращает на себя внимание многолетняя относительная стабильность не только видового состава зоопланктона, но и его количественного развития во всех трех изученных озерах, хотя в каждом из них степень этого постоянства выражена не одинаково.

Сравнивая данные, полученные в течение одного вегетационного сезона, и данные за ряд лет, можно видеть, что в мезотрофном озере Нарочь биомасса зоопланктона значительно меньше, нежели в Мястро и особенно в типично эвтрофном озере Баторино.

В период с 1955 по 1964 г. среднесезонная биомасса зоопланктона, когда озеро не покрыто льдом, оказалась равной $1,35 \text{ г/м}^3$, а показатели за каждый год не выходили за пределы $1-2 \text{ г/м}^3$. Кроме того, ежегодно наблюдалось в основном одинаковое соотношение систематических групп: *Cladocera* — от $0,3 \text{ г/м}^3$ до $0,6 \text{ г/м}^3$, в среднем за 10 лет $0,43 \text{ г/м}^3$, или 31,8% от всей биомассы; *Copepoda* — от $0,43$ до $1,2 \text{ г/м}^3$, в среднем $0,83 \text{ г/м}^3$, или 61%; *Rotatoria* — $0,1 \text{ г/м}^3$, или 7,2%.

Весьма существенно, что в озере Нарочь на протяжении всех 10 лет сохранилась руководящая роль одних и тех же видов. Здесь только немногие формы достигают массового развития, в то время как другие виды играют второстепенную роль или вовсе не имеют существенного значения. В частности, веслоногий рачок *Eudiaptomus graciloides* все время имел явное преимущество над другими формами. Его среднесезонная биомасса только в 1964 г. была 273 мг/м^3 , в то время как во все остальные годы она составляла от 412 до 920 мг/м^3 , а средняя биомасса за 10 лет оказалась равной 573 мг/м^3 , или 42,3%.

На втором месте стоит *Daphnia cucullata*, среднесезонная биомасса которой за 10 лет составляла 199 мг/м^3 , или 14,7%. Затем идут *Cyclopidae*, среди которых главная роль принадлежит *Mesocyclops leuckarti* и *M. oithonoides*, биомасса которых составляла 17,8 и, наконец, *Diaphanosoma brachyurum* — 8,7%

и *Asplanchna priodonta* — 3,1%. Удельный вес в общей биомассе зоопланктона каждого из остальных видов был незначительным (табл. 1).

Таблица 1

Биомасса руководящих форм пелагического зоопланктона озер Нарочь, Мястро и Баторино за 10 лет с 1955 по 1964 г. (средняя за безледный период)

Организм	Нарочь		Мястро		Баторино	
	биомасса		биомасса		биомасса	
	мг/м³	% от общей	мг/м³	% от общей	мг/м³	% от общей
<i>Daphnia cucullata</i>	199	14,7	664	17,7	819	17,3
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	119	8,7	423	11,3	435	9,3
<i>Bosmina</i> sp.	56	4,1	227	6,1	426	8,9
<i>Chydorus sphaericus</i>	16	1,2	270	7,2	1285	26,9
<i>Leptodora kindtii</i>	4	0,3	14	0,4	13	0,3
<i>Bythotrephes longimanus</i>	9	0,7	20	0,5	—	—
Прочие <i>Cladocera</i>	28	2,1	61	1,6	41	0,9
Всего. . . <i>Cladocera</i>	429	31,8	1679	44,8	3019	63,5
<i>Diaptomidae</i> науплиусы и копепоиды	573	42,3	1038	27,7	704	14,8
<i>Cyclopidae</i> науплиусы и копепоиды	241	17,8	776	20,7	732	15,4
Прочие <i>Copepoda</i>	13	0,9	—	—	—	—
Всего. . . <i>Copepoda</i>	827	61,0	1814	48,4	1436	30,1
<i>Asplanchna priodonta</i>	41	3,1	140	3,7	168	3,5
Прочие <i>Rotatoria</i>	56	4,1	112	3,0	137	2,8
Всего. . . <i>Rotatoria</i>	97	7,2	252	6,7	305	6,3
Биомасса всего зоопланктона	1353	100	3745	100	4760	100

В озере Мястро, занимающем промежуточное положение между мезотрофными и эвтрофными водоемами и характеризующимся более высокой трофностью, средняя биомасса за 10 лет оказалась более чем в 2 раза выше, чем в озере Нарочь, и дости-

гает 3,74 г/м³. Среднесезонные биомассы подвержены здесь более заметным колебаниям и в отдельные годы бывают в пределах от 2 до 4,8 г/м³. Причем содержание *Cladocera* возросло до 44,8% и соответственно снизилось содержание *Copepoda* до 48,4%. Таким образом, соотношение этих групп зоопланктона в озере Мястро в основном выравнивается за счет перестановки мест, которые занимали популяции некоторых видов.

Хотя руководящая роль в зоопланктоне озера Мястро, как и в озере Нарочь, сохранилась за *Eudiaptomus graciloides*, удельный вес биомассы этого вида здесь понизился до 27%. Зато заметно возросла роль *Daphnia cucullata*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Chydorus sphaericus*, *Bosmina* sp. и других (см. табл. 1).

В третьем типично эвтрофном озере Баторино среднесезонная биомасса за 10 лет еще выше и достигает 4,76 г/м³. В нем преобладают *Cladocera*, составляя 63,5% от общей биомассы. Удельный вес *Copepoda* понизился до 30,1%. Коловратки, как и в других озерах, не превышали 6,3%.

Руководящая роль одного или двух видов, столь отчетливо выступающая в зоопланктоне озера Нарочь и даже озера Мястро, здесь в значительной степени ступшевыается за счет почти одинакового значения ряда других форм: *Chydorus sphaericus*, *Daphnia cucullata*, *Bosmina* sp., *Diaphanosoma brachyurum* и др.

Доминирующий в озерах Нарочь и Мястро *Eudiaptomus graciloides* в озере Баторино не играет уже столь существенной роли. За 10 лет среднесезонная биомасса этого вида составляла только 14,8%, хотя, как видно из табл. 1, абсолютные величины его биомассы были не ниже, чем в других озерах.

Таким образом, на примере трех рассмотренных озер можно видеть, что по мере увеличения трофности водоемов возрастает относительное значение биомассы *Cladocera* и соответственно уменьшается удельный вес *Copepoda*. Кроме того, в эвтрофном озере Баторино по сравнению с двумя другими водоемами в значительно меньшей степени выражена доминирующая роль одного или двух видов.

В период, когда озера покрыты льдом, в распределении биомассы зоопланктона наблюдается обратная картина, т. е. по мере увеличения трофности озер величины ее соответственно снижаются. Так, например, в озере Нарочь средняя биомасса зимнего зоопланктона за 10 лет составляла 0,42 г/м³ с колебаниями в отдельные годы в пределах от 0,26 до 0,55 г/м³. Средняя биомасса в безледный период за одни и те же годы превышает зимнюю не более чем в 2—3 раза.

В озере Мястро средняя зимняя биомасса за 10 лет оказалась равной 0,48 г/м³, т. е. весьма близкой к нарочанской. Благодаря тому, что среднесезонные величины биомассы за безледный период здесь составляют 3,74 г/м³, последняя превышает среднюю зимнюю биомассу в 8 раз.

Наконец, в озере Баторино средняя летняя биомасса за 10 лет, равная $4,7 \text{ г/м}^3$, превышает зимнюю более чем в 20 раз, а в отдельные годы более чем в 30 раз.

Таким образом, количественное соотношение зимней и летней биомассы зависит от типа водоема. В озерах первой и второй групп с преобладающими чертами олиго- и мезотрофии разница в соотношении летнего и зимнего планктона не столь значительна, как в мелких эвтрофных водоемах, что в свою очередь определяется удельным весом веслоногих рачков и коловраток в общей биомассе планктона, которые в большей степени являются круглогодичными формами.

При выяснении роли отдельных видов и систематических групп в сообществах зоопланктона озер Нарочь, Мястро и Баторино мы сравнивали средние биомассы, так как последние более показательны, чем сопоставление их численностей. Однако правильное представление о биологической продуктивности зоопланктона того или иного водоема может быть получено в том случае, если известна не только численность и биомасса, но и продукция видовых популяций и всего зоопланктона в целом.

Отсюда очевиден интерес, проявляемый в последнее время к разработке методов расчета продукции зоопланктона и других групп водных организмов, на основе которых представилась возможность дать более точную оценку роли отдельных сообществ зоопланктона в продукционных процессах озер Нарочь, Мястро и Баторино (Петрович, Шушкина, Печень, 1961).

Особый интерес представляют данные, характеризующие продукцию рачкового планктона этих же озер, рассчитанную графическим методом (Винберг, Печень и Шушкина, 1965). В результате исследований, проведенных в условиях водоемов и лабораторного эксперимента, получены P/B -коэффициенты для некоторых руководящих форм, обитающих в упомянутых озерах.

Используя эти коэффициенты, мы сделали попытку рассчитать на основе средних биомасс продукцию зоопланктона. Приведенные ниже данные не могут претендовать на большую точность, так как P/B -коэффициенты для некоторых видов зоопланктона озер Нарочь, Мястро и Баторино в настоящее время не определены, и мы вынуждены были в отдельных случаях коэффициенты, полученные для одних видов, приравнять к другим. Так, например, для *Leptodora kindtii* и *Bythotrephes longimanus* мы взяли P/B -коэффициент, полученный Винбергом и другими (1965), как средний за 5 летних месяцев для кладоцер. Для расчета продукции *Diaphanosoma brachyurum* и *Asplanchna priodonta* взят коэффициент, рассчитанный Г. А. Печень и Ю. Э. Брегманом для эвтрофного озера Дривяты, продукция прочих коловраток рассчитывалась по коэффициентам Г. А. Галковской (1963). Полученные таким образом величины продукции озера Нарочь приведены в табл. 2.

Продукция зоопланктона пелагиали озера Нарочь за 1955—1964 гг. (средняя за сезон в безледный период), г/м³

Организм	1955	1956	1957	1958	1959	1960	1961	1962	1963	1964	Сред- няя за 10 лет	Р/В- коэф. за сезон
<i>Daphnia cucullata</i>	3,60	4,26	1,59	3,09	3,04	3,12	2,37	1,94	1,70	1,23	2,59	13
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	1,42	1,24	0,67	1,44	2,89	1,67	1,85	1,36	2,16	0,12	1,48	12,5
<i>Bosmina</i> sp.	0,99	2,15	0,34	0,36	0,49	0,99	0,58	0,47	0,80	0,29	0,75	13,3
<i>Chydorus sphaericus</i>	0,22	0,38	0,22	0,85	0,20	0,22	0,11	0,11	0,05	0,45	0,28	18
<i>Leptodora kindtii</i>	—	—	—	0,16	0,07	0,04	0,01	0,03	0,13	0,05	0,05	13,5
<i>Bythotrephes longimanus</i>	—	—	0,16	0,15	—	0,13	0,12	—	0,38	0,26	0,12	13,5
Прочие Cladocera	0,01	0,03	0,81	0,06	0,74	0,29	0,14	0,06	0,35	0,04	0,26	9
Diaptomidae науплиусы и колеподиты	4,21	7,18	3,29	6,95	6,56	3,91	3,89	2,77	3,21	2,13	4,41	7,8
Cyclopidae науплиусы и колеподиты	2,28	2,34	1,56	1,84	2,97	2,13	2,37	1,56	3,18	1,45	2,16	9
Прочие Copepoda	—	0,45	0,03	0,09	0,22	0,08	0,11	0,01	—	—	0,10	7,7
<i>Asplanchna priodonta</i>	1,28	0,72	0,64	0,83	1,97	2,91	2,42	2,64	1,23	0,60	1,53	37,8
Прочие Rotatoria	0,49	0,16	0,44	0,05	2,11	3,25	2,64	2,03	1,47	0,56	1,32	23,4
Общая продукция фильтраторов	10,74	15,85	7,39	12,89	16,25	13,53	11,69	8,75	9,74	4,80	11,19	
Общая продукция хищников	3,56	3,06	2,36	2,98	5,01	5,21	4,92	4,23	4,92	2,36	3,86	

Прежде всего следует отметить, что более половины всей продукции приходится на долю двух видов: *Eudiaptomus graciloides* (4,41 г/м³) и *Daphnia cucullata* (2,59 г/м³). Затем идут *Diaphanosoma brachyurum* (1,48 г/м³) и циклопиды, главным образом *Mesocyclops leuckarti* и *M. oithonoides* (1,68 г/м³). Коловратки в озере Нарочь составляли не более 7,2% биомассы всего зоопланктона. Однако в продукции их роль заметно возрастает, что связано с высокими значениями *P/B*-коэффициентов, а это в свою очередь обусловлено их интенсивным размножением.

Зоопланктон озера Нарочь, подобно как и двух других озер Мястро и Баторино, следует рассматривать как сообщество, состоящее из хищников и фильтраторов. Такое сообщество не может быть устойчивым, так как в результате взаимодействия между хищниками и жертвами неизбежно должны происходить периодические колебания численности, а соответственно биомассы и продукции как первых, так и вторых.

Тем не менее обращает на себя внимание большое сходство величин среднесезонных продукций каждого из видов, приведенных в табл. 2, и суммарной продукции как фильтраторов, так и хищников.

Исключением может быть *Diaphanosoma brachyurum*, продукция которой в 1964 г. составляла только 0,12 г/м³, в то время как в остальные годы она достигала от 1 до 3 г/м³. Вероятно, это связано с тем, что продукция всего зоопланктона в озере Нарочь в 1964 г. была почти в 2 раза ниже по сравнению с продукцией в другие годы.

В озере Мястро, как и следовало ожидать, средняя сезонная суммарная продукция фильтраторов на протяжении 10 лет в период, когда озеро не покрывалось льдом, оказалась равной 33,5 г/м³, а хищников — 12,07 г/м³, т. е. примерно в три раза выше по сравнению с продукцией Нарочанского зоопланктона. Тем не менее здесь, как и в ранее рассмотренном случае, соотношение хищников и фильтраторов составляет 1 : 3.

Среди фильтраторов первостепенная роль принадлежит *Daphnia cucullata*, средняя продукция которой за 10 лет составляла 9,12 г/м³ с колебаниями в отдельные годы от 2,3 до 15,0 г/м³. Кроме того, заметно возросла роль и других фильтраторов: *Diaphanosoma brachyurum* — 5,3 г/м³, *Chydorus sphaericus* — 4,8 г/м³ и т. д. В продукции хищников основная роль принадлежит *Cyclopidae* — 6,29 г/м³ и *Asplanchna priodonta* — 5,28 г/м³ (табл. 3).

В типично эвтрофном озере Баторино среднесезонная продукция фильтраторов достигает 80,8 г/м³. Более половины ее, т. е. 45,4 г/м³, образуется за счет *Chydorus sphaericus* с коротким жизненным циклом (в среднем 7 дней) и высоким *P/B*-коэффициентом. Характерно отметить, что на протяжении всех 10 лет средняя продукция этого вида в озере Баторино харак-

Таблица 3
Продукция зоопланктона пелагиали озера Мястро за 1955—1964 гг., г/м³ (средняя за сезон в безледный период)

Организм	1955	1956	1957	1958	1959	1960	1961	1962	1963	1964	Сред- няя за 10 лет	P/V -коэф- фициент за сезон
<i>Daphnia cutellata</i>	12,2	8,07	2,47	2,33	8,70	8,42	7,64	15,07	12,59	13,70	9,12	13,7
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	6,12	5,81	3,10	5,10	8,61	9,12	6,04	2,42	2,71	4,78	5,38	12,5
<i>Bosmina</i> sp.	4,77	4,87	3,13	1,53	3,30	3,37	2,85	2,32	4,39	3,57	3,41	15
<i>Chydorus sphaericus</i>	3,55	7,70	6,55	6,25	4,10	2,79	5,04	2,84	4,47	5,26	4,85	18
<i>Leptodora kindtii</i>	0,10	0,03	0,04	0,62	0,10	0,17	0,27	0,32	0,20	0,19	0,20	14,4
<i>Bythotrephes longimanus</i>	—	—	0,63	—	0,24	1,04	—	0,83	—	0,11	0,28	14,4
Прочие Cladocera	5,78	0,12	0,45	0,12	0,01	0,23	0,01	0,07	0,06	0,25	0,71	11,3
Diaptomidae наупliusы и копеподиты	10,11	10,89	3,64	6,54	6,25	7,01	4,44	13,34	12,78	5,94	6,09	7,8
Cyclopidae наупliusы и копеподиты	9,38	6,78	3,72	4,24	7,83	7,09	5,92	6,05	10,38	13,82	7,52	9,7
<i>Asplanchna priodonta</i>	2,49	9,34	0,95	3,86	10,77	5,93	9,98	0,64	4,27	4,57	5,28	37,8
Прочие Rotatoria	0,61	1,50	0,95	0,14	4,18	5,87	3,16	1,99	3,86	3,95	3,49	23,4
Общая продукция фильтраторов	43,23	38,96	20,29	22,01	35,15	36,81	29,18	38,25	40,86	37,45	33,05	
Общая продукция хищников	11,97	16,15	5,34	8,72	18,94	14,23	16,17	7,84	14,85	18,69	13,28	

Таблица 4

Продукция зоопланктона пелагиали озера Батарино за 1955—1964 гг., г/м³ (средняя за сезон в безледный период)

Организм	1955	1956	1957	1958	1959	1960	1961	1962	1963	1964	Средняя за 10 лет	Р/В-коэффициент за сезон
<i>Daphnia cucullata</i>	13,74	15,14	5,13	6,71	9,79	8,29	8,78	16,79	19,40	8,34	11,21	14,3
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	5,57	22,81	12,80	4,12	4,72	2,94	1,02	0,01	—	0,31	5,43	12,5
<i>Bosmina</i> sp.	6,55	12,58	7,31	2,90	6,55	3,46	4,55	5,96	14,00	12,85	7,68	18
<i>Chydorus sphaericus</i>	39,29	38,55	46,59	20,47	37,03	28,87	40,77	71,31	86,76	41,72	45,14	35,3
<i>Leptodora kindtii</i>	—	0,15	0,47	0,61	0,38	0,47	0,53	0,64	0,32	0,29	0,39	29,3
Прочие Cladocera	2,79	3,32	0,27	0,03	3,75	0,43	0,08	0,21	0,03	0,05	1,09	26,8
Diaptomidae науплиусы и копепо- диты	7,00	8,40	6,69	4,37	10,36	5,88	6,29	5,62	4,40	11,34	7,03	10
Cyclopidae науплиусы и копепо- диты	8,68	8,57	3,70	5,71	7,28	6,16	5,21	3,72	12,76	1,45	6,32	9,6
Asplanchna priodonta	0,79	4,50	8,16	5,40	11,87	1,78	13,98	4,76	9,75	0,45	6,14	37,8
Прочие Rotatoria	0,23	0,37	0,08	0,28	8,16	7,39	5,99	2,97	2,81	3,74	3,20	23,4
Общая продукция фильтраторов	75,27	101,17	78,87	38,88	80,36	57,36	67,48	102,87	127,40	78,35	80,80	
Общая продукция хищников	9,47	13,27	12,33	11,72	19,53	8,41	19,72	9,12	22,83	2,19	12,85	

теризовалась высокими показателями и находилась в пределах от 20,4 до 86,7 г/м³.

Весьма близкие величины продукции *Ch. sphaericus* получены Г. А. Печень (1965), применившей при расчетах графический метод. По ее данным, за 5 весенне-летних месяцев 1962 г. продукция этого вида составляла 84,9 г/м³, т. е. оказалась весьма близкой к среднесезонной продукции за 10 лет.

Помимо *Ch. sphaericus*, в зоопланктоне озера Баторино заметно возросла роль некоторых других видов, относящихся к фильтраторам, благодаря чему общая продукция этой группы превысила продукцию хищников более чем в 6 раз (табл. 4).

В заключение следует отметить, что сами по себе биомассы не являются показателем совершающихся в водоеме биологических процессов. В этом отношении гораздо больше может дать сопоставление среднесезонных величин продукции руководящих видов в отдельности и суммарной продукции зоопланктона в каждом из трех разнотипных озер Нарочь, Мястро и Баторино (табл. 5).¹

Таблица 5

Среднесезонная продукция руководящих форм зоопланктона пелагиали озер Нарочь, Мястро и Баторино за 10 лет с 1955 по 1964 г., г/м³ (в безледный период)

Организм	Нарочь	Мястро	Баторино
<i>Daphnia cucullata</i>	2,59	9,12	11,21
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	1,48	5,38	5,43
<i>Bosmina</i> sp.	0,75	3,41	7,68
<i>Chydorus sphaericus</i>	0,28	4,85	45,14
<i>Leptodora kindtii</i>	0,05	0,20	0,39
<i>Bythotrephes longimanus</i>	0,12	0,28	—
Прочие <i>Cladocera</i>	0,26	0,71	1,09
<i>Diaptomidae</i> науплиусы и копеподиты	4,41	6,09	7,03
<i>Cyclopidae</i> науплиусы и копеподиты	2,16	7,52	6,32
Прочие <i>Copepoda</i>	0,10	—	—
<i>Asplanchna priodonta</i>	1,48	5,28	6,14
Прочие <i>Rotatoria</i>	1,32	3,49	3,20
Общая продукция фильтраторов	11,9	33,05	80,80
Общая продукция хищников	3,71	13,28	12,85

¹ Все приведенные в работе П. Г. Петровича данные отнесены к куб. метрам, что вполне достаточно для целей автора. Чтобы отнести эти же данные к кв. метрам, что необходимо для сравнения продуктивности озер и для других целей, цифры, относящиеся к планктону озера Нарочь, надо умножить на 10,7, озера Мястро — на 5,8 и озера Баторино — на 2,9. (Прим. ред.).

Интенсивность биопroduкции каждого вида находится в прямой зависимости от типа водоема. Особенно четко эта связь выступает в группе ветвистоусых рачков. Так, например, за один и тот же период продукция *D. cucullata* в озере Мястро в три раза, а в озере Баторино в четыре раза выше, чем в мезотрофном озере Нарочь. Аналогичная картина наблюдается и при сравнении продукции других ветвистоусых, особенно *Chydorus sphaericus*, а также подавляющего большинства коловраток.

Несколько иначе распределяется продукция диаптомид и циклопид. Как указывалось ранее (см. табл. 1), диаптомиды в озере Нарочь в среднем за 10 лет составляли 42,3% от общей биомассы зоопланктона, в озере Мястро — 27,7% и в озере Баторино — 14,8%. Тем не менее абсолютные величины биомассы этого вида, обитающего в названных озерах выше, чем в озере Нарочь, это в свою очередь обусловило здесь более высокий показатель продукции.

В целом в группе веслоногих рачков не наблюдается столь отчетливой зависимости продукции от типа водоема.

Литература

- Винберг Г. Г. и др. 1965. Продукция планктонных ракообразных в трех озерах разного типа.— Зоол. ж., 21, 5.
- Галковская Г. А. 1963. О продукционных возможностях планктонных коловраток.— Науч. докл. высш. школы, сер. биол., 3: 7—10.
- Петрович П. Г. 1953. Количественное развитие и распределение зоопланктона в озерах западных областей БССР.— Уч. зап. Белорус. ун-та, сер. биол., вып. 17.
- , Печень Г. А., Шушкина Э. А. 1961. Расчет продукции зоопланктона.— ДАН СССР, 139, 5.
- Общие основы советской национальной программы работ по изучению продуктивности пресноводных сообществ. АН СССР. Советский национальный комитет по МБП, 1966. М.—Л.

РОСТ И ПРОДУКЦИЯ КОЛОВРАТКИ *ASPLANCHNA PRIODONTA* В ЭВТРОФНОМ ОЗЕРЕ ДРИВЯТЫ

Ю. Э. Брегман

(Белорусский государственный университет им. В. И. Ленина)

Коловратки, несмотря на свои малые размеры, могут при известных условиях играть большую роль в биотическом круговороте и биологической продуктивности пресноводных водоемов. В последнее время получены данные, согласно которым на долю коловраток приходится значительная часть продукции озерного зоопланктона (Галковская, 1965).

С количественной стороны роль коловраток в продукционном процессе только начинает изучаться. Еще нет проверенных и общепринятых методов определения продукции коловраток. В связи с этим представлялось важным изучить рост и на этой основе определить продукцию одного из важнейших планктонных видов — широко распространенной хищной коловратки *Asplanchna priodonta*.

Настоящая работа выполнена во время участия автора в исследованиях биологической продуктивности эвтрофного озера Дривяты (БССР), проводившегося летом 1964 г. под руководством Г. Г. Винберга.

Пробы отбирались на четырех станциях, три из которых были расположены в основном плесе и одна в заливе. На одной из станций основного плеса велись наиболее детальные наблюдения. Здесь начиная с 30 мая по 24 июня 1964 г. отбор каждой пробы производился с трех глубин двухлитровым батометром. Пробы брались через каждые 5—10 дней. В этот период времени численность аспланхны в озере была сравнительно высокой (от 140 до 3870,0 экз/м³); в дальнейшем, когда ее численность и соответственно биомасса резко уменьшились, применялся 10-литровый планктоночерпатель, причем пробы брались в среднем через 10—12 дней. Всего было получено 40 проб, которые и служили для определения численности биомассы и распределения размерно-возрастных групп. Кроме того, дополнительный материал для изучения роста был получен в ноябре 1964 г. из Комсомольского озера г. Минска.

Для изучения роста из выловленных в озере животных отбирались молодые самки и отсаживались в отдельную пробирку с 30 мл профильтрованной через газ № 46 озерной воды. Вода ме-

нялась раз в сутки. Температура во время наблюдений колебалась в пределах $19,8-22,0^{\circ}\text{C}$. Через каждые 6 часов производилось измерение длины и ширины самок и зародышей под микроскопом. Дочерние особи отсаживались в отдельные пробирки и также измерялись. С помощью этой методики индивидуального культивирования получены данные по росту 19 особей. Кроме

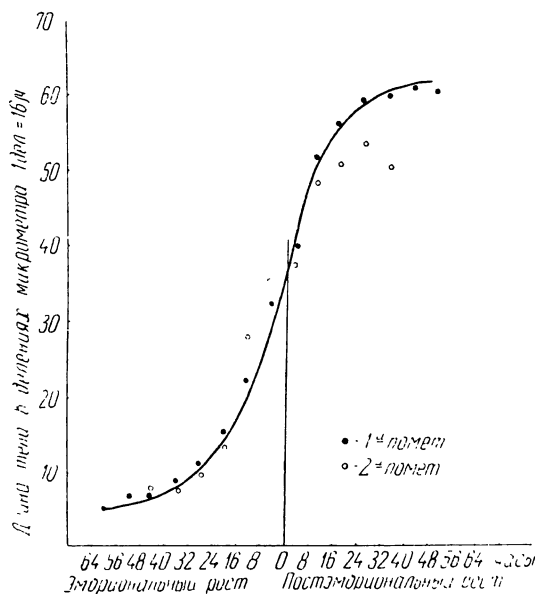


Рис. 1 Линейный рост аспланхны из озера Дривяты в лабораторных условиях.

того, в ноябре того же года данная методика была использована для изучения роста 11 особей аспланхны, взятых из Комсомольского озера в г. Минске и выращивавшихся на воде этого водоема при температуре $20,0-22,4^{\circ}\text{C}$.

При построении кривых роста за начальную длину принималась длина особи в момент ее рождения, которая находилась по средней из двух ближайших измерений до и после выхода молодой коловратки из зародышевой камеры материнской особи. Время рождения принималось за нулевое. На рис. 1 приведены усредненные данные по линейному росту аспланхны в экспериментальных условиях; точки, передающие средние величины всех измерений, расположились вполне закономерно, что позволило провести кривую, имеющую S-образную форму и выражающую рост аспланхны по наблюдениям за особями первого помета

в лабораторных условиях. Эта кривая линейного роста послужила нам основой для дальнейших расчетов, связанных с ростом аспланхны в экспериментальных условиях.

Для построения весовой кривой роста необходимо было установить зависимость между длиной тела аспланхны и ее весом.

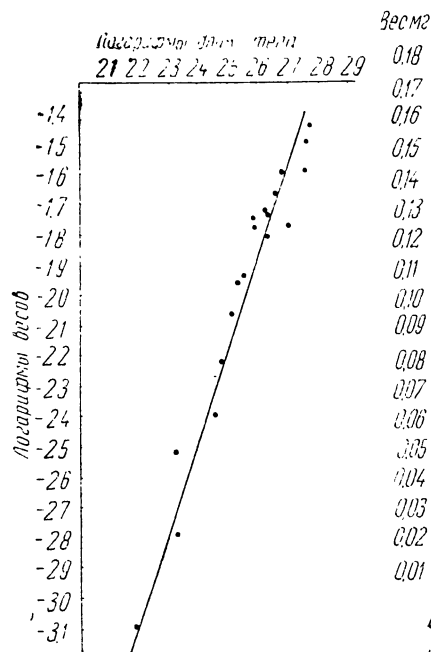


Рис. 2. Зависимость между логарифмами длины и веса тела (мг) аспланхны.

График построен по данным А. А. Косовой (1961).

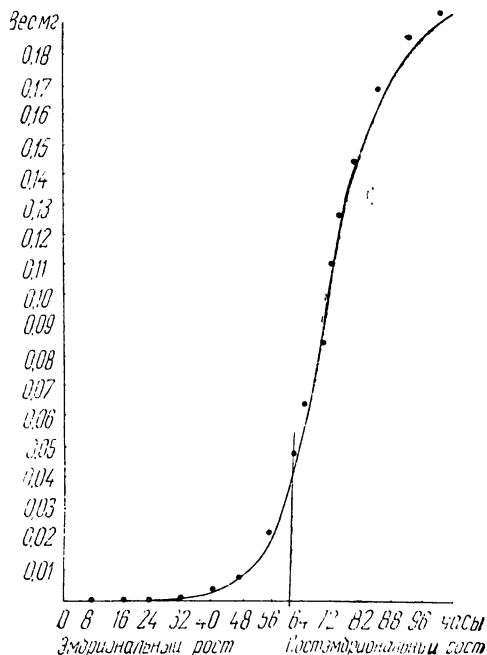


Рис. 3. Весовой рост аспланхны в лабораторных условиях (по наблюдениям за особями первого помета от самок, взятых из озера Дривяты).

Левая часть кривой (эмбриональный рост) — по формуле (1), правая (постэмбриональный рост) — по формуле (3).

Мы воспользовались работой А. А. Косовой (1961), в которой приведены длины тела животных коловраток этого вида и вычислены соответствующие им веса. По этим материалам (рис. 2) данная зависимость может быть выражена уравнением

$$\lg w = -9,68 + 3 \lg l \text{ или } w = 20,9 \cdot 10^{-11} \cdot l^{3,00}, \quad (1)$$

где w — вес в миллиграммах; l — длина тела в микронах. Пропорциональность веса кубу длины тела подтверждается тем, что по нашим измерениям зависимость ширины от длины тела у животных аспланхны может быть передана линейным уравнением

$$Y = 4,86 + 0,306 x,$$

где Y — ширина; x — длина тела в делениях микрометра (цена деления 16μ).

Для перехода от фиксированного к живому объему была применена рассчитанная на основании большого числа специальных измерений зависимость между этими величинами: $y = 3,84 + 1,18 x$, где y — длина тела нефиксированных особей; x — длина тела фиксированных особей в делениях микрометра (цена деления 21μ).

Эти зависимости позволили найти веса, соответствующие измеренным значениям длины тела аспланхны, которые приведены на рис. 3.

Большая часть кривой роста за время эмбрионального развития может быть передана логарифмическим ростом и выражена уравнением

$$\omega_t = 0,000408 \cdot e^{1,008t}, \quad (2)$$

где ω_t — вес в миллиграммах ко времени t ; t — время, выраженное в условных единицах (1 единица = 8 часов). Как видим, удельная скорость эмбрионального роста $c_w = 1,008$, а соответствующий относительный прирост за единицу времени, т. е. за 8 часов, равен 174%. Таким образом, эмбриональный рост аспланхны — чрезвычайно интенсивный процесс.

Кривая роста аспланхны имеет S-образную форму. Этот тип роста во многих случаях хорошо описывается уравнением определенного типа (Винберг, 1966), а именно:

$$\omega_t = [W^n - (W^n - \omega_0^n) e^{-knt}]^{\frac{1}{n}}, \quad (3)$$

где ω_t — вес ко времени t ; W — дефинитивный вес; ω_0 — начальный вес при $t=0$; t — время, отсчитываемое от момента, когда $\omega = \omega_0$; n и k — константы. В нашем случае для постэмбрионального роста в лабораторных условиях

$$\omega_t = [0,723 - 0,203 e^{-0,598t}]^5. \quad (4)$$

Здесь вес выражен в миллиграммах, время, как и выше, в условных единицах, $n=0,2$, $k=2,990$.

В лабораторных условиях коловратки к концу роста достигали в среднем величины порядка 1000μ (сентябрь, оз. Дривяты) и 700μ (ноябрь, Минск). В это же время в водоемах встречались намного более крупные коловратки, причем в больших количествах. Например, 6 сентября в пробах одной из станции озера Дривяты (залив) аспланхны длиной 1470μ — 1960μ составляли примерно 63% численности всей популяции. Так как в лабораторных условиях коловратки не достигают естественных предельных размеров, то оказалось необходимым рассчитать кривые роста,

соответствующие наблюдаемым в природе скорости роста и предельным размерам. Начальные и дефинитивные размеры особи, характерные для природных условий, были получены путем измерения длины тела достаточно крупных сформировавшихся зародышей и отродившихся животных минимальной величины в планктонных пробах. Так как величина тела особи в момент рождения и ее предельный размер не оставались постоянными в течение лета, то полученные данные были объединены соответственно трем периодам времени: с 30 мая по 7 июня; с 7 июня по 3 июля; с 3 июля по 6 сентября.

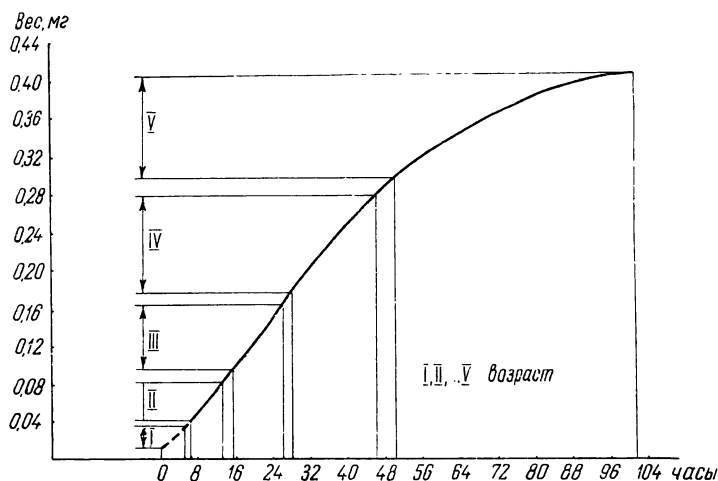


Рис. 4. Весовой рост аспланхны в озере Дривяты за период с 30 мая по 7 июня 1964 г.

Средняя температура воды озера Дривяты за время наблюдений колебалась в относительно узких пределах. Средняя температура за первый период была равна $19,33^{\circ}$, за второй — $19,47^{\circ}$ и за третий — $19,67^{\circ}$. Для каждого периода было рассчитано процентное соотношение разных размерных групп и по средней взвешенной найдены длина тела в момент рождения и предельные размеры взрослого животного. Оказалось, что первая величина была соответственно равна 600, 755 и 875 μ ; вторая — 1279, 1790 и 1790 μ . Было принято, что средний размер рождающейся особи на протяжении двух последних периодов времени одинаков ($l_0 = 775 \mu$, $W = 1,199 \text{ мг}$). Это позволило при расчете кривой роста объединить второй и третий периоды и различать только два периода времени и два уравнения роста.

Приняв во внимание указанные выше предельные размеры тела и допустив в соответствии с данными Г. А. Галковской, что

$w_t=0,95 W$ достигается за 4 дня, т. е. за 12 условных единиц времени, по уравнению (3) вычислили значение k для роста в природных условиях при $n=0,2$. Были получены следующие уравнения весового роста в условиях озера Дривяты:

для первого периода $w_t = [0,8439 - 0,3056 \cdot e^{-0,299t}]^5$,

для второго периода $w_t = [1,037 - 0,4095 \cdot e^{-0,296t}]^5$.

Кривые роста, соответствующие этим уравнениям, изображены на рис. 4 и 5. На рисунках изображены также границы условно выделенных размерно-возрастных групп (табл. 1).

Т а б л и ц а 1

Границы размерно-возрастных групп

Возраст	Длина тела		Вес, мг (живой объем)
	в делениях микрометра (фиксир. особи)	в мк (живые особи)	
1	14—20	427—576	0,016—0,040
2	21—27	600—748	0,045—0,087
3	28—34	775—920	0,097—0,163
4	34—41	945—1096	0,176—0,275
5	42—48	1122—1270	0,295—0,428
6	49—55	1295—1443	0,454—0,628
7	56—62	1470—1616	0,664—0,881
8	63—69	1640—1790	0,921—1,199
9	70—76	1814—1960	1,247—1,573
10	77—83	1985—2140	1,635—2,047

Уравнения роста были рассчитаны по весу при рождении (w_0) и дефинитивному весу (W). Поэтому эмбриональный рост (первые две размерно-весовые группы) и соответственно левая часть кривых были получены экстраполяцией. Встречающиеся в пробах в небольших количествах коловратки 9-й и 10-й размерно-возрастных групп при расчете продукции были отнесены к 8-й группе.

Продукция всей популяции определялась как сумма абсолютных приростов (или продукций) отдельных возрастов за данный период времени. Продукция данного возраста за сутки (P_t) находилась по формуле

$$P_t = C_w \cdot w \cdot N \cdot 24,$$

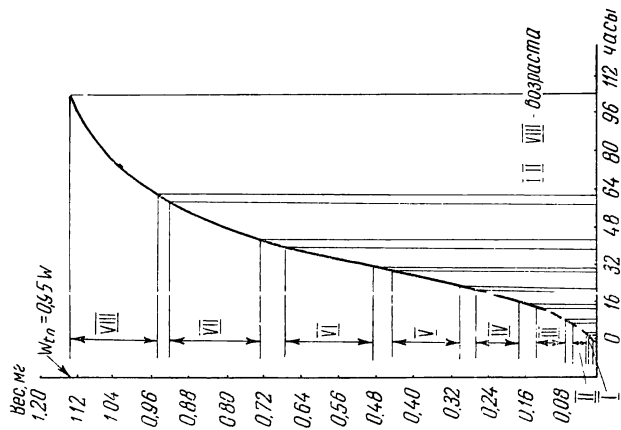
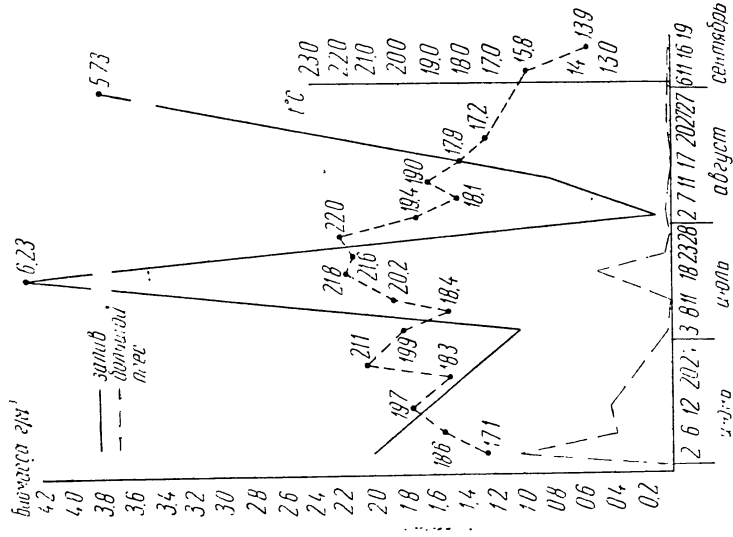


Рис. 5. Весовой рост аспланхны в озере Дривяты за период с 7 июня по 16 сентября 1964 г.



где $C_w = \frac{\lg w_2 - \lg w_1}{(t_2 - t_1) 0,4343}$ — средняя удельная скорость роста данного возраста; $^1 w$ — средний вес возраста, равный $(w_2 + w_1) : 2$; $(t_2 - t_1)$ — время в часах, в течение которого все особи данного возраста переходят в следующую возрастную стадию (определено по кривым роста); 0,4343 — $\lg e$; N — средняя численность возраста за данный период времени. Заметим, что $C_w \text{ сутки}^{-1} = 24 \cdot C_w \text{ час}^{-1}$.

В табл. 2 приводится пример расчета продукции, а в табл. 3 даны вычисленные значения среднесуточной продукции за отдельные периоды наблюдений.

Таблица 2

Пример расчета продукции аспланхны (за 5 дней с 11.VII по 17.VII; залив)

Размерно-возрастные группы	Часы	Весовые границы групп, мг	Средний вес группы, мг	Средняя удельная скорость роста за сутки	Суточный абсолютный прирост особи данной группы, мг/сутки	Средняя численность группы, экз/м³	Суточные продукты размерно-возрастных групп, мг/м³·сутки
I	3,2	0,016—0,040	0,0281	6,744	0,189	0	0
II	4,0	0,045—0,087	0,0663	3,960	0,262	200,0	52,0
III	5,04	0,097—0,163	0,1300	2,491	0,324	300,0	97,2
IV	5,6	0,176—0,275	0,2257	1,905	0,430	999,5	429,0
V	6,64	0,295—0,428	0,3615	1,341	0,485	1227,5	594,8
VI	9,60	0,454—0,628	0,5409	0,811	0,438	1227,5	537,4
VII	16,0	0,664—0,881	0,7725	0,425	0,328	1718,5	563,5
VIII	43,2	0,921—1,199	1,0601	0,146	0,155	1888,0	290,8

Продукция за сутки = 2565 мг/м³

Как видно из рис. 6, популяция *Asplanchna priodonta* в озере Дривяты летом 1964 г. имела несколько отчетливо выраженных пиков развития: весенне-летний (1,02 г/м³ и 1,98 г/м³ в большом плесе и заливе соответственно), летний (0,48 г/м³ в большом плесе и 6,23 г/м³ в заливе) и летне-осенний (5,73 г/м³ в заливе). Значительно большую численность аспланхны имела в заливе, чем в основном плесе. Достаточно сказать, что средняя биомасса за июль — август в основном плесе равнялась 0,124, а в заливе — 3,21 г/м³.

¹ Располагая уравнением роста, т. е. зная n , k и W , автор имел и другую неиспользованную им возможность рассчитать для определенных значений w , например для средних величин веса размерных групп и соответствующие им значения C_w , так как при данном типе роста $C_w = k(W^n w^n - 1)$. (Прим. ред.)

Таблица 3

Среднесуточные *P/B*-коэффициенты *Asplanchna* по отдельным периодам, 1964 г.

Зона озера	Периоды времени	Среднесуточная продукция <i>P</i> , мг/м ³	Средняя био-масса, <i>B</i> мг/м ³	<i>P/B</i>
Основной плес	30.V—2.VI	227,0	484,0	0,47
	2—7.VI	224,3	592,9	0,38
	7—12.VI	221,0	369,2	0,60
	12—17.VI	73,9	200,2	0,25
	17—24.IV	25,5	66,9	0,38
	24.VI—3.VII	7,67	17,0	0,45
	3—11.VII	1,9	4,0	0,47
	11—17.VII	88,8	225,3	0,39
	17—23.VII	100,0	479,5	0,21
	23.VII—2.VIII	8,8	18,5	0,47
	2—11.VIII	2,2	6,8	0,32
	11.VIII—6.IX	4,4	3,3	1,32
	6—16.IX	6,6	4,9	1,32
	7—11.VII	826	2191	0,38
Залив	11—17.VII	2565	4825	0,53
	17.VII—2.VIII	2237	4678	0,48
	2—11.VIII	142	440	0,32
	11.VIII—6.IX	1602	4612	0,35

Таблица 4

Месячные *P/B*-коэффициенты *Asplanchna* в озере Дривяты в 1964 г.

Зона озера	Месяц	Продукция г/м ³	Средняя био-масса г/м ³	<i>P/B</i>
Основной плес	VI	3,29	0,305	10,5
	VII	1,20	0,181	6,6
	VIII	0,13	0,005	26,5
	IX	0,066	0,005	13,3
	За сезон	4,69	0,124	37,8
Залив	VII	57,78	3,898	14,8
	VIII	42,9	2,595	17,0
	За 65 дней	100,7	3,211	31,1

Общая продукция аспланхны за сезон в большом плесе озера составила очень большую величину — 100,7 г/м³ сырого веса. В табл. 3 приведены рассчитанные значения среднесуточных *P/B*-коэффициентов по отдельным периодам, а в табл. 4 — месячные *P/B*-коэффициенты.

Суточные *P/B*-коэффициенты в целом для популяции в течение почти всего лета колебались в пределах 0,20—0,60 и лишь для периода с 11 августа по 16 сентября они оказались выше единицы (1,3), причем только в основном плесе озера, где в это время численность коловраток была невелика. Вполне вероятно, что необычно высокие величины получены вследствие случайного преобладания в пробах коловраток младших возрастов.

В табл. 4 приведены среднемесячные биомассы, продукции за месяц и месячные *P/B*-коэффициенты. Из сравнения этих данных с опубликованными в литературе (Печень и Шушкина, 1964), а также с одновременно полученными для планктонных ракообразных (озеро Дривяты) *P/B*-коэффициентами можно видеть, что аспланхна характеризуется высокой скоростью продуцирования.

P/B-коэффициенты в 2—3 раза выше характерных для большей части руководящих видов планктонных ракообразных, но имеют примерно ту же величину, что и максимальные *P/B*-коэффициенты некоторых мелких ветвистоусых (*Chydorus sphaericus*).

Литература

- Винберг Г. Г. 1966. Скорость роста и интенсивность обмена у животных.— Успехи совр. биол., 61,2: 274—293.
- Галковская Г. А. 1965. Планктонные коловратки и их роль в продуктивности водоемов.— Дисс. канд. биол. наук. Минск.
- Косова А. А. 1961. Вычисленные сырые веса некоторых форм зоопланктона низовьев дельты Волги.— Тр. Астраханского заповедника, 5: 151—162.
- Печень Г. А., Шушкина Э. А. 1964. Продукция планктонных ракообразных в озерах разного типа.— Биол. основы рыбн. х-ва на внутр. водоемах Прибалтики. Минск: 249—256.

СРАВНЕНИЕ ВЕЛИЧИНЫ ПРОДУКЦИИ *EPISCHURA BAICALENSIS* SARS ИЗ ОЗЕРА БАЙКАЛ, ПОЛУЧЕННОЙ РАЗНЫМИ МЕТОДАМИ

Э. Л. Афанасьева

(Лимнологический институт СОАН СССР)

Epischura baicalensis Sars. (Copepoda, Calanoida) занимает в планктоне озера Байкал ведущее положение, составляя до 90% его численности и биомассы. Этот рачок служит главным объектом питания рыб и хищных беспозвоночных пелагического комплекса озера, являясь растительноядным и бактериоядным фильтратором.

Подойти к расчету продукции этого рачка стало возможным только после выяснения некоторых вопросов его биологии. Материалом для этого послужили многолетние наблюдения на декадной станции в открытой части южного Байкала для слоя 0 — 250 м. Обработка проводилась с учетом численности и биомассы отдельных стадий развития эпишуры. Было вскрыто более 500 яичников самок, где просчитывались все ооциты. Сделано более 1300 промеров взрослых особей.

В результате определено количество поколений эпишуры в течение года, продолжительность метаморфоза и сроки жизни взрослых особей каждого поколения, плодовитость самок, соотношение полов (табл. 1).

Расчет продукции эпишуры проводился отдельно для рачков зимнего и летнего поколений, которые, развиваясь в разных экологических условиях, отличаются морфологическими особенностями, продолжительностью развития отдельных стадий, сроками жизни взрослых рачков и т. д.

Для одного года продукция эпишуры определялась рядом методов: графическим I вариант (Винберг, Шушкина и Печень, 1965), по формуле (Печень, Шушкина, 1964), графическим II вариант (Грезе и Балдина, 1964) и по методу Б. М. Медникова (1962).

Ниже приводится расчет величины продукции эпишуры зимнего поколения (с февраля по июнь 1962 г.)¹ перечисленными методами. В табл. 1 показаны некоторые данные биологии эпишуры зимнего поколения, необходимые для расчета продукции.

¹ За январь 1962 г. данных нет.

Таблица 1

Некоторые данные биологии *Epischura baicalensis* Sars. зимнего поколения¹

Объект	Сроки развития рачков и жизнь взрослых, сутки	Веса		Средняя численность		Средняя биомасса за период, г/м ²	Плодовитость самок (ср. кол-во ооцитов в яйцinke)
		начальные, мг · 10 ⁻³	средние, мг · 10 ⁻³	за период, тыс. экз./м ²	каждодневных возрастов, тыс. экз./м ²		
Науплиусы	90 (<i>Dn</i>)	0,25 (<i>n</i>)	1,5 (<i>v</i> ₁)	856,43	9,52	—	—
		(Афанасьева, 1960)					
Копеподиты	90 (<i>Dk</i>)	5,5 (<i>k</i>)	22,0 (<i>v</i> ₂)	54,25	0,60	—	—
		(Кожов, 1965)					
Взрослые рачки	180 (<i>Di</i>)	51,0 (<i>i</i>)	— (<i>v</i> ₃)	12,54	0,14	—	—
		(Кожов, 1965)		(♀—6,76)			
Яйца	20 (<i>Dq</i>)	0,25 (<i>q</i>)	—	—	—	—	200
Все рачки	—	—	—	923,22	—	3,59	—
Среднее число яиц в яйцевом мешке самки — 22 (<i>R</i>)							
Соотношение полов близко к единице (<i>x</i>)							
Интервал между двумя кладками — 20 суток (<i>De</i>)							

¹ Развитие рачков зимнего поколения происходит при средней температуре ~ 2,61°, а летнего ~ 4,97°.

Расчет графическим методом Г. Г. Винберга (рис. 1). Кривая роста (рис. 1, *a*) строилась по начальным весам отдельных стадий развития. Эпишура после достижения половозрелости не растет и вес ее остается постоянным. По кривой роста строилась кривая абсолютного прироста (рис. 1, *б*). Для этого с кривой роста снимались значения веса особи (W_0 и W_t) в момент t_0 и t . Величина среднего абсолютного прироста для отдельных промежутков (1—15 суток) находилась по формуле

$$p = \frac{W_t - W_0}{t - t_0}.$$

При построении кривой прироста величина p откладывалась в середине промежутка $t - t_0$.

При построении кривой численности средняя численность каждодневных возрастов данной стадии откладывалась против точки на абсциссе, которая соответствовала средней продолжительности стадии (рис. 1, *в*).

Величины среднесуточного прироста особей и их численность снимались с соответствующих кривых. По их произведениям получены продукции отдельных возрастов, на основе которых строится кривая продукции (рис. 1, *г*). Площадь, ограниченная кривой,

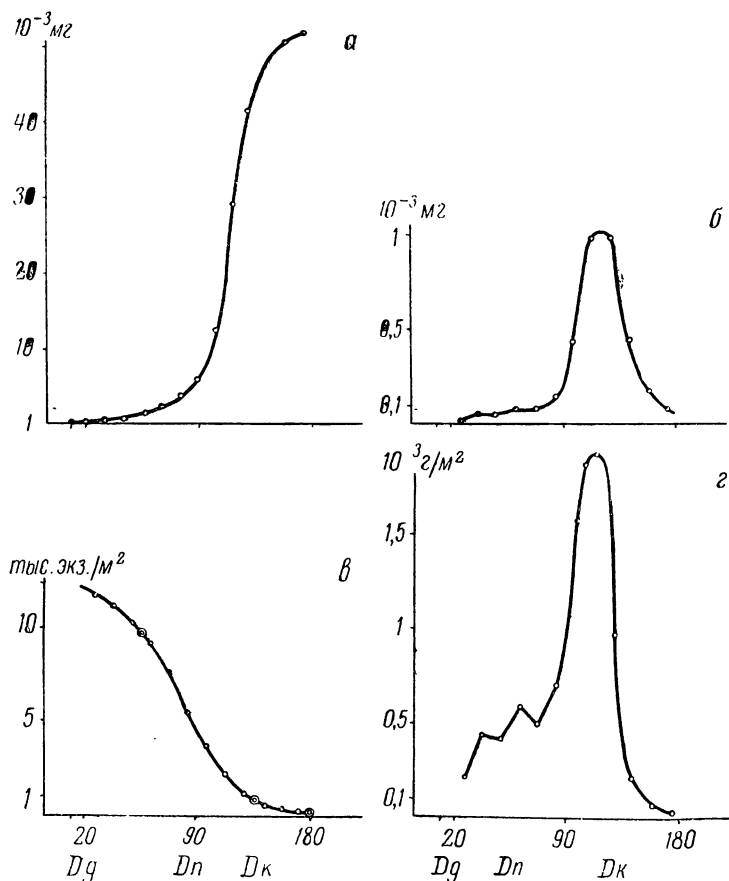


Рис. 1. Расчет продукции *Epischura baicalensis* графическим методом Г. Г. Винберга

(по оси абсцисс — продолжительность развития (сутки));

а — кривая роста особи (по оси ординат — вес особи в 10^{-3} мг); б — кривая абсолютного прироста (по оси ординат — прирост особи в 10^{-3} мг); в — кривая численности возрастов (по оси ординат — численность в тысячах экземпляров на кв. метр); г — кривая продукции возрастов (по оси ординат — продукция в миллиграммах на кв. метр в сутки).

дает среднесуточную продукцию поколения за счет молоди. Продукция же взрослых за счет яиц рассчитывалась по темпу кладки и биомассе яиц

$$\frac{q}{D_e} \cdot J \cdot x \cdot R,$$

где q — вес яйца; D_e — продолжительность эмбрионального развития; J — число взрослых; x — процент самок от общего числа взрослых; R — число яиц в одном помете. Суммируя продукцию

взрослых за счет яиц с продукцией молодежи, получаем общую продукцию зимнего поколения за сутки. Умножая эту продукцию на 150 суток, получаем продукцию зимнего поколения за период с февраля по июнь.

Ниже приводятся итоги этих расчетов (табл. 2).

Таблица 2

Среднесуточная продукция популяции Epischura baicalensis, рассчитанная графическим методом (I вариант)

Вес особи, мг · 10 ⁻³	Прирост, мг · 10 ⁻³	Численность возрастов, тыс. экз./м ²	Величина продукции возрастов, мг · 10 ⁻³
0,25	0,017	11,6	0,2
0,5	0,04	10,9	0,44
1,0	0,04	10,0	0,42
1,5	0,066	9,0	0,59
2,5	0,066	7,5	0,49
3,5	0,13	5,3	0,69
5,5	0,43	3,6	0,57
12,0	0,96	2,0	0,92
26,5	0,96	1,0	0,96
41,0	0,43	0,5	0,21
47,5	0,16	0,3	0,05
50,0	0,066	0,15	0,01
51,0			
Среднесуточная продукция за счет молодежи ¹ , г/м ²			— 0,11144
Продукция взрослых за счет яиц $\frac{q}{D_e} \cdot \varphi \cdot R$, г/м ²			— 0,00186
Общая продукция за сутки, г/м ²			— 0,1133
Продукция зимнего поколения, г/м ²			— 16,995
P/V средний за период			— 4,7
P/V суточный			— 0,031

¹ Среднесуточная продукция эпишуры за счет молодежи — интеграл кривой продукции возрастов.

Месяцы	I—II,	II—III,	III—IV,	IV—V,	V—VI
P , г/м ²	1,1903	2,754	2,2044	3,3151	2,847
Продукция зимнего поколения, г/м ²				—	12,311
P/V средний за период				—	3,3
P/V суточный				—	0,023

Расчет по формуле (Печень, Шушкина, 1964).

$$P = \left[\frac{q}{D_e} jxR + \frac{k-n}{D_n} N + \frac{i-k}{D_k} K \right] \cdot t,$$

где q, n, k, i — начальный вес яиц, науплиусов, копеподитов, взрослых; N, K, J — численность науплиусов, копеподитов, взрослых; D_e, D_n, D_k — продолжительность эмбрионального, науплиального и копеподитного периодов; x — процент самок от общего количества взрослых; R — число яиц в одном помете самки; t — время наблюдений в днях.

Для получения продукции зимнего поколения эпишуры мы использовали среднемесячные данные численности отдельных стадий развития и взрослых рачков, выведенные из декадных наблюдений на постоянной станции.

Расчет графическим методом (II вариант) (рис. 2, 3). Кривая роста строилась по начальным и средним весам отдельных стадий развития и начальному весу взрослых особей (рис. 2). После достижения половой зрелости рост рачков прекращается и процесс воспроизводства живого вещества идет за счет образования яиц — это показывает пунктирная линия на рисунке. Самка эпишуры может дать в течение жизни 200 яиц, что составляет $50 \cdot 10^{-3}$ мг.

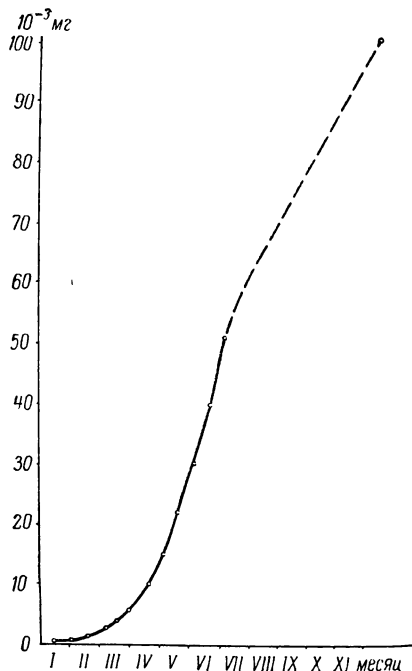


Рис. 2. Расчет продукции *Epischura bicalensis* графическим методом В. Н. Грезе. Кривая роста особи (по оси абсцисс — продолжительность развития в сутках, по оси ординат — вес особи в 10^{-3} мг).

На рис. 3 кривая (а) показывает темп прироста одной особи в зависимости от ее веса.

Кривая зависимости численности от веса (б) строилась следующим образом: на горизонтальной оси откладывали максимальный вес науплиусов, копеподитов и взрослых особей с учетом продукции их яиц; на вертикальной — среднюю численность науплиусов, копеподитов и взрослых нарастающим итогом. Затем в зависимости от хода кривых рис. 3 (а, б) был разделен вертикалями на отрезке. По каждой вертикали определялось количест-

во особей ($n_1, n_2, \dots, n_n$), имеющих вес в пределах, ограниченных соседними вертикалями. Полученные n умножались на средние для данного отрезка значения прироста, которые снимались с кривой (а). Продукция подсчитывалась суммированием полученных произведений по всем вертикальным отрезкам графика (табл. 3).

Расчет по методу Б. М. Медникова. Этот метод годится для определения продукции стационарной популяции.

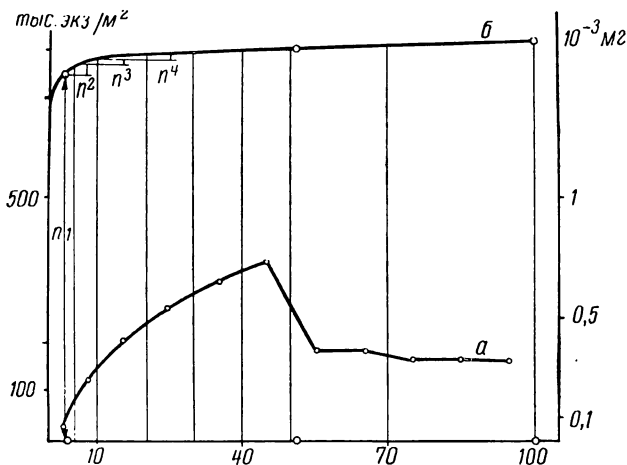


Рис. 3. Расчет продукции *Epischura baicalensis* графическим методом В. Н. Грезе. Численность и интенсивность прироста: а — кривая темпа прироста одной особи в зависимости от ее веса (на оси абсцисс — вес особи в 10^{-3} мг, а на оси ординат — суточный прирост в 10^{-3} мг); б — кривая зависимости численности от веса (на оси абсцисс — максимальный вес науплиусов, копеподитов и взрослых с учетом продукции их яиц, на оси ординат — нарастающим итогом численность науплиусов, копеподитов и взрослых в тысячах экземпляров на кв. метр, $n_1, n_2, \dots, n_n$ — количество особей, имеющих вес в пределах, ограниченных соседними вертикалями в тысячах экземпляров на кв. метр).

Он был применен для рачка эпишуры, дающего два поколения в течение года. Расчет проводился отдельно для каждого поколения. Годовую же величину продукции эпишуры получили суммированием величин зимнего и летнего поколений.

За исходное количество самок, дающих зимнее поколение, мы принимали среднее количество их за период с октября 1961 г. по февраль 1962 г., равное 31 тыс. экз./м². При плодовитости их, равной 66 (произведение среднего числа яиц в яйцевом мешке на среднее число пометов, которое может дать самка в обычных условиях), начальная численность зимнего поколения (N_0) будет равна 2046 тыс. экз./м². За конечную численность этого поколения принималось количество рачков пятой копеподитной стадии и взрослых особей в июле 1962 г. (N_i), равное 162,4 тыс. экз./м².

Таблица 3

Суточная продукция популяции *Epischura baicalensis*,
рассчитанная графическим методом (II вариант)

Весовая группа, мг·10 ⁻³	Средний суточ- ный прирост особи (v), мг·10 ⁻³	Численность (n), тыс. экз./м ²	Суточная про- дукция пv, мг/м ²
0—5	0,055	856	47,08
5—10	0,256	15	3,84
10—20	0,416	14	5,82
20—30	0,55	10	5,50
30—40	0,66	10	6,60
40—50	0,74	10	7,40
50—70	0,37	5	1,85
70—101	0,37	5	1,65
Всего . . .			925
			79,744
Суточная продукция, г/м ² сутки			—
Продукция за период, г/м ²			—
P/V средний за период			—
P/V суточный			—
			0,08
			12,0
			3,3
			0,022

Коэффициент элиминации рассчитывался по формуле

$$N_0 e^{-kn} = N_t,$$

где $k = (\ln N_0 - \ln N_t) : n$, n — продолжительность жизни науплиусов, копепоидов и взрослых рачков, т. е. $n_1 + n_2 + n_3 = 270$ суток, средний возраст взрослых особей принимался равным 90 суткам (180 : 2), так как в планктоне старые и молодые самки встречались в равных количествах.

Таблица 4

Сезонная продукция и P/V-коэффициенты зимнего поколения
Epischura baicalensis, рассчитанные разными методами

Методы	P г/м ²	P г/м ²	P/V за сезон	P/V сутки
Графический (I вариант)	3,59	16,99	4,7	0,031
Формула Г. А. Печень, Э. А. Шуш- киной	3,59	12,27	3,3	0,023
Графический (II вариант)	3,59	12,0	3,3	0,022
Б. М. Медникова	3,59	18,0	5	0,033
Среднее значение	14,8 ± 3		4,07 ± 0,89	

$$P \text{ (зимнего поколения)} = N_0 \cdot [(1 - e^{-kn}) \cdot v_1 + (e^{-kn} - e^{-k(n_1+n_2)}) \times \\ \times v_2 + (e^{-k(n_1+n_2)} - e^{-k(n_1+n_2+n_3)}) v_3] = 33,5 \text{ з/м}^2,$$
 а за период с февраля по июнь (150 суток): $P = 18,0 \text{ г/м}^2$;
 P/B средний за период — 5,0; P/B суточный — 0,033.

Таким образом, результаты, полученные четырьмя методами, оказались сравнительно близкими (табл. 4).

Следовательно, зная основные моменты биологии рачков (продолжительность развития отдельных стадий, сроки жизни взрослых особей, количество кладок, которое может дать самка в течение жизни, среднее число яиц в яйцевом мешке, соотношение полов, количество поколений и возможность как-то их разделить, веса отдельных стадий развития и численность их за определенные промежутки времени), можно рассчитать продукцию интересующих видов любым из перечисленных выше методов.

Литература

- Афанасьева Э. Л. 1960. Науплиальные стадии рачка из озера Байкал.— Изв. Сибирск. отд. АН СССР, 8.
 Винберг Г. Г., Печень Г. А., Шушкина Э. А. 1965. Продукция планктонных ракообразных в трех озерах разного типа.— Зоол. ж., 44, 5: 676—687.
 Грезе В. Н., Балдина Э. П. 1964. Динамика популяции и годовая продукция *Acartia clausi* и *Centropages kröyeri* — в неретической зоне Черного моря.— Тр. Севастоп. биол. ст., 17: 249—261.
 Кожов М. М. 1965. К познанию планктона озера Байкал.— Изв. БГНИ при Иркутском ун-те, 18: 1—2.
 Медников Б. М. 1962. О продолжительности метаморфоза веслоногих рачков (*Calanoida*) и определение продукции видов с растянутым периодом размножения.— Океанология, 2, 5: 881—887.
 Печень Г. А., Шушкина Э. А. 1964. Продукция планктонных ракообразных в озерах разного типа.— Биол. основы рыбн. х-ва на внутр. водоемах Прибалтики: 249—256. Минск.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПРОДУКЦИИ ПОПУЛЯЦИЙ ПЛАНКТОННЫХ ОРГАНИЗМОВ В РЕКАХ

В. Н. Грезе

(Институт биологии южных морей АН УССР)

В реках условия текучих вод позволяют по-иному подойти к определению продукции водных беспозвоночных животных планктона. Принцип этого метода расчета, предложенного В. Н. Грезе (1955, 1956), состоит в том, что, определяя количество организмов, проходящих в единицу времени через сечение русла, можно этот их общий сток рассматривать как итог продукционного процесса, происходящего на некотором вышележащем отрезке русла. Если измерять сток организмов на двух последовательных створах, то можно полагать, что продукция на участке реки между створами равна $n_2 - n_1$, где n_1 — число организмов, проходящих в единицу времени через сечение реки в верхнем створе, а n_2 — число их в нижнем створе.

Это положение справедливо при допущении, что на участке между створами не происходит гибели исследуемых организмов. В естественных условиях это неосуществимо, а в действительности между створами гибнет какая-то часть организмов, прошедших верхний створ, и организмов, родившихся между створами. Однако если расстояние между створами таково, что при данных условиях течения время прохождения организмов от верхнего до нижнего составляет относительно небольшую часть общей продолжительности жизни организмов, то нельзя предполагать, что значительная часть особей, прошедших через верхний створ, погибнет, не дойдя до нижнего. Например, при средней скорости течения 3 км/ч и расстоянии между разрезами русла 72 км организмы планктона пройдут этот путь за 24 часа. Считая, что продолжительность жизни основных элементов речного планктона — кладоцер и копепод — составляет не менее 10—20 суток, можно допустить, что между створами может погибнуть не более 5—10% особей, прошедших верхний створ. Кроме того, часть появившихся между створами особей также гибнет, не достигнув нижнего створа. Доля этих погибших будет относительно меньше, так как для всего участка среднее время, требующееся для достижения нижнего створа, составит лишь 12 часов, а следовательно, можно допустить потери между створами для этой части популяции порядка 2,5—5%. Таким образом, в рассматриваемом примере при расчете продукции нужно будет вводить поправку,

прибавляя к полученной величине от 7,5 до 15%. Таким образом, выбирая наиболее целесообразное расстояние между створами, следует, с одной стороны, сообразоваться с возможностью достоверной регистрации прироста численности организмов на участке, с другой, учитывать, что при слишком больших расстояниях между створами возрастают неучитываемые потери.

Вероятно наилучшим будет соотношение, при котором расстояние между пунктами наблюдения соответствует длительности пути в 1—2 суток. Важно, чтобы на избранном участке русла в реку не впадали сколько-нибудь значительные притоки.

При организации таких исследований необходимо проводить наблюдения скорости течения по профилю обоих сечений русла в соответствии с обычной методикой гидрометрии на нескольких вертикалях. Планктон лучше всего учитывать планктонометром в точках замера течения, а если это невозможно, то планктоносорбителем или сетью на установленных вертикалях.

Описываемый метод имеет известные недостатки, состоящие в некоторой неполноте учета продукции, в необходимости вести наблюдения в двух удаленных пунктах. Однако в ряде случаев, когда возможности подробного изучения скорости индивидуального роста организмов и анализа состава популяции по стадиям почему-либо отсутствуют, этот способ определения продукции может оказаться приемлемым.

Литература

- Грезе В. Н. 1955. Водная фауна реки Енисей. Автореф. дисс. Л.
— 1956. Сток и продукция зоопланктона реки Енисей.— ДАН СССР, 110, 6: 1108—1110.

ОПЫТ ПРИМЕНЕНИЯ МЕТОДА Е. В. БОРУЦКОГО ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПРОДУКЦИИ ХИРОНОМИД¹

Е. А. Яблонская

(ВНИРО)

Е. В. Боруцкий (1939 г.) предложил метод определения продукции бентосных животных, основанный на изучении динамики биомассы их популяций. Этот метод был использован нами для определения продукции *Chironomus plumosus* L. двух небольших эвтрофных озер, в макробентосе которых хирономус занимает господствующее положение. Небольшие Медвежьи озера (площадь Б. Медвежьего озера — 39,57 га, М. Медвежьего — 9,37 га), отличающиеся простотой морфологических черт, относятся к тому типу водоемов, где наряду с более или менее резкими различиями в отношении грунтов, температуры, освещения и химизма между глубинными зонами имеется большая однородность во всех отношениях в пределах одной глубинной зоны. В соответствии с этим постоянные пункты сбора материала и наблюдений (станции) были намечены в пределах отдельных глубинных зон и расположены по одной линии в виде полуразреза.

В выборе и размещении этих пунктов мы руководствовались проведенными ранее работами по бентосу Медвежьих озер (Боруцкий, 1946).

На мелководном Большом Медвежьем озере постоянные станции были на глубинах 2,0; 3,0; 3,5; 3,75 и 4 м, а в более глубоком Малом Медвежьем — на глубинах 2; 3,5; 5; 8 и 10 м.

В этих же пунктах в течение всего теплого времени года стояли предложенные Боруцким установки с сетками для лова поднимающихся куколок и имаго. Установки просматривали каждые 2—3 дня. На глубине до 3,5 м две сетки размещались только у поверхности воды, на большей глубине 2 — у поверхности и 2 — у дна. Пробы бентоса отбирали разделительным дночерпателем

¹ Исследование Е. А. Яблонской, выполненное еще в 1938 г., получило известность и признание в Советском Союзе благодаря тому, что оно составило основу диссертации автора (1947). К сожалению, эта важная работа до сих пор не была опубликована. Необходимость опубликования ее диктуется не только тем, что работа Е. А. Яблонской полностью сохранила свое значение и интерес до настоящего времени, но и тем, что выход ее в свет продемонстрирует приоритет советской науки в детальной разработке методов определения продукции гетеротопных водных животных. (Прим. ред.)

Боруцкого площадью $1/40 \text{ м}^2$, с мая по сентябрь — дважды в месяц, в остальное время — реже. На каждой станции брали не менее 2 проб, промывку и разборку производили послойно. Личинки хирономуса в каждой пробе группировали путем прикладывания к миллиметровой линейке по длине с интервалом 2 мм и затем определяли численность, живой и сухой вес каждой размерной группы. Отдельно подсчитывали обнаруженные в пробах бентоса куколки. При просмотре установок для лова имаго, каждая сетка которых облавливает площадь, равную $1/10 \text{ м}^2$, подсчитывали количество поднявшихся к поверхности куколок и образовавшихся имаго, определяли пол взрослых насекомых, их живой и сухой вес. В результате получали данные по численности отдельных размерных (возрастных) групп хирономуса и их биомассе, выраженной в живом и сухом весе на 1 м^2 данной глубины озера.

Пользуясь морфометрическими данными, высчитывали общую численность и биомассу личинок, куколок и имаго для всей площади определенной зоны глубин, в сумме получали соответствующие величины для всего озера. Делением суммарных величин на площадь озера находили средние данные для единицы площади водоема.

В лабораторных условиях были проведены наблюдения за скоростью развития личинок *Chironomus plumosus*. Кладки, имеющие в диаметре 10—15 мм, содержали от 2300 до 2660 яиц овальной формы с диаметром $0,34 \times 0,13 \text{ мм}$.

При температуре $20\text{--}22^\circ$ через 4 дня из яиц вышли личинки. Гибель во время эмбрионального развития была ничтожной, из всех яиц вывелись нормальные жизнеспособные личинки. По нашим наблюдениям, личинки, вышедшие из яйцевой оболочки, продолжали находиться в общей слизи кладок и только через сутки выходили в окружающую воду. Такая вышедшая из слизи личинка бесцветна, у нее крупная голова, отсутствуют паралабиальные пластинки и отростки 10-го и 11-го сегментов тела. Уже через 12 часов личинки опускались на дно и строили себе домики из пищевого материала.

В качестве пищи мы в опытах использовали ил, дрожжи и порошок из сухой элодеи. Через 6 дней после выхода из яйца у личинки была отмечена первая линька, после которой она по-прежнему оставалась бесцветной, но у нее появлялись две пары отростков 11-го сегмента и паралабиальные пластинки. Сразу же после линьки голова хирономуса была крупной, а ротовые части нежными, слабохитинизированными. Поэтому первое время после линьки личинки не питались и только через сутки, когда ротовые части окрепли и приобрели темную окраску, кишечники личинок наполнились пищей. Через 13 дней после выхода из яйца, при длине около 5 мм, личинки линяли вторично. После второй линьки появлялись отростки 10-го сегмента, личинки приобрели слабо-

Таблица 1

*Изменение длины тела и диаметра головной капсулы у личинок
разных возрастных стадий*

Размер, мм	Личинки							
	начавшие питаться после выхода из яйца	после 1-й линьки	между 1-й и 2-й линьками	после 2-й линьки	между 2-й и 3-й линьками	перед 3-й линькой	после 3-й линьки	перед окукливанием
Длина тела	1,2	2,2	3,2	5,5	8,0	9,5	9,7	28,0
Диаметр головы	0,15	0,27	0,27	0,52	0,50	0,50	0,99	0,99

зеленоватую окраску, переходящую после третьей линьки в светло-розовую. Третья линька наблюдалась у личинок длиной 9—10 мм.

После третьей линьки личинка еще сильно растет (до 28—29 мм), прибавляет в весе, приобретает темно-красную окраску и затем превращается в куколку.

После каждой личиночной линьки скачкообразно увеличивается диаметр головной капсулы, в то время как линейный и весовой рост происходит постепенно между линьками (табл. 1).

Было замечено, что длительность развития сильно зависит от условий питания. При хороших условиях питания (ил с добавкой порошка из элодеи) через 19—20 дней после 3-й линьки личинки окукливались, и все развитие от выхода из яйца до окукливания занимало 35—45 дней. Стадия куколки длится недолго. В наших опытах от момента утолщения второго грудного сегмента личинки до вылета имаго проходило 4—5 дней.

В случае недостаточного питания (озерный ил) рост личинок замедлялся, они гибли в большем количестве, большинство из них имело слабозеленоватую окраску, очень редко переходящую в розовую. Эти личинки хотя и росли в длину, однако оставались тощими и не окукливались (табл. 2).

Эти лабораторные наблюдения позволили считать, что летом в озере при благоприятных условиях питания через 35—45 дней после выхода из яйца личинки могут приступать к окукливанию, что и подтвердили дальнейшие полевые наблюдения. В наших пробах попадались личинки длиной от 3—5 до 29 мм. Такие крупные, тяжелые личинки встречались в небольшом количестве. Обычно близкие к окукливанию, с утолщенным грудным сегментом личинки имели в длину 25—27 мм. Основная масса крупных темно-красных личинок имела длину от 25 до 23 мм,

Таблица 2

Скорость развития личинок *Ch. plumosus* после третьей линьки
в разных условиях кормления

Корм	Дата кормления				
	17 июля	24 июля	1 августа	5 августа	12 августа
Старый озер- ный ил	Длина 9— 10 мм. Вес 2,5 мг	Длина 14 мм. Личинки зе- леноватые	Длина 16 мм. Личинки светло-зе- леные	Личинки в том же состоянии	Длина 17 мм. Вес 20,9 мг. Зеленовато- розовые
Тот же ил с добавкой порошка из элодеи	Длина 9— 10 мм. Вес 2,5 мг	Длина 15 мм. Личинки яр- ко-розовые	Длина 21,5 мм. Вес 43 мг. Личинки темно-крас- ные, утол- щенный грудной сегмент	Окуклива- ние	Окуклива- ние, вылет

от них значительно отличались более молодые личинки длиной меньше 19—21 мм, имеющие еще розовую окраску.

Постепенно с уменьшением длины и веса окраска становится светлее, переходя от светло-розовой в розовато-зеленую и зеленую. По мере роста личинок содержание влаги в них уменьшается, калорийность сухого вещества увеличивается, что, по-видимому, происходит за счет роста жирового тела (Яблонская, 1947).

По изменению численности и возрастного (размерно-весового) состава популяции (табл. 3, 4), а также по учету вылета имаго (рис. 1 и 2) в Медвежьих озерах можно было установить два периода размножения и отрождения молоди хирономуса и соответственно этому наличие двух генераций. В результате майского вылета имаго, роения и откладки яиц в июне появлялась масса молоди. В последующие месяцы шел интенсивный рост этих молодых личинок, и в Малом Медвежьем озере во второй половине июля эти личинки начинали превращаться в имаго первоначально на малых глубинах, а в августе и в более глубоких зонах озера. В сентябре интенсивность лёта значительно уменьшалась и в бентосе обнаруживалась молодь осенней генерации. В мелководном Большом Медвежьем озере вылет имаго происходил одновременно на всех глубинах в середине августа, а уже в конце августа и сентябре на дне обнаруживалась молодь осенней генерации.

Таким образом, летом при высокой температуре весь цикл развития *Ch. plumosus* завершался за 1,5—2,5 месяца.

Цикл развития осенней генерации растягивается на 8—9 месяцев.

Для определения общего количества молоди весенней и осенней генераций мы прибавляли к максимальному количеству молоди, обнаруженному в июне и сентябре, молодых личинок, отродившихся в последующее время. Например, к численности молодого поколения в М. Медвеьем озере 5 июня прибавляли молодых личинок, обнаруженных в пробах 21 июня и 6 июля.

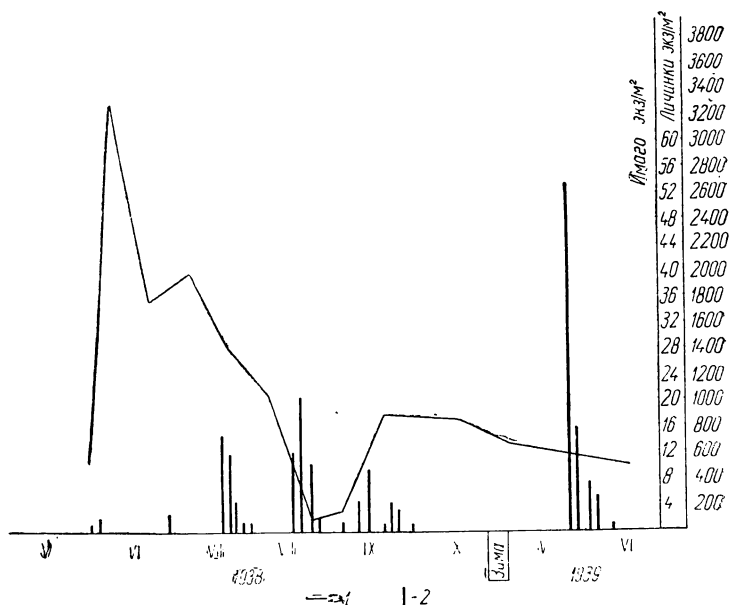


Рис. 1. Динамика численности личиночных и имагинальных стадий *Chironomus plumosus* в озере Малое Медвежье:

1 — личинки, 2 — имаго.

За вновь отродившуюся молодь считали личинок длиной до 5 мм (сухой вес до 0,1 мг), так как по наблюдениям за скоростью развития личинок, такой длины они достигают примерно через 2 недели после выхода из яйца, т. е. за время, соответствующее периоду между повторными сериями наблюдений. При этом принимали во внимание и учтенных в пробах мертвых молодых личинок.

Средняя численность молодого поколения осенней генерации оказалась в 4—7 раз меньше численности молоди весенней генерации (табл. 5).

Последующее после периода массового отрождения молоди уменьшение численности личинок на дне обусловлено главным образом выеданием и смертностью личинок и куколок, так, как и по-

казали данные по количественному учету взрослых насекомых, вылетевшие имаго составляли в Медвежьих озерах, как и в Косинском (Белом озере) (Боруцкий, 1939), немногим более 10% (табл. 6). Соотношение самок и самцов было близким к 1 ($\varphi = 54 - 58$, $\sigma = 46 - 42^\circ \text{C}$).

Отмирание личинок не было равномерным во времени и одинаковым по возрастным стадиям. Наибольшее количество мертвых личинок наблюдалось в июне и сентябре, когда в популяции

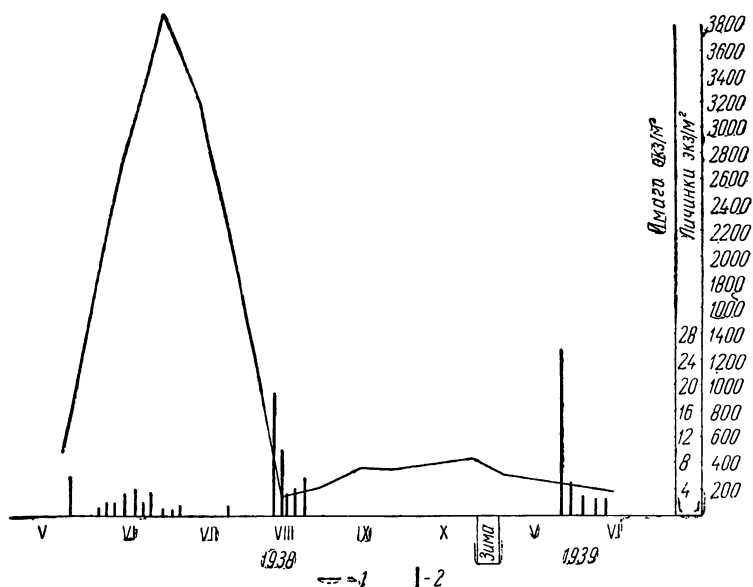


Рис. 2. Динамика численности личинок и взрослых хирономид в озере Большое Медвежье:
1 — личинки, 2 — имаго.

преобладали молодые, слабоокрашенные личинки, менее стойкие к неблагоприятным условиям среды. Отмирание крупных личинок отмечалось в период стагнации в центральной, относительно глубоководной зоне М. Медвежьего озера, где наблюдался дефицит кислорода и происходило интенсивное газоотделение.

Специально поставленные опыты показали, что скорость разложения отмерших личинок увеличивается с возрастанием температуры грунта и придонного слоя воды. Поэтому при подсчете общего количества отмерших личинок вносили поправки, соответствующие данным, представленным на кривой, приведенной в гл. 4 (рис. 4.3.1).

При внесении поправки на скорость разложения отмерших личинок в зависимости от температуры величины, полученные

Изменение возрастного (весового) состава попу

Дата	Сухой								
	до 1	1—2	2—3	3—4	4—5	5—6	6—7	7—8	
30.V 1938	1,0	3,3	3,1	4,4	—	10,2	0,9	74,7	
5.VI	80,6	0,2	0,1	0,6	—	1,9	—	15,8	
21.VI	59,6	20,5	0,4	0,0	0,2	0,0	1,1	0,2	
6.VII	30,1	48,9	4,4	1,6	0,5	—	—	7,6	
22.VII	0,9	5,0	19,7	0,1	57,9	0,6	5,3	—	
6.VIII	3,9	2,9	2,7	12,5	44,9	13,6	12,4	1,0	
23.VIII	—	2,2	18,9	12,4	35,0	18,5	6,8	—	
4.IX	20,1	9,5	6,4	3,2	4,2	41,4	—	15,2	
20.IX	29,9	18,9	19,2	20,0	—	0,2	10,4	1,0	
19.X	1,8	—	9,3	36,2	26,6	4,4	13,7	3,5	
16.IV 1939	0,5	0,3	0,7	6,1	20,2	11,7	37,2	4,1	
17.VI	3,7	0,7	—	0,7	2,0	8,5	31,0	12,5	

Изменение возрастного (весового) состава попу

Дата	Сухой								
	до 1	1—2	2—3	3—4	4—5	5—6	6—7	7—8	
21.V 1938	—	—	—	12,1	—	9,3	65,0	—	
14.VI	47,4	45,1	4,2	—	0,1	2,0	0,8	—	
29.VI	11,3	28,0	1,2	57,5	—	—	0,8	1,2	
14.VII	3,2	36,0	26,1	25,0	3,4	—	3,4	—	
28.VII	1,5	38,0	4,6	49,2	1,1	5,4	—	—	
14.VIII	9,2	—	—	17,5	28,9	40,3	—	—	
29.VIII	72,6	—	—	7,7	14,2	4,4	1,1	—	
14.IX	21,6	30,7	16,3	15,0	12,4	—	3,3	0,7	
26.IX	3,5	16,0	15,3	13,2	34,0	18,0	—	—	
27.X	14,3	0,6	6,9	4,0	12,6	16,0	29,0	7,4	
7.IV 1939	7,1	3,0	8,0	7,1	9,1	11,1	34,3	18,2	
14.VI	44,6	1,4	2,7	—	6,7	2,7	28,4	—	

Таблица 3

ляции личинок *Ch. plumosus* озера Малое Медвежье, %

вес, мг							Куколки	Всего	Общая численность, экз./м ²
8—9	9—10	10—11	11—12	12—13	13—14	14—15			
—	—	—	2,2	0,2	—	—	—	100,0	531
—	0,5	—	—	—	—	—	0,3	100,0	3298
16,0	0,8	1,2	—	—	—	—	—	100,0	1790
2,8	3,8	—	0,2	0,1	—	—	—	100,0	2006
6,4	—	0,2	—	—	—	—	3,9	100,0	1405
4,4	0,3	—	—	0,3	—	—	1,1	100,0	1062
—	—	—	—	—	—	—	6,2	100,0	76
—	—	—	—	—	—	—	—	100,0	147
—	0,4	—	—	—	—	—	—	100,0	905
1,1	—	2,2	0,6	—	0,6	—	—	100,0	844
3,8	5,9	1,5	2,8	0,7	—	4,5	—	100,0	664
21,2	4,0	5,4	7,6	—	—	—	2,7	100,0	515

Таблица 4

ляции *Ch. plumosus* озера Большое Медвежье, %

вес, мг							Куколки	Всего	Общая численность, экз./м ²
8—9	9—10	10—11	11—12	12—13	13—14	14—15			
—	1,2	0,9	10,6	—	—	—	0,9	100,0	497
—	—	0,2	—	—	—	—	0,2	100,0	2734
—	—	—	—	—	—	—	—	100,0	3937
2,7	—	—	—	0,2	—	—	—	100,0	3214
—	—	—	—	—	—	—	—	100,0	1850
—	—	—	—	—	—	—	4,1	100,0	162
—	—	—	—	—	—	—	—	100,0	220
—	—	—	—	—	—	—	—	100,0	377
—	—	—	—	—	—	—	—	100,0	375
—	8,6	—	—	—	—	—	0,6	100,0	452
2,1	—	—	—	—	—	—	—	100,0	339
13,5	—	—	—	—	—	—	—	100,0	197

Таблица 5

Численность молоди хирономуса весенней и осенней генераций
в Медвежьих озерах, экз./м²

Глубина, м	Весенняя генерация		Осенняя генерация	
	М. Медвежье	Б. Медвежье	М. Медвежье	Б. Медвежье
2	11314	0	40	0
3	—	7260	—	74
3,5	2634	5940	3196	282
3,75	—	4680	—	2532
4	—	6280	—	1730
5	0	—	1268	—
8	80	—	515	—
10	0	—	360	—
Средняя	4070	4744	997	667

Таблица 6

Численность имаго *Ch. plumosus* в период вылета в Медвежьих озерах

Количество	М. Медвежье		Б. Медвежье	
	лето—осень 1938	весна 1939	лето—осень 1938	весна 1939
Личинок перед вылетом, экз./м ²	2006	664	1850	339
Имаго, учтенных во время лета	117	79	45	40
Отношение количества имаго к численности личинок перед выле- том, %	5,8	11,9	2,4	11,8

для Медвежьих озер, приходилось увеличивать в некоторых случаях в 2—2,5 раза (табл. 7).

В Медвежьих озерах с ноября по март (5 месяцев) наблюдения не производились. Для подсчета количества организмов, умерших в течение зимы, были приняты апрельские данные, умноженные на 5. Апрельские данные соответствовали концу подледного периода, когда кислородный режим в озерах наиболее напряжен и может неблагоприятно отражаться на выживании личинок. В связи с этим возможно, что зимняя смертность личинок несколько завышена. Однако, поскольку в апреле мертвых личинок на дне было обнаружено мало, большой поправки

Т а б л и ц а 7

*Среднее количество учтенных мертвых личинок и куколок
хирономуса в Медвежьих озерах, экз./м²*

Периоды наблюдений	М. Медвежье			Б. Медвежье		
	числен- ность в начале периода, экз./м ²	учтено мерт- вых за период		числен- ность в начале периода, экз./м ²	учтено мерт- вых за период	
		экз./м ²	%		экз./м ²	%
От весеннего отрождения мо- лоди до начала летнего вы- лета имаго	4711	701	14,9	4903	930	19,0
Летне-осенний вылет имаго	2006	325	16,2	1850	74	4,0
От осеннего отрождения мо- лоди до конца зимы	1097	380	34,7	678	84	12,4
Весенний вылет имаго	664	32	4,8	339	18	5,3

мы при этом не вносили. Количество хирономусов, погибших в результате выедания рыбами и другими хищниками, определялось путем вычитания из общего количества исчезнувших за период животных количества отмерших личинок и куколок и вылетевших имаго.

Например, в М. Медвежьем озере с 6 июля по 20 сентября:

Среднее количество личинок и куколок перед вылетом имаго (6.VII)	— 2006 экз./м ²
Остаток крупных личинок весенней генерации в конце вы- лета (20.IX)	— 100 »
Общая убыль организмов с 6.VII по 20.IX	— 1906 »
Учтено вылетевших имаго » »	— 109 »
Учтено мертвых личинок и куколок с 6.VII по 20.IX	— 325 »
То же с поправкой на скорость разложения отмерших орга- низмов	— 774 »
Гибель от врагов (1906 — (109 + 774) = 1023)	— 1023 »

Остается неучтенной гибель от выедания молодых личинок осенней генерации, которые отродились между 1 и 20 сентября. Однако это несущественно для расчета величины продукции, так как личинки очень малы и их биомассой можно пренебречь.

Динамика популяции хирономуса Медвежьих озер рассмат-
ривалась по отдельным, характерным периодам жизненного
цикла.

1. От весеннего (июньского) отрождения молоди до начала
летнего вылета имаго.

2. Период летне-осеннего вылета имаго до начала отрожде-
ния молоди осенней генерации.

3. От максимальной численности молоди осенней генерации до конца подледного периода.

4. От конца подледного периода до завершения весеннего вылета имаго.

Динамика численности хирономуса Медвежьих озер представлена на рис. 3 и 4.

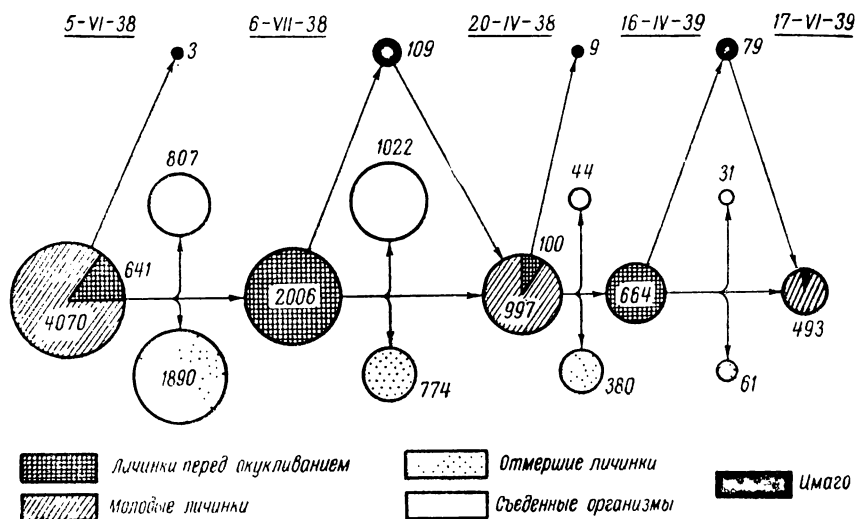


Рис. 3. Динамика численности *Ch. plumosus* в озере Малое Медвежье.

Для перехода от численности к биомассе использовали средний сухой вес личинок в разные периоды жизни популяции, т. е. все расчеты продукции производили по весу личинок, так как в последующих стадиях происходит потеря веса (табл. 8).

Таблица 8
Потеря вещества при метаморфозе *Ch. plumosus*

Стадии	Сухой вес		Калорийность 1 мг сухого вещества. кал.*
	мг	%	
Личинка перед окукливанием	5,00	100	3,954
Куколка	4,18	83,6	4,448
Имаго: самка	3,25	65,0	4,481
самец	2,66	53,2	4,165

* Определена методом хромоокислительного сжигания.

Для определения биомассы, пошедшей на образование имаго, мы пользовались весом крупных личинок, прошедших все личиночные линьки, длиной более 21 мм и сухим весом более 4 мг. Средний вес такой личинки мы умножали на количество учтенных имаго. В этом случае не было необходимости каждый раз определять вес имаго и потерю вещества при метаморфозе, как

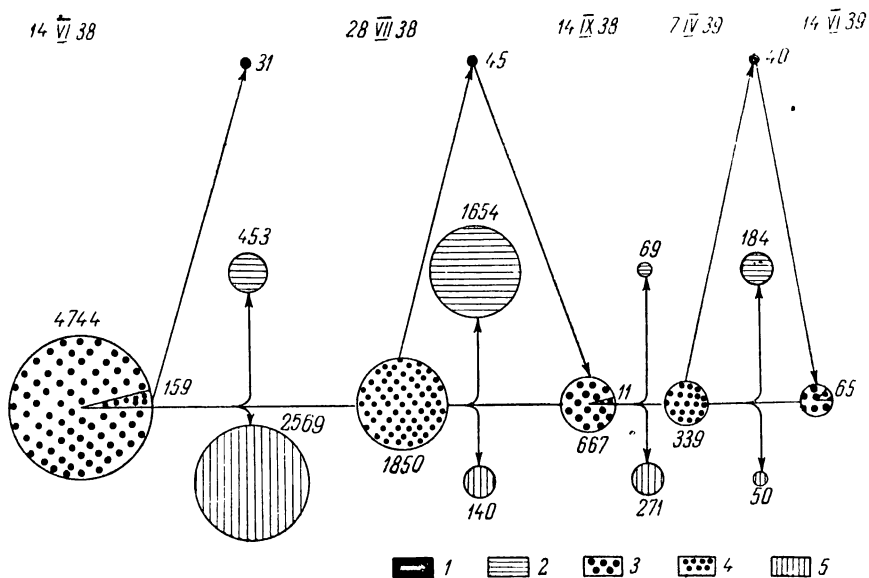


Рис. 4. Динамика численности *Ch. plumosus* в озере Большое Медвежье:

1 — имаго, 2 — съеденные организмы, 3 — молодые личинки, 4 — личинки перед окукливанием, 5 — отмершие личинки.

это делал Е. В. Боруцкий (1939). Вес отмерших индивидуумов определялся по весу живых хирономусов соответствующего размера. Биомасса погибших в результате выедания определялась как произведение численности съеденных организмов на средний вес личинок хирономуса в популяции в рассматриваемый период, так как размеры и возрастные стадии в данном случае нам были неизвестны. Суммируя биомассу личинок, из которых вывелись имаго, биомассу хирономусов, отмерших и погибших вследствие выедания, а также биомассу личинок, оставшихся на дне, и вычитая из этой суммы биомассу крупных прошлогодних личинок, которые были обнаружены в пробах в начале рассматриваемого годового цикла, мы, очевидно, улавливали как прирост в весе этих старых личинок, так и рост молодых личинок, появившихся в течение года, т. е. учитывали годовую продукцию. Эти расчеты показаны в табл. 9 и 10.

Таблица 9
Численность (N), средний вес (w), биомасса (B) и годовая продукция (P) хирономуса озера М. Медвежье¹

Показатели	5. VI—6. VII			6. VII—20. IX			20. IX—16. IV			16. IV—7. VI			5. VI 1938 17. VI 1939
	N	w	B	N	w	B	N	w	B	N	w	B	B
Остаток предыдущей генерации в начале периода	641	6,75	4,33	2006	2,30	4,61	100	6,90	0,69	664	6,13	4,07	$\frac{4,33}{X}$
Молодь новой генерации	4070	0,12	0,48	—	—	—	997	1,47	1,47	—	—	—	X
Вся популяция в начале периода	4711	1,02	4,81	2006	2,30	4,61	1097	1,97	2,16	664	6,13	4,07	X
Популяция в конце периода	2006	2,30	4,61	100	6,90	0,69	664	6,13	4,07	493	7,37	3,63	$\frac{3,63}{X}$
Имаго, вылетевшие из во- доема	3	6,80	0,02	109	5,70	0,62	9	6,08	0,05	79	6,90	0,54	1,23
Личинки и куколки, погиб- шие в процессе развития от неблагоприятных усло- вий	1890	0,58	1,10	774	2,96	2,29	380	2,77	1,05	61	7,53	0,46	4,90
Личинки и куколки, унич- тоженные хищниками	812	2,03	1,65	1023	4,60	4,70	44	4,50	0,20	31	6,80	0,21	6,76
Убыль популяции (E и B_e)	2705	1,02	2,77	1906	3,99	7,61	433	3,00	1,30	171	7,08	1,21	12,89
Остаток популяции в ко- нце года (B_l)													3,63
Сумма убыли за год и ос- татка популяции в конце года ($B_e + B_l$)													16,52
Популяция в начале года (B_0)													4,33
Продукция ($B_e + B_l$) -- — $B_0 = P$													12,19

¹ Средние на 1 м² л/ — в экз., B — в граммах, w — в миллиграммах сухого веса.

Численность (N), средний вес (w), биомасса (B) и годовая продукция (P) хирономуса озера Б. Медвежье¹

Таблица 10

Показатели	14.VI—28.VII 1938			28.VII—14.IX 1938			14.IX 1938—7.IV 1939			7.IV—14.VI 1939			14.VI 1938 14.VI 1939	
	N	w	B	N	w	B	N	w	B	N	w	B	B	
Остаток предыдущей генерации в начале периода	159	6,73	1,07	1850	3,19	5,90	11	7,27	0,08	339	5,85	1,98	$\frac{1,07}{1,07}$	
Молодь новой генерации	4744	0,46	2,21	—	—	—	667	1,30	0,87	—	—	—	X	
Вся популяция в начале периода	4903	0,67	3,28	1850	3,19	5,90	678	1,40	0,95	339	5,85	1,98	X	
Популяция в конце периода	1850	3,19	5,90	11	7,27	0,08	339	5,85	1,98	65	6,51	0,42	$\frac{0,42}{1,07}$	
Имаго, вылетевшие из водоёма	31	7,12	0,22	45	5,20	0,23	—	—	—	40	6,50	0,26	0,71	
Личинки и куколки, погибшие от неблагоприятных условий	2569	2,10	9,39	140	4,80	0,67	270	3,10	0,84	50	6,30	0,32	7,22	
Личинки и куколки, уничтоженные хищниками	453	2,37	1,07	1654	4,60	7,61	69	4,17	0,29	184	6,10	1,12	10,09	
Общая убыль популяции (E и B_e)	3053	2,19	6,68	1839	4,63	8,51	339	3,33	1,13	274	6,20	1,70	18,02	
Остаток популяции в конце года (B_l)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,42	
Сумма убыли за год и остатка популяции в конце года ($B_e + B_l$)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	18,44	
Популяция в начале года (B_0)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1,07	
Продукция популяции за год ($B_e + B_l$) — $B_0 = P$	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	17,37	

¹ Средние на 1 м² N — в экз., B — в граммах, w — в миллиграммах сухого веса.

Отношение годовой продукции хирономуса к летней биомассе перед вылетом имаго ($P/B_{\text{лп}}$) оказалось для Медвежьих озер близким к аналогичным коэффициентам, полученным другими авторами (табл. 11).

Таблица 11

Годовая продукция и P/B -коэффициенты *Chironomus* в разных озерах

Озеро	Годовая продукция (P), г/м ² (сырой вес)	Летняя биомасса (B), г/м ² (сырой вес)	P/B	Автор
Белое	34,70	14,63	2,4	Боруцкий (1939)
Б. Медвежье	106,30	35,80	3	Яблонская
М. Медвежье	76,20	28,80	2,6	Яблонская
Цыганское	4,67	15,80	3,4	Кирпиченко (1939)
Подборное	2,27	5,97	2,6	
57 германских озер	15—16	5,43	3	Лундбек (1926)

Из общей продукции хирономуса и остатка биомассы от прошлого года на долю рыб и других потребителей в озере М. Медвежье приходилось 41%, в озере В. Медвежьем — 55% и в озере Белое — 27% (по Боруцкому, 1939).

Литература

- Боруцкий Е. В. 1935. Вертикальное распределение бентоса в толще озерных отложений и значение этого фактора в оценке кормности водоемов.— Тр. Лимн. ст. в Косине, 20: 129—147.
 — 1939 а. Динамика биомассы *Chironomus plumosus* профундали Белого озера.— Тр. Лимн. ст. в Косине, 22: 196—216.
 — 1939 б. Определение продуктивности бентоса озер путем изучения динамики биомассы. Докт. дисс. МГУ.
 — 1946. К вопросу о годовых колебаниях весенней биомассы бентоса озер.— Зоол. ж., 25, 5: 427—439.
 Кирпиченко М. Я. 1939. Донне тваринне населення заплавних водойм р. Дніпра.— Тр. Гидробиол. ст. АН УССР, 19: 3—83.
 Яблонская Е. А. 1947. Определение продукции *Chironomus plumosus* Медвежьих озер. Канд. дисс. М.

О ПРОДУКЦИИ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ СЕВЕРОКАСПИЙСКОГО БЕНТОСА

В. Ф. Осадчих и Е. А. Яблонская

(КаспНИРХ, ВНИРО)

В своей монографии по питанию каспийских рыб А. А. Шорыгин (1952) попытался рассчитать минимальную (без естественной смертности) величину продукции кормовых организмов в Северном Каспии по их биомассе в конце периода откорма и данным о суммарном потреблении этих организмов рыбами. Последнее было рассчитано с помощью ориентировочно оцененных величин запасов рыб и их годовых рационов, которые были получены в эксперименте.

Вычисленные Шорыгиным P/B -коэффициенты колебались в пределах от 0,76 (декоподы) до 37 (кумацеи). Средний P/B -коэффициент для зообентоса Северного Каспия оказался равным 4. В последние 30 лет в Северном Каспии проводятся регулярные наблюдения за состоянием бентоса с целью оценки условий откорма важнейших промысловых рыб Каспийского бассейна. Для этого ежегодно выполняются дночерпательные работы по сетке из 130—150 постоянных станций. Обычно такие наблюдения проводят в апреле, июне и октябре. В 1958 г. бентос был собран ежемесячно с апреля по октябрь по единой сетке станций. Бентос собирали дночерпателем «Океан» площадью $1/10 \text{ м}^2$, промывку собы грунта производили через сито из шелкового мельничного газа № 16. Животных фиксировали 4%-ным формалином. В лаборатории определяли вид, размер и сырой вес всех обнаруженных в пробе организмов зообентоса. При этом выяснилось, что для организмов с коротким жизненным циклом эти материалы можно использовать для определения (приблизленно) величин продукции. Такая попытка была сделана для моллюска *Adacna vitrea* (Ostr.) и амфиподы *Corophium nobile* Sars.

Адакна и корофиум относятся к комплексу прибрежных и слабосоленатоватых форм (Виноградов, 1959), поселения этих видов расположены в местах интенсивного нагула молоди и взрослых бентосоядных рыб (Шорыгин, 1952).

Ниже представлены основные материалы, использованные для расчета продукции, и сам ход расчетов. Из табл. 1 следует, что массовое оседание молоди адакны происходит в июне и продолжается с меньшей интенсивностью в последующие месяцы. Одновременно происходит уменьшение численности моллюсков прошлогодней генерации. Все моллюски длиной до 5 мм в июне были отнесены к молодому поколению 1958 г. В последующие ме-

Таблица I

Численность возрастных групп и средний вес *Adaspa vitrea* Северного Каспия в 1958 г.

Длина, мм	Численность, тыс. экз./га					Средний вес 1 экз., мг								
	апрель	май	июнь	июль	август	сентябрь	октябрь	апрель	май	июнь	июль	август	сентябрь	октябрь
3	2,4	0	2315,3	1084,0	352,4	375,6	86,1	2	—	1	1	2	1	1
3—5	0,4	0,5	279,8	718,3	309,9	297,5	68,9	5	5	5	7	8	8	9
5—7	8,4	9,2	5,3	240,9	205,9	218,3	93,2	27	28	28	21	26	24	26
7—9	12,2	18,8	7,9	105,1	59,4	92,0	62,2	58	58	59	58	63	50	56
9—11	34,3	33,1	10,6	26,3	36,6	46,0	42,0	95	122	87	112	122	124	132
11—13	26,5	18,8	7,9	4,4	21,8	22,5	37,8	171	195	177	155	207	204	223
13—15	9,8	16,1	5,3	4,4	3,0	13,9	21,8	301	240	311	355	316	308	327
15—17	7,8	11,5	5,3	4,4	1,0	3,2	6,3	414	465	422	362	400	424	409
17—19	6,8	7,8	2,6	2,2	0	0	1,7	694	635	468	460	—	—	690
19—21	0,4	4,1	0	0	0	1,0	0	730	700	—	700	—	500	—
21—23	1,0	0	0	0	0	0	0	1175	—	—	1070	—	—	—

сяцы за вновь отродившуюся молодь адакны мы принимали двустворок длиной менее 3 мм. Уже в июле в результате интенсивного роста молодое поколение рождения 1958 г. смешивается с остатком наиболее мелких особей прошлогодней генерации, что видно по увеличению численности всех размерных групп моллюсков длиной до 11 мм по сравнению с июнем (табл. 1).

Продукция адакны определялась по принципу Бойсен-Иенсена (1919) и формуле

$$P = B_e + B_r - B_0,$$

где P — продукция; B_e — биомасса убыли популяции за май — октябрь; B_r — биомасса остатка популяции в октябре; B_0 — биомасса популяции в апреле.

Расчет убыли численности за месяц производился по формуле

$$N_1 - (N_2 - N_0) = E_n,$$

где E_n — убыль численности за месяц; N_1 — общая численность популяции в данном месяце; N_2 — общая численность популяции через месяц; N_0 — численность вновь отродившейся молодежи в течение месяца.

Например, в мае популяция состояла из крупных моллюсков поколения 1957 г., численность их (в тыс. экз./га) равнялась 120 единицам. В июне численность возросла до 2640 единиц, в том числе молодь поколения 1958 г. составила 2595,1 единицы (адакны длиной до 5 мм). Остаток моллюсков поколения 1957 г. в июне составил 2640 (N_2) — 2595,1 (N_0) = 44,9 тыс. ед. Отсюда убыль численности адакны поколения 1957 г. с мая по июнь составила 120 — 44,9 = 75,1 тыс. ед.

Для перехода от численности к биомассе убыли пользовались средним весом моллюсков для рассматриваемого периода (месяца), который рассчитывали по следующей формуле:

$$\left(\frac{B_1}{N_1} + \frac{B_2 - B_0}{N_2 - N_0} \right) : 2,$$

где B_1 и N_1 — биомасса и численность популяции в данном месяце; B_2 и N_2 — биомасса и численность популяции через месяц; B_0 и N_0 — биомасса и численность отродившейся молодежи.

Расчеты могут быть показаны на вышерассмотренном примере для мая и июня.

По данным о численности размерных групп и среднему весу моллюсков разной длины (табл. 1) легко вычислить биомассу всей популяции, средний вес особи в популяции, а также средний вес моллюсков любых размерных групп.

Например, для поколения 1957 г. за май и июнь:

	Численность	Биомасса	Средний вес 1 экз.
Май	120 тыс. экз./га	25,7 кг/га	214,1 мг
Июнь	44,9 (2640—2595,1)	8,0 (11,7—3,7)	179,0
Убыль с мая по июнь	75,1	14,76	196,5
		$(75,1 \times 196,5)$	$\frac{(214,1 + 179,0)}{2}$

Аналогичные расчеты представлены в табл. 2.

Т а б л и ц а 2

Расчет биомассы убыли адакны за май — октябрь

Месяц	Вся популяция			Остаток (общая численность без молоди)			Убыль		
	тыс. экз./га	кг/га	средний вес 1 экз., мг	тыс. экз./га	кг/га	средний вес 1 экз., мг	тыс. экз./га	кг/га	средний вес 1 экз., мг
Апрель	110	21,1	191,8						
Май	120	25,7	214,1						
Июнь	2640	11,7	4,4	44,9	8,0	179,0	75,1	14,76	196,5
Июль	2190	24,1	11,0	1106,0	23,0	20,8	1534,0	19,33	12,6
Август	990	22,6	22,8	637,6	21,9	32,6	1552,4	38,84	21,8
Сентябрь	1070	29,0	27,1	694,4	28,6	41,1	295,6	9,44	31,9
Октябрь	420	31,3	74,5	333,9	31,2	93,6	736,1	44,42	60,3

Всего . . . 126,79

К биомассе убыли прибавляли октябрьскую биомассу и вычитали исходную (апрельскую) биомассу: $126,79 + 31,3 - 21,1 = 136,99$ = продукция за период с апреля по октябрь. Средняя биомасса за этот же период равнялась 23,6 кг/га, а P/B -коэффициент — 5,8. Высокий коэффициент продукции соответствует интенсивному росту этого моллюска, который за 5 месяцев достигает длины 13—15 мм (см. табл. 1).

Большая часть продукции адакны выедается рыбами. Приведенные величины, конечно, дают только приближенно представление о действительных размерах продукции адакны, так как гибель молоди в период с мая по июнь не учтена и не было доста-

точно объективного критерия для выделения вновь отродившейся молоди из общей массы моллюсков, обнаруженных в пробе бентоса.

Корофиум (*Corophium nobile*) образует в Северном Каспии одну генерацию в год, с единовременным и коротким периодом размножения. Взрослые рачки после размножения в мае гибнут, а отродившаяся молодь интенсивно растет (табл. 3). Совершенно аналогичные данные были получены и в 1962 г. В мае в пробах бентоса всегда встречаются отнерестовавшие отмирающие взрослые корофиумы и масса очень мелкой молоди.

Таблица 3

*Изменение возрастного состава популяции C. nobile
Северного Каспия в 1958 г., %*

Месяц	Длина, мм											
	до 1	1-2	2-3	3-4	4-5	5-6	6-7	7-8	8-9	9-10	10-11	11-12
IV	0	0	0	0	0	0	9	24	29	27	8	2
V	0	82	15	0	0	0	0	0	<1	<1	2	<1
VI	0	0	0	66	34	0	0	0	0	0	0	0
VII	0	0	0	0	42	58	0	0	0	0	0	0
VIII	0	0	0	0	0	2	64	34	0	0	0	0
IX	0	0	0	0	0	6	67	27	0	0	0	0
X	0	0	0	0	0	1	79	18	2	0	0	0

После достижения максимума численности в мае в последующее время происходит ее сокращение из-за выедания корофиид рыбами. Биомасса увеличивается, так как возрастает индивидуальный вес рачков (табл. 4).

Таблица 4

*Изменение численности, биомассы и среднего
веса Corophium nobile*

Месяц	Численность, экз./м ²	Биомасса, мг/м ²	Средний вес 1 экз., мг
Апрель	92	1265,0	13,75
Май	482	72,3	0,15
Июнь	374	589,0	1,57
Октябрь	87	1137,0	13,07

Используя эти данные и сведения об изменении возрастного состава популяции (табл. 3), можно составить график роста (рис. 1) и изменения численности одного поколения корофиума, как это рекомендуют Грезе (1951), Бекман и Меншуткин (1964).

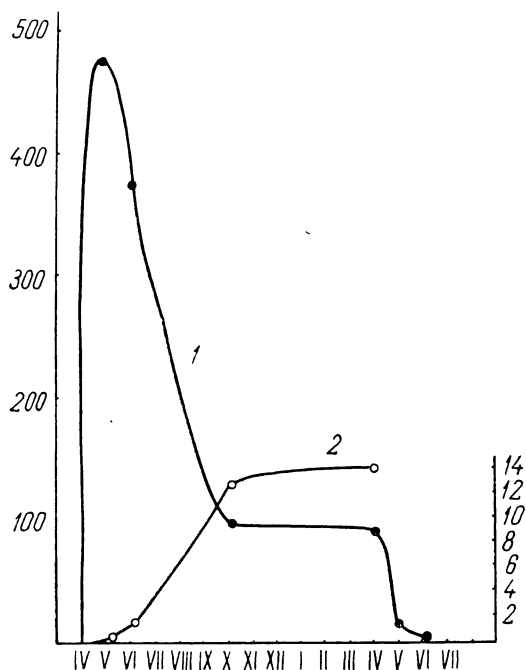


Рис. 1. Изменение численности и среднего веса в течение года:

1 — численность в экземплярах на кв. метр, 2 — средний вес 1 экз. в миллиграммах.

Снимая с кривых (рис. 1) значения численности и среднего веса, легко рассчитать продукцию одного поколения как сумму биомассы элиминированных за период от максимума численности до гибели взрослых самцов и самок (табл. 5).

Судя по табл. 4 весенняя и осенняя численность популяции близки, т. е. убыль популяции за зиму незначительна. Поэтому произведение величины осенней численности рачков на их средний вес в апреле может дать приближенное представление о биомассе погибающих после размножения самцов и самок. В нашем случае это будет $87 \times 13,75 = 1196,2$ мг.

Таблица 5

Биомасса убыли корофиума за май—октябрь

Месяц	Численность, экз./м ²	Биомасса, мг/м ²	Убыль численности, экз./м ²	Средний вес 1 экз., мг	Биомасса убыли, мг/м ²
Апрель	92	1265,0			
Май	482	72,3			
Июнь	374	589,0	108	0,80	86,4
Июль	296	1313,6	78	2,70	210,6
Август	206	1359,6	90	5,40	486,0
Сентябрь	138	1311,0	68	8,10	550,8
Октябрь	87	1137,0	51	11,20	571,2
Средняя . . . 1006,8			Всего . . . 1905,0		

Сумма биомассы убыли за период с мая по октябрь и биомассы взрослых корофид дает величину продукции популяции за год, которая равна в данном случае 3101,2 мг, или 3,1 г/м². Средняя за этот же период биомасса *C. nobile* составляет 1 г/м², откуда следует, что P/B равно 3.

Полученные коэффициенты продукции лежат в пределах колебаний величин, рассчитанных А. А. Шорыгиным (1952). Для адакны коэффициенты P/B оказались близкими (5,8 и 4,6 по Шорыгину), для *C. nobile* наши расчеты дали величину P/B значительно более низкую, чем коэффициент, рассчитанный Шорыгиным для всех видов корофид, равный 16.

Литература

- Бекман М. Ю., Меншуткин В. В. 1964. Анализ процесса продуцирования у популяций простейшей структуры.— Ж. общ. биол., 25, 3: 177—187.
- Виноградов Л. Г. 1959. Многолетние изменения северокаспийского бентоса.— Тр. ВНИРО, 38: 98—126.
- Грезе В. Н. 1951. Продукция *Pontoporeia affinis* и методы ее определения.— Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва, 3: 33—43.
- Шорыгин А. А. 1952. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. М.
- Boysen-Jensen P. 1919. Valuation of the Limfjord I Studies on the Fish. Food in the Limfjord 1909—1917. Rep. of the Danish Biol. St., XXVI.

ПРОДУКЦИЯ ХИРОНОМИД УЧИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Н. Ю. Соколова

(Московский государственный университет)

Для определения продукции хирономид была использована методика Е. В. Боруцкого (1939), т. е. анализировалась динамика численности и биомассы личинок, их гибель, проводился учет вылетов имаго и количества отложенных яицекладок. В дополнение к методике Боруцкого нами учитывалась также сезонная динамика численности личинок младших возрастных стадий в микробентосе.

Непосредственные исследования продукции хирономид производились с 1962 по 1966 г., им предшествовало многолетнее изучение метаморфоза и биологии массовых видов автором и группой аспирантов и студентов (Базь, 1959; Калугина, 1959, 1960; Коренева-Мурагина, 1957, 1959 а и б, 1960; Соколова, 1959 а, 1961; Соколова и Коренева, 1959; Силлина, 1959). К началу работ в августе 1962 г. была проведена очередная съемка бентоса, в результате которой установлены ареалы отдельных видов хирономид и очерчены границы донных биоценозов. Местоположение наиболее характерных для данного водоема станций закрепили буйками с подвешенными к ним ловушками и кладкоуловителями. Буйки были поставлены в открытой части водохранилища (фауна хирономид макрофитов и защищенных заливов учтена не была) на глубинах 0,5—0,7; 2; 3; 5; 7; 10; 12; 15 м.

Как показали наши наблюдения, достоверность уловов ловушек и кладкоуловителей зависит от конструкции буйков, которая должна удовлетворять следующим требованиям: 1) надводная часть буйка должна быть маленьких размеров, чтобы не привлекать насекомых к твердому субстрату для откладки яиц; 2) ловушки должны быть опущены под воду достаточно низко, чтобы уменьшить амплитуду их колебания при волнении.

Таким требованиям отвечает конструкция буйка, предложенная А. В. Францевым (рис. 1). Кладкоуловитель и ловушка имеют коническую форму с площадью широкого отверстия конуса 0,25—0,5 м², сделаны из латунной сетки с ячейей — 0,5—0,6 мм (кладкоуловитель может быть из капронового сита). Ловушка увенчана стеклянной ловушкой Е. В. Боруцкого

(1955), к кладкоуловителю привязана склянка. Ловушки и кладкоуловители следует периодически вынимать из воды и обсушивать во избежание появления обрастаний. Мы, как правило, проверяли ловушки и кладкоуловители ежедневно.

Вблизи буйков пробы брались утяжеленным дночерпателем Экмана-Берджи, по 2—3 пробы на каждой станции. С июня по сентябрь пробы брались каждую неделю, осенью и весной — по 2 раза в месяц, зимой — 2—3 раза за сезон. В районе буйка была установлена определенная последовательность во взятии дночерпательных серий, с тем чтобы прибор не попадал вторично в одно и то же место. Пробы микробентоса летом брали два раза в месяц, осенью, весной и зимой — значительно реже.

Личинок после осторожной промывки грунта из дночерпательных проб выбирали, определяли, измеряли под биноклем и взвешивали на торзионных весах по видам и возрастам, после чего определяли их сухой вес. Для этого выбранных из проб личинок содержали в бюксах в термостате при температуре 60° С до достижения ими постоянного веса и взвешивали на аналитических весах. Мертвые особи из дночерпательных проб учитывались отдельно. Сухой вес личинок из микробентоса вычисляли исходя из соотношения $P/l^3 = \text{const}$ (Константинов, 1962) и по индексам устанавливали сперва сырой вес, а, разделив его на 5 (сухой вес, в среднем, меньше сырого в 5 раз), — сухой вес личинок. Вес яйца приравнивали к весу однодневной личинки.

При делении суммарной биомассы личинок (согласно перемножению данных отдельных станций на площадь дна в пределах ареала вида) на их суммарную численность мы получали средний вес особи популяции вида. Такой прием позволял уменьшить ошибку количественных результатов, механически увеличивая число дночерпателей, так как учитывались при этих расчетах все станции, где были встречены личинки исследуемого вида. Кроме того, исключалось влияние миграций личинок, так как популяция рассматривалась в целом во всем водоеме. Все расчеты и конечные результаты даны в сухом весе.

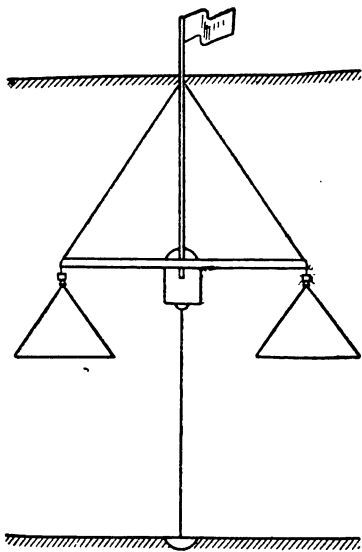


Рис. 1. Эскиз буя.

В основу расчетов продукции хирономид был положен принцип Бойсен-Иенсена (1919). В отличие от вычислений продукции хирономид по методу Боруцкого в этом случае за исходный момент было принято не максимальное количество личинок перед вылетом имаго, а количество отложенных яиц, т. е. не один из последних периодов завершения жизненного цикла, а его начало. Учет численности личинок младшего возраста позволил вычислить продукцию хирономид в те отрезки времени, когда происходит увеличение численности личинок вследствие перехода их из младшего, неучитываемого обычными методами, возраста в старший, а также продукцию мелких видов хирономид.

Расчет продукции (P) включает следующие элементы: количество отложенных яиц, рост вылупившихся личинок, элиминацию и отход вещества при метаморфозе (a). Элиминация состоит из вылета имаго L , выедания рыбой и хищными беспозвоночными (E), гибели от других причин (при линьке, от неблагоприятных условий — M). Расчет продукции мы производили по периодам, на которые разбивали жизненный цикл вида. Чем короче был период, тем точнее расчет. Элиминацию численности и биомассы личинок вычисляли за каждый период отдельно. Элиминация биомассы рассчитывалась по формуле Бойсен-Иенсена

$$(N_1 - N_2) \frac{\omega_1 + \omega_2}{2},$$

где N_1 — численность личинок в начале периода; N_2 — численность личинок в конце периода; ω_1 — средний вес особи популяции в начале периода (допускаем, что за короткие отрезки времени не будет большой ошибки считать рост личинок близким к прямолинейному); ω_2 — средний вес особи популяции в конце периода. При расчете элиминации биомассы при этом учитывался и рост личинок.

Для вычисления убыли личинок вследствие гибели их от неблагоприятных экологических условий и при линьке (M) определяли, какой процент составляли мертвые личинки от общего количества личинок в сериях дночерпательных проб за исследуемый период. После этого устанавливали, какую величину составляет этот процент от общего количества элиминированных за данный период личинок. Элиминация за счет выедания E определялась как разность между численностью личинок в начале и в конце периода за вычетом гибели от других причин и вылета.

Отход вещества при вылуплении комаров (a) вычисляли по Яблонской (1947), т. е. по весу зрелой личинки, близкой к окукливанию, приняв по своим и литературным данным, что при окукливании личинки и при вылуплении из куколки имаго теряется 30% ее сухого веса — 30% ($L + M_i$) ω_p (отход вещества при линьках между другими возрастными стадиями отдельно не учитывался и вошел в расчеты элиминации биомассы при выеда-

нии и от других причин). Гибель куколок и комаров при метаморфозе M_i принималась условно за 13,2% от числа куколок и комаров в ловушках. Процент получен по соотношению живых и мертвых куколок и комаров в ранне-весенних уловах ловушек при каждодневной их проверке, когда из-за низкой температуры воды шансы их гибели от ненормальных условий вылупления комаров в ловушках сравнительно с природными были наименьшими.

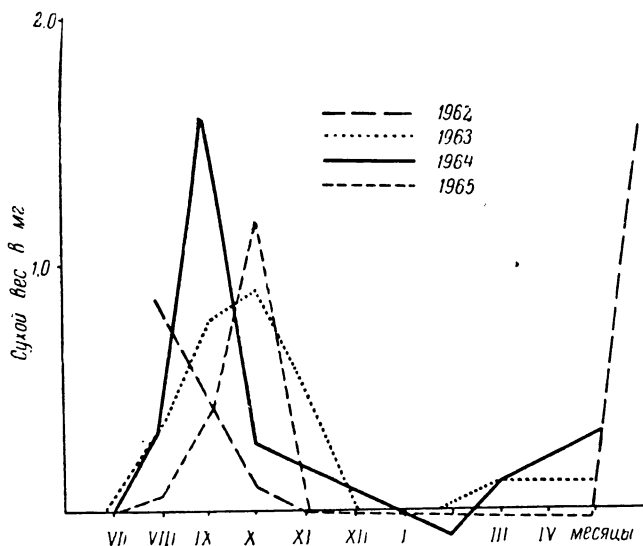


Рис. 2. Абсолютный прирост веса личинок *Chironomus anthracinus* (в мг сухого веса в среднем на одну особь).

Когда личинки очень малы, невозможно учесть мертвых личинок непосредственно в пробах, а следовательно, нельзя при вычислении элиминации разграничить выедание и элиминацию от других причин. В таких случаях оба элемента элиминации мы объединяем. К сожалению, нам удалось определить продукцию не у всех видов. Так, например, мы определяли продукцию сборной группы *Procladius* (*Procladius ferrugineus* Kieff., *P. choreus* Meig., *P. nigriventris* Kieff., *Psilotanytus rufovittatus* v. d. Wulp.) без разделения на виды в связи с тем, что на младших возрастных стадиях личинки морфологически неразличимы. Также пришлось нам объединить продукцию массовых видов *Tanytarsini* (в основном это *Cladotanytarsus mancus* Walk, *C. atridorsum* Kieff., *T. holochlorus* Edw., *T. eminulus* Walk), поскольку нельзя было непосредственным взвешиванием личинок из проб установить сухой вес представителей отдельных видов. Кроме

вышеперечисленных, была определена продукция следующих видов: *Chironomus anthracinus* Zett., *Ch. plumosus* L., *Lauterborniella brachylabis* Edw., *Polypedium nubeculosum* Meig., *P. biere-natum* Schrnk., *Limnochironomus pulsus* var. *objectans* Walk., *Microtendipes pedellus* Deg., *Cryptochironomus ex gr. defectus* Kieff., *Psilotanypus imicola* Kieff.

При разбивке жизненного цикла вида на отдельные периоды мы руководствовались определенными вехами в его биологии.

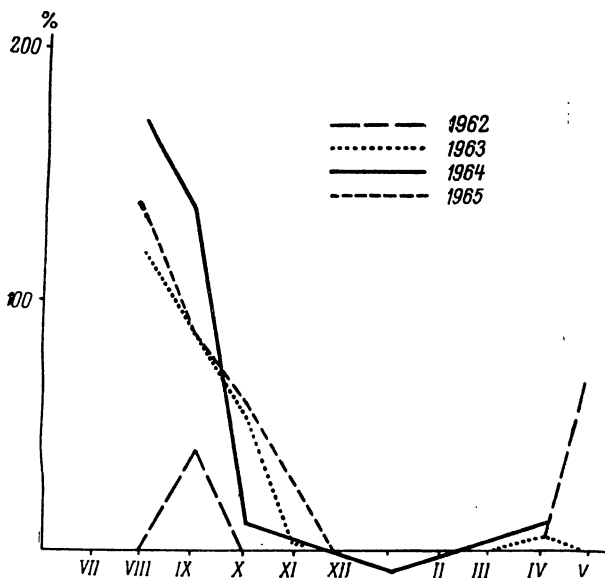


Рис. 3. Относительный прирост сухого веса личинок *Ch. anthracinus* по формуле Броди: $R = \frac{c \cdot 100}{\frac{1}{2} (w_1 + w_2)}$;

c — средний абсолютный прирост; w_1 — вес начальный;
 w_2 — вес конечный.

Так, например, как и в датских водоемах по исследованиям Ионассона (1961, 1965), так и в Учинском водохранилище в течение всех лет исследований наиболее интенсивный рост (в сухом весе) у личинок *Ch. anthracinus* происходит осенью (в сентябре — октябре), зимой роста или нет или даже наблюдается снижение среднего сухого веса личинок при неизменности сырого веса, а весной опять имеет место небольшое приращение веса перед резким его снижением при окукливании (рис. 2, 3, 4).

Чем больше был рост личинок осенью, тем меньше он оказывался весной. Кривая роста в 1962 г. отклонялась от остальных лет. Холодным и дождливым летом 1962 г. рост личинок был

очень замедленным, более интенсивный рост начался еще в августе, однако абсолютный прирост оказался незначительным. Он достиг наибольшей величины в необычный для этого вида месяц — в июне следующего года, тогда как в нормальные по метеорологическим условиям годы к концу мая уже заканчи-

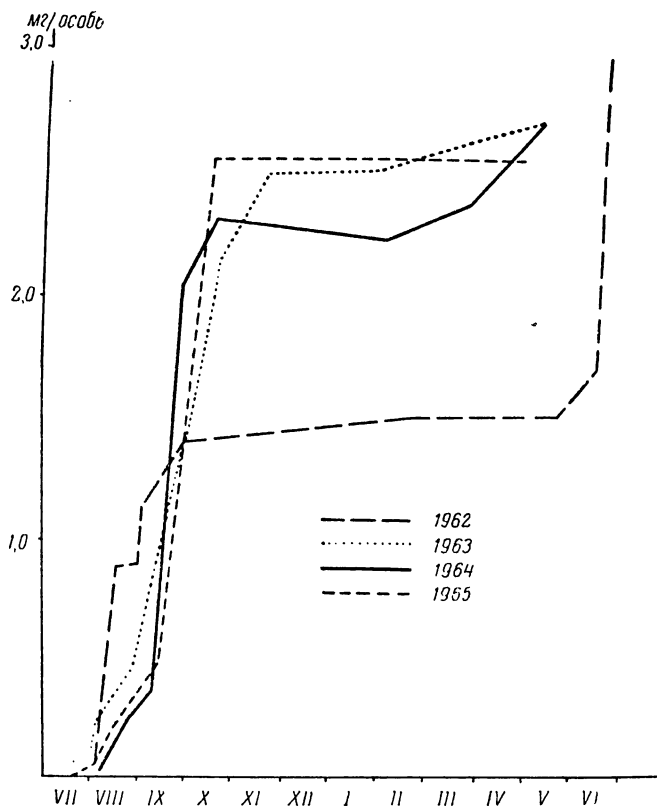


Рис. 4. Весовой рост личинок *Chironomus anthracinus* (в мг сухого веса в среднем на одну особь).

вается вылет имаго. Следовательно, по сухому весу личинок осенью оказалось возможным предсказать, как рано произойдет вылет имаго на следующий год.

Такой же интенсивный рост наблюдался у личинок *Procladius* примерно за две недели до массового вылета имаго. Если бы мы не учли этого интенсивного кратковременного роста, расчеты продукции оказались бы сильно завышенными.

Для видов, имеющих одну генерацию в год с нерастянутыми сроками размножения, расчет продукции наиболее прост. Пример расчета продукции *Ch. anthracinus* приведен в табл. 1.

Таблица 1

Расчет продукции Chironomus anthracinus

Период	Индекс периода	Число особей к концу периода N , млн. экз.	Количество отмерших M , млн. экз.	Элиминация в числе особей F , млн. экз.	Сухой вес 1 особи к концу периода w , мг	Средний сухой вес особи за период $\bar{w}$, мг	Биомасса отмерших особей Mw , кг	Элиминация биомассы, Ew , кг
Яйца	0	47544	—	—	0,00014	—	—	—
От откладки яиц до появления молоди	1	22363	?	25180 ¹	0,051	0,025	?	630 ¹
От появления молоди до периода осеннего роста	2	2729	373	19261	0,37	0,21	78,34	4045
Осенний рост	3	1214	0	1515	2,14	1,25	0	1894
От осени до вылета имаго	4	978,7	25,86	209	2,7	2,42	62,58	506
Период вылета имаго		240,7 ²	36,6 ³	701	1,6 ⁴	2,7 ⁵	58,54 ⁶	1974 ⁷
Яйца	—	17094	—	—	0,00014			
Всего . . .							199,46	9049

¹ Вместе с мертвыми, т. е. $(E_1 + M_1) = (N_0 - N_1)$ и $(E_1 + M_1) w$.

² Количество вылетевших имаго.

³ Количество куколок, погибших при вылуплении имаго.

⁴ Вес имаго — w_i .

⁵ Вес куколки — $w_p = w_4$.

⁶ Вес мертвых имаго $M_i = 36,59 \cdot 1,6 = 58,54$.

⁷ $1974 = 978,7 \cdot 2,7 - 240,7 \cdot 1,6 - 36,6 \cdot 1,6 = 224,6$; 224,6 — потери вещества при метаморфозе, равные, по Е. А. Яблонской (1947), 30% веса куколки: $0,3 (241 + 36,6 \cdot 2,7) = 224,6$.

$E_n = N_{n-1} - N_n - M$, например, $= 22363 - 2729 - 373 = 19261$.

$$w_n = \frac{\bar{w}_{n-1} + w_n}{2}, \text{ например, } = \frac{0,051 + 0,37}{2} = 0,21.$$

Точно таким же способом производили расчет продукции видов, имеющих 2 четкие генерации в год. Сложнее и, видимо, с большей ошибкой была рассчитана продукция видов с растянутым вылетом и сроками откладки яиц. В связи с растянутостью периода размножения ко времени вылета осенней генерации в бентосе имеется всегда некоторая часть личинок еще весенне-

летней генерации. При вычислении продукции в таком случае приходится вести двойной расчет — для более крупных и для более мелких личинок, руководствуясь интенсивностью роста их при данных температурных условиях в водоеме.

Таблица 2

Продукция массовых видов хирономид в Учинском водохранилище за год и P/B -коэффициенты¹

Вид	P кг сух. веса/га		P/B среднегод.		P/B макс.	
	с 1963 по 1964	с 1964 по 1965	с 1963 по 1964	с 1964 по 1965	с 1963 по 1964	с 1964 по 1965
<i>Ch. anthracinus</i>	5,39	4,84	4,5	2,9	2,3	1,5
<i>Ch. plumosus</i>	5,92	6,25	8,8	6,8	2,8	1,3
<i>Procladius</i>	4,61	6,85	18,2	26,8	3,3	5,0
<i>Tanytarsus</i>	1,60	1,37	36,5	32,7	2,8	4,1
<i>Polypedilum nubeculosum</i>	0,63	1,03	10,0	6,2	3,6	1,6
<i>Microtendipes pedellus</i>	0,93	1,09	10,6	14,0	2,4	4,3
<i>Limnochironomus pulsus</i>	0,86	0,69	16,2	24,0	2,3	5,1
<i>Psilotanytus imicola</i>	0,39	0,81	5,9	4,8	2,9	1,9
<i>Lauterborniella brachyla</i>	0,31	0,27	15,7	12,2	2,3	2,7
<i>Polypedilum bicrenatum</i>	0,27	0,23	16,7	17,6	3,0	3,8

¹ В знаменателе P/B в первых двух столбцах дана среднегодовая биомасса, рассчитанная точно за тот же промежуток времени, что и продукция, во вторых двух столбцах дана сумма величин максимумов биомассы за этот же период.

Продукция хирономид, рассчитанная вышеуказанным способом в среднем на всю площадь водохранилища (без учета зарослей макрофитов) примерно за год, — от времени откладки яиц перезимовавшей генерацией и начала развития весенне-летней популяции до времени откладки яиц следующей перезимовавшей генерацией, приведена в табл. 2.

Как следует из приведенной таблицы, наибольшие величины продукции имеют *Chironomus* и *Procladius*, которые в целом составляют $\frac{3}{4}$ валовой продукции хирономид Учинского водохранилища.

Соответственно тому промежутку времени, за который вычислялась продукция отдельных видов хирономид, была определена и их среднегодовая биомасса. Вследствие неравноценности

числа проб в разные сезоны для вычисления среднегодовой биомассы мы находили средневзвешенную биомассу за каждый сезон. Из-за того, что часть жизненного цикла у некоторых видов падает на конец лета одного года, а заканчивается он летом следующего календарного года мы вычисляли средневзвешенную биомассу за каждый соответствующий отрезок лета отдельно и сумму средних за каждый сезон делили не на 4, а на 5. Делением годовой продукции вида на его среднегодовую биомассу были получены коэффициенты P/B (см. табл. 2).

Наиболее низкими они оказались у видов с длительным жизненным циклом (одна генерация в год), обитающих в профундали — *Chironomus anthracinus* 2,9—4,5 и *Psilotanypus imicola* 4,8—5,9, несколько выше у видов, имеющих одну полную, одну частичную генерацию в год и распространенных повсеместно, но наиболее массовых в переходной области между литоралью и профундалью — *Chironomus plumosus* — 6,8—8,8, *Polypedilum nubeculosum* 6,2—10,0. Наиболее высокими P/B -коэффициентами обладают литоральные виды с коротким жизненным циклом *Tanytarsini* — 32,7—36,5, *Limnochironomus* — 16,2—24,0, *Polypedilum bicrenatum* — 6,7—7,6, *Microtendipes pedellus* — 10,6—14,0. Также высокие P/B -коэффициенты (18,2—26,8) имеет сборная группа видов *Procladius*, имеющих 1,5—2 генерации в год, у которой очень подвижные, преимущественно хищные личинки обитают повсеместно. М. Н. Касаткина (1960) показала, что у личинок хирономид в Учинском водохранилище два уровня обмена — более низкий у *Ch. anthracinus* и *Pseudochironomus prasinatus*, более высокий — у литоральных форм, обитающих в зарослях макрофитов, — у личинок *Endochironomus*, *Glyptotendipes*, *Cricotopus*. К сожалению, мы не располагаем данными по интенсивности газообмена точно тех литоральных видов, продукция которых была определена нами. Однако закономерно предположить, что уровень их обмена близок к уровню его у вышеупомянутых видов из зарослей, т. е., что он выше, чем *Ch. anthracinus*.

Для сопоставления величин продукции и P/B -коэффициента *Chironomus plumosus* в разных водоемах мы вычислили их точно таким же способом, как вычислял Боруцкий, т. е. за исходную биомассу для расчетов взяли ее максимальное значение: в 1963 г. в Учинском водохранилище это было весной перед массовым вылетом имаго, в остальные годы — осенью (табл. 3).

Продукция *Ch. plumosus* в Белом озере в 10—16 раз выше, чем в Учинском водохранилище, однако отношение ее к исходной биомассе в обоих водоемах было очень близким, хотя условия существования вида сильно отличались. Столь же сходные величины P/B -коэффициента, вычисленные аналогичным способом (по Боруцкому), были получены и для другого вида *Chironomus* Учинского водохранилища — *Chironomus anthracinus* — 2,2; 3,2; 3,7.

Таблица 3

Продукция *Chironomus plumosus* и отношение ее к исходной биомассе в Белом озере и в Учинском водохранилище (расчет продукции по Боруцкому)

Водоем	Годовая продукция, кг/га сухого веса	P/B	Автор
Белое озеро	74,4	1,9	Боруцкий
Учинское водохранилище:			
1963 г.	5,24	2,3	Соколова
1964 г.	4,61	1,9	»
1965 г.	7,13	3,7	»

Величины, характеризующие отношение продукции за время одного жизненного цикла к максимальной биомассе за этот же период с учетом продукции младших личинок, при расчетах нашим способом близки к этим коэффициентам столбца. Пределы колебаний этих коэффициентов у разных видов невелики — от 5,1 до 1,3 и во много раз меньше колебаний отношения продукции к среднегодовой биомассе (см. табл. 2). Насколько максимальные величины P/B специфичны для семейства хирономид в целом могут показать исследования на разнотипных водоемах в разных географических зонах.

В связи с тем что начало и конец жизненных циклов отдельных видов во времени не совпадают, для вычисления валовой годовой продукции хирономид мы были вынуждены прибегнуть к следующему приему расчета. Начиная с мая, принятого условно за начало года, вычисленную поэтапно продукцию каждого вида суммировали последовательно вплоть до мая следующего года. Сроки, за которые вычислялась продукция, не приходились на начало и конец жизненного цикла вида. В суммарную величину попадала часть продукции генерации предыдущего года (периода от начала мая до вылета имаго) и неполная продукция генераций (если их две) следующего года, т. е. за вычетом продукции за период от начала мая до вылета имаго в следующем календарном году.

Суммарная продукция хирономид, относящихся по характеру питания ко второму трофическому уровню, в Учинском водохранилище составила в 1963—1964 гг. около 20 кг/га (по данным Кореновой и Извековой, некоторые виды *Procladius* и *Psilotanyris* в условиях водохранилища питаются в значительной степени водорослями, поэтому мы их продукцию условно относим поровну ко второму и третьему трофическим уровням). Обращает внимание удивительное постоянство величин продукции за оба года. В 1963 г. годовая продукция исследованных «мирных» видов хирономид составляла 18,09, а в 1964 г. — 17,39 кг/га

(табл. 4), продукция хищных видов хирономид в 1963 г.— около 4,5 кг/га, в 1964 г.— около 3,7 кг/га.

Годовая продукция исследованных нами видов хирономид второго трофического уровня в литорали (до глубины 3 м) оба

Т а б л и ц а 4

Годовая продукция хирономид Учинского водохранилища и их среднегодовая биомасса, кг/га сухого веса

Трофический уровень	Продукция		Среднегодовая биомасса	
	с 1963 по 1964	с 1964 по 1965	с 1963 по 1964	с 1964 по 1965
Второй	18,09	17,39	2,24	2,94
Третий	4,48	3,74	0,25	0,33

года была около 22 кг/га, если же округлить, присоединив продукцию немассовых видов, которую мы точно не вычисляли, то около 25 кг/га. Продукция хищных видов была около 4 кг/га, а в 1964 г.— около 3,0 кг/га (табл. 5).

Т а б л и ц а 5

Годовая продукция хирономид Учинского водохранилища по глубинным зонам, кг сухого веса/га

Трофический уровень	Литораль (до 3 м)		Переходная зона (от 3 до 7 м)		Профундаль (от 7 м и глубже)	
	с 1963 по 1964	с 1963 по 1964	с 1964 по 1965	с 1964 по 1965	с 1963 по 1964	с 1964 по 1965
Второй	22,42	21,61	10,99	10,56	20,46	18,58
Третий	3,69	3,10	3,69	3,1	5,07	4,25

В профундали продукция хирономид второго трофического уровня составила 20,5—18,6 кг/га, третьего — около 5—4 кг/га. В переходной зоне продукция значительно меньше: 11—10,6 и 3,69—3,10 кг/га соответственно.

Наиболее продуктивна мелководная зона. Если же принять во внимание продукцию хирономид из зарослей, которую мы здесь не вычисляли, а также других литоральных животных, то продуктивность этой зоны во много десятков раз превышает продуктивность глубинных зон водохранилища. Это и понятно, если учесть, что в Учинском водохранилище почти полностью отсутствует собственный водосбор, а большая часть аллохтонных взвесей, которые несутся с волжской водой, оседает в вышележащих водохранилищах. В самом Учинском водохранилище фитопланк-

тон развивается сравнительно слабо, поэтому поступление растительного детрита и развитие бактерий — основных источников пищи для большинства видов хирономид — происходит главным образом в зоне отмирания макрофитов, распространение которых ограничено узкой прибрежной полосой. Переходная зона между литоралью и профундалью наиболее бедна кормовыми ресурсами для растительноядных хирономид, так как вследствие морфометрических особенностей Учинского водохранилища более интенсивное осадконакопление наблюдается в профундали (Старикова, 1959). Продукция хирономид второго трофического уровня в литорали превышает продукцию хирономид третьего трофического уровня в 6—7 раз (пресс хищников здесь велик за счет личинок других насекомых), а в переходной зоне и в профундали — в 3—4 раза. Этим объясняется соотношение численности личинок *Procladius* и *Cryptochironomus ex gr. defectus* и «мирных» видов хирономид, составившее в 1963 г. на всех глубинах (за исключением глубин до 1 м, где личинки *Procladius* отсутствуют) в среднем за лето, пропорцию 1 «хищная»/2 «мирные» личинки. В некоторые периоды численность «хищных» личинок была даже больше, чем численность «мирных». Как мы видим (табл. 4), соотношение средней годовой биомассы и продукции хирономид этих трофических группировок обратное — среднегодовая биомасса «мирных» хирономид в 9 раз превышает таковую «хищных» личинок, а продукция — в 4 раза. Кроме того, как мы упоминали выше, роль хищничества личинок *Procladius* по отношению к своим собратьям сильно преувеличена. В природных условиях многим видам *Procladius* и *Psilotanypus* основным кормом служат водоросли (*Psilotanypus rufovittatus*), корненожки и придонные ракообразные. Пластичность питания личинок *Procladius* позволяет им процветать в водоемах с пониженной трофикой.

Продукция хирономид в Учинском водохранилище очень низка, и с годами, если судить по годовым изменениям средней биомассы личинок, она неуклонно уменьшается. В 1951 г. средняя летняя биомасса личинок хирономид для открытой части водохранилища составляла 51,8 кг/га (Соколова, 1959), в 1962 г. — всего лишь 9,2 кг/га (формалиновый вес). Основная причина снижения биомассы и продукции хирономид заключается в ухудшении трофических условий для большинства их видов. Совершается процесс постепенного олиготрофирования водохранилища, после того как окончательно затопленный почвенный покров и наземная растительность разложились поступление неорганического вещества на дно за счет местного стока и фитопланктона очень незначительно.

Большое влияние на популяцию хирономид оказывает выедание рыбами и хищными беспозвоночными. По нашим расчетам, около 80—85 % продукции хирономид выедается животными.

Наши опыты с применением малых садков (подобных тем, что употреблял Каяк (1966) для выяснения конкурентных отношений между отдельными видами хирономид) и больших садков показали, что при защите от проникновения рыбы численность хирономид значительно увеличивается по сравнению с участками дна водоема от рыбы незащищенных (1965). Около 50—60% биомассы в среднем выедается рыбой, остальное падает на хищных беспозвоночных. На долю вылетающих из водоема комаров приходится около 4—5% продукции хирономид, на элиминацию вследствие иных причин — всего лишь 10—15% продукции, это и понятно: кислородный режим в водохранилище для гидробионтов благоприятный, а остальные факторы более или менее стабильны. Колебаниям экологических факторов подвержена временами лишь узкая прибрежная полоса вследствие ее осушки и промерзания (большей частью сработка уровня происходит зимой).

Литература

- Базь Л. Г. 1959. Биология и морфология представителей рода *Microtendipes*, обитающих в водопроводном канале Учинского водохранилища. — Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва, 9: 74—84.
- Борущий Е. В. 1939. Динамика биомассы *Chironomus plumosus* профауны Белого озера. — Тр. Лимн. ст. в Косине, 22: 156—195.
- 1955. Новая ловушка для количественного учета вылетов хирономид. — Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва, 6: 223—226.
- Извекова Э. И. Питание некоторых личинок хирономид Учинского водохранилища. — Тр. Ин-та биол. внутр. вод (в печати).
- Калугина Н. С. 1959. О некоторых возрастных изменениях в строении и биологии личинок хирономид (*Diptera, Chironomidae*). — Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва, 9: 85—107.
- 1960. Систематика и биология фитофильных хирономид Учинского водохранилища. Канд. дисс. МГУ.
- Константинов А. С. 1962. Вес некоторых водных беспозвоночных как функция их линейных размеров. — Науч. докл. высшей школы, сер. биол. науки, в. 3: 17—20.
- Касаткина М. Н. 1960. Зависимость между весом и интенсивностью газообмена у экологически различных видов хирономид. — ДАН СССР, 135, 1: 182—184.
- Коренева-Мурагина Т. А. 1957. Систематика и биология *Pelopiinae* (*Diptera, Tendipedidae*) Учинского водохранилища. Канд. дисс. МГУ.
- Коренева Т. А. 1959 а. Об откладке яиц самками *Pelopiinae* в Учинском водохранилище. — Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва, 9: 108—120.
- 1959 б. Строение личинок первой возрастной стадии некоторых *Pelopiinae* (*Diptera, Tendipedidae*). — Науч. докл. высшей школы, сер. биол. науки, 1: 11—16.
- 1967. Систематика и экология *Pelopiinae* (*Diptera, Tendipedidae*) Учинского водохранилища. — Энтомол. обозр., 36, 2: 436—450.
- Силлина Ю. П. 1959. К систематике и морфологии хирономид рода *Limnochironomus*. — Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва, 9: 121—125.
- Соколова Н. Ю. 1959 а. О фауне тендипедид Учинского водохранилища и ее сезонной динамике. — Тр. VI совещ. по пробл. внутр. водоемов. М.—Л.: 287—291.
- 1959 б. Новые материалы по бентосу Учинского водохранилища (по

- исследованиям 1950—1951 гг.).—Тр. Всесоюзн. гидробиол. о-ва, 9: 53—73.
- , Коренева Т. А. 1959. Биологические циклы некоторых массовых тендипедид Учинского водохранилища и сезонная динамика численности личинок.—Бюлл. Моск. о-ва испытателей природы, отд. биол., т. 54, 2: 67—78.
- 1961. Die Entwicklung der Bodenfauna des Utscha-Wasserbeckens. Verh. Internat. Verein. Limnol., Bd. XIV: 640—642.
- 1965. Экспериментальные исследования выедания бентоса рыбой в Учинском водохранилище.—Гидробиол. ж., 1, 1: 52—61.
- 1966. Biologie der Massenarten und Produktivität der *Chironomiden* in Utscha-Stausee. Verh. Internat. Verein. Limn. Bd. XVI.
- С тарикова Н. Д. 1959. Донные отложения Учинского, Пяловского и Яхромского водохранилищ канала им. Москвы.—Тр. Всесоюзн. гидробиол. о-ва, 9: 38—52.
- Я блонская Е. А. 1947. Определение продукции личинок *Chironomus plumosus* Медвежьих озер. Канд. дисс. М.
- Boysen-Jensen P. 1919. Valuation of the Limfjord I. Studies on the Fish-Food in the Limfjord 1909—1917.—Rep. of the Danish Biol. St., 24.
- Jonasson P. M. 1961. Population dynamics in *Chironomus anthracinus* Zett. in the profundal zone Lake Esrom.—Verh. Internat. Verein. Limnol. 14: 196—303.
- 1965. Factors determining population size of *Chironomus anthracinus* Zett in Lake Esrom.—Mitt. Internat. Verein. Limnol. 13: 139—162.
- К а ж а к Z. 1966. Field experiment in studies on benthos density of some Mezurian lakes: Gewässer und Abwässer, H. 41/42: 150—158.

ПОТЕНЦИАЛЬНАЯ ПРОДУКЦИЯ

М. Л. Пидгайко

(Институт гидробиологии АН УССР)

Потенциальная продукция — понятие, отражающее возможности вида к размножению при отсутствии конкуренции за основные жизненно важные условия со стороны других животных и при благоприятной абioticкой среде. Потенциальная продукция определяется генетическими качествами вида и колебания ее, проявляющиеся при колебаниях условий среды, специфичны для вида. Потенциальной продуктивностью характеризуется продуктивность вида.

Знание потенциальной продуктивности необходимо как при изучении биологии и экологии вида, так и при решении практических вопросов, например при выборе животных для акклиматизации, или при установлении предельно допустимых норм различных химических веществ, загрязняющих водоемы. Кроме того, по изменению потенциальной продуктивности можно анализировать влияние отдельных факторов на те или иные стороны биологии вида. Для определения потенциальной продукции (P_t) необходимо знание биологических параметров вида в условиях данного водоема, т. е. продолжительности созревания (от начала развития до половой зрелости — G), числа пометов (номер последнего помета у самки — n), периода времени между двумя последовательными пометами (q), числа молодых в помете (r), количества родителей (p), веса особи (w). Тогда потенциальную плодовитость гидробионтов или число потомков (F) за определенный период времени (t) можно определить по универсальной формуле (Шпет, 1965) $F_t = S_n \cdot P$, потенциальную продуктивность (P_t) за этот же период по формуле $P_t = F_t \cdot w$, где $S_n = \frac{(A_n + k)}{r}$, $k = \frac{G}{q}$, A_n — число пар детей в последнем потомстве $A_n = A_{n-1}(r + 1)$. Потенциальную плодовитость кладоцер за период, равный продолжительности жизни самки, можно определять также по уравнению

$$N = E \cdot q + S_n q^2 + S_n q^3 + S_n q^4 + S_n q^5 + \dots,$$

где N — количество потомков самки; E — количество пометов в течение жизни самки; q — количество молодых в одном помете; S_n — является суммой арифметической прогрессии ряда от 1 до

n, n_1, n_2 и т. д., при $A_1=1$ и $d=1$; n — номер помета; n, n_1, n_2 и т. д. определяются по формулам:

$$n = \frac{l-c}{b} + 1; n_1 = \frac{l-2c}{b} + 1; n_2 = \frac{l-3c}{b} + 1 \text{ и т. д.,}$$

где l — длительность жизни самки; c — период созревания (до рождения молоди); b — период между пометами. Последнее n не должно быть больше E (Пидгайко, 1965).

Определение потенциальной продукции вида не возможно без установления биологических параметров вида. Для этой цели необходимо проводить длительные индивидуальные наблюдения над животными при определенных условиях среды. Методически особенно трудно проводить работу с мелкими планктонными видами. Для этого можно рекомендовать следующую методику содержания животных в лаборатории. Цилиндрические стеклянные садки объемом 4,5 см × 3,5 см, снизу затянутые газом, устанавливаются в общих больших сосудах (типа кюветы) объемом 4—5 л. Это позволяет создавать совершенно равноценные условия жизни для нескольких популяций и вести длительные наблюдения за каждым животным в отдельности. Животные содержатся без дополнительного питания на естественном корме, содержащемся в воде из выбранного водоема, которая ежедневно меняется. Естественные колебания температуры в опыте соответствуют колебаниям температуры в водоеме. Наблюдения ведутся при помощи ручной лупы и под микроскопом. Животные пересаживаются на предметное стекло при помощи глазной пипетки. Предлагаемая методика позволяет устанавливать колебания в темпе роста, развитии и плодовитости, вызываемые как колебаниями отдельных факторов среды, так и генетической разнокачественностью организмов (например, животных разных поколений) и индивидуальными особенностями отдельных особей (Пидгайко, 1965).

Литература

- Пидгайко М. Л. 1965. Расчет биопродукции некоторых ветвистоусых ракообразных. — Вопросы гидробиологии, 336—337. М.
 — (в печати). Изучение биологии кладоцер в экспериментальных условиях. — Изв. ГосНИОРХ, 64.
 — 1967. Задачи и методы изучения зоопланктона. — Тезисы докладов к совещанию по методике гидробиол. исследований в целях рыбхоз. освоения водоемов. Л. 14—17.
 Шпет Г. И. 1965. К сравнительной продуктивности водных (и других) животных. — Ж. общ. биол., т. 26, 2.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	5
ЧАСТЬ I	
МЕТОДИКА РАСЧЕТА ВЕЛИЧИН ПРОДУКЦИИ ВОДНЫХ ЖИВОТНЫХ	
Глава I. Введение	9
1.1. Общие задачи определения продукции водных животных	9
1.2. Термины и обозначения	15
Глава 2. Биомасса и способы ее выражения	20
2.1. Определение биомассы	20
2.2. Методика определения сырого, сухого весов водных организмов и их зольности	20
2.2.1. Сырой вес :	20
2.2.2. Сухой вес	24
2.2.3. Определение золы	25
2.3. Калорийность вещества тела водных организмов и методы ее определения	26
2.3.1. Калорийность вещества тела животных	26
2.3.2. Прямая калориметрия	29
2.3.3. Методы мокрого сжигания	31
2.3.4. Расчет калорийности по химическому составу исследуемой пробы	36
2.3.5. Сравнительная оценка различных методов определения калорийности	38
2.4. Анализ органического вещества на содержание белков, жиров и углеводов	39
2.4.1. Определение белков	39
2.4.2. Определение жиров	41
2.4.3. Определение углеводов	43
Глава 3. Рост, скорость развития и плодовитость в зависимости от условий среды	45
3.1. Общие закономерности роста животных	45
3.2. Зависимость скорости развития от температуры	59
3.3. Влияние пищи и температуры на плодовитость и скорость размножения пойкилотермных животных	72
Глава 4. Методы расчета продукции видовых популяций без постоянного пополнения	78
4.1. Метод Бойсен-Менсена	78
4.2. Продукция гомотопных бентических животных	80

CONTENTS

PART I.

METHODS FOR THE ESTIMATION OF PRODUCTION IN AQUATIC ANIMALS

Chapter 1. Introduction	9
1.1. General aims in the determination of production of aquatic animals	9
1.2. Terms and symbols	15
Chapter 2. Biomass and the measures of its expression	20
2.1. Estimation of biomass	20
2.2. Methods for the estimation of wet and dry weights or aquatic organisms and their ash content	20
2.2.1. Wet weight	20
2.2.2. Dry weight	24
2.2.3. Determination of ash content	25
2.3. Caloricity of the body substance in aquatic animals and methods for its determination	26
2.3.1. Caloricity of the body substance of animals	26
2.3.2. Direct calorimetry	29
2.3.3. Methods of wet combustion	31
2.3.4. Estimation of caloricity after the chemical composition of a sample	36
2.3.5. Comparative evaluation of different methods for the determination of caloricity	38
2.4. The analysis of the organic substance for proteins, lipids and carbohydrates content	39
2.4.1. Determination of proteins	39
2.4.2. Determination of lipids	41
2.4.3. Determination of carbohydrates	43
Chapter 3. Growth, rate of development and fecundity depending on the environmental conditions	45
3.1. General on the growth of animals	45
3.2. The dependence of the rate of development on temperatures	59
3.3. The effect of food and temperatures upon the fecundity and reproduction rate of poikilothermal animals	72
Chapter 4. Methods for the estimation of production of species populations without constant recruitment	78
4.1. Boisen-Jensens method	78
4.2. Production of homotopic benthic animals	80

4.3. Продукция гетеротопных животных	86
4.4. Продукция популяций планктонных веслоногих ракообразных	95
4.5. Общие рекомендации по определению продукции популяции без постоянного пополнения	99
Глава 5. Методы определения продукции популяции с растянутым периодом размножения	108
5.1. Введение	108
5.2. Графический метод расчета продукции	115
5.2.1. Первый вариант	115
5.2.2. Второй вариант	121
5.3. Физиологический способ расчета продукции видовых популяций	126
5.4. Продукция планктонных коловраток	135
5.5. Радиоуглеродный метод определения продукции зоопланктона	141
5.6. Общие рекомендации по определению продукции популяций с растянутым периодом размножения	142
Глава 6. Место продукции видовых популяций в сообществе	144
6.1. Общие замечания	144
6.2. Примеры расчета продукции бентоса по величине его потребления рыбами	145
6.3. Расчет продукции беспозвоночных по величинам их потребления в озерах	148
6.4. Расчет продукции по величинам потребления беспозвоночных в рыбоводных прудах	153
6.5. Моделирование как средство исследования продуктивности водных сообществ	158

ЧАСТЬ II.

МАТЕРИАЛЫ ПО ОПРЕДЕЛЕНИЮ ПРОДУКЦИИ ВОДНЫХ ЖИВОТНЫХ

П. Г. Петров и ч. Биомасса и продукция зоопланктона разнотипных озер Нарочь, Мясстро и Баторино по многолетним наблюдениям	173
Ю. Э. Брегман. Рост и продукция коловратки <i>Asplanchna priodonta</i> в эвтрофном озере Дривяты	184
Э. Л. Афанасьев а. Сравнение величины продукции <i>Epischura baicalensis</i> Sars. из озера Байкал, полученной разными методами	194
В. Н. Грезе. Определение продукции популяций планктонных организмов в реках	202
Е. А. Яблонская я. Опыт применения метода Е. В. Боруцкого для определения продукции хирономид	204
В. Ф. Осадчих и Е. А. Яблонская я. О продукции некоторых видов северокаспийского бентоса	219
Н. Ю. Соколова. Продукция хирономид Учинского водохранилища	226
М. Л. Пидгайко. Потенциальная продукция	240

4.3. Production of heterotopic animals	86
4.4. Production of populations of planktonic Copepoda	95
4.5. General recommendations for the determination of production of populations without constant recruitment	99
Chapter 5. Methods for the determinations of production of populations with continuous reproduction	108
5.1. Introduction	108
5.2. Graphic method for the estimation of production	115
5.2.1. The first version	115
5.2.2. The second version	121
5.3. Physiological method for the evaluation of production of species populations	126
5.4. Production of plankton rotifers	135
5.5. C ¹⁴ method for the determination of zooplankton production	141
5.6. General recommendations for the determination of production of populations with a continuous reproduction	142
Chapter 6. The place of production of species populations in community	144
6.1. General remarks	144
6.2. The estimation of production of benthic animals after its consumption by fishes	145
6.3. The estimation of production of invertebrates after their consumption in lakes	148
6.4. The estimation of production after values of consumption of invertebrates in fish ponds	153
6.5. Mathematical models as the method for the investigation of productivity in aquatic communities	158

Part II.

Papers on the production of aquatic animals

Petrovich P. G. Biomass and production of zooplankton in Naroch, Mjastro and Batorino Lakes (many years' observations)	173
Bregman Ju. E. Growth and production of Asplanchna priodonta in the eutrophic Lake Drivjaty	184
Afanasjeva E. L. The comparison of the values of production of Epi-schura baicalensis in the Lake Baikal estimated by different methods	194
Greze V. N. The determination of the productin of plankton organisms in streams	202
Jablonskaya E. A. The application of Borutzky's method for the determination of production of Chironomids	204
Osadchikh B. F. and Jablonskaya E. A. Production of same species of the North-Kaspian benthos	219
Sokolova N. Ju. Production of Chironomids in the Utchinky reservoir	226
Pidgaiko M. L. Potential production	240

УЧЕБНИКИ И УЧЕБНЫЕ ПОСОБИЯ ИЗДАТЕЛЬСТВА «ВЫШЭЙШАЯ ШКОЛА»

КОНСТАНТИНОВ А. В., канд. биол. наук

Общая цитология

Изд. 2-е, исправл. и дополн.

Яз. русский. Объем 17 л.

Выход в свет — III кв.

Учебник для биологических факультетов университетов и педагогических институтов по одноименному курсу.

В книге изложены современные представления о клетке: химический состав и физико-химические свойства протоплазмы; общая морфология и субмикроскопическая организация клетки; органоиды клетки; проницаемость и поступление веществ в клетку; ядро и биосинтез белка в клетке; рост и деление клеток; специализация, дифференциация и старение клеток; развитие половых клеток и процесс оплодотворения; полиплоидия; цитогенетическое действие излучений и химических веществ.

Книге предпослан краткий очерк истории цитологии и клеточной теории. Во введении рассмотрены также методы цитологических исследований. Материал дается с учетом современного преобразования цитологии в связи с бурным развитием молекулярной биологии, биохимии, биофизики.

Заказы на эти книги направляйте по адресу: Минск, Железнодорожная ул., 27, «Книга — почтой». Заказы выполняются наложенным платежом.

Об оформлении и содержании книг сообщайте издательству: Минск, 30, ул. Кирова, 24, «Вышэйшая школа».

Практическое пособие по бактериофагии

Под общ. ред. канд. мед. наук И. М. Габриловича
Яз. русский. Объем 10 л.
Выход в свет — 1 кв.

Учебное пособие для биологических факультетов и медицинских институтов по курсу микробиологии.

В книге описаны современные методы исследования бактериальных вирусов. Приводятся методы выделения фагов из различных источников, изучения их морфологии, антигенных свойств, взаимодействия с бактериальной клеткой, чувствительности к инактивирующим агентам. Рассматриваются также способы концентрации и очистки фагов, изолирования фаговой нуклеиновой кислоты и фагового белка и их анализа. Кроме того, излагаются основные методы генетических исследований фагов, методы изучения лизогенных бактерий и намечаются некоторые пути прикладного использования фагов (фаготипирование и т. д.).

Заказы на эти книги направляйте по адресу: Минск, Железнодорожная ул., 27, «Книга — почтой». Заказы выполняются наложенным платежом.

Об оформлении и содержании книг сообщайте издательству: Минск, 30, ул. Кирова, 24, «Высшая школа».

МЕТОДЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПРОДУКЦИИ ВОДНЫХ ЖИВОТНЫХ. Под ред. Г. Г. Винберга. Минск, «Вышэйшая школа», 1968.

248 стр. с илл.

57 (077)

Редактор *С. Шердюкова*

Обложка *Г. Грака*

Худож. редактор *Г. Малышев*

Техн. редактор *М. Кислякова*

Корректор *В. Козлова*

АТ 03026. Сдано в набор 12/VII 1967 г. Подписано к печати 15/I 1968 г. Бумага $60 \times 90^{1/16}$, тип. № 1. Печ. л. 15,5. Уч.-изд. л. 16,83. Изд. № 67—13. Тип. зак. 397. Тираж 2000 экз. Цена 1 руб. 16 коп.

Издательство «Вышэйшая школа» Государственного комитета Совета Министров БССР по печати. Редакция литературы по естественным наукам. Минск, ул. Кирова, 24.

Типография издательства «Звезда». Минск, Ленинский пр., 79.