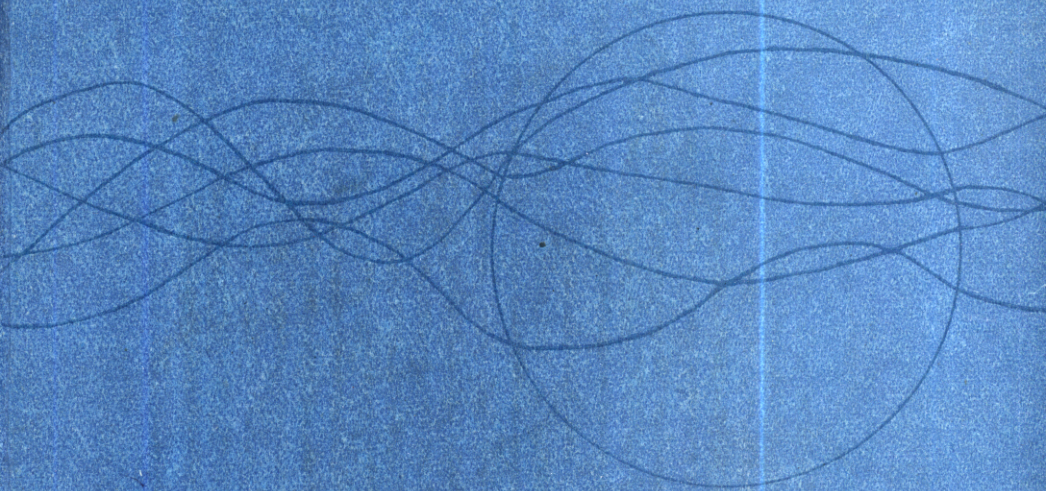


В. Е. Заика

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ ГИДРОБИОНТОВ

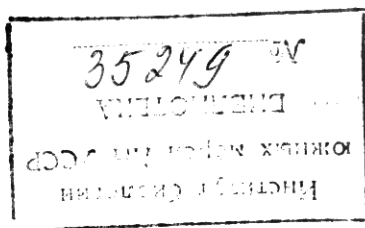


АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ
им. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

ПРОБ 98

В. Е. ЗАЙКА

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ ГИДРОБИОНТОВ



КИЕВ НАУКОВА ДУМКА 1983

УДК 577.472

Сравнительная продуктивность гидробионтов / Заика В. Е. — Киев : Наук. думка, 1983. — 208 с.

В монографии приведены данные об удельной продукции видовых популяций гидробионтов. Изложены количественные закономерности, связывающие величину удельной продукции с состоянием популяции и условиями среды. Рассмотрены материалы сравнительной продуктивности гидробионтов разных групп, показана роль продуктивности в изучении и использовании биоресурсов водоемов.

Для гидробиологов, экологов.

Ил. 45. Табл. 11. Библиогр.: с. 189—203.

Ответственный редактор *В. Н. Гресе*

Рецензенты *А. Ф. Алимов, Л. М. Суцеля*

Редакция общей биологии

З $\frac{2001050100-402}{\text{М 221 (04)-83}}$ 297-83

© Издательство «Наукова думка», 1983

Проблема продуктивности животных в природных сообществах далеко не нова. Достаточно отметить, что В. Гензен (Hensen, 1887) оценивал продукцию планктона, а П. Бойсен-Иенсен (Boysen-Jensen, 1919) на материалах по морскому бентосу дал четкое определение понятия «продукция» и метод ее расчета.

После работ П. Бойсен-Иенсена высказывания о продуктивности популяций и сообществ нередко имели расширенное и неопределенное толкование понятий «продукция» и «продуктивность», что вызвало значительную путаницу и заметное недоверие к работам этого направления. Предлагалось даже отказаться от терминов «продукция» и «продуктивность». Общая тенденция к умозрительному и «всеобъемлющему» подходу к проблеме захватила и отечественных гидробиологов, хотя исходная постановка задачи исследования продуктивности была четкой и конкретной (Зенкевич, 1931, 1934; Брочкая, Зенкевич, 1936). Многие годы недостаточно оцененной оставалась фундаментальная работа Г. Г. Винберга (1936).

Дискуссии и обсуждения проблемы продуктивности возникали в течение нескольких десятилетий, были опубликованы многочисленные обзоры (Карзинкин, 1952; Водяницкий, 1954; Davis, 1963; Макфедьен, 1965). При этом широко использовались данные о численности и биомассе популяций, но собственно продукция и $\frac{P}{B}$ -коэффициенты (отношение продукции к биомассе) разных видов оставались почти не исследованными.

Постепенно период преимущественно теоретического развития проблемы при слабой обеспеченности отдельных положений фактическими материалами сменился периодом конкретных и все более точных продукционных расчетов. Начался широкий поиск приемлемых схем расчета продукции популяций разных типов. Ряд хорошо обоснованных и обладающих необходимой точностью методов расчета продукции вошел в известное руководство «Методы определения продукции водных животных» (1968).

В гидробиологии уже к концу 60-х годов были накоплены обширные данные о продукции различных представителей водной фауны (главным образом ракообразных). Параллельно возросла необходимость теорети-

ческого обобщения полученных величин, выбора основных направлений дальнейших исследований.

Изучение продуктивности не может быть сведено к расчету продукции все большего числа различных популяций и сообществ. Многообразие видов слишком велико, чтобы можно было идти только этим путем. Именно в этом плане была написана первая книга об удельной продукции (Заика, 1972а).

Благодаря работам многих авторов (Ивлев, 1945, 1964; Зенкевич, 1951; Карзинкин, 1952; Водяницкий, 1954; Винберг, 1965; Богоров, 1966, 1967а, б) нет необходимости в обзоре истории изучения биологической продуктивности, а также в обсуждении вопросов бонитировки водоемов по уровню продуктивности.

Десятилетие, минувшее с момента выхода в свет книги «Удельная продукция водных беспозвоночных» (Заика, 1972а), добавило много новой информации по рассматриваемым вопросам. Величины удельной продукции, рассчитанные для ранее не изученных видов, показали правильность сделанных нами обобщений, позволили уточнить эмпирические зависимости. Для отдельных групп организмов впервые были получены сведения об удельной продукции. Новые материалы расширили анализ зависимостей, и в целом настоящее издание дополнено и переработано в объеме, оправдывающем более широкое название.

Часть I

ОБЩАЯ ТЕОРИЯ БИОПРОДУКТИВНОСТИ И ЗАКОНЫ ИЗМЕНЧИВОСТИ УДЕЛЬНОЙ ПРОДУКЦИИ

Глава I

ПРОДУКЦИОННЫЙ ПРОЦЕСС В БИОСИСТЕМАХ

Воспроизводство живых ресурсов и проблема биопродуктивности

Многочисленные разновидности природных ресурсов, прямо и косвенно получаемых человеком от живых организмов, обозначим понятием «живые ресурсы». Часто в качестве их синонима используют термин «биоресурсы». Однако в последние годы развивается представление об экологических ресурсах, которые также в значительной мере связаны с существованием организмов, с их функционированием в составе сложных природных экосистем. В связи с этим целесообразно термин «биоресурсы» применять к живым ресурсам, рассматривая их как источник сырья для любой отрасли производства. В отличие от этого экологические ресурсы обеспечивают общие условия среды, благоприятные для существования человека. На химический состав атмосферы и гидросферы, микроклимат, плодородие почв и вод, комфортность ландшафтных условий, помимо космических и геофизических факторов, в большой мере влияют и живые организмы.

Таким образом, живые ресурсы — более общее понятие, чем биологические ресурсы. Они относятся к числу возобновимых ресурсов. Если для невозобновимых ресурсов важнейшей характеристикой служит запас, то для возобновимых — не только запас, но и воспроизводство, возобновление.

Применительно к живым ресурсам запас обычно выражается в терминах биомассы или численности организмов. Часто из методических соображений или для облегчения сравнений пользуются энергетическим эквивалентом массы либо содержанием таких характерных для органического вещества элементов, как углерод, азот и т. п. Наконец, если исследуются отдельные разновидности биоресурсов как источники конкретных биопродуктов, то и запас может выражаться в массе или численности соответствующего продукта, например, яиц, коконов шелкопряда, шкурок, плодов, молока, меда, шерсти.

Эксплуатация живых ресурсов по своей стратегии бывает различной. Выделяют два крайних типа стратегий: срочное изъятие и длительное использование запаса при его сохранении либо наращивании. В обоих случаях целью является максимизация изъятия, но в первом — сегодняшнее изъятие, во втором — суммарное изъятие за длительный период времени (в этом случае говорят об оптимизации сегодняшнего изъятия).

Возможность применения столь различных стратегий использования живых ресурсов связана с тем, что скорость воспроизводства возобновимого ресурса прямо связана с размерами его запаса. Срочное изъятие подрывает запас, уменьшает его, при этом снижается и скорость воспроизводства ресурса. Поэтому после краткого периода интенсивной эксплуатации происходит быстрое уменьшение изъятия, а иногда и полное исчезновение данной разновидности ресурсов, т. е. популяции, вида или целой группы.

Длительное изъятие осуществляется так, чтобы запас возобновляемого ресурса не уменьшался. Для этого скорость изъятия ресурса должна быть оптимальной, а именно не превышать скорости его воспроизводства. Знание последней величины оказывается чрезвычайно важным для выбора правильного режима эксплуатации, соответствующего стратегии длительного использования ресурса. Без этого невозможен научно обоснованный переход от охоты, добычи к хозяйствованию.

Когда исследователь задается вопросом: с какой скоростью данная биосистема воспроизводит себя или производит определенный продукт, он сталкивается с проблемой биопродуктивности.

Термин «продуктивность» издавна используется в сельском хозяйстве применительно к домашним животным и культурным растениям. В общей экологии этот термин стали употреблять в более широком смысле. Во-первых, продуктивность здесь понимается не столь утилитарно и антропоцентрически. Во-вторых, понятие продуктивности, применявшееся к особям и группам особей (в крайнем случае — видам), распространили на более широкий круг биологических систем, включая сообщества различной сложности.

В сельском хозяйстве высокопродуктивной породой или культурой называют ту, что дает больше полезного продукта с точки зрения человека. В общей экологии полезность продукта не подчеркивается. По ряду причин (переориентация промышленности на новый вид сырья, изменение спроса) происходят изменения в оценке полезности одного и того же биопродукта. Такие изменения происходили, например, в отношении ряда красителей растительного и животного происхождения, перламутра, губок, благородного коралла. Использование находит большое число ранее «бесполезных» веществ биологического происхождения.

Кроме того, если экологические исследования не носят явного прикладного оттенка, то опираться на полезные для человека продукты нежелательно. Вещество (продукт) целесообразно рассматривать с точки зрения его участия в тех или иных экологических процессах, протекающих в природе (в том числе без участия человека).

Любой органический биопродукт (компонент общей продукции) находит своего потребителя в живой природе. Выпадение вещества из круговорота происходит только в результате недоступности для потенциального потребителя. Поэтому широкий экологический подход к проблеме биопродуктивности заставляет учитывать все, что производит та или иная биологическая система.

В таком объеме проблема биологической продуктивности оказывается важной для понимания воспроизводства не только био-, но и экологических ресурсов, т. е. имеет широкое общебиологическое значение. Без изучения скоростей воспроизводства отдельных звеньев сложных сообществ невозможно глубокое раскрытие картины функционирования природных экосистем. Последнее важно не только для экологов, но и для геохимиков.

В свете сегодняшних задач науки следует особо подчеркнуть связь между проблемами продуктивности и живых ресурсов. При фундаментальной разработке теории живых ресурсов и рациональной их эксплуатации основные положения теории биопродуктивности, несомненно, войдут в нее в качестве важных разделов, так как воспроизводство живых ресурсов основывается на их продуктивности.

С проблемой продуктивности тесно связаны и такие «побочные» направления проблемы ресурсов, как оценка ресурсов устойчивости и самоочищения среды. Перенос и трансформация разного рода загрязнений в природе в большой мере происходят при участии живых организмов. Скорости этих процессов определяются скоростями эколого-физиологических процессов, раскрываемыми в ходе изучения продуктивности. Что же касается устойчивости экосистем, то наиболее легко ранимыми и ключевыми звеньями являются сообщества живых организмов. Устойчивость последних также в большой мере связана с уровнем их эколого-физиологической активности.

Все сказанное свидетельствует о том, что знание законов биопродуктивности имеет большое значение для проблемы ресурсов природы. Разумеется, особенно тесная связь существует между процессами продуктивности, запросами сельского хозяйства и промысла.

Основные понятия и показатели продуктивности

Задача изучения продуктивности состоит в выяснении скорости, с которой разные биосистемы в тех или иных условиях производят (или могут производить) подобное себе вещество, используя для этого ассимилированные соединения и энергию. Любая биологическая система существует лишь при непрерывном обмене веществ с окружающей средой. Разрушение и убыль возмещаются воспроизводством массы характерного для данной системы состава.

П р о д у к т и в н о с т ь биологической системы — ее способность производить подобное себе вещество. Все биосистемы обладают продуктивностью, и системы одного типа сравнивают по уровню продуктивности (скорости продуцирования), о чем судят по величинам продукционных показателей. К основным продукционным показателям относятся продукция и удельная продукция.

П р о д у к ц и я есть все произведенное данной биосистемой за рассматриваемое время вещество с вычетом трат на обмен, независимо от того, находится ли оно в конце исследуемого периода в системе

или элиминировано. Обычно подразумевается органическое вещество, синтезированное системой, но оценка продукции чаще всего производится в терминах «живой массы», включая скелетные и другие подобные образования. Отсюда очевидно, что к продукции относят все образовавшееся в ней вещество, входящее в «живую массу» системы. Б и о п р о д у к т а м и назовем отдельные специфические компоненты общей продукции, рассматриваемые в специальных случаях.

Поскольку любая реальная биосистема воспроизводит себя непрерывно, то при количественной оценке продукции прежде всего возникает вопрос о рассматриваемом отрезке времени. Период, для которого оценивается продукция биосистемы, выбирается так, чтобы учесть особенности функционирования данной системы во времени и одновременно облегчить сравнение с другими системами.

Для детального изучения продукционного процесса в биосистеме необходимо получить информацию в масштабе времени, характерном для индивидуального существования системы и ее основных компонентов. Так, для микроорганизмов или коловраток невозможно изучать продукцию сразу за год и даже месяц, тогда как для многолетних животных такой подход вполне возможен. Но и в последнем случае изучение продукционного процесса за последовательные небольшие отрезки времени дает более детальные сведения.

С целью сравнения наиболее удобно в качестве основной единицы времени использовать сутки. В любом случае необходимо указывать какая (по времени) продукция изучается: суточная, недельная, месячная и т. п. Поскольку продукция измеряется или вычисляется за определенный период времени, принимаемый за единицу, она может одновременно рассматриваться и как скорость продукции (скорость продуцирования). В общем случае нет необходимости различать продукцию и скорость продукции, их можно рассматривать как синонимы. Но если в работе анализируется зависимость месячной продукции от характера изменчивости суточной, то последнюю иногда удобно именовать скоростью продукции, особенно в связи с математическими выкладками.

Помимо временных продукция имеет также пространственные границы. Она оценивается для биосистем либо в их естественных границах, либо в расчете на единицу пространства (объема или площади). Так, изучают продукцию популяций в их ареалах, сообществ в границах соответствующих биотопов, на квадратном метре поверхности, в кубометре воды.

У д е л ь н а я п р о д у к ц и я — продукция за единицу времени в пересчете на единицу биомассы продуцирующей биосистемы. Причем расчет удельной продукции производится обязательно на единицу средней биомассы. В зависимости от избранной единицы времени получают часовую, суточную, месячную удельную продукцию. Наиболее приемлемым сравнительным показателем является суточная удельная продукция. Сравняться могут, естественно, только системы одного типа: особи с особями, популяции с популяциями. Сравнение проводится как по величинам продукции, так и по удельной продукции.

Следует учесть, что величина продукции — функция удельной продукции и биомассы системы. Знание динамики биомассы и характера изменений удельной продукции позволяет легко оценить продукцию. Поскольку данные о биомассе системы получают почти при любом гидробиологическом исследовании, в центре внимания исследователя неизменно оказывается удельная продукция. Изучение закономерностей, определяющих уровень удельной продукции систем, является ключом к решению многих вопросов продуктивности.

Мы предпочитаем избегать термина «коэффициент $\frac{P}{B}$ », заменяя его (особенно при отнесении к суткам) термином «удельная продукция». Показатель $\frac{P}{B}$ первым использовал Р. Демоль (Demoll, 1927), имея в виду отношение продукции животных к биомассе п и щ е в ы х организмов. Коэффициент $\frac{P}{B}$ как отношение продукции к биомассе той же системы ввел Л. А. Зенкевич (1931) в период, когда были возможны лишь грубо ориентировочные оценки только годовой продукции крупных сообществ и групп, таких, как планктон, бентос, рыбы. Обозначение показателя отражало единственный возможный тогда способ его вычисления: продукцию оценивали за год, а затем делили на биомассу, получая годовую $\frac{P}{B}$. Оперируя большими промежутками времени, многие исследователи стали относить продукцию то к средней, то к начальной, то к минимальной биомассе за год. Показатели оказались несравнимыми, возникла путаница.

В настоящее время рекомендуется вычислять $\frac{P}{B}$ для возможно более кратких отрезков времени и при этом относить продукцию к средней биомассе (Методы определения..., 1968). Детализация исследований позволила установить, что суточная величина $\frac{P}{B}$ популяции представляет собой средневзвешенную величину суточных удельных весовых приростов всех особей популяции. Следовательно, о величине $\frac{P}{B}$ популяции можно судить по данным о скорости роста особей и возрастной структуре популяции. Таким образом, принципиально меняется рекомендуемая последовательность исследования продукционных показателей.

Если раньше использовали путь: биомасса — расчет продукции за год — вычисление годового $\frac{P}{B}$, то теперь ясно, что гораздо эффективнее иной путь: биомасса (динамика биомассы) — расчет суточного $\frac{P}{B}$ по данным о скорости роста и возрастной структуре — определение продукции как произведения биомассы на удельную продукцию. Знания о продуктивности системы при таком подходе оказываются гораздо более полными.

Разумеется, и сейчас во многих случаях суточную удельную продукцию приходится вычислять делением годовой величины на 365 дней. Но дело не только в способе вычисления этого показателя. При мате-

матическом моделировании оперировать с выражением $\frac{P}{B}$ неудобно. Чтобы убедиться в этом, достаточно записать равенство

$$P = B \frac{P}{B}.$$

При такой форме записи оно выглядит как простое тождество, ничего не дающее исследователю. Однако его широко используют для расчета продукции. Следовательно, мы возвращаемся к факту, что $\frac{P}{B}$ не обязательно вычислять делением продукции на биомассу, отношение может быть получено независимым путем по эколого-физиологическим данным и затем использовано для расчета продукции.

С учетом сказанного для рассматриваемого показателя мы, как и другие авторы (Водяницкий, 1954; Камшилов, 1958), использовали термин «удельная продукция», обозначив его буквой C .

Продукция и эколого-физиологический баланс биосистем

Представление о продукции (механизме ее образования и последующей судьбе, способах измерения или вычисления, количественной связи с теми или иными переменными) невозможно без понимания ее места среди элементов энергетического и вещественного баланса биосистемы. Этот баланс, согласно рассматриваемой проблеме, должен изучаться преимущественно на эколого-физиологическом уровне, поэтому назовем его эколого-физиологическим балансом.

Баланс системы на любом уровне есть равенство между входными и выходными переменными системы, основанное на законах сохранения вещества и энергии. Балансовый анализ позволяет выяснить количественное соотношение компонентов и определить ряд элементов простым вычислением, когда все другие измерены.

Изучение эколого-физиологического баланса гидробионтов резко продвинулось именно в связи с разработкой проблемы продуктивности. Балансовый анализ сейчас является одним из самых мощных инструментов исследования эколого-физиологических процессов биосистем в их взаимосвязи.

Прежде чем приступить к обсуждению эколого-физиологического баланса на уровне особи, для большей наглядности рассмотрим схему, изображенную на рис. 1.

В систему, состоящую из сосуда и двух воронок, постоянно поступает вода из крана. Это составляет единственный входной поток (I) систе-

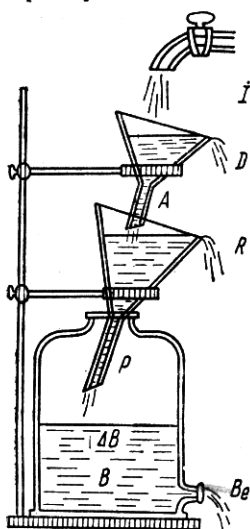


Рис. 1. Схема, иллюстрирующая материальные потоки в организме (объяснение в тексте)

мы, далее последовательно разделяется на меньшие, из которых A и P являются для системы внутренними, а D , R и B_e — выходными потоками. Примем для всех потоков одну размерность — грамм в секунду.

При установившемся (стационарном) режиме, когда уровень воды в сосуде и воронках, а также скорости всех потоков являются постоянными, имеем следующие равенства:

$$I = D + R + B_e, \quad (1)$$

$$I = A + D, \quad (2)$$

$$A = P + R, \quad (3)$$

$$P = B_e. \quad (4)$$

Из этих соотношений легко получить ряд производных равенств, в частности:

$$I = P + R + D, \quad (5)$$

$$A = I - D, \quad (6)$$

$$P = I - R - D, \quad (7)$$

$$P = A - R. \quad (8)$$

Рассмотренная система представляет собой модель основных эколого-физиологических потоков в организме, возникающих при материальном обмене с окружающей средой.

В стационарном случае для организма имеем следующие потоки: извне поступает пища со скоростью I , из которой усваивается часть A , тогда как часть D удаляется в виде неусвоенных остатков. Из ассимилированной пищи A часть, равная R , составляет траты на энергетический обмен, тогда как P есть индивидуальная продукция, которая уравнивает потери вещества B_e , происходящие в виде разного рода выделений желез, отторгаемых покровных структур, продуктов половых желез. Приведенные выше равенства (1) — (8) сохраняют свое значение применительно к организму в стационарном состоянии.

В модельной системе количество воды в сосуде B символизирует массу организма, которая в стационарном случае остается постоянной. Недостаток модели в том, что распределение потоков в системе не зависит от количества воды в сосуде, тогда как в организме все потоки в значительной мере количественно связаны с массой тела и происходят при прямом участии этой массы.

В соответствии с этим равенства, например, (3) и (4) не следует понимать так, что траты на обмен R происходят именно за счет вновь ассимилированного вещества A , так же как убыль биомассы B_e не есть продукция P , т. е. не обязательно теряется вновь синтезированное вещество. Следовательно, речь может идти лишь о численном равенстве величин, входящих в левую и правую части каждого из уравнений. Это касается и всех других величин и уравнений. Исключение — неусвоенная часть пищи D , которая всегда является частью потребленной пищи I , тогда как все остальные входные и выходные потоки реализуются только через биомассу

При отклонениях от стационарного режима в модели и в организме происходят аналогичные изменения в соотношении потоков. Если продукция превышает убыль биомассы, то за рассматриваемое время наличная масса увеличивается на величину ΔB , что всегда наблюдается при росте организмов. Поэтому обязательное балансовое условие роста организма сводится к следующему:

$$P - B_e = (A - R - B_e) > 0. \quad (9)$$

При $P < B_e$ биомасса уменьшается на величину ΔB , что соответствует условию

$$P - B_e = (A - R - B_e) < 0. \quad (10)$$

В частном случае, когда ассимиляция пищи лишь покрывает траты на обмен, имеем

$$\begin{aligned} A - R &= 0, \\ -\Delta B &= B_e, \end{aligned} \quad (11)$$

т. е. биомасса уменьшается на величину, равную B_e . Одновременно уравнение (11) означает, что $P = 0$. При $A < R$, согласно (8), получаем $P < 0$, т. е. «отрицательную продукцию». С формально математической точки зрения «отрицательная продукция» не противоречит определению и приведенным соотношениям. Однако с биологических позиций пользоваться этим понятием нежелательно. Поэтому в области $A < R$ лучше вообще не употреблять понятие «продукция», считая, что здесь уравнение (8) теряет смысл. Приведенные соотношения позволяют производить балансовый анализ в этой области и без привлечения переменной P .

Эколого-физиологический баланс рассмотрен здесь на организменном уровне с самых общих позиций. Основные слагаемые, хотя мы и назвали их по традиции элементами баланса, не являются неделимыми. При необходимости в последующих разделах проводится дальнейшая детализация. В системах разного уровня сложности меняется конкретное содержание отдельных слагаемых баланса, но перечисленные общие черты сохраняются.

Математическое выражение основных продукционных показателей

Продукционные показатели для большинства организмов определяют расчетными методами, основываясь на тех или иных исходных биологических данных. Поэтому собственно продукционные исследования в значительной мере сводятся к чисто математическим операциям и формализованное выражение соответствующих показателей, математическое описание их связи с другими эколого-физиологическими переменными приобретают важное значение.

В области продукционной биологии известно много примеров, когда ошибки в математическом выражении показателей и при составлении алгоритма расчета отдельных переменных резко снижали ценность проделанной работы или делали результаты вообще непригодными.

Особенно нежелательно отступление от общепринятого смысла основных продукционных показателей. Для удельной продукции это проявляется в делении ее не на среднюю, а на начальную, конечную биомассы. Это делает получаемый показатель не просто иным, а неприемлемым из-за сильной зависимости от времени, для которого определяется продукция. В последние годы наибольшую путаницу вызвало предложение А. Н. Голикова (1970) различать ростовую и поддерживающую продукции, что привело к появлению целого ряда работ, результаты которых невозможно использовать, хотя по тем же исходным данным вполне можно было бы определить продукцию соответствующих видов.

В связи с этим необходимо не только изложить математически последовательно и непротиворечиво все основные соотношения, но и указать выражения, которые должны служить формальными определениями основных показателей. Последнее важно сделать потому, что при описательных определениях возможны неоднозначные математические записи, приводящие к дальнейшим искажениям.

Некоторые математические вопросы продукционной биологии рассмотрены разными авторами (Clarke et al., 1946; Тен, Заика, 1967; Cillespie, Benke, 1979). В данном разделе приводятся лишь некоторые исходные соотношения. Более детальный анализ отдельных выражений и производных соотношений содержится в последующих главах. Важно, чтобы любые преобразования и выкладки приводили к уравнениям, принятым в качестве математических определений продукции и удельной продукции, которые выбраны не произвольно, а с учетом первоначально вложенного в них смысла и практического применения большинством исследователей.

П. Бойсен-Иенсен (1919) под продукцией понимал величину, которую можно формализованно выразить следующим образом. Рассмотрим популяцию или сообщество, по сложности не превышающее трофический уровень в течение периода времени t (от момента t_1 до t_2), так что $t = t_2 - t_1$. Допустим, за это время произошел прирост наличной биомассы на величину $\Delta B = B_2 - B_1$. Но за то же время система потеряла часть биомассы за счет выедания, естественной смертности и прижизненных потерь вещества, что вместе составляет убыль биомассы B_e . Сумма прироста наличной биомассы и убыли составляет продукцию системы за время t . Соответствующее уравнение

$$P_t = B_2 - B_1 + B_e \quad (12)$$

примем в качестве математического определения продукции.

Если взять малый отрезок времени $\Delta t = t_2 - t_1$, то имеем

$$\begin{aligned} \Delta P &= \Delta B + \Delta B_e, \\ \Delta B &= B_2 - B_1. \end{aligned} \quad (13)$$

Наконец, при $\Delta t \rightarrow 0$ получим

$$\frac{dP_t}{dt} = \frac{dB}{dt} + \frac{dB_e}{dt}. \quad (14)$$

Если известно, как изменяются скорости продукции, прироста наличной биомассы и убыли во времени, то для любого периода t продукцию

можно определить интегрированием:

$$P_t = \int_{t_1}^{t_2} P(t) dt, \quad (15)$$

либо приближенно, по уравнению

$$P_t = \sum_{i=1}^n P_i \Delta t_i. \quad (16)$$

Рассмотрим произвольный пример. Пусть нам известны для двух популяций одного вида изменения наличной биомассы в течение пяти суток (рис. 2). Известны также все виды потерь биомассы в каждые сутки, что дает возможность определить по уравнению (12) суточные величины P . Общая продукция за $t = 5$ сут тогда вычисляется суммированием суточных P по уравнению (16).

Больше информации получим, если рассчитаем, сколько продукции дала каждая единица биомассы, т. е. вычислим удельную продукцию. Для этого используем уравнение

$$C_t = \frac{P_t}{B_t}, \quad (17)$$

которое будем считать формализованным определением удельной продукции. По (17) удельную продукцию можно рассчитать для всего пятисуточного периода либо для любой его части. Соответственно получим пяти-, четырех-, трехсуточную и т. д. удельную продукцию.

В целях сравнения лучше определять суточную C , для чего полу-

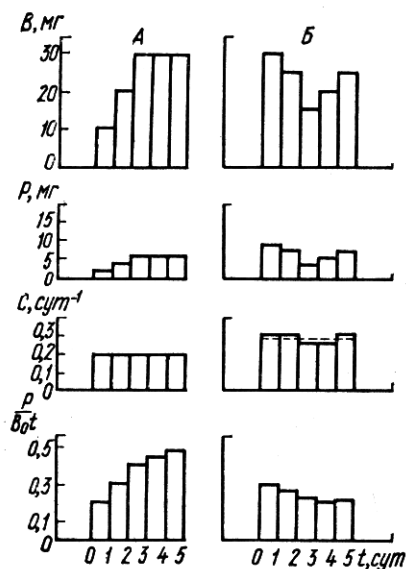


Рис. 2. Схема изменений биомассы (B), продукции (P) и удельной продукции (C) в гипотетических популяциях A и B

ченную по (17) величину следует разделить на число суток t :

$$C = \frac{P_t}{B_t}, \quad (18)$$

где C имеет размерность суток⁻¹.

Наконец, если суточные C вычислять для каждого суток независимо, то в нашем примере имеем единственное значение биомассы и $t = 1$, так что можно прийти к упрощенному выражению удельной продукции:

$$C = \frac{P}{B}. \quad (19)$$

Полученные значения C изображены на рис. 2. В популяции A , несмотря на изменения биомассы, удельная продукция была постоянной. В популяции B наблюдались незначительные изменения C , причем в целом удельная продукция была выше, чем в популяции A .

Знание законов изменчивости C дает возможность более полно сравнить продуктивность двух популяций и прогнозировать продукцию. Действительно, если уровень C сохранится, то можно ожидать, что при сравнимой биомассе популяция B даст больше продукции. Кроме того, далее можно оценивать продукцию только по биомассе, пользуясь средними значениями C .

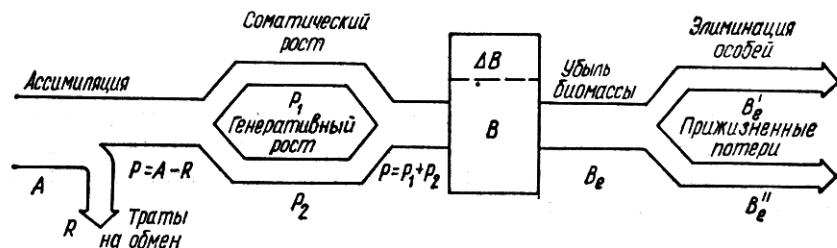


Рис. 3. Схема превращения вещества и энергии ассимилированных популяций

Рассмотренный пример позволяет решить вопрос о показателе, вычисляемом как отношение суточной продукции к начальной биомассе, т. е. $\frac{P_t}{B_0 t}$ (рис. 2). При непостоянной биомассе величина этого показателя зависит как от длительности периода, для которого проводились вычисления, так и от характера изменений биомассы. В нашем примере, взяв в качестве P_t продукцию за одни, двое, трое и более суток, получим каждый раз иную величину, хотя для популяции A удельная продукция при любом способе вычисления остается постоянной.

Таким образом, показатель $\frac{P_t}{B_0 t}$ не следует использовать для сравнения продуктивности популяций. Точно так же непригодны показатели, вычисляемые как отношение продукции к конечной, минимальной, максимальной биомассам. Они обладают теми же недостатками, которые зависят сразу от нескольких факторов. Этим недостаткам лишена удельная продукция, вычисляемая как отношение продукции к средней биомассе.

Принятое в качестве формализованного определения продукции уравнение (12) является далеко не единственным выражением этого показателя. Отдельные подходы к изучению продукции связаны с разными разделами экологии и экологической физиологии и используют различные исходные данные. Чтобы сгруппировать их, будем различать продукцию с позиций:

- 1) кинетики биомассы популяций,
- 2) теории индивидуального роста организмов,
- 3) эколого-физиологического баланса,
- 4) кинетики («динамики») численности популяций.

В пределах каждого из перечисленных подходов разработаны формализованные способы выражения продукции через те или иные переменные, характерные для определенной области биологии. Соответствие этих уравнений определению продукции далеко не очевидно. Поэтому необходимо рассмотреть в общих чертах основания и взаимное соответствие различных уравнений. Чтобы облегчить такой анализ, воспользуемся схемой (рис. 3), иллюстрирующей различные способы выражения входных и выходных потоков, связанных с кинетикой биомассы популяции (или сообщества, состоящего из представителей одного трофического уровня). Схема частично повторяет рис. 1.

Продукция с позиций кинетики биомассы популяций

Основным выражением для продукции в рамках этого подхода является уравнение (12), из которого легко получить уравнения (13) и (14). Согласно этим уравнениям, если убыль биомассы отсутствует (или пренебрежимо мала), имеем

$$\begin{aligned} B_e &= 0, \\ P &= \Delta B, \end{aligned} \quad (20)$$

т. е. вся продукция остается в системе и равна приросту наличной биомассы.

Возможен случай

$$\begin{aligned} \Delta B &= 0, \\ P &= B_e, \end{aligned} \quad (21)$$

когда наличная биомасса неизменна, а продукция ее численно равна убыли.

При обсуждаемом подходе продукция оценивается по выходу системы. Если прирост биомассы ΔB рассчитывается как изменение суммарной массы живых организмов, то убыль (элиминация) биомассы B_e в общем случае включает два слагаемых: во-первых, элиминацию особей B_e (за счет выедания и естественной смертности), во-вторых, прижизненное отчуждение (выход из системы) вещества B_e^* , образованного в рассматриваемой системе, т. е.

$$B_e = B_e' + B_e^*. \quad (22)$$

Таким образом, элиминация биомассы не сводится только к гибели организмов. Поскольку в продукцию включается, по определению, не только прирост «живой биомассы» ΔB , но и элиминированные особи, в частности трупы, то вполне естественно включить в продукцию также покровные структуры, отторгаемые при линьках, выделения желез и т. п., что и составляет слагаемое B_e^* . Это основано на последовательном применении понятия «продукция» (Thienemann, 1931; Боруцкий, 1939а, б).

При продукционных исследованиях, как правило, не рассматривают эмиграцию и иммиграцию организмов. Эти процессы сами по себе не

определяют воспроизводительной способности системы. Возможное влияние миграций стремятся нивелировать тем, что рассматривают популяцию в пределах всего ареала либо заранее производят усредняющие поправки на миграцию.

Сопоставив уравнения (21) и (22), увидим, что при $\Delta B = 0$ и $B'_e = 0$ $P = B'_e$, т. е. вся продукция может быть равной прижизненно отторгаемому веществу.

С другой стороны, при $\Delta B = 0$ и $B'_e = 0$ имеем $P = B'_e$, т. е. при пренебрежимо малых прижизненных потерях продукция оценивается по массе элиминированных особей.

Продукция с позиций теории роста

Если при оценке продукции по выходу системы нас интересовало в основном образованное вещество, то теперь, применив те же уравнения (12) и (13), перенесем внимание на вход системы, источник образования переменной ΔB . В популяции величина ΔB складывается из прироста массы организмов и суммарной массы новых организмов, появившихся за счет размножения. Первое слагаемое, которое обозначим B_1 , в продукционной биологии иногда называют соматическим ростом, второе слагаемое, P_2 — генеративным ростом. Следовательно, если в уравнении (13) $B_e = 0$, то

$$P = \Delta B = P_1 + P_2. \quad (23)$$

Но при $\Delta B = 0$ запишем

$$P = B_e = P_1 + P_2, \quad (24)$$

что можно видеть из рис. 3. Действительно, если наличная биомасса неизменна, а из системы происходит убыль биомассы, то эта потеря B_e может возмещаться только за счет соматического и генеративного роста. Следовательно, в общем случае имеем

$$P = P_1 + P_2 = \Delta B + B_e, \quad (25)$$

где продукция выражена сначала в терминах входа, а затем — выхода системы.

Чтобы определить P_1 , нужно суммировать приросты массы всех особей популяции. Для упрощения расчетов популяцию разбивают на несколько размерно-возрастных групп, для каждой из которых принимают соответствующий средний прирост массы. Для группы берется средняя численность (период Δt), что нивелирует изменения численности в пределах этого интервала времени. Определение продукции на основе данного подхода требует знания кривых роста и размерной структуры популяции. Определение P_2 производят, суммируя массу всех яиц или новорожденных. Здесь главное условие сводится к тому, чтобы один и тот же прирост не учитывался дважды. Другими словами, массу новорожденных следует принимать равной исходной массе особи при построении кривой роста и графиков размерной структуры. Поэтому, в зависимости от особенностей материала, к P_2 можно относить как биомассу яиц, так и биомассу, например, личинок донных живот-

ных при их оседании на субстрат, если расчет P_1 будет начат с этого же момента.

Уравнение (25) наталкивает на одну тонкость в определении продукции по росту, которая редко учитывается. Величина $(P_1 + P_2)$ точно равна продукции только в том случае, если полностью учитывает как ΔB , так и B_e . Как правило, кривые роста строятся по регистрациям изменения фактической массы особи, без учета того, что потеряно за время роста в виде B_e . Следовательно, определение продукции по $P = P_1 + P_2$ почти всегда занижает ее на большую или меньшую величину. Поэтому для уточнения ситуации следует разделить P_1 на компоненты P_1' — суммарный прирост всех особей и P_1'' — прижизненное отчуждение вещества, с вычетом генеративной продукции ($P_1'' = B_e - P_2$):

$$P = P_1 + P_1'' + P_2 = \Delta B + B_e. \quad (25')$$

Однако, если бы на этом основании мы решили пренебречь описанным подходом к определению продукции, это лишило бы нас большей части имеющихся данных, поскольку они получены именно в рамках такого подхода.

Скорость роста подвержена изменчивости, но при широких межвидовых сравнениях оказывается довольно характерной для видовых популяций, не находящихся явно в угнетенном состоянии. Это дает возможность для видов с различающейся скоростью роста уверенно судить о вероятных величинах удельной продукции. Отсюда появляется еще один способ выражения продукции:

$$P_t = \overline{CB}t. \quad (26)$$

Это уравнение получено из (18) и может широко использоваться для расчетов продукции.

Продукция с позиций баланса

Рассматривая вход системы, можем пойти дальше и задаться вопросом: откуда берется вещество для P_1 и P_2 ? Ясно, что источником воспроизводства биомассы является биосинтез, и здесь для нас важно, что в соответствии с законами сохранения вещества и энергии продукция должна быть равной разности $(A - R)$.

Таким образом, получаем для выражения продукции уравнение (8). Как и в других случаях, все величины, входящие в (8), должны быть выражены в одних единицах. Траты на обмен R определяются обычно по потреблению кислорода при дыхании и приводятся к выбранной размерности с помощью соответствующих коэффициентов перехода.

Под количеством ассимилированной (усвоенной) пищи, или скоростью ассимиляции пищи A , понимается разность между потребленной и неусвоенной пищей, что выражается уравнением (6). Величина A определяется эмпирически, ее не следует путать с понятием ассимиляции в том объеме, в каком оно используется при обсуждении ассимиляционных и диссимиляционных процессов в организме.

Отношение усвоения пищи к ее потреблению называют коэффициентом усвоения U :

$$U = \frac{A}{I} = \frac{I - D}{I}. \quad (27)$$

С учетом (27) уравнение (8) можно переписать в виде

$$P = UI - R. \quad (28)$$

Вывести уравнения (8) и (28) из (12)—(13) и обратно, видимо, невозможно и доказать, что все они выражают продукцию, можно только с позиций баланса, что облегчается использованием рис. 1 и 3.

Приравняв правые части уравнений (8) и (13), получаем соотношение

$$A - R = \Delta B + B_e, \quad (29)$$

которое удобно, в частности, при анализе ситуации $A \leq R$, когда понятием «продукция» лучше не пользоваться, чтобы не получалась «отрицательная продукция».

Продукция с позиций кинетики численности организмов

К уравнениям, описывающим продукцию в терминах кинетики численности организмов, можно придти, анализируя как входной, так и выходной потоки системы. Примем исходное допущение, что каждая особь в популяции имеет некоторую среднюю массу \bar{w} , и сразу же получаем ряд следствий: а) все особи в популяции принимаются равноценными, взаимозаменяемыми; б) популяция не имеет размерно-возрастной структуры; в) биомасса определяется произведением численности особей на их среднюю массу \bar{w} ; г) игнорируется индивидуальный рост, который учтен в средней массе; д) игнорируется прижизненное отчуждение вещества B_e (хотя теоретически эту величину можно учесть введением поправки в величину \bar{w}).

Таким образом, при данном подходе принимается, что $P_1 = 0$, $B_e' = 0$, и в соответствии с уравнениями (13), (22), (25) имеем

$$\left. \begin{aligned} P &= P_2, \\ P &= \Delta B + B_e', \\ \text{или} \quad P &= \bar{w} (\Delta N + N_e), \end{aligned} \right\} \quad (30)$$

где $\Delta N = N_2 - N_1$ — увеличение наличной численности, N_e — численность элиминированных особей.

В работах по кинетике численности принято исходить из экспоненциальной модели на основе предположения, что при равнозначности особей во всех отношениях увеличение численности популяции пропорционально наличной численности:

$$\frac{dN}{dt} = rN, \quad (31)$$

откуда, умножив обе части на $\bar{\omega}$, легко перейти к единицам биомассы (в которых оценивается продукция):

$$\frac{dB}{dt} = rB. \quad (32)$$

В уравнениях (31) и (32) r — коэффициент увеличения популяции

$$r = b - m, \quad (33)$$

где b — коэффициент размножения, m — коэффициент элиминации. С учетом уравнения (33) вместо уравнения (32) имеем

$$\frac{dB}{dt} = bB - mB. \quad (34)$$

Уравнение (34) можно идентифицировать с уравнением (14). Действительно, в (34) mB — скорость элиминации биомассы, т. е.

$$\frac{dB_e}{dt} = mB. \quad (35)$$

Следовательно, скорость продукции $\frac{dP}{dt}$ должна быть равна скорости размножения bB :

$$\frac{dP}{dt} = bB, \quad (36)$$

т. е. уравнение (34) можно представить в виде уравнения (14) с переставленными членами:

$$\frac{dB}{dt} = \frac{dP}{dt} - \frac{dB_e}{dt}. \quad (37)$$

Важно отметить, что к уравнению (36) можно прийти от уравнения (26) при $t \rightarrow 0$. Отсюда следует, что

$$C = b, \quad (38)$$

т. е. удельная продукция равна коэффициенту размножения популяции.

Если продукция выражается в единицах биомассы, то при определении удельной продукции можно пользоваться непосредственно уравнением (31) и производными соотношениями, выраженными в единицах численности, так как умножение и деление обеих частей уравнения на $\bar{\omega}$ не отражается на величинах r и $b = C$.

Подход, основанный на кинетике численности популяции, широко применяется при определении продуктивности микроорганизмов, для которых естественны и часто неизбежны допущения об отсутствии возрастной структуры, равноценности особей. Для таких видов индивидуальный рост и структуру популяции изучать трудно. В то же время, особенно при бинарном делении как единственном способе размножения, относительно просто определяется средний коэффициент размножения.

Этот же подход приемлем для любых видов, но использовать его целесообразно при определении продукции и средней удельной продук-

ции для отрезков времени, заведомо превышающих продолжительность жизни одного поколения (время генерации) данных организмов. У долгоживущих видов могут наблюдаться периоды, в течение которых популяция состоит из взрослых нерастущих особей либо из быстрорастущей молодежи, что сильно отражается на соответствующих величинах R и C . Массовое размножение может также происходить в определенные периоды жизненного цикла. Поэтому в дополнение к перечисленным допущениям, на которых основано применение обсуждаемого подхода, следует добавить, что размножение (и коэффициент размножения) принимается постоянным для рассматриваемого отрезка времени. Чем больше рассматриваемый период по сравнению с индивидуальной продолжительностью жизни, тем безоговорочнее можно принять, что некоторый средний коэффициент размножения удовлетворительно характеризует кинетику численности популяции.

Впрочем следует отметить, что чем сложнее жизненный цикл и возрастная структура популяции, тем труднее правильно определить величину коэффициента размножения. Соответствующие расчеты требуют большой исходной информации, составления так называемых таблиц жизни, и выполняются для относительно небольшого числа долгоживущих животных, так как весьма трудоемки.

Продукционные показатели применительно к системам разного уровня сложности

Проблема продуктивности развивается преимущественно под углом зрения теории живых ресурсов и оценки кормовой базы практически важных видов и групп организмов. Поэтому естественно, что основная часть работ выполнена на уровне популяций и сообществ. Однако широкий подход к проблеме требует анализа основных положений продукционной биологии применительно ко всем экологическим уровням организации — от особи до крупных экосистем. Такой анализ показывает, что основные понятия в приложении к разным типам систем меняют свое конкретное выражение.

Продукция особи

В 60-е годы продукционные исследования стали заметно сближаться с эколого-физиологическими. «Продукционисты» получают при этом возможность опереться на богатый арсенал физиологических фактов и зависимостей, физиологи получают новую интересную задачу, которая стимулирует развитие эколого-физиологического направления. Взаимное влияние двух направлений выразилось, в частности, в том, что продукционные показатели стали вычислять для небольших отрезков времени (сутки) и с большим вниманием к отдельной особи. Это облегчило сопоставление уровня продуктивности со скоростями эколого-физиологических процессов. Одновременно физиологи заинтересовались ходом процессов, составляющих компоненты баланса организма, не в случайно выбранные моменты жизни, а на всем протя-

жении онтогенеза и в разных условиях среды. Это позволило более полно определять продукционную роль особи — элемента популяции.

Продукцию особи принято сводить к приросту массы Δw за рассматриваемый период Δt (на рис. 1 и 3 величине Δw соответствует ΔB). Эколого-физиологический баланс организма, в соответствии с таким подходом, обычно (Винберг, 1956, 1962) записывали в виде

$$\begin{aligned} I &= \Delta w + R + D, \\ A &= \Delta w + R. \end{aligned} \quad (39)$$

Действительно, если величины, входящие в уравнение (39), измерять в краткосрочных опытах, то равенства выполняются. Но если определять те же компоненты баланса, скажем, за период всей жизни организма, то равенства не получится, так как остаются неучтенными прижизненные потери вещества (Методы определения..., 1968; Хмелева, 1968). Значит, вместо (39) для особи следует записать

$$\begin{aligned} I &= \Delta w + R + D + B_e'', \\ A &= \Delta w + R + B_e''. \end{aligned} \quad (40)$$

Отсюда получаем уравнение

$$A - R = \Delta w + B_e, \quad (41)$$

которое является аналогом (29) для особи, поскольку на организменном уровне $B_e' = 0$ и $B_e = B_e''$.

Таким образом, прирост массы Δw является лишь частью индивидуальной продукции, которая превышает Δw на величину B_e'' . При анализе индивидуальной продукции особи, которая размножается, следует иметь в виду, что в B_e'' включается также суммарная масса выметанных половых продуктов.

Действительно, на организменном уровне в соответствии с (25а) имеем

$$P_1' + P_1'' + P_2 = \Delta w + B_e, \quad (42)$$

причем

$$\begin{aligned} P_1' &= \Delta w, \\ P_e'' + P_2 &= B_e, \end{aligned} \quad (43)$$

т. е. отложенные яйца (либо рожденные личинки) должны быть отнесены к прижизненным потерям вещества самкой, так как это вещество уходит из рассматриваемой системы, а не включается в ΔB , как в случае популяции.

Для иллюстрации различий между приростом массы и продукцией особи приведем данные по дафнии (рис. 4). Интегральная величина продукции особи уже за первые 20 дней жизни вдвое превышает прирост массы за тот же период. Далее, в связи с возрастающим замедлением роста, расхождение увеличивается еще больше. Очевидно, что для больших промежутков времени игнорировать вклад B_e'' в индивидуальную продукцию не следует. Необходимо учесть, что в дан-

ном примере к B_e^* отнесены только откладываемые дафнией яйца и не отражены другие формы прижизненных потерь. Следовательно, фактическая кривая продукции на рис. 4 должна располагаться еще выше.

Для артемии установлено, что за 130 сут жизни самка достигает массы 0,45 мг (здесь и далее — сухая масса), производит потомство массой 3,3 мг, а все личинные шкурки весят 0,58 мг. Таким образом, в данном примере только за счет линек вклад в продукцию оказывается выше, чем суммарная величина $\Delta\omega$.

Наиболее полно для длительного периода кумулятивная кривая индивидуальной продукции (подобная изображенной на рис. 4) вычисляется с использованием уравнения (8), разумеется, при условии достаточно высокой точности определения кривых A и R . Это объясняется тем, что надежное независимое определение всех составляющих величины B_e^* затруднительно. Впрочем, построение кривых продукции по уравнению (8) также не простое дело, и выполнено пока с разной степенью надежности лишь для четырех видов ракообразных (Макарова, 1972).

Но отдельно взятые данные о приростах массы не дают представ-

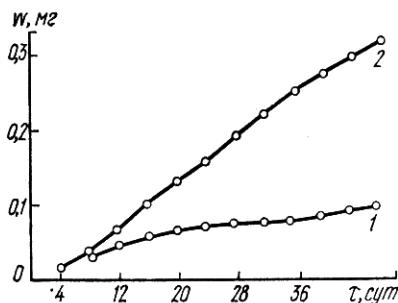


Рис. 4. Рост и продукция самки *Daphnia pulex*:

1 — рост массы, 2 — индивидуальная продукция (сумма массы тела и всех отложенных к данному моменту яиц). По Г. А. Печень и А. П. Кузнецовой (1966)

ления об индивидуальной продукции. Большие расхождения между $\Delta\omega'$ и P обнаруживаются лишь при оценке общей продукции особи за большие промежутки времени, особенно после достижения организмом дефинитивной массы. Если же расчеты вести для небольших периодов, то положение существенно изменится по следующим причинам. Во-первых, скорость продукции (в отличие от кумулятивной величины P) обычно лишь незначительно превышает скорость роста массы. Во-вторых, при малых Δt скорость роста массы почти полностью включает соответствующие ΔB_e . Действительно, половые продукты, секреты желез, покровные элементы — все эти компоненты не учитываются в $\Delta\omega$ только в том случае, если потеряны для организма на промежутке Δt . Отчуждение многих из этих компонентов происходит периодически, т. е. не с постоянной скоростью. Поэтому уменьшение Δt повышает вероятность регистрации большей части ΔB_e^* в составе $\Delta\omega$. Наконец, при определении продукции для активно растущей популяции с большим удельным весом быстрорастущей молодежи расхождение между P и $\Delta\omega$ особенно мало, так как на ранних стадиях роста величина $\frac{P - \Delta\omega}{\Delta\omega}$ всегда невелика.

В каждой конкретной ситуации следует специально решать вопрос, можно ли игнорировать различие между P и $\Delta\omega$. Это пока недостаточно

исследовано в отношении микроорганизмов. Можно предположить, что величина B_e^r у них может составить большую долю от общей продукции. В открытых океанических водах неучет растворенного органического вещества, выделяемого фитопланктоном, ведет к занижению первичной продукции вдвое (Thomas, 1971).

Продукция популяции

Все, что говорилось о продукции в предыдущих разделах, касается прежде всего популяции, и соответствующие уравнения в большинстве приложимы к данному типу систем. Поэтому остается сделать лишь несколько замечаний о своеобразии продукционных показателей на этом уровне организации.

Если для особи откладка яиц равносильна убыли биомассы из системы, то в популяции потомство входит в величину ΔB и принадлежит системе. Гибель отдельной особи здесь не является разрушением системы, а рассматривается как убыль биомассы.

При наличии каннибализма, питании детенышей млекопитающих материнским молоком и в других подобных ситуациях продукцию популяции неверно рассчитывать как сумму продукции всех особей. Точно такое же положение имеем при оценке продукции сообщества, состоящего из представителей двух и более трофических уровней. Как увидим далее, продукция такой системы не равна сумме продукции всех популяций.

Продукция надпопуляционных систем

Экологи изучают различные типы надпопуляционных систем, от двух взаимодействующих популяций до крупных экосистем, таких, как озеро или море. Если исследуется система, состоящая из представителей одного трофического уровня, то ее продукция равна сумме продукции популяций, входящих в эту систему.

Для более сложных систем анализ продукции усложняется. В литературе приведено много общих высказываний о продуктивности сообществ и экосистем, основанных на оценке биомассы, но очень мало конкретных расчетов собственно продукции. В данном разделе коснемся возможных подходов к определению продукции надпопуляционных систем.

Г. Г. Винберг (1936) указал, что для сообщества, состоящего из двух и более трофических уровней, рассчитывать общую продукцию суммированием продукции входящих в сообщество популяций нельзя. Э. А. Шушкина (1966) приняла, что озерный зоопланктон состоит из двух трофических уровней и предложила для расчета его продукции уравнение

$$P = P' + P'' - I'', \quad (44)$$

где P — общая продукция системы, P' — продукция низшего трофического звена, P'' и I'' — продукция и рацион высшего трофического звена. Автор при этом оговаривает, что уравнение дает возмож-

ность рассчитать ту продукцию зоопланктона, которая может стать пищей для рыб.

Действительно, уравнение (44) справедливо только с указанной оговоркой, поскольку оно не совсем соответствует понятию «продукция». Чтобы яснее показать это, обратимся к рис. 5, на котором отражены элементы продукционного процесса в системе из двух трофических уровней.

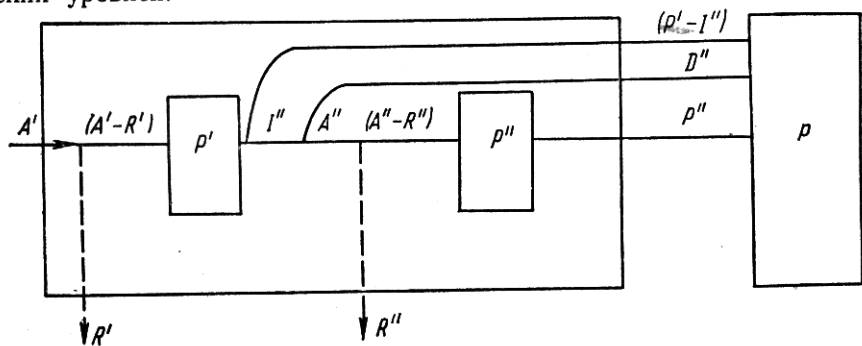


Рис. 5. Схема превращений вещества и энергии в системе из двух трофических уровней (обозначение в тексте)

Очевидно, к каждому из трофических звеньев и к системе в целом приложимо уравнение (8), причем для всей системы имеем

$$P = A' - R' - R'', \quad (45)$$

так как извне в систему поступает количество вещества, равное A' , а траты системы должны оцениваться суммарно $(R' + R'')$. С учетом того, что $P' = A' - R'$ и $P'' = A'' - R''$, уравнение (45) можно преобразовать следующим образом:

$$\begin{aligned} P &= (P' + R') - R' - (A'' - P''), \\ P &= P' + P'' > A''. \end{aligned} \quad (46)$$

Сравнивая уравнения (46) и (44), видим, что «внутренние потери» в системе составляют A'' , а не I'' . Таким образом, в уравнении (44) не учтено то обстоятельство, что D'' (неусвоенная часть от I'') также является компонентом продукции данной системы.

К тому же результату можно придти иначе, просуммировав все выходные потоки системы по рис. 5. Получаем

$$P = (P' - I'') + D'' + P'', \quad (47)$$

откуда легко перейти к уравнению (46).

Нам пришлось столкнуться с тем, что приведенная выше интерпретация продукции применительно к системе из двух трофических уровней часто оказывается трудной для понимания. Основное возражение сводится к тому, что, согласно уравнению (46), в продукцию системы включаются фекалии второго (высшего) трофического звена. Это якобы неверно, поскольку в случае популяции неусвоенная часть

пищи в продукцию не включается. Кроме того, в этом усматривается отход от оценки продукции в виде живого органического вещества.

Действительно, в случае особи и популяции неусвоенная пища не является частью продукции, так как это вещество не произведено рассматриваемой системой, не ассимилировано ею, но проходит через систему «транзитом». Поэтому для любой системы следует исходить из того, что в нее входит количество вещества, равное A (хотя предидущее трофическое звено теряет количество вещества, равное I).

В системе из двух трофических уровней неусвоенная часть пищи первого звена также не входит ни в A , ни в P . Но второе трофическое звено получает пищу не извне, а внутри системы, потребляя продукцию первого трофического звена. Теряется только часть рациона второго звена, равная его тратам на обмен. Остальная часть рациона (P'' и D'') — компоненты общей продукции системы.

Выше указано, что определение продукции не предусматривает необходимость оценки только «живого» вещества и не накладывает ограничений на дальнейшую судьбу продукции. Поскольку величина P не связана с характером ее использования, то при расчете продукции, доступной человеку, рыбам или бактериям, каждый раз будем получать разные величины для одной и той же системы, поскольку отходим от общего определения. Подобные расчеты при решении конкретных задач бывают необходимыми, но нужно помнить, что при этом рассчитывается только часть общей продукции системы, т. е. биопродукт (в изложенном выше смысле термина). При определении подобных компонентов желательно четко указывать, что речь идет об определенной части продукции, выделяемой по составу, назначению.

Таким образом, последовательно применяя понятие «продукция» к системе из двух трофических уровней, получим уравнение (45). При наличии n уровней продукция системы может быть выражена аналогичным образом, с учетом трат на обмен всех трофических уровней.

Г. Г. Винберг (1936) предложил рассматривать продуктивность водоема в соотношении двух противоположно направленных процессов: первичной продукции и деструкции (последнюю можно оценивать как суммарное потребление энергии населением водоема).

При нулевом балансе первичная продукция равна сумме трат всех организмов на дыхание. Это можно выразить соотношением

$$A' = R' + R'' + \dots + R^n, \quad (48)$$

где A' — ассимиляция первичных продуцентов (так называемая валовая первичная продукция), R' , R'' , ..., R^n — траты последовательных трофических звеньев от 1 до n .

Выше упоминается, что применительно к системе из трофических уровней уравнение (45) примет вид

$$P = A' - R' - R'' - \dots - R^n. \quad (49)$$

Следовательно, для идеализированной ситуации, которая характеризуется нулевым балансом, из уравнения (49) с учетом (48) получим, что продукция такой системы равна нулю.

Г. Г. Винберг (1936) анализирует условия, при которых баланс органических веществ в водоеме может быть положительным или отрицательным. Заметим, что оценка продукции в этих случаях усложняется. В частности, если при возникновении отрицательного баланса продукция водоема оценивается по уравнению (49), то величина A' не должна определяться только как валовая первичная продукция, поскольку отрицательный баланс может наблюдаться в ситуациях, когда аллохтонные органические соединения поступают к консументам, минуя продуценты.

При обсуждении продуктивности сообществ и экосистем используются различные показатели, характеризующие ту или иную сторону процессов, протекающих в сложных системах. Они не всегда совпадают с продукционными, используемыми при изучении популяции. Важной характеристикой сложного сообщества является пирамида продукции и удельных продуктов. Есть и такой показатель, как отношение первичной продукции к суммарным тратам всех уровней (Одум, 1968). При анализе сукцессионных изменений в сообществах Р. Маргалёф (Margalef, 1960, 1961, 1963) в качестве показателя продуктивности использовал отношение первичной продукции к биомассе всего сообщества.

Таким образом, понятие «продукция» применительно к различным типам систем приобретает своеобразное конкретное выражение, не изменяя основного смысла, соответствующего определению.

Глава 2

РОСТ И ПРОДУКТИВНОСТЬ

Рост животных — основа продукции популяций

Продукционный процесс в популяции можно интерпретировать как прирост биомассы, включающий рост массы особей и увеличение их числа за счет размножения. В предыдущей главе показано несколько подходов к математическому выражению продукции. Различие между ними заключается в том, что продукция выражается в одних случаях через соотношение усвоенной пищи и трат на обмен, в других — через динамику численности или рост особей.

Показателен, в частности, характер различий между подходами, основанными на динамике численности и индивидуальном росте массы. В первом случае не рассматривается рост, а продукционный процесс сводится к увеличению численности условно одинаковых особей, во втором — за основу берется рост, а размножение считается продолжением роста особи. Хотя подходы принципиально равноправны, оценка продукции на основе анализа роста массы имеет ведущее значение. Это объясняется тем, что изучение роста массы и возрастной структуры популяции требует меньшей затраты сил и времени, дает обычно более надежные исходные данные для продукционных расчетов, чем сопря-

женное со многими трудностями составление «таблиц жизни» и оценка на их основе скорости увеличения популяции. К настоящему времени разработаны надежные варианты расчета продукции по данным о росте. Этот подход позволяет также основываться на достижениях, связанных с разработкой проблемы роста животных.

Представления об основных типах роста разработаны на основе анализа кривых роста и практически не затрагивают вопроса о продукции особи. Но у животных после прекращения роста происходит интенсивное образование половых продуктов, поэтому общий вид «кривой продукции» может иногда значительно отличаться от кривой роста массы (см. рис. 4). Основные соотношения между ростом и продукцией особи отражены в уравнениях (23) — (25а) и (40) — (43). Было также показано, что если брать за основу не кумулятивные кривые, а скорости роста и продукции, то величины их довольно близки, что позволяет оценивать удельную продукцию по удельной скорости роста.

Знание кривой роста позволяет оценить суточные абсолютные и удельные приросты особей различного возраста (массы), эти данные используются при расчетах продукции популяции. Математическое описание кривых роста значительно облегчает анализ удельных скоростей роста и теоретическое исследование влияния различных факторов на продукцию популяции. Проиллюстрируем это положение несколькими закономерностями роста из работ Г. Г. Винберга (1966, 1968).

Основу удельной продукции популяции составляют удельные скорости роста особей. Среднюю удельную скорость роста массы q_w за период $t_2 - t_1$ можно рассчитать по формуле

$$q_w = \frac{\ln w_2 - \ln w_1}{t_2 - t_1}, \quad (50)$$

где w_1 и w_2 — масса в момент t_1 и t_2 соответственно. Уравнение (50) справедливо при любом типе роста, но пользуясь им, остаемся на эмпирическом уровне, будучи не в состоянии предсказать поведение q_w в зависимости от достигнутой массы. Выход из положения дает математическое описание роста.

При экспоненциальном росте имеем

$$\frac{dw}{dt} = q_w w \quad (51)$$

и

$$q_w = \frac{1}{w} \frac{dw}{dt} = \text{const}, \quad (52)$$

т. е. если известно, что рост экспоненциальный, то избавляемся от необходимости многократного расчета q_w , поскольку удельная скорость роста в этом случае постоянна в ходе роста.

При параболическом типе роста

$$\frac{dw}{dt} = a w^b, \quad (53)$$

где a и b — коэффициенты, получаем

$$q_w = a w^{1-b}. \quad (54)$$

Здесь q_w снижается пропорционально w^{1-b} . И если кривая роста описана математически, то, зная a и b , легко считаем q_w для любого w .

Таким образом, имеется возможность опереться на глубокий анализ роста при оценке продукции, и она должна широко использоваться. Но при этом оценивается только продукция за счет роста P_1 и остаются вне поля зрения P_2 и B_e . Величиной B_e нередко можно пренебречь, P_2 рекомендуется учесть отдельно и затем прибавить к продукции за счет роста (23). В. Н. Грезе и Э. П. Балдина (1964) предложили при производственных расчетах строить кривые продукции особей по типу кривой, изображенной на рис. 4. Этот способ допустим, но он затрудняет возможности использования математических соотношений, касающихся роста. В частности, нужно иметь в виду, что уравнение (50) применительно к кривой продукции дает величину $\frac{1}{P} \frac{\Delta P}{\Delta t}$, которая нередко много меньше, чем $\frac{1}{w} \frac{\Delta P}{\Delta t}$, и, следовательно, не может быть использована для оценки удельной продукции популяции. Поэтому при расчетах продукции по этому методу раздельно оценивали P_1 и P_2 (Зайка, 1969).

Действительно, если по рис. 4 рассчитать величину $q = \frac{\ln P_2 - \ln P_1}{t_2 - t_1}$, пользуясь кривой продукции для дафнии в возрасте 30 сут, получим $q \approx 0,04$. Этот показатель отражает отношение скорости продукции к продукции дафнии, произведенной за 30 сут в количестве около 0,208 мг. Однако при расчете удельной продукции нас интересует не эта величина, а отношение скорости продукции к наличной биомассе, т. е. к массе дафнии, которая в этом возрасте равна 0,07 мг. Поэтому суточная удельная продукция составляет 0,11, а не 0,04.

Уравнение Берталанфи и его приложения

В данной главе излагаются результаты наших исследований по анализу роста животных, которые являются продолжением теоретических исследований Г. Г. Винберга (1966, 1968), сделавшего ряд важных обобщений и пробудившего интерес биологов к этой старой проблеме.

Как показал Г. Г. Винберг (1966), наилучшим математическим выражением процесса увеличения массы особи является уравнение роста массы. В его обосновании и исследовании принимали участие разные авторы — А. Пюттер (Pütter, 1920), Л. Берталанфи (Bertalanffy, 1938), С. Тейлор (Taylor, 1960). Уравнение принято связывать с именем Л. Берталанфи, внесшего наибольший вклад в разработку этой проблемы. В наиболее общей форме уравнение Берталанфи выглядит следующим образом:

$$\frac{dw}{dt} = a_1 w^{b_1} - a_2 w^{b_2}, \quad (55)$$

где w — масса особи, $\frac{dw}{dt}$ — скорость роста массы (прирост), a_1, a_2, b_1, b_2 — коэффициенты. По Л. Берталанфи, в правой части уравнения

первый член $a_1 w^{b_1}$ отражает «анаболизм», величина которого пропорциональна поверхности тела животного, потому $b_1 = \frac{2}{3}$. Второй член $a_2 w^{b_2}$ отражает «катаболизм», пропорциональный массе тела ($b_2 = 1$). Следовательно, уравнение Берталанфи обычно используется в виде

$$\frac{dw}{dt} = a_1 w^{2/3} - a_2 w, \quad (56)$$

хотя от условия $b_1 = \frac{2}{3}$ по ряду причин часто приходится отказываться.

Важнейшим недостатком уравнений (55) и (56) является отсутствие четкого биологического смысла входящих в них параметров, что делает невозможным независимое исследование коэффициентов (a_1 , a_2 , b_1 , b_2). В частности, смысл понятий «анаболизм», «катаболизм», «поверхность» (имеется в виду активная в отношении анаболизма) остается неопределенным. Предпринимались попытки сделать содержание параметров уравнения Берталанфи более конкретным либо отказаться от него в пользу математических выражений, основанных на иных исходных предположениях. Подходы к моделированию роста различны (Рост животных, 1973; Количественные аспекты роста..., 1975; Мина, Клевезаль, 1976). Мы считаем перспективным направление, которое называем балансовым анализом роста (полученные результаты изложены в следующих разделах).

Таким образом, теоретические основания уравнения Берталанфи требуют дальнейшего анализа, но пригодность его для описания роста большого числа животных бесспорна. Это уравнение достаточно гибкое: в форме выражения (56) оно позволяет описать так называемый S-образный рост (затухающий рост с более или менее четко выраженным пределом); при $a_2 w = 0$ описывает параболический рост, если же и $b_1 = 1$ — экспоненциальный рост.

Следует подчеркнуть, что использование уравнения Берталанфи для описания параболического и экспоненциального роста ясно показывает все недостатки исходной интерпретации параметров. Действительно, для описания параболического роста приходится принять условие $a_2 w = 0$. Но это означает, что катаболизм равен нулю — биологически абсурдное следствие. Одновременно приходится отказаться от условия $b_1 = \frac{2}{3}$, иначе многие случаи параболического роста невозможно описать, так же как и экспоненциальный рост. Но при этом в значительной мере обесцениваются выводы о том, что анаболизм пропорционален поверхности тела, т. е. массе в степени $\frac{2}{3}$.

Опираясь на такие замечания, попытаемся разъяснить свое отношение к теории роста Берталанфи и характер наших исследований по росту животных. Поскольку уравнение Берталанфи удовлетворительно описывает рост, мы широко использовали его для этой цели, в частности при изучении роста аппендикулярий и сагитт, для описания роста моллюсков. Различные следствия теории роста Берталанфи (удельная скорость роста как функция массы и др.) легли в основу использованных нами математических моделей. Все эти применения

уравнения Берталанфи имеют частное значение, не связаны с интерпретацией входящих в него параметров и помещены в тех разделах работы, в которых они использованы для выяснения конкретных вопросов.

Соотношение максимальных удельных скоростей роста животных и удельная продукция

К настоящему времени накоплены многочисленные материалы по росту массы многих животных. Неоднократно производили сопоставление скоростей роста в пределах тех или иных групп организмов. Поскольку животные резко различаются по массе и продолжительности периода роста, важное значение приобретает выбор подходящего сравнительного показателя, характеризующего скорость роста. Один из наилучших — удельная скорость роста q_m , вычисляемая по уравнению (50). Пользуясь ею, можно сравнивать рост любых животных. Удельная скорость роста обычно снижается в ходе роста. Поэтому, сравнивая удельные скорости роста новорожденных животных, можно выявить максимальные удельные скорости роста q_m для постэмбрионального периода развития. Рассмотрев под этим углом зрения обширные фактические материалы по росту теплокровных животных, мы показали, что имеется четкая количественная связь между массой новорожденных и q_m (Заика, 1970в). При этом исследованные животные образуют 4 группы, для каждой из которых характерны свои значения констант в общем для всех уравнений

$$q_m = p\omega^n, \quad (57)$$

где p и n — коэффициенты.

Млекопитающие (кроме приматов)	$q_m = 0,142\omega^{-0,102}$
Приматы	$q_m = 0,021\omega^{-0,213}$
Птенцовые птицы	$q_m = 0,435\omega^{-0,139}$
Выводковые птицы	$q_m = 0,274\omega^{-0,250}$

Расхождение между выделенными группами теплокровных объясняется рождением животных из групп на различных стадиях развития; чем более развитыми рождаются животные, тем меньше у них q_m при тех же значениях ω . Поэтому можно предположить, что «истинные потенциалы» роста наилучшим образом выявляются у организмов, которые рождаются менее зрелыми — птенцовых птиц и млекопитающих (без приматов). Эти две группы лучше исследованы в отношении q_m . Мы допустили, что если линии, связывающие q_m и ω в соответствии с уравнением (57) для этих двух групп, продлить влево, в сторону меньших масс, то точки по удельной скорости роста новорожденных пойкилотермных организмов, в частности водных беспозвоночных, расположатся в области этих кривых, поскольку потенциалы роста у всех организмов должны быть достаточно близкими. Используя данные по беспозвоночным и микроорганизмам, мы убедились, что это пред-

положение оправдывается (Заика, Макарова, 1971б) (рис. 6). Установленная зависимость позволяет примерно оценить верхний предел удельной продукции популяции в зависимости от размеров и массы входящих в нее особей. Так, популяция любого вида будет иметь максимальную удельную продукцию в том случае, если вся она состоит из новорожденных особей, ибо каждая особь будет характеризоваться максимально возможной удельной скоростью роста. Обычно популяции многоклеточных животных (особенно крупных) имеют сложную возрастную и размерную структуру, что отражается на величине удель-

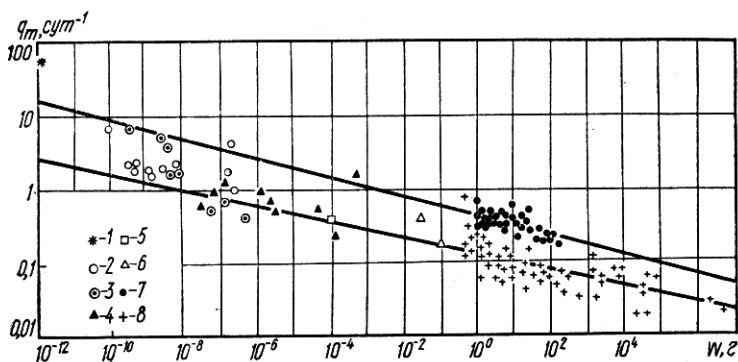


Рис. 6. Соотношение максимальных удельных скоростей роста (q_m) организмов различной массы (w):

1 — бактерии, 2 — одноклеточные водоросли, 3 — инфузории, 4 — членистоногие, 5 — черви, 6 — земноводные, 7 — птенцовые птицы, 8 — млекопитающие

ной продукции. Чем больше в популяции доля старших возрастных групп, тем ниже удельная продукция.

Изложенные эмпирические материалы о зависимости q_m от массы характеризуют верхний предел удельной продукции организмов приблизительно. Выборка данных по беспозвоночным мала, уравнения для отдельных групп теплокровных нельзя использовать для практических расчетов по беспозвоночным. Условно можно принять, что удельная продукция популяций многих видов животных не превышает значений q_m , рассчитанных по уравнению для птенцовых птиц.

Появление исследования Т. Фенчела (Fenchel, 1974), обобщающего материалы по зависимости репродуктивного потенциала популяции r_m от массы организмов, позволило провести интересные сопоставления. Обсуждая подход к продукции с позиций кинетики численности (см. гл. 1), мы показали, что удельная продукция численно равна коэффициенту размножения популяции. Величина коэффициента размножения, в свою очередь, определенным образом связана с репродуктивным потенциалом популяции r_m , что подробно рассматривается в гл. 3. Здесь достаточно сказать, что r_m можно использовать для приблизительной оценки величины удельной продукции.

Таким образом, возможно обсуждение вероятных величин удельной продукции у популяций с разной средней массой животных по данным q_m и r_m . Т. Фенчел (Fenchel, 1974) получил следующие эмпирические

зависимости r_m от ω : для одноклеточных организмов $\log r_m = -1,9367 - 0,2796 \log \omega$, для пойкилотермных многоклеточных $\log r_m = -1,6391 - 0,2738 \log \omega$. Данные по теплокровным свидетельствуют о сходной зависимости. Приведенные уравнения являются логарифмическими анаморфозами выражения (57).

На рис. 7 воспроизведен график Т. Фенчела (1974) с данными по r_m для 42 видов и линиями для трех групп. Сюда же перенесена с рис. 6

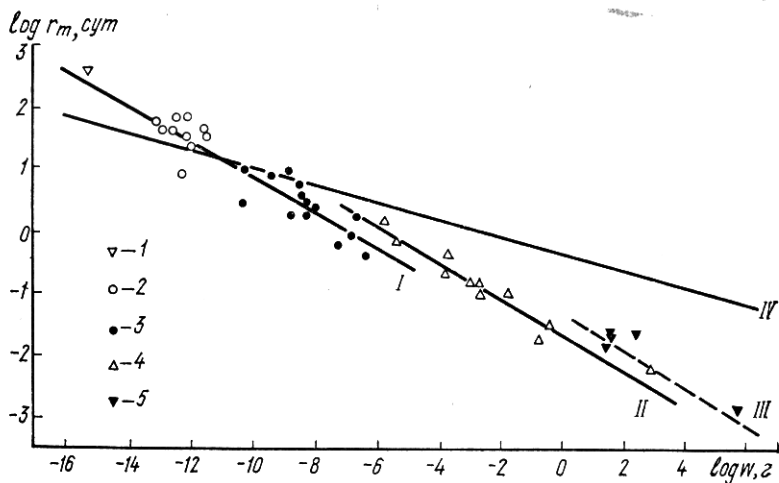


Рис. 7. Связь между r_m , q_m и массой:

1 — фаг, 2 — бактерии, 3 — простейшие, 4 — пойкилотермные, 5 — теплокровные многоклеточные; I — линия для одноклеточных, II — для пойкилотермных, III — теплокровных многоклеточных (Fenchel, 1974), IV — зависимость q_m от w для птенцовых птиц (Зайка, Макарова, 19716) (координаты логарифмические)

линия q_m для птенцовых птиц. Если линия q_m показывает вероятные значения максимальной удельной продукции, то линия r_m отражает ожидаемые средние S при некоторой реальной размерной структуре популяций. Чем больше дефинитивные размеры животных, тем больше различия между минимальной и средней массами, а следовательно, между максимальной и средней удельной продукциями. Линия q_m расположена значительно выше линий r_m в области больших масс и сближается с ней в области малых масс, где размерная структура популяции перестает иметь значение. Здесь каждой массе соответствует, при прочих условиях, единственная величина удельной продукции.

Можно сделать вывод, что при различных подходах к установлению связи между S и ω , в широком диапазоне масс, обнаружена определенная общая закономерность, которая пока выражается с помощью эмпирических уравнений, не претендующих на точность и приложимость ко всем группам. Удельная продукция снижается с увеличением массы организмов, причем зависимость S от массы гораздо сильнее проявляется, нежели от таксономической принадлежности. С увеличением размеров все большую роль играет размерная структура популяции, так что различие между максимальной и средней продукциями существенно возрастает.

Описанные зависимости найдены эмпирически. В то же время они определенно могут быть увязаны с балансовой моделью роста животных, которая описана в следующем разделе. Действительно, эти зависимости отражают межвидовую аллометрию удельной скорости роста, а балансовые уравнения также широко привлекают аллометрические соотношения. Приведенные материалы доказывают значение анализа общих законов роста для изучения продуктивности.

Балансовая модель роста животных

Выражая рост животных с помощью математических формул, исследователи пытаются решить одну из двух основных задач. Первая, более простая, — описание роста, количественное выражение процесса. Математическое описание роста в значительной мере облегчает его изучение, например, позволяет легко вычислить и сравнить скорость и удельную скорость роста у животных любого возраста при разных условиях питания, температуры. Многие авторы применяют математические уравнения лишь в целях описания роста конкретных животных. В этих случаях требование к математическому аппарату сводится к тому, что уравнение должно удовлетворительно аппроксимировать фактические данные.

Вторая задача — объяснение основных черт роста животных для разработки теории роста. При этом требуется показать количественные отношения между процессами, происходящими в организме животного, представить процесс роста как результат взаимодействия ряда функций живого организма. При решении второй задачи также производится описание роста с помощью уравнений, но не произвольно выбранных, а отражающих основные закономерности роста. Входящим в них параметрам придается определенный биологический смысл.

Рассмотрим один из подходов к решению второй задачи. Здесь рост представляют как один из элементов материального баланса организма: скорость роста считается разностью между скоростью поступления вещества (энергии) в организм и скоростью всякого рода «трат» вещества в процессе жизнедеятельности. Зарубежные авторы иногда называют такие уравнения роста метаболическими, мы — балансовыми. Одним из примеров балансового уравнения роста является уравнение Берталанфи. Л. Берталанфи (Bertalanffi, 1964) предлагает скорость анаболизма ($a_1 w^{b_1}$) считать пропорциональной обмену, что снимает необходимость привлечения закона поверхности. Относительно условия $b_2 = 1$ прямо указывается, что оно принято не из биологических соображений, а для облегчения интегрирования уравнения в общем виде. Эти изменения в интерпретации не устраняют ранее указанных затруднений теоретического порядка.

В дальнейшем ряд исследователей предпринял попытки улучшить смысловое содержание входящих в уравнение величин. Д. Палохеймо и Л. Дики (Paloheimo, Dickie, 1965) исходят из уравнения энергетического баланса, приведенного Г. Г. Винбергом (1956),

$$\frac{dw}{dt} = A - R, \quad (58)$$

согласно которому прирост равен разности между ассимилированной пищей и затратами на обмен. Затраты находятся в параболической зависимости от массы особи:

$$R = a_2 \omega^{b_2} \quad (59)$$

(здесь и ниже a и b с разными индексами — константы). Отсюда

$$\frac{d\omega}{dt} = A - a_2 \omega^{b_2}. \quad (60)$$

Чтобы найти функциональную связь между приростом и достигнутой массой, достаточно в уравнении (60) выразить A в виде определенной функции от ω , чего Д. Палохеймо и Л. Дики (Paloheimo, Dickie, 1965, 1966а, б) сделать не смогли. Они использовали окольный путь, опираясь на эмпирически полученное уравнение

$$K_1 = e^{-m-nI}, \quad (61)$$

где K_1 — валовая эффективность роста, I — скорость потребления пищи, m и n — постоянные.

Поскольку

$$K_1 = \frac{d\omega}{dt} \frac{1}{I}, \quad (62)$$

авторы получают по уравнениям (61) и (62)

$$\frac{d\omega}{dt} = I e^{-m-nI}. \quad (63)$$

Далее, подставляя в (60) вместо $\frac{d\omega}{dt}$ правую часть уравнения (63), получают сложную зависимость $I = f(\omega)$.

Н. П. Макарова (1975), детально проанализировав цитируемые работы, показала следующее:

1) авторы не учли, что в опытах по питанию рыб масса последних не была постоянной, поэтому уравнение (61) является некорректным; 2) эмпирические данные, использованные авторами, фактически приводят к уравнению

$$I = 0,295\omega^{0,722}, \quad (64)$$

т. е. зависимость скорости потребления пищи рыбами от их массы описывается степенной функцией.

Г. Г. Винберг (1966, 1968) также использовал уравнения (58) и (59) для поиска связи между ростом и обменом, основываясь на следующем: если отношение $\frac{d\omega}{dt}$ к R постоянно в ходе роста, то автоматически получаем уравнение параболического роста

$$\frac{d\omega}{dt} = vR = va_2\omega^{b_2}. \quad (65)$$

При этом учитывается, что

$$v = \frac{K_2}{1 - K_2},$$

где K_2 — чистая эффективность роста (см. гл. 5), которую Г. Г. Винберг определяет в виде

$$K_2 = \frac{dw}{dt} \frac{1}{\frac{dw}{dt} + R}. \quad (66)$$

Чтобы распространить этот подход на случаи затухающего роста, принято, что в онтогенезе значение K_2 может снижаться, и тогда следует подобрать такую функцию $K_2 = f(w)$, которая приведет к уравнению Берталанфи в форме (56).

Поскольку применимость уравнения (56) для описания затухающего роста широко доказана, а K_2 при таком типе роста действительно уменьшается в ходе онтогенеза, то этот подход успешно применен в ряде случаев (Винберг, 1975, 1979).

Теоретическая слабость обсуждаемой модели заключается в том, что функция $K_2 = f(w)$ подобрана произвольно, причем практически приходится каждый раз произвольно подбирать максимальное значение K_2 , чтобы уравнение удовлетворительно описало фактическую кривую роста.

Г. Г. Винберг (1975, 1979) считает, что уравнение (58) не следует брать за основу при моделировании роста, так как скорость потребления пищи и усвояемость (следовательно, и скорость усвоения пищи A) сильно зависят от многих факторов. Однако и K_2 прямо связано с A , поскольку строгое выражение этой величины, в соответствии с исходным определением В. С. Ивлева (1939), дается в виде

$$K_2 = \frac{dw}{dt} \frac{1}{A}, \quad (67)$$

а не (66), причем в общем случае $A > \left(\frac{dw}{dt} + R\right)$ (Заика, Макарова, 1971а). Значит, эмпирическое определение величины K_2 является не менее сложным, чем измерение A .

Как подчеркивает Н. П. Макарова (1975), подход Г. Г. Винберга, приводящий к уравнению (56), не позволяет перейти от затухающего роста к параболическому. Для этого приходится принять условие $a_2 w = 0$. В то же время по Г. Г. Винбергу (1966),

$$a_2 = v_m R_1 w_\infty^{n-1}$$

(объяснение символов опускаем), где ни один из параметров не может при росте по смыслу быть равным нулю. Таким образом, теоретического выигрыша этот подход не дает.

Е. Урсин (Ursin, 1967) возвращает нас к позиции Д. Палохеймо и Л. Дики (Paloheimo, Dickie, 1965) предположив, что функция $A = f(w)$ является степенной, т. е. имеет тот же вид, что и зависимость трат на обмен от массы. Используя в такой интерпретации уравнение (55), можно придать более конкретное содержание его параметрам и отказаться от условия $b_2 = 1$.

Фактические данные (Ипоие, 1964; Сушня, Хмелева, 1967; Аболмасова, 1969; Макарова, 1975) подтверждают, что скорость потребления

пищи (и рацион, т. е. количество потребленной за определенное время пищи) связана с массой тела уравнением вида

$$I = a_3 w^{b_1}, \quad (68)$$

что было использовано нами при моделировании роста (Заика, Макарова, 1971а; Макарова, Заика, 1971; Заика, 1972а, б; 1973а, б; 1975; Макарова, 1972, 1975).

В отличие от Е. Урсина (Ursin, 1967) мы не стремились придать коэффициентам уравнения определенное числовое значение на основе общих соображений. Кроме того, он, как и другие исследователи, не принял во внимание различие между индивидуальной продукцией и ростом.

Использованный нами подход к настоящему времени является единственным способом предсказания кривой роста и скорости роста, тогда как во всех других случаях подбираются параметры уравнения роста так, чтобы оно удовлетворительно аппроксимировало эмпирическую кривую. Кроме того, разрабатываемый нами вариант балансовой модели роста дает возможность взаимосвязанного анализа онтогенетических изменений массы животного, его продукции, питания, обмена. Поэтому рассмотрим данный подход более подробно.

Допустив, что в ходе роста сохраняется некоторый средний уровень усвояемости пищи, получим

$$A = UI = Ua_3 w^{b_1}, \quad (69)$$

где U — коэффициент усвояемости ($U < 1$). Обозначим Ua_3 через a_1 , тогда по уравнениям (58) и (69)

$$\frac{dw}{dt} = a_1 w^{b_1} - a_2 w^{b_2}. \quad (70)$$

Итак, получено уравнение, идентичное (55), но с иным толкованием входящего в него параметра и значением степеней при w . В основу уравнения (70) легли следующие предпосылки: 1) балансовое равенство (уравнение (58)); 2) уравнение (59), связывающее траты на обмен с массой особи; 3) уравнение (68), связывающее рацион с массой особи; 4) допущение о постоянстве коэффициента усвояемости пищи в ходе роста животного. Справедливость балансового равенства неоспорима. Общий вид уравнений (59) и (68) установлен достаточно надежно. Значение коэффициентов при w , как и зависимость усвоения пищи от массы тела, поддаются экспериментальному изучению. Уравнение (70) гибче (56), следовательно, пригодно для описания большего числа типов роста.

Но если $a_2 w^{b_2}$ показывает только траты на обмен, то уравнение (70) отражает продукцию особи, а не рост. Мы допускаем пригодность уравнения и для описания роста. Это требует дополнительного предположения о том, что траты на обмен вместе с различными прижизненными потерями органических веществ (при размножении, линьках) могут быть также выражены в форме $a_2 w^{b_2}$ (но с иными значениями a_2 и b_2).

Величина w_m , которую ниже при исследовании уравнения (70) называем дефинитивной массой, будет иметь иной смысл, если рассматривать кривую продукцию, а не роста особи.

Поскольку нас интересует описание процесса нарастания массы особи, т. е. те случаи, когда $\frac{dw}{dt} \geq 0$, имеет смысл ограничиться анализом теоретических ситуаций, в которых $a_1 w^{b_1} \geq a_2 w^{b_2}$. Ниже это условие соблюдается постоянно.

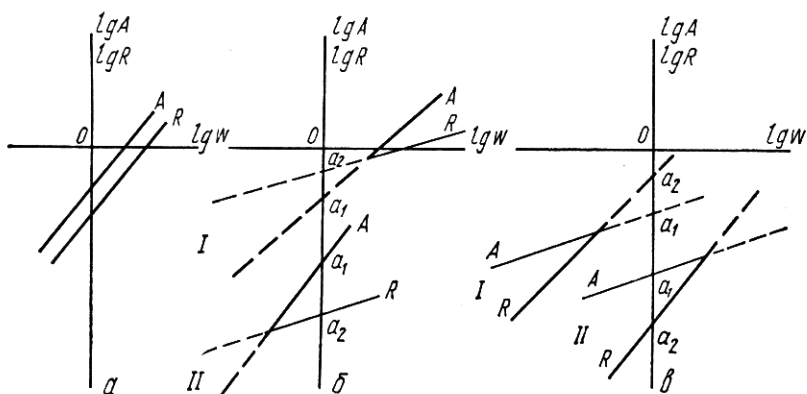


Рис. 8. Возможные отношения между ассимиляцией A и тратами R в ходе роста животных:

$a - b_1 = b_2$; $б - b_1 > b_2$; $I - a_1 < a_2$; $II - a_1 > a_2$; $в - b_1 < b_2$; $I - a_1 < a_2$; $II - a_1 > a_2$. Координаты логарифмические

Эмпирически установлено, что величины A и R возрастают с увеличением массы животного. Изобразим функции уравнений (59) и (69) на одном графике в логарифмических координатах, где эти функции дают прямые линии (рис. 8), и рассмотрим три случая:

1. $b_1 = b_2$. Физический смысл имеет только при $a > a_2$. Линии A и R параллельны; согласно уравнению (70)

$$\frac{dw}{dt} = (a_1 - a_2) w^{b_1}. \quad (71)$$

Получили уравнение параболического роста. При $b_1 = 1$ рост будет экспоненциальным.

2. $b_1 > b_2$. Линии пересекаются при значении w , которое можно найти из соотношения

$$w = \left(\frac{a_1}{a_2} \right)^{\frac{1}{b_2 - b_1}}, \quad (72)$$

поскольку при этом $A = R$ и $\frac{dw}{dt} = 0$. Реальный смысл имеет только участок правее точки, описываемой (72). Следовательно, исходная масса особи w_0 не может быть меньше, чем w в уравнении (72), например, при $a_1 < a_2$ обязательно $w_0 > 1$ (рис. 8). Как и в предыдущем случае, рост здесь не имеет предела. Отметим, что при этом отношении

прироста к тратам может быть выражено в виде

$$v = \frac{a_1}{a_2} \omega^{b_1 - b_2} - 1, \quad (73)$$

т. е. отношение прироста к тратам при таком типе роста не обязательно постоянно. То же самое было показано нами ранее и другим путем (Заика, Макарова, 1969).

3. $b_1 < b_2$. Реальный смысл имеет участок левее точки пересечения, заданной уравнением (72). В этом случае рост S-образный, причем по уравнению (72) определяется дефинитивная масса ω_m . Легко доказать, что $\omega_m < 1$ при $a_1 < a_2$ и $\omega_m > 1$ при $a_1 > a_2$ (рис. 8). Точку перегиба кривой роста можно определить по уравнению

$$\omega_n = \left(\frac{a_1 b_1}{a_2 b_2} \right)^{\frac{1}{b_2 - b_1}} \quad (74)$$

и, в соответствии с уравнением (72),

$$\omega_n = \omega_m \left(\frac{b_1}{b_2} \right)^{\frac{1}{b_2 - b_1}}. \quad (75)$$

Форма кривых, получающихся во всех трех случаях, проверена нами на числовых примерах. Уравнение (70) представляет собой биномиальный дифференциал, который можно записать в виде

$$\omega^{-b_1} (a_1 - a_2 \omega^{b_2 - b_1})^{-1} d\omega = dt. \quad (76)$$

Интегрирование уравнения (76) затруднительно, но возможно при любых реальных значениях коэффициентов, что позволяет строить кривые $\omega = f(t)$.

Еще раз подчеркнем, что если использовать в уравнении (70) значения коэффициентов a_2 и b_2 , рассчитанные по потреблению кислорода животными, особенно при пониженной активности последних, то решение уравнения не дает кривой роста массы. Согласно балансовому равенству уравнения (58), можно получить по уравнению (70) кривую роста только в том случае, если траты $a_2 \omega^{b_2}$ содержат общие потери на обмен (включая и активный обмен), а также все иные потери органического вещества — на размножение, линьки, секреторную деятельность.

Таким образом, замена в уравнении роста Берталанфи «анаболизма» и «катаболизма» на ассимиляцию и траты, выраженные в виде функций от массы тела, дает более гибкое уравнение, в котором все параметры можно исследовать экспериментально. Это уравнение может описывать как продукцию, так и рост особи.

Еще раз уточним различие продукции и роста, для чего на основе уравнения (41) запишем

$$\begin{aligned} P &= \Delta\omega + B_e = A - R; \\ \Delta\omega &= A - (R + B_e''). \end{aligned} \quad (77)$$

Сопоставив эти уравнения с (70), увидим, почему разное содержание вкладывается в $a_2 w^{b_2}$ при описании скорости продукции P (или $\frac{dw}{dt}$) и скорости роста Δw (или $\frac{dw}{dt}$).

Выше были рассмотрены некоторые математически возможные ситуации и следствия уравнения (70). Практическая проверка биологической реальности всех случаев затруднена из-за необходимости эмпирического определения зависимости A и $(R + B_e)$ от массы, что весьма сложно. По этой причине широкого применения уравнения (70) при описании кривых роста животных ожидать не следует. Кривые индивидуальной продукции строить легче (их примеры даны в следующем разделе). Что же касается роста, то уравнение (70) является более приложимым при анализе скоростей, нежели интегральных кривых.

Если случаи $b_2 = b_1$ и $b_1 < b_2$ являются для модели базовыми и представляются биологически реальными, то требуется дополнительно исследовать, встречается ли в природе $b_1 > b_2$. Г. Г. Винберг (1975) обратил внимание на то, что при $b_1 > b_2$ рост должен сопровождаться увеличением удельной скорости роста и K_2 , а потому считает этот случай нереальным. Действительно, анализ показывает, что при $1 > b_1 > b_2$ удельная скорость роста q_w должна сначала увеличиваться, затем снижаться. Максимум достигается при некотором $w_{кр}$, задаваемом в виде

$$w_{кр} = \left(\frac{a_1}{a_2} \frac{b_1 - 1}{b_2 - 1} \right)^{\frac{1}{b_2 - b_1}}.$$

Если так, то большое значение приобретает возможное положение $w_{кр}$ на промежутке от w_0 до w_m . Например, может оказаться, что $w_{кр}$ достигается в эмбриональном или раннем постэмбриональном периоде, после чего q_w и K_2 снижаются даже при $b_1 > b_2$.

По нескольким видам имеются эмпирические материалы, иллюстрирующие увеличение K_2 в начальный период роста с последующим снижением. Эти случаи рассмотрены с позиции балансовой модели (Макарова, Заика, 1971) и свидетельствуют в пользу реальности случая $b_1 > b_2$. По-видимому, Г. Г. Винберг не считает эти факты надежными. Во всяком случае, обсуждаемый вопрос — интересная задача будущих исследований.

Балансовая модель в форме уравнения (70) опирается на широкое распространение аллометрических отношений в организмах. Но рассматривая ее именно в свете законов аллометрии, можно увидеть следующую теоретическую трудность.

Нами принято, что степенными являются функции $R = f(w)$ и $(R + B_e) = f(w)$. При этом не ясен вид функции $B_e = f(w)$. С одной стороны, и здесь должен проявляться закон аллометрических отношений. С другой — сумма степенных функций не может быть выражена степенной функцией (Кузин, Дюльдин, 1975).

В более общей форме тот же вопрос ставит Н. Л. Дорфман (1975): в энергетическом балансе животного различают довольно большое

число конкретных элементов, и вряд ли правомочно использовать в модели роста столь укрупненные (а потому в определенной мере абстрактные) компоненты, как A и $(R + B_2)$.

Вопрос этот действительно сложен. Если рост можно выразить через многокомпонентное балансовое уравнение, то совсем не обязательно сводить его к (70), так как современные вычислительные возможности позволяют в численном виде решать гораздо более сложные уравнения. Кроме того, входящие в балансовое уравнение величины, совсем не обязательно выражать в виде функций от массы тела. Вполне допустимо использовать для расчета скорости продукции или роста непосредственно уравнение (77).

Иначе говоря, для целей вычисления величин можно отказаться от уравнения (70), но при этом теряются и возможности теоретического анализа роста, которые дает это уравнение. Балансовая модель привела к нетривиальным, с нашей точки зрения, результатам при анализе экспоненциального роста (Заика, 1972б), зависимости роста от температуры (Заика, 1973б, 1975), связи между продукцией и метаболизмом популяции (Макарова, Заика, 1971; Заика, 1974), между ростом, питанием и размножением (Заика, 1973а). Дальнейшее развитие балансовых моделей будет зависеть от прогресса в теории аллометрии, который поможет разрешить перечисленные выше теоретические трудности.

Кривые роста и индивидуальной продукции

При построении кривой роста и продукции особи для одного вида животных с помощью уравнения (70) необходимо учитывать следующее.

1. При изображении на одном графике кривая $P(t)$ должна располагаться не ниже кривой $w(t)$.

2. Кривые продукции и роста не обязательно однотипны, т. е. при S-образной кривой роста кривая продукции может оказаться параболической.

3. В случае описания кривой роста уравнения (70) используется как биномиальный дифференциал (76). При описании кривой продук-

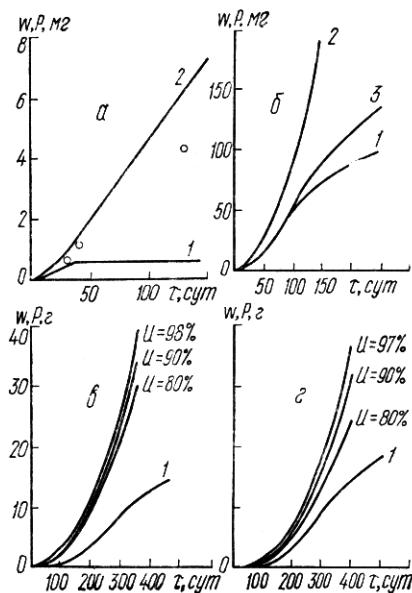


Рис. 9. Кривые индивидуальной продукции у ракообразных:

a — *Artemia salina*, 1 — рост, 2 — продукция; $б$ — *Orchestia bottae*, 1 — рост, 2 — теоретическая кривая продукции, 3 — эмпирическая кривая продукции; $в$ — *Pachygrapsus marginatus*, кривая роста (1) и кривые продукции при разной усвояемости пищи; $г$ — *Xantho hydrophilus*, кривая роста (1) и кривые продукции при разной усвояемости пищи

ции уравнение (70) фактически принимает вид

$$\frac{dP}{dt} = a_1 w^{b_1} - a_2 w^{b_2}, \quad (78)$$

так что для интегрирования продукции по времени требуется в правой части w выразить в виде функции t . Иными словами, нужно знать кривую роста массы.

Используя данные о росте и энергетическом балансе артемии (Сущеня, Хмелева, 1967; Хмелева, 1968), с помощью уравнения (78) мы построили (Заика, 1972а) кривую продукции для этого рачка. Н. П. Макарова (1972) уточнила расчет для артемии за счет более строгого выбора переходных коэффициентов и построила кривые индивидуальной продукции еще для трех видов черноморских ракообразных. Полученные ею уравнения продукции приведем вместе с уравнениями роста массы:

1. *Artemia salina* (w — г сух. массы; t — сут; 25 °C; $U = 0,8$)

$$w_t = (0,090 - 0,076 e^{-0,063t})^3,$$

$$\frac{dP}{dt} = 0,0239w^{0,705} - 0,0118w^{0,688}$$

2. *Orchestia bottae* (w — мг сыр. массы; t — сут; $U = 0,4$)

$$w_t = (0,576 - 0,45e^{-0,0143t})^4,$$

$$\frac{dP}{dt} = 0,0288w^{0,67} - 0,0195w^{0,74}$$

3. *Pachygrapsus marginatus*

(w — г сыр. массы; t — сут)

$$w_t = (2,14 - 1,76e^{-0,0047t})^4,$$

$$\frac{dP}{dt} = U 0,058w^{0,57} - 0,00136w^{0,75}$$

4. *Xantho hydrophilus*

(w — г сыр. массы; t — сут)

$$w_t = (2,10 - 1,69e^{-0,004t})^{4,4},$$

$$\frac{dP}{dt} = U 0,059w^{0,71} - 0,0227w^{0,77}$$

Соответствующие кривые приведены на рис. 9. Для артемии кривую продукции рассчитали до возраста 30 сут, так как позже масса животного не изменяется. Для последующего периода приняли, что скорость продукции остается такой же, как на 30-е сутки. Продукция за 30, 40 и 130 сут жизни артемии была рассчитана так же, как и сумма массы тела, всех личиных шкурок и отброженного потомства. Соответствующие точки (рис. 9, а) лежат ниже кривой, что можно объяснить, в частности, неучтенными потерями в виде растворенного органического вещества. Для орхестии приведена также кривая продукции (Сущеня, 1967), в которой помимо роста учтены только потери на размножение. Для крабов кривые продукции построены не только для усвояемости, равной 97—98 % (Аболмасова, 1971), но также для $U = 0,9$ и $U = 0,8$.

У всех исследованных видов кривая роста S-образная, но кривая продукции на изученном участке не обнаруживает перегиба. У первого вида $b_1 > b_2$; у остальных — b_2 лишь немного превышает b_1 , поэтому кривая продукции на большом промежутке близка к параболе.

Оценка продукции
по «скорости оборота» популяции

В работах по продуктивности зоопланктона (Juday, 1940, 1943; Lindeman, 1942) для определения продукции умножали среднюю годовую биомассу на число ее «оборотов» в год. При таком подходе «время оборота» принимается равным средней продолжительности жизни (τ_m) рассматриваемых животных. Величина, обратная «времени оборота», есть «скорость оборота» $\frac{1}{(\tau_m)}$.

Продукцию оценивали как произведение средней годовой биомассы на число ее «оборотов» в год, которое вычисляли в виде $\frac{365}{(\tau_m)}$, где время оборота выражено в сутках. Например, если у некоторого вида копепода $\tau_m = 45$ сут, то условно принимается, что в течение года сменяют друг друга $365 : 45 = 8$ поколений. Это означает, что наличная биомасса воспроизводится восемь раз за год, т. е. годовая продукция $P = 8\bar{B}$.

Ясно, что при таком подходе число оборотов соответствует годовой удельной продукции. Разделив эту величину на 365, получим число оборотов за сутки, или суточную удельную продукцию. Как указано, этот показатель называют скоростью оборота, т. е.

$$C \approx \frac{1}{\tau_m}. \quad (79)$$

Скорость оборота можно оценить и для животных с продолжительностью жизни более года, используя тот же алгоритм. Так, при $\tau_m = 2$ года число оборотов в год равно 0,5, а суточная скорость оборота — 0,0014.

Описанный способ оценки продуктивности является довольно грубым. Он основан на допущении, что в течение изучаемого периода не изменяются численность популяции, ее биомасса и средняя продолжительность жизни. Чем больше отклоняется от этой модели фактическая картина, тем более смещенными будут полученные продукционные характеристики.

Позднее скорость оборота стали оценивать исходя из более детального анализа кинетики численности популяции, а не просто по средней продолжительности жизни. Работы этого направления (Edmondson, 1960; Stross, Nees, Hasler, 1961; Hall, 1964; Wright, 1965) анализируются в методическом руководстве «Методы определения продукции...» (1968), причем соответствующему способу расчета продукции дается оценка, равносильная отрицанию возможности использовать четвертую схему для расчетов продукции многоклеточных животных, что вряд ли справедливо.

Использование расчетов продукции по кинетике численности должно производиться по показателям, рассчитанным для некоторого

среднего состояния данной популяции. Скорость оборота, вычисленная с учетом этих условий, может вполне удовлетворительно отразить среднюю удельную продукцию популяции. Практически средняя величина скорости оборота должна вычисляться для периода, в несколько раз превышающего время оборота. Кроме того, расчеты по кинетике численности будут тем точнее, чем меньше различаются начальная и конечная массы животных, т. е. чем меньше их дефинитивные размеры.

Скорость оборота, законы роста популяции и удельная продукция

При расчете продукции по скорости оборота популяции особи принимаются условно одинаковыми, взаимозаменяемыми. Это равносильно тому, что всем особям приписывается одинаковая (средняя) масса. Отсюда появляется возможность игнорировать индивидуальный рост и возрастную структуру популяции. Все определяет кинетика численности, так как биомассу легко вычислить как произведение численности на среднюю массу.

Перечисленные условия практически всегда приемлемы для микроорганизмов и, с указанными в предыдущем разделе ограничениями, для многоклеточных. Дополнительные (и часто неявные) упрощения заключаются при этом подходе в том, что средняя численность и биомасса популяции принимаются постоянными или случайным образом флуктуирующими около средних значений. Считается также, что убыль биомассы сводится к элиминации особей (нет прижизненного отчуждения вещества). Как указано в гл. 1, в таких условиях продукция равна биомассе элиминированных особей.

Если, как в рассмотренном выше примере, биомасса популяции воспроизводится в среднем восемь раз за год, это означает, что при сохранении наличной биомассы на неизменном уровне биомасса элиминированных за год особей во столько же раз превышает наличную, так что $P=8B$.

Сопоставив это с выражением $P=CB$, убеждаемся, что годовая скорость оборота (годовое число оборотов) численности и биомассы соответствует годовой удельной продукции. Если τ_m выражена в сутках, то $\frac{1}{\tau_m}$ есть суточная скорость оборота, соответствующая суточной удельной продукции, откуда

$$C \approx \frac{1}{\tau_m}.$$

Удельная продукция лишь приблизительно равна скорости оборота по двум причинам. Во-первых, популяции (особенно многоклеточных) далеко не всегда соответствуют перечисленным условиям. Во-вторых, не было упомянуто еще одно условие, на котором основано вычисление суточной скорости оборота в виде $\frac{1}{\tau_m}$. Оно связано с использованием определенной модели, закона роста численности популяции, который не имеет места в природе. Рассмотрим этот вопрос детально.

В основе всех построений по кинетике численности популяций лежит более или менее обоснованная модель роста популяции, закон потенциального нарастания численности особей. Такая модель часто присутствует в построениях в неявном виде, т. е. исследователь не задумывается специально над законом увеличения численности, но использует соотношения, справедливые лишь при определенной модели роста.

Следует также объяснить, почему речь идет о потенциальном росте. Расчет продукции по «скорости оборота» производится при условии постоянства численности популяции, следовательно, число особей принимается нерастущим. Означает ли это, что нечего рассуждать о законе роста такой популяции? Терминологически это можно решать по-разному. Если под ростом подразумевать увеличение наличной численности, то популяцию в описанном случае следует считать нерастущей. Но поскольку популяция, по условию, рассматривается на протяжении жизни нескольких поколений, то заведомо принимается некоторый режим размножения, воспроизводства, покрывающий естественную убыль особей, достигших возраста τ_m . Следовательно, в популяции непрерывно происходит процесс, который можно назвать либо потенциальным ростом популяции, либо иначе. Именно этот процесс является источником продукции у фактически стабильной по численности популяции.

Даже при уменьшении наличной численности (когда скорость размножения меньше скорости элиминации) размножение происходит, и происходит оно по определенному закону.

Если характер элиминации не отражается на возрастной структуре или последней можно пренебречь, как в случае микроорганизмов, то удельные скорости размножения и элиминации не зависят друг от друга и могут рассматриваться изолированно, что существенно упрощает анализ. Тогда для выяснения закона размножения (потенциального роста) достаточно выяснить, что будет происходить с популяцией в отсутствие элиминации.

Самое простое предположение сводится к тому, что численность популяции (N) будет нарастать во времени (t) линейно, и на графике это выразится прямой линией. Взяв на таком графике два равных отрезка времени Δt_1 и Δt_2 и сопоставив между собой соответствующие приросты численности ΔN_1 и ΔN_2 , получим $\Delta N_1 = \Delta N_2$ при $\Delta t_1 = \Delta t_2$.

Таким образом, согласно линейному закону роста популяции, ее численность за одинаковые интервалы времени прирастает на одинаковую абсолютную величину, независимо от начального времени численности (N_1 и N_2) для данного интервала. Но это противоречит всему опыту животноводства и растениеводства. Получается, что маленькое стадо животных (если нет отхода) даст за год тот же прирост численности, что и большое стадо. Отсюда следует заключение, что линейная модель роста неприемлема для большинства, если не всех, реальных популяций.

Как подойти к более адекватной модели? Эмпирические данные свидетельствуют, что при сохранении некоторой стандартной возрастной структуры популяция любого вида организмов дает в единицу

времени абсолютный прирост, пропорциональный ее наличной численности. Таким образом, если в линейной модели удельная скорость размножения (скорость потенциального увеличения численности в расчете на одну наличную особь) уменьшится с возрастанием N , то фактически удельная скорость размножения сохранится неизменной в определенных пределах N . Так, для лабораторных популяций, растущих при ограниченных ресурсах пространства и пищи по логистической кривой, удельная скорость размножения постоянна во всей фазе «логарифмического» роста. Увеличение популяций в этот период описывается экспоненциальным законом, который и принимается в качестве наиболее общей модели роста любых популяций. Этот закон передается уравнениями (31)—(33).

Напомним, что даже при уменьшении фактической численности популяции размножение происходит обычно по экспоненциальному закону, поскольку удельная скорость размножения относительно независима от наличной численности и относительно постоянна, пока не вступят в действие факторы, зависящие от плотности.

Вернемся к вопросу о том, какой модели соответствует вычисление скорости оборота в виде $\frac{1}{\tau_m}$. Рассмотрена модельная популяция копепоид, у которой $\tau_m = 45$ сут, так что численность (и биомасса) оборачивается за год 8 раз. Как можно схематически описать кинетику численности такой популяции?

Обозначим наличную численность через N_0 и примем для упрощения, что размножение равномерно распределено во времени, т. е. ежедневно размножается одинаковая часть наличного числа особей. Для любого интервала времени продолжительностью τ_m имеем начальную численность N_0 . Такой же будет и конечная численность, и это означает, что все особи, составляющие начальную численность, элиминированы из популяции. Если бы они остались в ней, то конечная численность составила бы $2N_0$. Следовательно, τ_m можно назвать временем потенциального удвоения численности.

Удельная скорость размножения (b) в описанном примере может быть найдена так:

- 1) прирост за время τ_m составляет N_0 ;
- 2) среднюю удельную скорость размножения найдем (в соответствии с определением) как отношение суточного прироста к средней наличной численности, т. е. в виде

$$b = \frac{N_0}{\tau_m \bar{N}}. \quad (79')$$

Дальнейшие преобразования формулы (79'), в частности способ задания средней численности, зависят от выбора модели роста популяции.

Если принять, что численность (без элиминации) увеличивается по линейному закону, то

$$\bar{N} = \frac{2N_0 + N_0}{2} = \frac{3}{2} N_0$$

и, подставляя этот результат в (79'), получаем

$$b = \frac{0,67}{\tau_m}.$$

Если же численность увеличивается по экспоненциальному закону, то для времени потенциального удвоения численности, как будет показано в следующем разделе данной главы,

$$b = \frac{0,693}{\tau_m},$$

причем удельная скорость размножения равна удельной продукции.

В данном случае оба подхода привели к близким результатам, но ранее полученное для удельной продукции выражение (79) заметно отличается. Уравнение (79) можно получить из (79'), если вместо средней потенциальной численности взять начальную. Но при расчете удельной скорости размножения не следует брать N_0 вместо \bar{N} , так как это не соответствует определению b .

Тем не менее замена \bar{N} на N_0 нередко производится исследователями в различных соотношениях. Эту практику оправдывают обычно тем, что иногда по условиям эксперимента известна только начальная численность. Вдобавок это — реальная численность, регистрируемая в пробе, тогда как конечную потенциальную численность приходится рассчитывать при тех или иных допущениях.

В приведенном случае формула (79) завышает удельную продукцию на относительно небольшую величину — 1,44 раза. Поэтому мы считаем ориентировочную оценку продукции по скорости оборота приемлемой. Но та же подмена \bar{N} на N_0 в других формулах при определенных условиях может привести к значительным ошибкам.

Таким образом, простая и понятная логика определения продукции по скорости оборота приводит к уравнению (79), которое нельзя признать строгим равенством. Вопрос оказывается не столь простым для анализа. Мы рассмотрели его по возможности детально и без сложных математических выкладок, так как различия в исходных предпосылках и следствиях различных формул воспринимаются с трудом.

Описанные выше и подобные различия в основаниях уравнений, на первый взгляд незначительные, часто приводят к ошибочным количественным результатам расчетов и неверным интерпретациям. В каждом случае необходимо кропотливо анализировать скрытые основания построений, выявлять модели, к которым они приводят или из которых исходят.

«Репродуктивный потенциал» популяции и удельная продукция

Уравнения (31) — (33) дают представление о коэффициенте увеличения популяции r , который можно также охарактеризовать как мгновенную скорость роста популяции (Одум, 1975). Эта величина не является постоянной, так как зависит от степени лимитирования роста теми или

ными факторами, от возрастного состава популяции, в конечном счете — от соотношения коэффициентов размножения и элиминации.

В условиях, когда отсутствует лимитирование, связанное с плотностью популяции, и при установившемся стационарном распределении возрастов, коэффициент увеличения популяции достигает максимума. В этом случае его обозначают r_m (Birch, 1948) и называют по-разному; мы используем для r_m термин «репродуктивный потенциал» (Одум, 1975).

Составляя для вида демографические таблицы (Одум, 1975), получают, в частности, данные о числе особей (l_x), выживших к началу каждого возрастного интервала (из 1000 рожденных), а также величины удельной возрастной рождаемости (m_x). Сумма произведений l_x и m_x дает чистую величину репродукции R_0 :

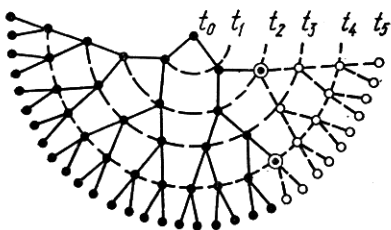


Рис. 10. Схема образования микроколонии бактерий. В кружки заключены элиминированные особи

равна коэффициенту размножения популяции. Поскольку $c \approx b$, то, выяснив соотношение b и r_m , можно будет одновременно охарактеризовать связь между удельной продукцией и репродуктивным потенциалом.

Для упрощения рассмотрим этот вопрос на примере образования микроколонии простейших или бактерий за счет размножения одной клетки. Пусть колония растет так, как это изображено на рис. 10. Принято, что масса клеток одинакова, так что вместо численности можно использовать единицы биомассы. Деление клеток происходит синхронно, время генерации (время между делениями) обозначим g ; эта величина равна времени удвоения, поскольку рассматривается простое бинарное деление клеток. Задан определенный режим элиминации (элиминированные клетки заключены в кружки).

Согласно уравнениям (32) — (33), если элиминация отсутствует, имеем

$$\frac{dB}{dt} = bB, \quad (83)$$

$$B_t = B_0 e^{bt}, \quad (84)$$

где B_t — биомасса в момент t , B_0 — исходная биомасса. Если размножение происходит путем бинарного деления, то при $t = g$ (в отсутствие элиминации) по уравнению (84) и в соответствии с рис. 10 имеем два уравнения

$$B_g = B_0 e^{bg},$$

$$B_g = 2B_0.$$

Приравняв их правые части, получим

$$e^{bg} = 2$$

и после логарифмирования

$$\begin{aligned} bg &= \ln 2, \\ b &= \frac{\ln 2}{g}. \end{aligned} \quad (85)$$

Согласно (38), $C = b$. К этому же результату придем несколько иным путем. При отсутствии элиминации имеем

$$P = \frac{dB}{dt}, \quad C = \frac{P}{B} = \frac{1}{B} \frac{dB}{dt} = \frac{d(\ln B)}{dB} \frac{dB}{dt} = \frac{d(\ln B)}{dt}.$$

Отсюда

$$C = \frac{1}{t} \ln \frac{B_t}{B_0} \text{ или } C = \frac{2,3}{t} \lg \frac{B_t}{B_0}. \quad (86)$$

Подставляя в (86) B_t в соответствии с (84), получаем

$$C = \frac{1}{t} \ln \frac{B_t}{B_0} = \frac{1}{t} \ln \frac{B_0 e^{bt}}{B_0} = \frac{1}{t} \ln e^{bt} = b.$$

В соответствии с этим соотношением и (85) запишем

$$C = \frac{\ln 2}{g}, \quad (87)$$

т. е. удельная продукция микроорганизмов, размножающихся бинарным делением, в отсутствие элиминации связана с временем генерации этим простым отношением (Зайка, Макарова, 1970).

Теперь рассмотрим, какие изменения вносит элиминация. Из рис. 10 видно, что наличие элиминации меняет характер нарастания общей численности (и биомассы) колонии. Примем массу клетки за единицу. Тогда, в отсутствие элиминации, рост колонии должен происходить по закону, описываемому уравнением (84), продукцию для каждого шага (g) оценим по (12). В нашем примере имеем:

Время	0	g	$2g$	$3g$	$4g$	$5g$
Биомасса	1	2	4	8	16	32
Продукция	—	1	2	4	8	16

Фактически, с учетом принятой на рис. 10 элиминации, имеем:

Время	0	g	$2g$	$3g$	$4g$	$5g$
Биомасса	1	2	4	6	12	22
Продукция	—	1	2	4	6	12

Здесь рост колонии описывается уравнением

$$B_t = B_0 e^{rt}, \quad (88)$$

где $r = b - m$ по (33). Согласно рис. 10, удельная скорость элиминации неравномерна, однако при анализе роста колонии на большом промежутке времени допустимо принять некоторую среднюю величину \bar{m} , нивелирующую колебания коэффициента (удельной скорости) элиминации, что позволит применить уравнение (88).

Итак, потенциальная (без элиминации) и реальная кривые увеличения биомассы различаются. Как же обстоит дело с величиной удельной продукции?

Уравнение (86) при наличии элиминации неприемлемо, поэтому следует обратиться к (14) и (34), которые приводят к (38) и (87). Это обстоятельство часто воспринимается с трудом, так как многим кажется, что элиминация должна влиять на величину удельной продукции. Поэтому необходимы дополнительные пояснения.

Выше приведены величины P в микроколонии для каждого временного шага, равного g . Продукция за любой промежуток $t = g$ равна исходной для этого периода биомассе. Это естественно, так как каждая живая клетка за время g производит равную ей массу, и элиминация не влияет на результат. Например, в момент $t = 4g$ (рис. 10) в колонии было 11 живых клеток и одна только что погибшая; 11 клеток дали 22 дочерных к моменту $t = 5g$. За этот период $P = 12$, поскольку, согласно (12), $P = 22 - 11 + 1$.

Следовательно, независимо от уровня элиминации продукция за любой период $t = g$ равна исходной биомассе для этого периода. Напомним, что сейчас рассматривается идеализированная модель колонии, в которой деление клеток синхронизировано. В общем случае принимается, что на промежутке t клетки равномерно распределены по времени их деления. Все это не изменяет заключения, что при любом уровне элиминации удельная продукция численно равна $\ln 2 = 0,693$, т. е. b всегда описывается уравнением (87).

Таким образом, в случае микроорганизмов увеличение элиминации снижает r в уравнении (88), но не отражается на величине $C = b$. То же происходит с коэффициентом увеличения популяции r у многоклеточных организмов со сложной возрастной структурой. При благоприятных условиях и в отсутствие лимитирования, связанного с плотностью, коэффициент увеличения популяции достигает наивысшей величины и рассматривается как репродуктивный потенциал вида r_m . Установившееся стационарное распределение биомассы по возрастам позволяет представить такую популяцию в упрощенном виде, приняв определенный средний возраст достижения половозрелости, среднюю плодовитость и продолжительность жизни.

После этого можно составить схему геометрического роста популяции без элиминации и по ней оценить удельную продукцию.

В связи с изложенным ясно, что $C > r_m$. Поскольку в работах по репродуктивным потенциалам накоплен определенный объем сведений о величинах r_m , считаем полезным использовать их для ориентировочной оценки C , не забывая об указанных различиях. Это использовано во второй части книги.

Хотя характер отношений C/r_m специально не исследован, полагаем, что эта величина относительно постоянна. Такое допущение дает

возможность по r_m судить о C . Действительно, как показано во второй части работы, этот метод дал определенные результаты.

Наконец, связь удельной продукции и репродуктивного потенциала в теоретическом отношении интересна следующим: уравнение (82) аналогично (85). Если в уравнении (85) под знаком логарифма стоит 2, поскольку масса микроорганизмов удваивается за время g , то в уравнении (82) R_0 показывает, во сколько раз масса организма увеличивается за время τ_m в результате размножения. При этом рассматривается фактическое увеличение массы с учетом выживания (и смертности). Следовательно, если в (82) вместо R_0 использовать показатель потенциального увеличения массы (при наличии смертности только «от старости», в возрасте τ_m), то оно также позволило бы определить коэффициент b , а не r_m .

Изложенное указывает на возможные направления дальнейших исследований соотношения между C и r_m . С. Метьюз (Mathews, 1970) также обратил внимание на определенную связь между этими показателями.

Глава 4

ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВАНИЯ РАСЧЕТНЫХ МЕТОДОВ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПРОДУКЦИИ

Расчетный и прямой методы изучения продукции

Сопоставив работы по биологической продуктивности (включая работы по первичной продукции и продукции бактерий), можем убедиться, что существует два основных подхода к оценке продукционных показателей. Во-первых, продукцию можно определить, пользуясь различными сочетаниями физиологических и экологических данных (в частности, таких, как скорость роста и размножения особей, возрастная структура популяции, динамика численности и биомассы, скорость элиминации), причем каждый из перечисленных показателей в отдельности не дает представления о продукции. Следовательно, они служат сходными данными, основываясь на которых, можно рассчитать продукцию с помощью различных схем расчета. Этот метод исследования продукции назовем расчетным методом.

Во-вторых, ищутся возможности непосредственного измерения скорости синтеза органических веществ либо пропорциональных ей величин. В последнем случае к оценке скорости продукции приводит опять-таки расчет, но он здесь относительно прост. Поэтому соответствующий подход можно считать основанным на прямом методе изучения продукции. Вероятно, можно встретиться с промежуточными ситуациями, т. е. различие прямого и расчетного методов не является абсолютным. Тем не менее эти два подхода следует разграничить.

Попытаемся охарактеризовать различия как самих методов, так и получаемых с их помощью результатов.

Если исследователей интересует величина, то ее стремятся инструментально измерить. Оценке той же величины с помощью расчета отводится обычно второстепенная роль. Мы не станем вдаваться в общие аспекты этой проблемы. К продукционным исследованиям подходит тезис, согласно которому метод прямого изучения продукции предпочтительнее кропотливого сбора эколого-физиологических данных с последующим сложным расчетом продукции. Преимущества прямого метода очевидны на примере работ по первичной продукции. Разработка относительно простых и быстрых прямых методов (особенно радиоуглеродного) измерения продукции фотосинтезирующих растений привела к быстрому накоплению значительного количества данных. Эти методы позволили оценивать продукцию фитопланктона в целом, т. е. продукцию целого трофического уровня, состоящего из большого числа популяций. Характерно, что в этом случае не требуется знать ни видового состава, ни соотношения численности и биомассы разных видов, ни скорости размножения водорослей.

Оценка продукции, однако, не является завершением продукционного исследования. Необходимо еще объяснить регистрируемые величины и предсказать, какими они могут быть в различных условиях. И здесь обнаруживается, что величины продукции всего фитопланктона желательнее дополнить оценкой роли отдельных видов, составляющих сообщество. В результате появляются работы, в которых при полевых исследованиях первичной продукции радиоуглеродным методом фитопланктон перед экспозицией в склянках фракционируют по размерным группам, чтобы оценить роль отдельных размерных фракций. С помощью радиоавтографии определяют индивидуальную продукцию (Watt, 1971; Гутельмахер, 1973, 1974). Параллельно усиливаются лабораторные исследования по физиологии водорослей: изучается темп размножения и скорость фотосинтеза отдельных популяций в различных условиях температуры, освещения, снабжения биогенными элементами. В Институте биологии южных морей АН УССР разработан расчетный метод изучения первичной продукции в море (Тен, 1964; Кондратьева, 1965, 1968), который используется параллельно с прямым методом.

Таким образом, расчетный метод изучения продукции имеет свои достоинства: он приводит к четкому выявлению взаимосвязи между основными эколого-физиологическими характеристиками популяции и сообщества. В результате облегчается задача объяснения и прогнозирования продуктивности системы в тех или иных условиях. Продукционные исследования, основанные на расчетных методах, требуют знания многих параметров и потому оказывают большое стимулирующее и направляющее воздействие на эколого-физиологические исследования.

К настоящему времени по-разному сложилось изучение продуктивности фито-, бактерио- и зоопланктона. В области первичной продукции, как указывалось выше, преобладают прямые методы исследования продукции всего трофического уровня продуцентов в целом,

но появляются тенденции изучения продуктивности отдельных видовых популяций (прямым и расчетным методами). Эти тенденции, очевидно, в дальнейшем усилятся.

Продуктивность бактерий в большинстве работ оценивается также в целом для всего бактериопланктона. Помимо расчетных, сейчас разработаны методы прямого изучения продукции бактерий, используемые для оценки тотальной продукции бактериопланктона (радиоуглеродный метод).

Продуктивность зоопланктона исследуют пока только расчетным методом и по видовым популяциям (если не принимать во внимание сугубо ориентировочные оценки продукции всего зоопланктона). Знание продуктивности ведущих видов позволяет подойти к оценке продукции сообществ. В отношении продуктивности беспозвоночных животных сложилось наиболее благоприятное положение, так как здесь более детально и глубоко можно осветить любой вопрос, связанный с проблемой продуктивности. Это объясняется широким использованием расчетных методов оценки продукции отдельных видов, основанных на глубоких знаниях эколого-физиологических параметров популяции. Поиски прямых методов изучения продукции животных (Чмыр, 1967; Шушкина, Сорокин, 1969) пока не увенчались успехом, кроме того, расчетные методы имеют свои преимущества и их нельзя полностью заменить прямыми.

Осветив в общих чертах два основных подхода к изучению продукции, укажем, что в последующих разделах данной главы обсуждаются только расчетные методы определения продукции и все фактические материалы, используемые в работе, получены расчетными методами.

Основные схемы расчета продукционных показателей

Оценка продукционных показателей с помощью расчетных методов производится по совокупности физиологических и экологических данных, которые в отдельности не пригодны для полной характеристики продуктивности. Получение этих исходных данных не относится к области собственно продукционных исследований. Например, при расчетах продукции широко используют материалы по росту животных, но рост — самостоятельная проблема.

Таким образом, изучение продуктивности в узком смысле сводится к расчету продукционных показателей по комплексу исходных данных или к прямому их измерению.

При разработке конкретных вариантов продукционных расчетов большое значение приобретают следующие вопросы: а) наличие исходных показателей по данной популяции; б) продукционные показатели, подлежащие оценке; в) необходимая степень точности оценок. Попытаемся сгруппировать их, выделив основные типы, или с х е м ы р а с ч е т а.

Прежде всего можно разграничить расчеты продукции «по входу» и по «выходу» системы (рис. 3). Основное их различие в отношении исходных данных состоит в том, что только при расчетах «по выходу»

используется величина элиминированной биомассы. На этом основании расчеты «по выходу» системы мы выделяем в качестве отдельной схемы.

При расчетах продукции «по входу» системы пользуются разными исходными данными. В частности, особое положение занимает расчет продукции как разности между ассимиляцией и тратами, поскольку в остальных случаях в основу расчетов положены данные по росту биомассы популяции.

Первая схема расчета продукции. К этой схеме относятся расчеты продукции по выходу системы, когда продукция оценивается как изменение наличной биомассы плюс элиминированная биомасса. Именно так рассчитывал продукцию, например, Бойсен-Иенсен (1919). Расчет производится по уравнению (12):

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

В пределах схемы разработано несколько вариантов расчета. В частности, если наличная биомасса популяции за исследуемый период не изменяется, то продукция равна элиминированной биомассе.

Для расчета продукции по этой схеме необходимы следующие исходные данные: 1) начальная биомасса, 2) конечная биомасса, 3) биомасса, элиминированная за рассматриваемый период. В тех случаях, когда элиминацией биомассы можно пренебречь, продукция равна изменению наличной биомассы.

Вторая схема расчета продукции. Г. Кларк и др. (Clarke, Edmondson, Ricker, 1946) предложили оценивать продукцию как разность между скоростью ассимиляции пищи популяцией и скоростью трат на обмен. Этот способ почти не используется для расчетов, поскольку определить скорость суммарной ассимиляции пищи в популяции довольно трудно, но за ним сохраняется важное общее значение, что становится очевидным при теоретическом анализе продукционного процесса в системах различной сложности, от особи до биоценоза (гл. 1, 2).

Третья схема расчета продукции. К этой схеме относим все способы расчета, основанные на использовании данных по росту особей и возрастной структуре популяции. Она получила наибольшее применение. А. С. Константинов (1960) предложил считать продукцию по скорости прироста массы у всех особей популяции. В более поздних исследованиях учтена также продукция за счет размножения (Печень, Шушкина, 1964; Грезе, Балдина, 1964). Продукция рассчитывается по уравнению $P = P_1 + P_2$. Конкретные варианты многочисленны, они отражают различные способы оценки индивидуальных приростов.

Исходные данные: 1) приросты массы особей разного возраста, 2) возрастная структура популяции, 3) масса отрожденного потомства (если она не учтена как часть прироста массы самок), 4) средняя биомасса популяции.

Четвертая схема расчета продукции. В основе расчета лежат данные по динамике численности популяции. Во избежание анализа роста и возрастной структуры всем особям приписы-

вают некоторую среднюю массу. Тогда продукция определяется по скорости размножения. Нередко используется «скорость оборота» численности (величина, обратная времени удвоения популяции).

Исходные данные: 1) скорость размножения, 2) средняя численность популяции, 3) средняя масса особи.

Многие из методов расчета продукции описаны в методических пособиях МБП. Опубликованы результаты сравнительного анализа нескольких расчетных методов, распространенных за рубежом (Cushman et al., 1978; Gillespie, Benke, 1979).

О «физиологическом способе» расчета продукции

В «Методах определения продукции...» (1968) описан приближенный вариант расчета, относящийся к третьей схеме и основанный на использовании следующих исходных данных: 1) биомасса популяции, 2) возрастная структура, 3) зависимость интенсивности обмена от массы, 4) калорийность животных, 5) величина K_2 , (определяемая как $\frac{dw}{dt} \frac{1}{A}$, т. е. отношение прироста к ассимилированной пище (см. гл. 5).

Разработаны уравнения, позволяющие по этим данным оценить величины прироста различной массы для животных и на основе их рассчитать продукцию. Указано, что они применимы для животных, рост которых близок к параболическому. Метод основан на установленной Г. Г. Винбергом (1966) связи между ростом и обменом у животных и был применен в ряде случаев для конкретных расчетов («Методы определения продукции...», 1968; Шушкина, 1968). Полученные этим методом величины соответствуют ожидаемым, но исходные предпосылки метода требуют дальнейшего анализа.

Г. Г. Винберг (1966) исходит из зависимости затрат на дыхание от массы тела (59):

$$R = a_2 w^{b_2}.$$

Допустив, что в некоторых случаях отношение v прироста $\frac{dw}{dt}$ к затратам остается постоянным в течение роста особи:

$$\frac{dw}{dt} \frac{1}{R} = v = \text{const}, \quad (89)$$

имеем $\frac{dw}{dt} = vR$ и в соответствии с уравнением (59)

$$\frac{dw}{dt} = va_2 w^{b_2}. \quad (90)$$

Получено уравнение параболического роста в дифференциальной форме.

Введено обозначение $n = 1 - b_2$ и положено $w_0 = 0$. Тогда из уравнения (90) можно представить массу особи как функцию возраста τ :

$$w = (va_2 n \tau)^{\frac{1}{n}}. \quad (91)$$

Исходя из того что условие $v = \text{const}$ дает уравнение параболического роста, Г. Г. Винберг делает обратное заключение: когда рост идет по параболическому типу, это означает, что v и K_2 — константы («Методы определения продукции...», 1968). Физиологический способ расчета применительно к животным с параболическим типом роста основан именно на выводе, что у таких животных $v = \text{const}$, $K_2 = \text{const}$.

Мы рассмотрели этот вопрос с математической точки зрения (Заика, Макарова, 1969). Из того, что условие $v = \text{const}$ приводит к параболическому приросту, не следует обратное утверждение. Действительно, можно указать такие функции $v = f(\tau)$, при которых v снижается, хотя рост остается параболическим. Например, v может быть степенной функцией от τ :

$$v = u\tau^{m-1}, \quad (92)$$

где u и m — константы.

Из уравнений (91) и (92) получаем $w = (ua_2n\tau^{m-1}\tau)^{\frac{1}{n}}$ или, обозначив $z = ua_2n$,

$$w = z\tau^{\frac{m}{n}}. \quad (93)$$

Согласно уравнению (93), при $\frac{m}{n} > 1$ имеем параболический рост, причем v снижается с увеличением τ . Удельная скорость роста массы в этом случае

$$q_w = \frac{m}{n} \frac{1}{\tau},$$

т. е. q_w также снижается пропорционально возрасту.

Таким образом, при параболическом типе роста теоретически K_2 может иметь постоянное значение в ходе роста, но это не обязательно. Вопрос нужно решать экспериментально. По данным Т. С. Петипа (1966а, б), рост копепод *Calanus helgolandicus* и *Acartia clausi* близок к параболическому, но K_2 у первого вида возрастает в науплиальной фазе, а далее закономерно снижается, в то время как у второго вида ее можно считать приблизительно постоянной. Следовательно, высказанное нами теоретическое заключение о том, что K_2 может изменяться при параболическом росте, получает известное фактическое подтверждение, хотя желательно иметь более надежные данные.

Изменчивость K_2 снижает возможности использования физиологического способа расчета продукции. Действительно, пусть мы хотим оценить продукцию животного, для которого предполагается параболический тип роста. Выяснив значение K_2 для какой-либо одной возрастной категории, мы не можем воспользоваться физиологическим способом расчета, не будучи уверенными, что $K_2 = \text{const}$. Если же исследовать K_2 у всех возрастных групп, то физиологический способ расчета продукции не нужен, так как не существует методов оценки K_2 , которые не давали бы одновременно возможности оценить прирост. Другими словами, если мы знаем K_2 для всех возрастов, то заведомо знаем и величины приростов, так что расчет продукции проще произвести обычными способами.

Для определения K_2 можно использовать соотношение

$$K_2 = \frac{P}{P+R}. \quad (94)$$

При физиологическом способе K_2 принимают априорно, исходя из того, что среднее для популяции значение K_2 у многоклеточных обычно составляет 0,3—0,4 и редко достигает 0,5—0,6. Соответственно уравнение (94) переписывают в виде

$$P = \frac{K_2}{1-K_2} R, \quad (95)$$

привлекая для продукционных расчетов эмпирические величины R .

Когда о чистой эффективности роста K_2 изучаемого вида животных вообще ничего не известно, то продукцию рассчитывают по (95) в двух вариантах, принимая K_2 , например, на уровне 0,3 и 0,5. Результирующие величины S сравнивают с удельной продукцией близких групп. Ту из использованных величин K_2 , которая приводит к правдоподобным значениям S , далее используют для более широких продукционных расчетов.

Подобные выкладки не являются обоснованными. Дело в том, что возможные значения K_2 заключены в пределы от 0 до 1. Различия между $K_2 = 0,2$ и $K_2 = 0,6$ часто воспринимают как незначительные, хотя эти величины отличаются в 3 раза. При данных величинах K_2 и одинаковом R уравнение (95) приводит к значениям P , различающимся в 6 раз.

По указанным причинам гораздо надежнее не угадывать K_2 , а принять некоторую провизорную величину S , если исследовать удельную продукцию не представляется возможным. Материалы по удельной продукции разных групп беспозвоночных позволяют прогнозировать S довольно уверенно, когда известны продолжительность жизни организмов, температура среды (см. гл. 7 и 8).

Таким образом, физиологический способ расчета продукции не находит оправдания ни с какой точки зрения. В то же время K_2 является ценным показателем, который заслуживает исследования в связи с продукцией и тратами на обмен (этому вопросу посвящена гл. 5).

Методы расчета продукции микроорганизмов

Термин «микроорганизмы» используется нами в широком смысле, к ним мы относим бактерии, одноклеточные водоросли, простейшие.

Для радиолярий, фораминифер, мелких гетеротрофных жгутиковых вопросы продуктивности практически не рассматривались. Для инфузорий А. П. Щербаков (1963), Э. А. Шушкина (1966) и некоторые другие авторы при оценке продукции зоопланктона озер принимали условные величины S .

Расчетные методы определения продукции бактерий предложены Н. Д. Иерусалимским (1949, 1954, 1963) применительно к результатам экспонирования стекол обрастания, М. В. Ивановым (1955)— к результатам экспонирования склянок.

Метод М. В. Иванова (1955) использован многими исследователями (Новожилова, 1955, 1957; Салманов, 1959; Крашенинникова, 1960;

Гамбарян, 1965; Драбкова, 1965), описан в методических руководствах (Кузнецов, Романенко, 1963; Родина, 1965), прежде чем удалось обнаружить недостатки в схеме расчета.

Позже нами (Зайка, 1967; Зайка, Макарова, 1970) была разработана общая основа продукционных расчетов для всех микроорганизмов с простым бинарным делением (см. гл. 3).

Для более сложных типов размножения основную схему несложно видоизменить. Например, если размножение происходит путем палинтомии или другим способом, приводящим в конечном счете к распадению материнской клетки на большое число дочерних, то это обстоятельство можно учесть, определяя удельную продукцию по уравнению

$$C = \frac{\ln N_g}{g}, \quad (96)$$

где g — время генерации (период жизненного цикла от материнской клетки до той же стадии у дочерних клеток); N_g — среднее число дочерних клеток, образованных одной материнской.

Основная схема расчета удельной продукции, по данным о кинетике численности, приводит к многочисленным модификациям, связанным с разной методикой постановки экспериментов. Поэтому поучительно произвести анализ упомянутых работ М. В. Иванова и Н. Д. Иерусалимского, а также некоторых последующих уточнений и модификаций. Ход рассуждений М. В. Иванова (1955) таков: пусть известны исходная биомасса B_0 и время генерации бактериальной популяции. За час делится часть общей массы бактерий, равная $\frac{B_0}{g}$. Следовательно, прирост бактерий без элиминации за t часов составит $\frac{B_0 t}{g}$, а всего к концу периода их масса достигнет величины $B_0 + \frac{B_0 t}{g}$. Если же есть элиминация в виде выедания и за каждый час потребляется B_e бактерий, то через t часов биомасса популяции будет

$$B_t = B_0 + \frac{B_0 t}{g} - B_e t.$$

Отсюда

$$B_e = \frac{B_0 - B_t}{t} + \frac{B_0}{g}.$$

По М. В. Иванову, это — математическое выражение часовой продукции. Однако легко убедиться, что М. В. Иванов отождествил продукцию с выеданием. Чтобы перейти от величины выедания к продукции, необходимо прибавить разность между конечной и исходной биомассами. Впервые это показал В. В. Меншуткин (Кожова, 1964). Кроме того, О. М. Кожова (1964) одновременно с А. П. Романовой и А. И. Зоновым (1964) показали, что следует исходить не из линейного, а из геометри-

ческого возрастания численности бактерий. В результате уравнение для выедания будет иметь вид

$$B_e = \frac{b(B_0 e^{bt} - B_t)}{e^{bt} - 1}, \quad (97)$$

где $b = \frac{\ln 2}{g}$ — коэффициент размножения (см. гл. 1).

Мы также подробно разобрали источники ошибок метода М. В. Иванова (1955) и указали, что необходимо исходить из уравнения (12), в котором величина часового выедания может быть задана уравнением (97), если условия опытов не вызывают сомнения в справедливости соответствующих допущений о характере элиминации (Зайка, 1967). Был произведен анализ вариантов расчета продукции бактерий, разработанных Н. Д. Иерусалимским (1949, 1954, 1963) применительно к данным, полученным при исследовании стекол обрастания, экспонируемых в водоеме. Н. Д. Иерусалимский основывался на величине средней удельной скорости продукции, которая для периода t задается уравнением

$$\bar{C} = \frac{1}{t} \ln \frac{B_t}{B_0}. \quad (98)$$

Однако это уравнение, как мы показали, дает верное значение C только в тех случаях, когда элиминация за время t равна нулю. Можно отметить, что чем больше величина элиминации отличается от нуля, тем более заниженную удельную скорость продукции дает уравнение (98). Чтобы получить удельную скорость продукции при наличии элиминации, нужно к правой части уравнения (98) прибавить удельную элиминацию $\frac{B_e}{B}$:

$$C = \frac{1}{t} \ln \frac{B_t}{B_0} + \frac{B_e}{B}. \quad (99)$$

Если принять, как в работе М. В. Иванова (1955), определенную гипотезу относительно характера элиминации (элиминация сводится к выеданию, последнее имеет постоянную скорость в условиях опыта), то к вычислению продукции за время опыта можно подойти следующим путем:

при $B_e = 0$ за время t

$$P_t = \bar{B}\bar{C}t = \bar{B} \ln \frac{B_t}{B_0},$$

где \bar{B} — средняя биомасса за время t . При $B_e \neq 0$ за время t

$$P_t = \bar{B} \ln \frac{B_t}{B_0} + B_e t, \quad (100)$$

где величина B_e задана уравнением (97).

Есть два исправленных варианта продукции: уравнения (12) в виде $P_t = B_t + B_e t$ и (100). В обоих случаях для определения B_e может быть использовано уравнение (97). Проверка на конкретных данных показывает, что оба метода расчета дают практически одинаковые результаты (Зайка, 1967).

Если в опыте поставить бактерии в условия, исключающие выедание, то разница между конечным и начальным количеством бактерий даст продукцию (Кожова, 1964). Уточним, что этот метод дает продукцию в опытном сосуде, которая будет больше, чем продукция в водоеме в таком же объеме воды за тот же период. При отсутствии элиминации в опыте биомасса бактерий растет, в то время как в водоеме может оставаться неизменной или расти медленнее. Следовательно, средняя биомасса бактерий в склянке должна быть выше, чем в водоеме, отсюда и продукция в склянке должна быть больше. По результатам подобных опытов нужно определять удельную продукцию, которую затем можно использовать для расчета продукции в водоеме с учетом фактического уровня биомассы.

Перечисленные варианты расчета продукции предусматривают анализ изменения наличной биомассы организмов и их элиминации, т. е. относятся к первой схеме расчета. Изучение соотношения между приростом биомассы и элиминацией может представить определенный интерес. Поэтому были предложены многочисленные модификации расчета продукции бактерий с привлечением сведений об элиминации в скляночных экспериментах (Винберг, 1971; Гак, 1975). Но если исследователя интересует только величина продукции, то лучше всего использовать четвертую схему расчета. В этом случае требуется минимальная исходная информация (Зайка, Макарова, 1970).

Удельная продукция и скорость размножения микроводорослей

Как указано выше, к одноклеточным водорослям, размножающимся бинарным делением, полностью приложимы уравнения, рассмотренные на примере бактерий. Специального рассмотрения требует лишь один факт.

В связи с широким распространением радиоуглеродных методов определения первичной продукции фитопланктона расчетным методом до недавнего времени уделялось мало внимания. Интерес к вкладу отдельных видов в суммарную продукцию привел к появлению методов, позволяющих оценить продукцию видовых популяций (Watt, 1971; Гутельмахер, 1973, 1974).

Число делений в единицу времени v — величина, обратная времени генерации:

$$v = \frac{1}{g}, \quad (101)$$

откуда, с учетом (87), получаем

$$v = \frac{C}{\ln 2}. \quad (102)$$

При разработке алгоритма расчетного метода определения продукции микроводорослей В. С. Тен (1964) использовал приближенные соотношения, а именно: удельная продукция была выражена в виде

$$C = \frac{P}{B_0},$$

где $P = B_t - B_0 = B_0 (e^{bt} - 1)$ при $t = 1$.

Получено уравнение

$$C = e^b - 1. \quad (103)$$

Как показано нами (Заика, Макарова, 1970), в соответствии с теорией рядов при малых b , т. е. при $g > 1$, имеем

$$e^b \approx 1 + b,$$

т. е.

$$e^b - 1 \approx b = C.$$

В. С. Тен (1964) предложил делить продукцию на исходную биомассу по методическим причинам, применительно к скляночным экспериментам. Дело в том, что B_0 отражает биомассу клеток, реально наблюдавшуюся в водоеме к началу такого опыта. Эту величину удобно использовать для пересчета биомассы от склянки на водоем, причем тогда B_0 принимается как средняя биомасса клеток в месте отбора пробы.

Практика использования уравнения (103) показала, что исследователи забывают об указанном выше ограничении ($g > 1$ сут). Поэтому в гл. 1 мы подчеркивали необходимость вычисления удельной продукции как отношения продукции к средней биомассе.

Основываясь на уравнении (103), О. И. Кобленц-Мишке и В. И. Ведерников (1973) получили следующую формулу:

$$v = \frac{\lg(C+1)}{\lg 2}. \quad (104)$$

Как показала Н. П. Макарова (1976 а, б), из (103) получаем

$$e^b = C + 1,$$

$$b = \ln(C + 1),$$

отсюда с учетом (101) и (85)

$$v = \frac{b}{\ln 2} = \frac{\ln(C+1)}{\ln 2}.$$

По-видимому, формула (104) была выведена аналогичным способом, хотя десятичные логарифмы использованы здесь без переходного коэффициента.

О. И. Кобленц-Мишке и В. И. Ведерников (1973) для олиготрофных вод океана среди других величин суточной удельной продукции фитопланктона указали столь высокие значения, как $C = 100$ и $C = 200$. Для проверки этих результатов они использовали формулу (104) и получили при $C = 100$ $v = 6,6$. Поскольку существуют морские виды микроводорослей, которые могут делиться до 7 раз в сутки, авторы сочли результаты проверки удовлетворительными.

Но при такой скорости размножения уравнение (103) и производное от него (104) дают большую ошибку. Из $C = \frac{\ln 2}{g}$ следует, что при $C = 100$ и $C = 200$ время генерации должно быть $g = 10$ мин и $g = 5$ мин соответственно, что для фитопланктона олиготрофных районов океана представляется невероятным.

Этот анализ провела Н. П. Макарова (1976а, б), которая одновременно показала, что В. И. Ведерников и др. (1975) столь же неудачно

использовали формулу (104) при анализе других полевых материалов по первичной продукции.

Обращено внимание также на необходимость при вычислении константы скорости размножения использовать натуральные логарифмы, в противном случае требуется применить переходные коэффициенты. Это справедливое замечание касается всех формул, основанных на логарифмировании выражений, отражающих экспоненциальный рост. Как показали З. З. Финенко и Л. А. Ланская (1971), различные авторы при вычислении произвольно используют логарифмирование по разным основаниям.

Таким образом, разработанная для гетеротрофных одноклеточных теория связи между биологическими и продукционными переменными оказывается полезной и при изучении продукции фитопланктона радиоуглеродным методом.

Другие примеры сравнения удельной продукции микроводорослей с их временем генерации приведены нами в работе по продукции микрофитобентоса (Zaika, 1980).

О методах расчета удельной продукции коловраток

В качестве конкретного примера использования четвертой схемы для продукционных расчетов по многоклеточным животным рассмотрим методы расчета продукции коловраток (Галковская, 1963, 1968). Для коловраток характерны небольшие размеры, короткая жизнь и морфологически незначительно различающиеся возрастные стадии. Поэтому для них особенно применима четвертая схема расчета, основанная на данных по динамике численности.

Г. А. Галковская (1968) рассматривает два варианта расчета продукции коловраток. Первый основан на предложенном В. Эдмондсоном (Edmondson, 1960) уравнении для расчета среднего количества яиц, откладываемых популяцией за сутки, в расчете на одну самку y_1 :

$$y_1 = \frac{F}{ND_1}, \quad (105)$$

где F — число яиц в пробе, N — число самок, D_1 — продолжительность эмбрионального развития. Получив величину y_1 , можно рассчитать продукцию популяции по уравнению

$$P_t = y_1 \bar{N} t, \quad (106)$$

где P_t — продукция за время t , выраженная в числе особей; \bar{N} — средняя численность самок в период t .

Второй вариант расчета отличается тем, что в уравнении (106) вместо y_1 берется показатель

$$y_2 = \frac{1}{T'}, \quad (107)$$

где T' — время удвоения численности и y_2 — реципрока этой величины. Временем удвоения предлагается считать период от выхода

коловратки из яйца до выхода из яйца ее потомка. Очевидно величина \bar{N} должна отражать среднюю численность всех особей популяции (независимо от возраста).

Оценивая первый из описанных вариантов, отметим, что при $\Delta t = 1$

$$y_1 = \frac{\Delta N}{\Delta t} \frac{1}{N_0},$$

а при $\Delta t \rightarrow 0$

$$\frac{dN}{dt} \frac{1}{N} = \ln(y_1 + 1).$$

Следовательно,

$$C = \ln(y_1 + 1)$$

(расчеты должны быть основаны на материалах, выраженных в единицах численности).

Что касается второго варианта, то можно указать на близость его к описанному в гл. 4 методу расчета продукции микроорганизмов. Непосредственно из уравнения (106) можно заключить, что показатель y_1 (или y_2) должен отражать удельную продукцию. Следовательно, согласно уравнению (107) заключаем, что Г. А. Галковская считает удельной продукцией реципроку времени удвоения. Время генерации микроорганизмов также можно толковать как время удвоения их численности. Но мы знаем, что удельная продукция популяции связана с этим показателем соотношением

$$C = \frac{0,693}{g}. \quad (108)$$

Таким образом, и в случае с коловратками необходимо в уравнении (106) использовать $C = \frac{0,693}{T'}$, а не $C = \frac{1}{T'}$. Можно показать, что Г. А. Галковская, как и М. В. Иванов (1955), основывались на модели линейного роста популяции, хотя более верна экспоненциальная модель, приводящая к уравнению (108) для удельной продукции.

Расчет удельной продукции по прогрессиям размножения

В связи со всем изложенным о расчетах продукции, основанных на данных о динамике численности, рассмотрим исследования так называемой потенциальной продукции животных. Г. И. Шпет (1968) и М. Л. Пидгайко (1968) оценивают продуктивность животных, пользуясь для этого специфическими прогрессиями размножения, отражающими теоретическое нарастание численности, начиная от одной особи (или родительской пары). Рассматривается увеличение численности в идеализированных условиях, т. е. без влияния хищников, недостатка пищи и т. п. Убыль учитывается лишь в виде естественного отхода «по старости». Сопоставив соответствующие данные с тем, что изложено выше о возможных вариантах четвертой схемы, можно

прийти к заключению, что, пользуясь правильно построенными прогрессиями размножения, легко оценить коэффициент размножения, а тем самым — удельную продукцию популяции. Таким образом, материалы по потенциальной продукции можно достаточно легко «перевести на общепринятый язык»: получим приближенные оценки, вполне сопоставимые с прочими сведениями по продукции животных.

Если продукция этим способом оценивается действительно потенциальная, то удельная продукция — близка к реальной. Изменение уровня элиминации, как известно, изменяет удельную продукцию лишь в том случае, когда оно сопровождается изменением в распределении смертности по возрастам. Поэтому, как было показано выше, удельную продукцию можно принять не зависящей от элиминации.

Расчет удельной продукции по прогрессиям размножения строится с использованием усредненных параметров и определенных допущений. Поэтому результаты расчетов не могут быть очень точными. Однако если сведения о популяции, необходимые для составления прогрессий, надежны, то этот метод дает вполне приемлемые результаты. С его помощью мы определили величины C , в частности для ряда представителей морского мейобентоса (см. гл. 11).

Математическое сравнение некоторых методов расчета продукции

Любой конкретный алгоритм расчета продукции, составленный применительно к определенной группе организмов и характеру получаемых исходных данных, содержит те или иные допущения, которые в разных методах не совпадают. Поэтому даже методы, относящиеся к одной схеме расчета, могут «внешне» выглядеть очень несхожими.

Попытки сравнить разные методы, применяя их для обработки одних и тех же данных, не решают проблемы. При расхождении результатов остается неясным, какой из сравниваемых методов точнее.

Существует два способа корректного сопоставления расчетных методов. Внутреннее родство методов и их соответствие основным определениям теории биопродуктивности можно показать с помощью математических преобразований, приводящих формулы к сравнимому виду. Количественные различия в расчетах и степень отклонения от истинных величин можно установить при исследовании гипотетической (модельной) популяции с помощью ЭВМ, когда получаемую разными методами величину продукции (P) можно сопоставить с точным ее значением, заложенным в модели. Подобные сравнения для отдельных методов производились неоднократно (Тен, Заика, 1967; Макарова, Заика, 1969; Cushman et al., 1978; Gillespie, Benke, 1979).

С помощью непрерывной экспоненциальной модели удастся показать общее соответствие таких методов расчета продукции, как метод суммирования приростов, расчет по убыли, расчет по средней удельной скорости роста массы, расчет P по отдельным когортам.

Если в алгоритме метода заложена экспоненциальная модель роста особи и популяции, то метод «работает» тем точнее, чем ближе к экспоненциальному фактический рост организмов и чем меньше период

времени t , для которого производятся производные расчеты. Аналогичные соображения справедливы и для других используемых моделей, например, линейной. Так, если при экспоненциальной модели рост биомассы \bar{B} задается уравнением

$$\bar{B} = (B_t + B_0)/2,$$

то в некоторых методах расчета продукции для определения средней биомассы используется основанное на линейной модели уравнение

$$\bar{B} = \frac{B_0 [e^{(b-m)t} - 1]}{(b-m)t}.$$

При малых t оба уравнения дают близкие результаты, независимо от фактического закона роста биомассы.

Уравнение

$$q_w = \frac{\ln w_2 - \ln w_1}{t}$$

можно использовать при любом типе роста массы особи, но получаемые величины средней удельной скорости роста массы q_w тем точнее, чем меньше величина t и действительный рост ближе к экспоненциальному.

Сравнительный анализ показал также, что при правильном использовании близкие результаты дают непрерывные и дискретные модели. Всякая линейная модель выпрямляет участок кривой в интервале t , поэтому, если фактически наблюдается отклонение от линейной зависимости, то расхождение расчетных и истинных величин возрастает с увеличением t (времени между очередными отборами проб).

Исследование модельных популяций выделяет важный факт: при асимптотическом (S -образном) росте массы, который наблюдается у большинства животных, большое значение имеет полный учет ранних стадий онтогенеза. Любые усреднения характеристик для всего периода роста или индивидуальной жизни, используемые в методах расчета продукции, затушевывают вклад ранних стадий жизни. На этом этапе онтогенеза при асимптотическом росте удельная его скорость является наивысшей, часто в популяциях наиболее велика и «детская» смертность. На эти обстоятельства нередко накладывается недоучет младших размерных групп при анализе проб, так как большинство методов отбора и обработки рассчитаны на определенные интервалы размеров. Если в таких условиях характеристики для младших возрастов вычисляются с помощью экстраполяции, то обычно это приводит к недоучету продукции.

МЕТАБОЛИЗМ И ПРОДУКТИВНОСТЬ

Соотношение продукции и трат на обмен
с позиций баланса

Согласно уравнению (3), ассимилированная биосистемой энергия A далее утилизируется по двум каналам: часть ее накапливается в виде продукции P , другая — расходуется в процессе метаболизма R . Возникает вопрос о том, какую долю от A составляет P (и R), т. е. каково отношение P/R . Этот вопрос важен для теории энергетического баланса биосистем и теории продуктивности. Зная количественные отношения рассматриваемых величин, можно было бы упростить эмпирические исследования, так как измерение только одной переменной давало бы сведения о всех трех.

Это особенно заманчиво потому, что траты на обмен измеряют по потреблению кислорода в кратковременных и относительно простых по методике опытах. К настоящему времени траты на дыхание изучены у многих представителей разнообразных групп животных.

Поэтому вполне естественно, что предпринимались неоднократные попытки определить скорость роста, продукцию или другие элементы баланса по тратам на обмен, как наиболее доступному из показателей. Для этого требуется установить, в каких количественных отношениях с тратами на обмен находится изучаемая переменная.

Метаболизм относят к числу основных свойств живого, но рассматривают не как «цель жизни», а как неизбежную плату за достижение целей, подобно потерям на трение при движении. В этом смысле P и R воспринимаются как неравноценные составляющие переменной A , так что отношение P/A можно считать аналогом коэффициента полезного действия (КПД), величина которого зависит от процента потерь за счет R .

Исторически изучение КПД энергетического баланса организмов пошло по пути вычисления эффективности роста, поскольку распространение получили предложенные В. С. Ивлевым (1939) «коэффициенты роста I и II порядков».

Первый из коэффициентов, в соответствии с определением В. С. Ивлева, можно записать в виде

$$K_1 = \frac{\Delta w}{I}. \quad (109)$$

Как видно из (109), K_1 отражает отношение прироста за время t к количеству потребленной за то же время пищи (эту величину часто называют рационом). При $t = 1$ коэффициент роста I порядка можно интерпретировать как отношение скоростей роста и потребления пищи, используя запись вида (62).

Второй коэффициент

$$K_2 = \frac{\Delta w}{A} \quad (110)$$

отражает отношение прироста к ассимилированной (усвоенной) пище, а при $t = 1$ — отношение соответствующих скоростей, что приводит к уравнению вида (67).

Из балансовых соотношений очевидно, что

$$K_1 = \frac{A}{I} K_2 = UK_2,$$

где U — коэффициент усвояемости пищи, как в (27).

Таким образом, В. С. Ивлева интересовала эффективность использования потребленной и усвоенной пищи на рост. Но накопленные по K_1 и K_2 материалы можно в определенной мере использовать и при анализе отношения P/R , поскольку с учетом (29), (42)

$$K_2 = \frac{\Delta\omega}{A} = \frac{\Delta\omega}{P+R},$$

а при $B_e \ll \Delta\omega$ имеем $\Delta\omega \approx P$, откуда

$$K_2 \approx \frac{P}{P+R},$$

$$\frac{P}{R} \approx \frac{K_2}{1-K_2}. \quad (111)$$

Аналогичные построения возможны и для K_1 , но далее речь будет идти преимущественно о коэффициенте K_2 как более исследованном. Соотношение метаболизма и продуктивности рассмотрим с помощью K_2 , предварительно рассмотрев данные о коэффициенте роста II порядка.

Валовая и чистая эффективность роста и продукции

Введенные в экологию В. С. Ивлевым (1939) показатели K_1 и K_2 оказались удобными и важными, но предложенные для них названия («коэффициент роста I порядка» и «коэффициент роста II порядка») несколько неопределенны и громоздки. Поэтому, широко используя в работах эти показатели, исследователи стали именовать их по-разному (Goerke, 1971).

По аналогии с валовой и чистой первичной продукцией многие называют K_1 валовой эффективностью роста, а K_2 — чистой эффективностью роста, что представляется наиболее удобным.

Ранее не различали прирост и индивидуальную продукцию. Поэтому с уравнением (110) оперировали так, будто $\Delta\omega = P$. При этом уравнения (66) и (111) считали строгими равенствами.

Дальнейшая детализация элементов баланса привела к тому, что под чистой эффективностью роста стали понимать по меньшей мере три различных показателя. Это было детально рассмотрено нами (Макарова, Заика, 1971).

Действительно, при $\Delta\omega = P$ уравнение (110)

$$K_2 = \frac{\Delta\omega}{A}$$

допускает также следующие модификации:

$$K_2 = \frac{P}{A}, \quad (112)$$

$$K_2 = \frac{\Delta\omega}{\Delta\omega + R}. \quad (113)$$

Но при строгом рассмотрении (с учетом $\Delta\omega < P$) все три уравнения дают разные величины, и определению В. С. Ивлева соответствует только уравнение (110). Остальные два дают величины, близкие к K_2 , если прирост приближается к индивидуальной продукции, т. е. значение B_2 мало. С этой оговоркой (112) и (113) можно использовать и для анализа K_2 , привлекая также производное уравнение (111).

В то же время, учитывая самостоятельный интерес отношения индивидуальной продукции к потребленной и усвоенной пище, предложили (Макарова, Заика, 1971), помимо валовой и чистой эффективности роста, вычислять также валовую и чистую эффективность продукции:

$$K'_1 = \frac{P}{T}, \quad (114)$$

$$K'_2 = \frac{P}{A} \quad (112')$$

(которые были названы сначала «коэффициентами продукции»).

Чем меньше различаются $\Delta\omega$ и P , тем больше совпадают величины эффективности роста и продукции. К сожалению, при использовании накопленных эмпирических материалов по K_2 в большинстве случаев не удастся строго разграничить чистую эффективность роста и продукции, поскольку авторы не приводили соответствующих данных. Поэтому для дальнейшего изложения придется условно принять, что $\Delta\omega \approx P$.

Онтогенетические изменения K_2

Данные о K_2 получать трудно, поэтому они немногочисленны. При описании онтогенетических изменений K_2 удобно начать с теоретического анализа основных типов роста (см. гл. 2).

У организмов, прекративших рост, $K_2 = 0$. При уменьшении массы животных нецелесообразно говорить об отрицательном росте и отрицательных K_2 . У животных с затухающим ростом K_2 постепенно снижается в ходе роста, так что при $\omega = \omega_m$ имеем $K_2 = 0$.

Из предложенного нами уравнения (70) получаем

$$K_2 = 1 - \frac{a_2}{a_1} \omega^{b_2 - b_1}. \quad (115)$$

Заметим, что поскольку уравнение (70) может описывать рост и продукцию в зависимости от того, включена ли в $a_2 \omega^{b_2}$ величина B_2 , уравнение (115) отражает соответственно чистую эффективность роста или продукции.

Из уравнения (70) при разном соотношении констант получаем все основные типы роста. Соответственно и (115) показывает K_2 при этих типах роста.

При экспоненциальном росте, согласно (70) и (115), $K_2 = \text{const}$. При параболическом росте также $K_2 = \text{const}$ либо возрастает (последний случай можно ожидать реальным лишь на небольшом отрезке роста). При S-образном росте K_2 убывает.

Впрочем, именно для некоторых животных с затухающим ростом было эмпирически установлено, что на начальных этапах онтогенеза K_2 увеличивается до некоторого максимума, и лишь затем плавно снижается. Этот феномен описан для ракообразных *Acartia clausi*, *Calanus helgolandicus* (Петипа, 1966 а, б) и *Pontogammarus maoticus* (Солдатова, 1970). Было показано (Макарова, Заика, 1971), что для этих случаев можно подобрать уравнение, которое удовлетворительно описывает кривую роста и приводит к эмпирически зарегистрированной «горбатой» кривой K_2 . Хотя для этого пришлось отказаться от уравнения (70), искомая модель также является балансовой, поскольку основана на уравнении (8).

О вероятных верхних пределах K_2 популяций

Выше шла речь о K_2 применительно к особи. Для животных с затухающим ростом, так как K_2 существенно снижается в ходе онтогенеза, чистая эффективность роста и продукции популяции определенно зависят от возрастной структуры. Чем больше в популяции особей с дефинитивной массой, тем меньше чистая эффективность роста. При одинаковом характере уменьшения индивидуального K_2 в ходе жизни у двух видов среднее K_2 популяции будет ниже у вида с большей продолжительностью жизни, ибо в этом случае выше доля старших возрастных групп в популяции.

Поскольку при затухающем росте K_2 снижается до нуля, то важно знать, каковы максимальные величины K_2 , наблюдаемые в начале роста. Этот вопрос неоднократно рассматривался в литературе (Винберг, 1956, 1968; Заика, 1974).

Опираясь на классические исследования по энергетике эмбрионального развития животных, Г. Г. Винберг (1956, 1968) пришел к выводу, что максимальные индивидуальные K_2 достигают 0,7—0,8 (70—80 %); такие величины зарегистрированы у эмбрионов животных. В ходе роста K_2 уменьшается, и средние K_2 популяций заметно ниже. Кроме того, животные в природе часто не имеют оптимальных условий питания и роста, в результате чего популяции редко имеют средний $K_2 > 0,5$.

Э. А. Шушкина (1968), сопоставив эмпирические материалы, пришла к заключению, что K_2 обычно находится в пределах 0,2—0,6, а среднее значение для природных популяций близко к 0,25—0,3. Поскольку это заключение было широко использовано ею для расчетов продукции разных видов физиологическим способом с использованием указанных средних K_2 , дальнейший анализ вопроса весьма

желателен. В частности, необходимо подчеркнуть, что подобные низкие средние K_2 вероятны далеко не для всех популяций.

Данные последних исследований подтверждают заключение Г. Г. Винберга о том, что максимальные K_2 у животных составляют около 0,7—0,8. Для развивающихся яиц сельди найдено $K_2 = 67,8\%$ по сухой массе или 70,4 % по органическому веществу и 63,7 % по энергии (Paffenhöfer, Rosental, 1968); для эмбрионов сардины — 78,7 % (Lasker, 1962); для эмбрионов морского языка — от 47 до 68 % (Flüchter, Pandian, 1968). Близкие к перечисленным величины получены для эмбрионов сельди (Blaxter, Hempel, 1966). В этих случаях исследовали чистую эффективность утилизации желтка.

Но высокие K_2 установлены не только для эмбрионов. У взрослых особей гребневика *Pleurobrachia bachei* по углероду было найдено $K_2 = 75\%$ (Hirota, 1972), впрочем, позже были указания на то, что эта величина завышена из-за методической ошибки. Популяции коловраток *Brachionus caliciflorus* свойственно $K_2 = 0,47 \div 0,69$ (Галковская, 1963). Т. В. Павловская (1971) для пяти видов инфузорий Черного моря оценивает K_2 величинами 0,70—0,88, но при этом траты вычислены по уравнению

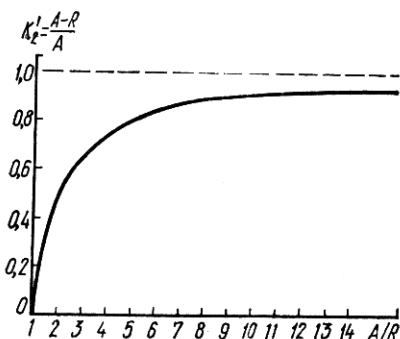


Рис. 11. Характер изменения чистой эффективности продукции K_2' в зависимости от отношения количества усвоенной пищи A к тратам на обмен R

А. Хемингсена (Hemmingsen, 1960), т. е. оценены приблизительно.

Предельные популяционные K_2 для ракообразных достигают следующих величин: у *Calanus hyperboreus* — до 0,64—0,89 (Соповер, 1964, 1968); у *Orchestia bottae* — до 0,64 (Сушеня, 1967, 1968); у *Менippe mercenaria* 0,45—0,80 (Сушеня, Кларо, 1966). Сопоставив данные по питанию и дыханию всех ракообразных, Л. М. Сушеня (1968) установил, что в среднем на 1 г потребленной пищи траты на обмен составляют 200 кал; отсюда K_2 ракообразных в среднем не должны превышать 0,8.

Наконец, «затраты тепла» на рост бактерии *Escherichia coli* составляют 2400 кал/г (Mogowitz, 1968). Приняв, что 1 г бактериальной массы содержит 5 ккал, получаем для *E. coli* $K_2 = 0,67$.

В целом перечисленные данные свидетельствуют, что не только у молодых особей, но и в популяциях, особенно у короткоживущих видов разных таксонов, K_2 может достигать 0,7 и даже превышать эту величину.

Рис. 11 иллюстрирует, как изменяется K_2' в зависимости от отношения A/R . Сначала небольшое изменение A/R резко увеличивает K_2' . При $K_2' = 0,8$ ассимиляция превышает траты в 5 раз. Но чтобы K_2' достиг 0,9, траты должны составить 10 % от A . Возможно, что столь высокий КПД для животных недостижим.

Все приведенные выше данные свидетельствуют, что в природных популяциях организмов встречаются K_2 от 0,2 до 0,8. Принимать величину K_2 условно целесообразно лишь для самых грубых оценок продукции сообществ или суммарного потребления пищи. Зависимость величин K_2 от размеров, продолжительности жизни и внешних условий для разных групп практически не известна, поэтому в работах по энергетическому балансу абсолютные величины K_2 должны вычисляться с доступной точностью, но не приниматься априори, так как это не может привести к информативным заключениям, в частности о продуктивности популяций (что будет показано в следующем разделе с помощью простых соотношений).

Удельная продукция и K_2

Примем для упрощения $\Delta\omega = P$ и перепишем (111) в виде

$$P = \frac{K_2}{1 - K_2} R.$$

Разделив обе части на B , получим

$$C = \frac{K_2}{1 - K_2} \frac{R}{B}, \quad (116)$$

где $\frac{R}{B}$ — удельные траты на обмен (в расчете на единицу биомассы).

Уравнение (116) дает возможность сравнить C и K_2 . На рис. 12 показано, как увеличивается C при возрастании K_2 , если $\frac{R}{B} = \text{const}$. Сдвиг K_2 на 0,1 изменяет удельную продукцию по меньшей мере на 50% (в области $K_2 = 0,4 \div 0,6$), изменение K_2 на 0,2 — более чем вдвое.

Это убедительно доказывает, что производить продукционные расчеты с помощью априорных K_2 нежелательно. В гл. 4 отмечено, что по этой причине физиологический способ расчета продукции не выдерживает критики. Приведенные отношения C и K_2 показывают, что если для изучаемого вида нам неизвестны обе эти величины, то гораздо надежнее для ориентировочной оценки продукции априори принять вероятное значение C , нежели K_2 .

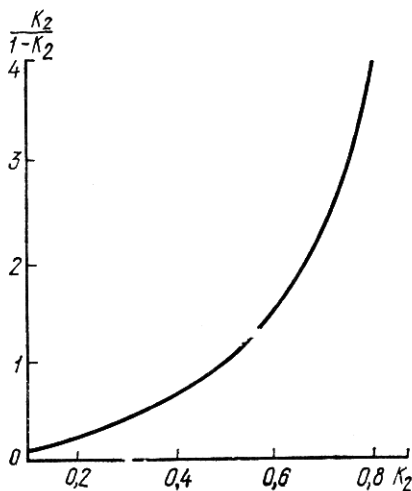


Рис. 12. Связь удельной продукции C и K_2 при неизменной удельной величине трат на обмен ($\frac{R}{B} = \text{const}$)

Некоторые факторы, влияющие на величину K_2

При дальнейших эмпирических исследованиях по K_2 могут быть полезны ожидаемые теоретические зависимости между чистой эффективностью роста (и продукции) и некоторыми часто учитываемыми переменными.

Выше отмечено, что K_2 определенно зависит от возрастной структуры (если K_2 не является постоянной величиной, как при экспоненциальном росте). Зависимость K_2 от продолжительности жизни особей можно, по-видимому, описать с помощью следующей общей модели (Заика, 1974). Согласно эмпирическим материалам,

$$C = \frac{n}{\tau_m},$$

где τ_m — продолжительность жизни, n — постоянная, характерная для таксономической группы животных. Отсюда, с учетом (112а) и $P = C \cdot B$, получаем

$$K'_2 = \frac{nB}{A\tau_m}. \quad (117)$$

Согласно (117), K'_2 обратно пропорционален продолжительности жизни при условии, что A не зависит от τ_m .

В той же работе (Заика, 1974) была получена аналогичная модель применительно к микроорганизмам:

$$K'_2 = \frac{\bar{\omega} \ln 2}{Ag}, \quad (118)$$

где A — скорость ассимиляции пищи клеткой, ω — ее средняя масса, g — время генерации (аналог τ_m).

Уравнение (118) — частный случай (117), в котором вместо B можно взять среднюю массу животного, тогда n должно показывать, во сколько раз индивидуальная масса увеличивается (в среднем) за время жизни.

Предложенная нами (Заика, 1973б, 1975) модель зависимости роста и индивидуальной продукции от температуры среды для пойкилотермных животных позволяет описать и зависимость K_2 от температуры. Не рассматривая детали, приведем окончательный вид модели:

$$K_2 = \frac{A_0}{R_0} e^{\frac{\alpha_R - \alpha_A}{T}}, \quad (119)$$

где T — температура, A_0 и α_A , R_0 и α_R — пары констант, входящие в уравнения зависимости питания и трат на обмен от температуры соответственно.

Согласно (119), при $\alpha_A = \alpha_R K_2$ не зависит от температуры. При $\alpha_R > \alpha_A$ с увеличением температуры K_2 убывает. Данные по молодым нерки (Brett et al., 1959), по эмбриональному развитию морского языка (Flüchter, Pandian, 1968) и по росту полихеты (Goetke, 1971) показывают уменьшение K_2 с возрастанием температуры. Таким образом, предложенная модель приемлема в первом приближении.

Эмпирические данные о соотношении продукции и метаболизма популяций

Накопление фактических материалов позволило сопоставить продукцию и траты на обмен у разных популяций. М. Энгельман (Engelmann, 1966) сравнил абсолютные значения P и R для ряда видов наземных животных и нашел, что они связаны соотношением

$$\log R = 0,62 + 0,86 \log P,$$

где P и R выражены в килокалориях на 1 м^2 в год

Дополнительные данные, в частности по водным животным (Hughes, 1970; McNeill, Lawton, 1970), показали, что чем больше материалов используется для поиска связи между P и R , тем шире полоса на графике, в которой располагаются эмпирические точки. Описание связи двух величин с помощью одной линии оказывается грубым.

Была сделана попытка разделить исследованных животных на группы, в пределах которых связь P и R была бы более четкой (McNeill, Lawton, 1970). В этом случае с помощью однотипных уравнений описаны точки отдельно для теплокровных и холоднокровных, а среди последних выделена также группа видов с продолжительностью жизни до двух лет. Связь P и R аппроксимирована во всех этих случаях прямой в логарифмических координатах, и авторы подробно анализируют особенности наклона прямых. Обнаружено, что их наклон для теплокровных и холоднокровных достоверно не отличается от единицы.

При анализе использован показатель K_2 . Сделано заключение, что чистая эффективность продукции у теплокровных составляет в среднем 1,4—1,8 %, для холоднокровных в целом положение менее ясное из-за большого разброса точек.

Мы считаем, что детальный анализ наклона эмпирических прямых пока не имеет большого значения, так как пополнение фактических данных будет изменять их расположение. В цитируемой работе (McNeill, Lawton, 1970) приведены данные по 53 видам из разных групп (от червей до млекопитающих).

Соответствующие точки нанесены на рис. 13, причем определенные различия между группами по используемому показателю мы сочли пока выделять преждевременным (Зайка, 1974). В то же время важно отметить, что на этом графике линия с наклоном, равным единице, соответствует определенному значению K_2 . Действительно, поскольку все точки на такой прямой отражают одинаковое отношение R к P , имеем $K_2 = \text{const}$.

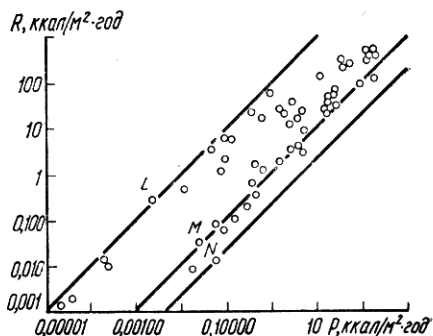


Рис. 13. Соотношение трат на обмен R и продукции P в популяциях разных животных

На рис. 13 мы провели прямые L , M , N для K'_2 соответственно 1, 50 и 80 %. Среди использованных данных не было видов с K'_2 меньше 1 % и больше 80 %. Большинство видов имели $K'_2 < 50$ %, но для нескольких популяций установлены более высокие значения чистой эффективности продукции.

Впрочем, на рис. 13 собраны далеко не все имеющиеся материалы по K_2 . В настоящей главе упоминались сведения о высоких K_2 ряда животных. В дополнение к этому сошлемся на подборку данных по планктонным хищникам (Biggs, 1976): у щетинкочелюстных *Sagitta hispida* K_2 составляет более 80 %, у *S. elegans* — 49 %, у ракообразного *Euphausia pacifica* — более 80, у сифонофоры *Agalma okeni* — 41—60 %.

На приведенном графике P и R выражены в расчете на 1 м^2 . Следовательно, различия в биомассе популяций влияют на абсолютные значения P и R , что ведет к увеличению рассеяния точек. Поэтому интересно сопоставить также C и $\frac{R}{B}$, т. е. удельные величины. При анализе соответствующих отношений полезными могут оказаться рис. 12 и соответствующие уравнения.

Глава 6

УДЕЛЬНАЯ ПРОДУКЦИЯ В СВЯЗИ С РАЗМЕРАМИ ЖИВОТНЫХ, ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРОЙ И БИОМАССОЙ ПОПУЛЯЦИИ

Удельная продукция популяции и средняя масса особи

С увеличением возраста животного удельная скорость роста массы, как правило, снижается. Это приводит к тому, что удельная продукция популяции тем меньше, чем выше доля особей старших возрастных групп. Возрастная структура многих популяций подвержена непрерывным изменениям, существенно влияющим на удельную продукцию. Поэтому количественная оценка влияния возрастной структуры на удельную продукцию популяций представляет определенный интерес. Для проведения соответствующего исследования необходимо найти достаточно простой показатель, который характеризовал бы возрастную структуру популяции.

Предположив, что показателем возрастной структуры популяции в ряде случаев может служить средняя масса особи w , мы на материалах по нескольким представителям зоопланктона Черного и Азовского морей сопоставили суточную удельную продукцию, среднюю для периода 10—15 сут, с соответствующей средней массой особи (Заика, Маловицкая, 1967). Были отобраны данные для периодов с одинаковой средней температурой воды. Результаты приведены на рис. 14—17. Линии проведены приблизительно. Обнаружилось, что

Рис. 14. Соотношение удельной продукции C и средней массы особи \bar{w} у *Asartia clausi* при разных температурах: 1 — 16; 2 — 19,3; 3 — 23 °C (координаты логарифмические)

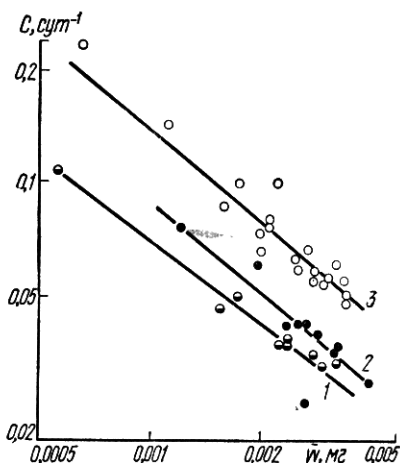


Рис. 15. Соотношение удельной продукции C и средней массы особи \bar{w} у *Centropages kroeyeri* (координаты логарифмические)

Рис. 16. Соотношение удельной продукции C и средней массы особи \bar{w} у *Calanipeda aquae-dulcis* (координаты логарифмические)

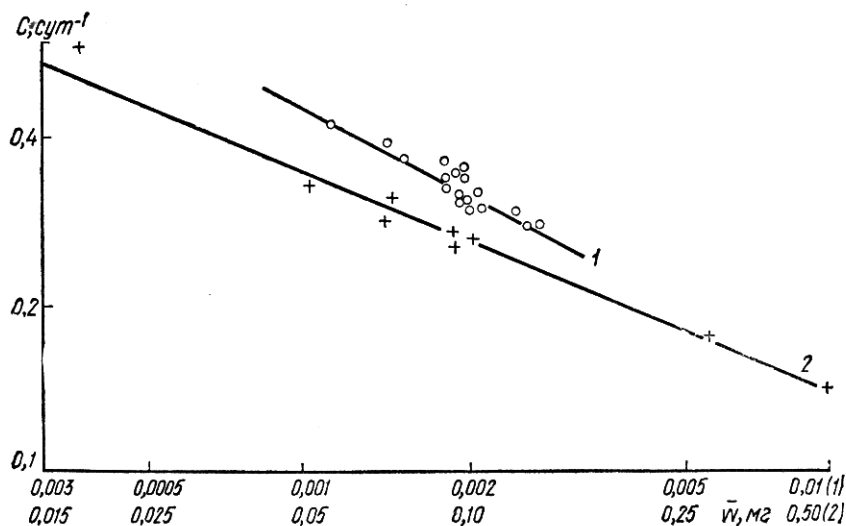
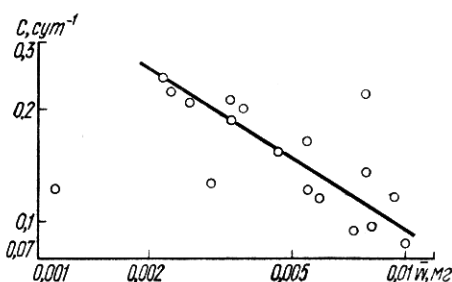
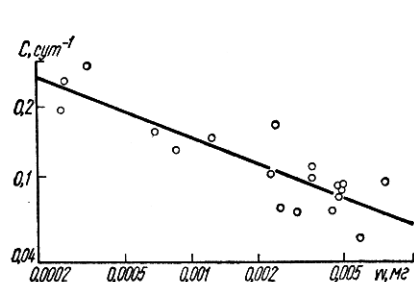


Рис. 17. Соотношение удельной продукции C и средней массы особи \bar{w} у *Oikopleura dioica* (1) *Sagittia setosa* (2) (координаты логарифмические)

зависимость C от \bar{w} вполне определенная, она близка к виду:

$$\log C = a - b \log \bar{w},$$

где a и b — коэффициенты.

Для *Acartia clausi* (Азовское море) нанесены точки отдельно для трех температур. Положение линии закономерно изменяется с изменением температуры. Это объясняется тем, что с подъемом температуры увеличивается скорость роста особей.

Таким образом, выявлена достаточно простая количественная связь между C и \bar{w} . Так как средняя масса особи вычисляется просто (делением биомассы на численность), то желательнее дальнейшее изучение возможности использовать \bar{w} в качестве показателя возрастной структуры и параметра, определенным образом связанного с величиной удельной продукции. К выводу о возможности использования средней массы в продукционных исследованиях приходят и другие авторы (Chasse, 1970).

Модель, связывающая удельную продукцию с возрастной структурой популяции

Для объяснения обнаруженного типа количественной связи между C и \bar{w} была предложена модель, описанная ниже (Zaika, 1968; Заика, Андриющенко, 1969). Огромное разнообразие конкретных примеров возрастной структуры мы вынуждены были объединить в несколько общих, хотя и идеализированных, типов возрастной структуры. Существует ряд видов, популяции которых обычно состоят из особей практически одинакового возраста. Такое положение наблюдается в популяциях, имеющих краткий период массового размножения, причем продолжительность жизни особей (максимальная) примерно равна времени между двумя вспышками размножения (родительское поколение отмирает сразу после размножения). Математический анализ продуктивности подобных популяций производили М. Ю. Бекман и В. В. Меншуткин (1964). Авторы называют их «популяции простейшей структуры».

В других, более распространенных случаях популяции постоянно представлены многими или всеми возрастными группами. При этом наблюдаются значительные вариации в соотношении различных возрастных групп.

Рассмотрим сначала удельную продукцию в популяциях простейшей структуры. Поскольку в любой момент ее можно считать состоящей из одновозрастных особей, то удельная продукция совпадает по величине с удельной скоростью роста особи данной массы. Если ограничить анализ теми видами, рост которых удовлетворительно описывается теорией роста Берталанфи, то скорость роста особи можно задать уравнением

$$\frac{dw}{dt} = K (w_{\infty}^{1-\alpha} w^{\alpha} - w), \quad (120)$$

где w_∞ — теоретический предел массы при росте в данных условиях, α и K — коэффициенты.

Удельная скорость роста массы

$$q_w = \frac{dw}{dt} \frac{1}{w},$$

или, с учетом уравнения (120):

$$q_w = K \left(\frac{w_\infty^{1-\alpha}}{w^{1-\alpha}} - 1 \right). \quad (121)$$

Как уже упоминалось, удельная продукция популяции простейшей структуры связана с изменением массы особи такой же зависимостью. По уравнению (121) построена линия, связывающая C и w (рис. 18), для нахождения этой кривой использовано часто принимаемое значение $\alpha = \frac{2}{3}$ (Винберг, 1966).

В дальнейшем на удельную продукцию популяции простейшей структуры будем ссылаться как на C_0 . Очевидно C_0 падает с увеличением возраста (массы) особей популяции: максимально возможное значение C_0 достигается при минимальном w . Положение кривой в общем случае будет зависеть от температуры среды, но здесь и ниже мы рассматриваем влияние возрастной структуры на удельную продукцию популяции при постоянной температуре.

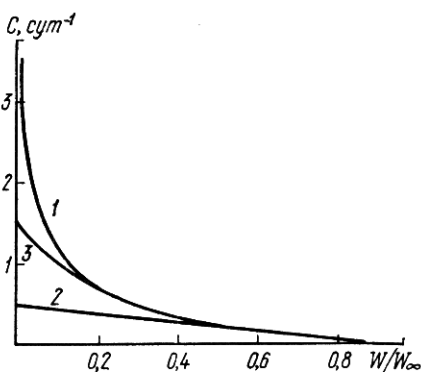


Рис. 18. Зависимость удельной продукции популяции C от средней массы особи (выраженной в долях w_∞):

1 — популяция простейшей структуры, 2 — в популяции не представлены особи массой более w/w_{\max} , 3 — присутствуют особи всех возрастов

Если удельная скорость роста особи и равная ей удельная продукция популяции простейшей структуры (при постоянной температуре) являются функцией только массы особи, то в более сложных по структуре популяциях C связано также с функцией распределения численности по массе $N(w)$ ($N(w)$ — численность особей, имеющих массу от w_0 до w).

Возрастная структура популяций планктонных живогных по материалам, на которых мы здесь основываемся, определяется рядом взаимодействующих факторов, анализ действия которых мы не ставим своей задачей. Для упрощения модели (и, в известной мере, в ущерб биологической интерпретации) примем, что обычную картину распределения численности многих планктонных животных по массе можно приближенно передать простой функцией вида

$$N(w) = N \left(\frac{w}{w_{\max}} \right)^s, \quad (122)$$

где N — общая численность популяции, w_{\max} — наибольшая масса особи в популяции в данный момент (в отличие от w_{∞} — теоретически максимальной возможной массы особи для этой популяции).

Перепишем уравнение (122) в виде

$$\frac{N(w)}{N} = \left(\frac{w}{w_{\max}} \right)^s. \quad (122')$$

Очевидно, $\frac{N(w)}{N}$ отражает долю общей численности, приходящуюся на особей массой от w_0 до w (или от 0 до w , если начальная масса ничтожно мала по сравнению с массой взрослых животных). В обеих частях уравнения (122') имеем безразмерные величины. Появляется возможность сравнить функции распределения численности по массе у разных видов или при различном состоянии одной популяции независимо от абсолютных значений численностей и масс.

Придавая s значения от 0 до ∞ , получаем семейство кривых, отдельные примеры которых даны на рис. 19.

Значению $s = 1$ соответствует случай, когда на разные массы приходится одинаковое число особей, при $s < 1$ в популяции преобладают особи с малыми, при $s > 1$ — большими массами. Естественно, фактические функции распределения численности по массе могут отличаться от модельных, особенно если в популяции отсутствует несколько средних возрастных групп. Но обычно при оценке функции распределения численности по массе планктонологи пользуются весьма обобщенными возрастными

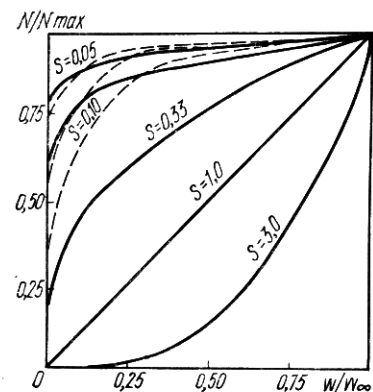


Рис. 19. Функции распределения численности по массе (накопленные численности) для *Oikopleura dioica*. Сплошные линии — теоретические, пунктирные — фактические

группами (например, науплиусы, копеподиты, взрослые). При этом кривые получаются сглаженными и часто близкими к параболам. Для примера приводим кривые распределения численности по массе для черноморской популяции *Oikopleura dioica* в различные периоды лета (рис. 19, пунктирные линии). Расчет s по этим фактическим кривым дал цифры, несколько превышающие значения, найденные при использовании близких парабол.

Сделанные допущения относительно роста особи и структуры популяции позволяют оценить изменение удельной продукции в зависимости от конкретной структуры популяции, отражаемой в величине s . Продукция популяции задается выражением

$$P = \int_0^{w_{\max}} \frac{dw}{dt} n dw, \quad (123)$$

где n — плотность распределения численности по массе, причем

в соответствии с уравнением (122) имеем

$$n = \frac{dN}{dw} = \frac{sN}{w_{\max}} \left(\frac{w}{w_{\max}} \right)^s. \quad (124)$$

В уравнении (123) $\frac{dw}{dt}$ и n в соответствии с уравнениями (120) и (124), после интегрирования получаем

$$P = KN \left(\frac{s}{s+\alpha} w_{\infty}^{1-\alpha} w_{\max}^{\alpha} - \frac{s}{s+1} w_{\max} \right). \quad (123a)$$

Биомасса популяции задается выражением

$$B = \int_0^{w_{\max}} w n dw = \frac{s}{s+1} N w_{\max}. \quad (125)$$

Тогда

$$C = \frac{P}{B} = K \left[\frac{s+1}{s+\alpha} \left(\frac{w_{\infty}}{w_{\max}} \right)^{1-\alpha} - 1 \right]. \quad (126)$$

Среднюю массу особи популяции \bar{w} в этом случае также можно выразить через s :

$$\bar{w} = \frac{B}{N} = \frac{s}{s+1} w_{\max}. \quad (127)$$

Очевидно, что $0 < \bar{w} < w_{\max}$ при $0 < s < \infty$. Уравнение (126) связывает C и s . С помощью уравнения (127) можно C выразить как функцию от \bar{w} — легко доступного показателя:

$$C = K \left[\frac{w_{\max}}{\alpha w_{\max} + (1-\alpha) \bar{w}} \left(\frac{w_{\infty}}{w_{\max}} \right)^{1-\alpha} - 1 \right]. \quad (128)$$

Для сравнения с поведением C_0 (рис. 18,1) выразим \bar{w} в уравнении (128) в долях w_{∞} :

$$C = K \left[\frac{1}{\frac{\alpha w_{\max}}{w_{\infty}} + (1-\alpha) \frac{\bar{w}}{w_{\infty}}} \left(\frac{w_{\infty}}{w_{\max}} \right)^{-\alpha} - 1 \right]. \quad (129)$$

Уравнение (129) дает возможность построить кривые C по $\frac{\bar{w}}{w_{\infty}}$ (рис. 18, кривые 2,3). Здесь, как и для особи (рис. 18, кривая 1), принято $\alpha = \frac{2}{3}$. Кривая 2 (рис. 18) построена для случая, когда $\frac{w_{\infty}}{w_{\max}} = 1$, т. е. в популяции представлены особи всех масс от 0 до w_{∞} . Кривая C проходит ниже кривой C_0 , т. е. C популяции со средней массой особи w всегда ниже, чем для особи массой w ; с уменьшением w удельная продукция C возрастает медленнее, чем C_0 .

Кривая 3 на рис. 18 отражает случай, когда $\frac{w_{\infty}}{w_{\max}} > 1$. Здесь при $\bar{w} = w_{\max}$ удельная продукция C совпадает с C_0 при $w = w_{\max}$. Если популяция в разные периоды имеет возрастную структуру,

характеризующуюся не только разными s , но и различными $\frac{\omega_{\infty}}{\omega_{\max}}$, то значения C должны располагаться в пространстве между кривыми C (для $\frac{\omega_{\infty}}{\omega_{\max}} = 1$) и C_0 . Эти ограничения справедливы при условии сохранения постоянной температуры выполнения уравнения (122).

Фактически данные, которые можно использовать для сравнения с моделью, немногочисленны. Напомним, что для нашей цели нужны значения C , вычисленные для одной популяции при определенной температуре и разной возрастной структуре. Подобрал соответству-

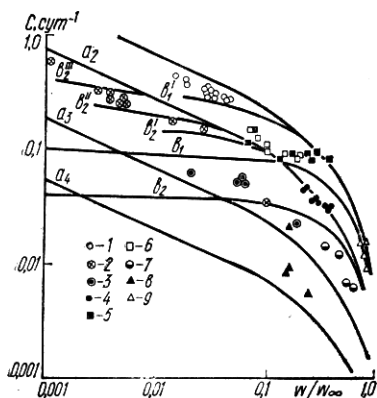


Рис. 20. Зависимость удельной продукции C от возрастной структуры, выраженная в виде отношения w/w_{\max} .

Линии a_1 и a_4 — для популяции простейшей структуры; b_1 и b_2 — для $\frac{\omega_{\infty}}{\omega_{\max}} = 1$; линии

$b'_1, b'_2 - b''_2$ — для $\frac{\omega_{\infty}}{\omega_{\max}} > 1$ — *Oikopleura dioica*; 2 — *Sagitta setosa*; 3 — *Orchestia bottae*; 4 — *Acartia clausi* (Азовское море); 5 — *Acartia clausi* (Черное море); 6 — *Centropages kroeyeri*; 7 — *Arctodiaptomus bacillifer*; 8 — *Acanthodiaptomus denticornis*; 9 — *Daphnia longispina* (Zaika, 1968)

ющие материалы по нескольким видам, мы сопоставили их с теоретическими кривыми (рис. 20). Поскольку для двух видов (*Oikopleura dioica* и *Sagitta setosa*) при построении кривых роста было принято значение $\alpha = \frac{2}{3}$, все теоретические кривые на рисунке проведены для того же случая.

Построено четыре кривых C_0 ($a_1 \div a_4$), причем a_1 — для случая $K = 1,92$ и a_2 — для $K = 0,78$. Именно этими значениями K характеризовался рост *O. dioica* и *S. setosa* соответственно (a_3 и a_4 — тоже линии C_0 , характеризующие удельную продукцию в популяции простейшей структуры, но при меньших значениях K).

Кривым $a_1 - a_3$ соответствуют кривые $b_1 - b_3$, описывающие изменения C популяции при условии $\frac{\omega_{\infty}}{\omega_{\max}} = 1$. Поскольку фактически в исследованные периоды *O. dioica* и *S. setosa* имели некоторые определенные значения показателей $\frac{\omega_{\infty}}{\omega_{\max}} > 1$, то проведены дополнительные кривые ($b'_1, b'_2 - b''_2$) для соответствующих значений $\frac{\omega_{\infty}}{\omega_{\max}}$. На примере этих видов видно, что вычисленные по фактическим

данным значения C , отложенные по \bar{w} , располагаются выше соответствующих теоретических кривых C , но ниже кривых C_0 . Это объясняется, как показала проверка, отклонением фактических кривых рас

пределах численности по массе от парабол. Можно предположить, что кривые C при $\frac{\omega_{\infty}}{\omega_{\max}} = 1$ отражают нижний предел значений C , особенно при малых значениях $\bar{\omega}$. На примере *S. setosa* видно, что уменьшение величины $\bar{\omega}$ сопровождается возрастанием отношения $\frac{\omega_{\infty}}{\omega_{\max}}$.

Таким образом, зависимость между C и $\bar{\omega}$, хотя и может быть в некоторых пределах значений $\bar{\omega}$ передана уравнением $\log C = a - b \log \bar{\omega}$, в общем случае имеет иной вид; предложенная модель позволяет описать общий вид связи между C и $\bar{\omega}$. Для прочих видов, данные по которым приведены на рис. 20, можно оценить лишь общий характер расположения точек. Хотя при построении кривых роста этих видов не была использована теория роста Берталанфи, распределение численности особей по массе не сравнивалось с требованиями модели, продукция вычислена различными способами. Несмотря на все эти причины, которые могли вызвать отклонения от теоретического ожидания, взаимное положение точек достаточно близко к ожидаемому при данных $\bar{\omega}$. Определив в каждом случае значения $\frac{\omega_{\infty}}{\omega_{\max}}$, можно было бы попытаться описать рост особей этих видов и распределение их по массе, подобрав подходящие значения K и s и основываясь на расположении точек C на графике рис. 20.

Анализ предложенной модели, связывающей удельную продукцию популяции со средней массой особи, отражающей характер возрастной структуры, позволяет сделать следующие общие замечания. Верхним пределом изменений C является кривая C_0 , причем при сложной возрастной структуре этот предел недостижим. В то же время при изменениях $\frac{\bar{\omega}}{\omega_{\infty}}$ от 0,1 до 0,001 величина C_0 изменяется менее чем в 10 раз. Независимо от вида функции распределения численности по массе можно предположить, что чем больше представлено в популяции возрастных групп, тем меньше будут колебания величины C в зависимости от значения $\bar{\omega}$.

В частном случае при выполнении уравнения (122) и наличии всех возрастных групп ($\frac{\omega_{\infty}}{\omega_{\max}} = 1$) при $0,001 \leq \frac{\bar{\omega}}{\omega_{\infty}} \leq 0,1$ удельная продукция популяции остается практически неизменной.

С увеличением отношения $\frac{\omega_{\infty}}{\omega_{\max}}$ и упрощением возрастного состава, приближающих популяцию к «простейшей структуре», изменчивость C возрастает, приближаясь к C_0 . Но использованные материалы по нескольким популяциям планктонных животных показывают, что обычно не наблюдается стократных колебаний величины $\bar{\omega}$. Соответственно меньше будет и изменчивость C , зависящая от возрастной структуры.

Таким образом, предложенная модель позволяет достаточно полно объяснить вид связи между C и \bar{w} . При изменении \bar{w} в относительно небольшом диапазоне значений соотношение C и w описывается простым уравнением: $\log C = a - b \log \bar{w}$.

Удельная продукция и размеры животных в межвидовом аспекте

Выше рассматривались влияние средней массы особи в пределах одной популяции и на ее удельную продукцию. Механизм этого влияния заключается в том, что удельная скорость роста, как правило, снижается в ходе онтогенеза, отчего и возникает зависимость C от средней массы, а точнее — от размерно-возрастной структуры популяции.

Не менее интересен вопрос о влиянии размеров животных на удельную продукцию в межвидовом аспекте, т. е. при сравнении разных видов. Здесь основным фактором оказываются различия в дефицитивных размерах животных, которые и определяют различия в средних массах, даже при сходной возрастной структуре популяций.

В гл. 2 приведены материалы, показывающие снижение удельной скорости роста с увеличением размеров, в межвидовом аспекте. Там же показано (см. рис. 7), что зависимость q_w и r_m от массы животных позволяет судить о характере связи между C и w .

Уравнения, использованные для описания соответствующих межвидовых зависимостей, являются эмпирическими. При этом как для q_w , так и для r_m наиболее подходящими оказались уравнения типа (57). В основе этих зависимостей лежат малоисследованные законы межвидовой аллометрии, говоря шире — законы биологического подобия.

При описании зависимости C от \bar{w} в пределах одной популяции приемлемы уравнения того же типа. Это позволяет предположить, что количественные законы внутривидовой и межвидовой зависимости C , r_m и q_w от массы (средней массы) особи определенным образом взаимосвязаны.

Удельная продукция, размеры животных и биомасса популяции

Основные результаты, полученные нами, базируются на исследовании величин удельной продукции популяций. Подчеркиваем, что удельная продукция является наилучшим сравнительным показателем, незаменимым при изучении многих вопросов, но в ряде случаев необходима величина продукции, производимая популяцией на единицу площади или объема биотопа. Мы делаем упор на исследование удельной продукции, так как считаем, что на данной стадии разработки проблемы продуктивности это обязательно. Действительно, гидробиологи накопили обширнейшие материалы по биомассам различных видов и групп в самых разнообразных биотопах. Если нау-

чимся достаточно надежно и быстро оценивать удельную продукцию для характерных и массовых видов из основных таксономических групп, то все материалы по биомассам удастся использовать для расчетов продукции.

Параллельное исследование биомассы и удельной продукции должно привести, по-видимому, к раскрытию ряда интересных в теоретическом отношении закономерностей, которые пока лишь угадываются. В данном разделе мы описываем в большинстве гипотетические зависимости. Они не проверены пока специальными исследованиями, но заслуживают обсуждения, чтобы в дальнейшем стать предметом экспериментальной проверки.

Существующие взгляды на связь между продукцией и биомассой основаны на анализе несколько неопределенных полевых и экспериментальных наблюдений и затрагивают не только популяции, но и различные надпопуляционные системы. Г. И. Шпет (1968), основываясь на многочисленных данных, полученных при культивировании кормовых беспозвоночных и рыб, пришел к выводу, что в одинаковых по размерам бассейнах и при оптимальных условиях питания крупные животные развиваются в меньшем числе, чем мелкие, но достигают большей биомассы. Эта же тенденция зарегистрирована при сопоставлении ряда видов, обитающих в естественных условиях. Причины такого явления Г. И. Шпет усматривает в более энергичном метаболизме мелких форм, которые требуют больше «жизненного пространства», в частности, больше пищи в расчете на единицу своей биомассы.

Эти данные заслуживают детального анализа и дальнейшего исследования. Какие теоретические основания можно сейчас привести в поддержку зависимости, описанной Г. И. Шпетом? Прежде всего обратимся к связи между рационами и размерами тела. В ряде работ показано, что отношение рациона к массе тела снижается в ходе роста животных разных видов. В последние годы опубликованы исследования по различным видам ракообразных, в которых установлена количественная закономерная связь рациона с массой тела (Ипоце, 1964; Сущеня, Хмелева, 1967; Аболмасова, 1969). Л. М. Сущеня и Н. Н. Хмелева (1967) установили, что удельный рацион связан с размерами тела различных видов ракообразных тем же законом, что и в ходе роста одной особи. Получено следующее общее уравнение (для 20 °C):

$$I = 0,0746w^{0,80}.$$

Итак, сопоставляя виды, различные по размерам ($w_1 > w_2$), мы можем с достаточным основанием считать, что $\frac{I_1}{w_1} < \frac{I_2}{w_2}$.

Как при этом соотносятся биомассы сравниваемых видов? Для одной конкретной ситуации можно показать, что биомасса будет больше у более крупных животных ($B_1 > B_2$). Если животных выращивают в бассейнах с одинаковой концентрацией пищи, то в период достижения предельной биомассы пища становится лимитирующим

фактором, и суммарное потребление ее каждым из видов может оказаться близким:

$$\frac{I_1}{\omega_1} B_1 = \frac{I_2}{\omega_2} B_2.$$

Такое положение вполне реально в тех случаях, когда сравниваются близкие по пищевому спектру виды, у которых отношение к предлагаемой пище приблизительно одинаковое. Но при $\frac{I_1}{\omega_1} < \frac{I_2}{\omega_2}$, согласно предыдущему уравнению, получаем $B_1 > B_2$.

Допустим, что у сравниваемых видов одинаков коэффициент усвоения пищи. В описанном выше случае это будет означать, что виды ассимилируют одинаковое количество пищи A . Мы знаем (см. гл. 1), что продукция популяции может выражаться следующими уравнениями:

$$P = A - R,$$

$$P = BC.$$

Следовательно,

$$A = BC + R,$$

а поскольку $A_1 = A_2$, то

$$B_1 C_1 + R_1 = B_2 C_2 + R_2. \quad (130)$$

Если оба вида, несмотря на различие в размерах, имеют одинаковую удельную продукцию ($C_1 = C_2$), то у крупных животных биомасса должна быть выше, так как удельные траты мелких животных больше, и при $C_1 = C_2$, $B_1 \leq B_2$ равенство (130) нарушается.

Предположим, что у крупных животных удельная продукция ниже ($C_1 < C_2$). В частности, если крупные экземпляры в нашем примере живут дольше, то их удельная продукция будет ниже. Если при этом допустить, что $B_1 \leq B_2$, то равенство (130) нарушается, так как не может быть $R_1 > R_2$. Следовательно, при $C_1 < C_2$ биомасса также выше у крупных животных.

Поскольку основным предметом нашего обсуждения является отношение биомассы и удельной продукции, уместно обратить внимание на некоторые следствия рассмотренной простой модели без привлечения данных по питанию и дыханию. При установившемся уровне использования кормовой базы у каждого вида животных наблюдается определенный уровень продукции, равный разности между ассимиляцией и тратами. Когда уровень развития кормовой базы лимитирует величину продукции потребителя, последний (теоретически) приспособливается к данному уровню продукции изменением либо биомассы, либо удельной продукции, так как $P = BC$. Следовательно, в общем случае биомасса и удельная продукция в некотором смысле находятся в обратно пропорциональной зависимости друг от друга.

Трофический уровень, состоящий из ряда видовых популяций, обладает механизмом изменения средней удельной продукции, не затрагивающим удельную продукцию отдельных видов. Этот механизм состоит в изменении соотношения биомасс различных по удельной продукции видов. Так, в ходе сукцессии сначала наблюдается

вспышка развития мелких организмов с большими C , позже возрастает доля долгоживущих видов с малыми C . В результате общая биомасса трофического уровня нарастает, а средняя удельная продукция уменьшается. Это может происходить при неизменном уровне кормовой базы.

Если обратиться к отдельному виду, то при плохих условиях питания его удельная продукция снижается. Происходит уменьшение скорости роста и размножения особей. В результате падает доля молодежи в популяции, а это вызывает снижение C . Но при «нормальной» или «хорошей» кормовой базе трудно ожидать, что механизмом регулирования величины продукции может служить снижение удель-

Таблица 1. Изменчивость величин биомассы (B , мг/м³), продукции (P , мг/м³) и удельной продукции (P/B) для трех популяций из Азовского моря (1963—1965 гг.)

Acartia clausi			Calanipeda aquae-dulcis			Centropages Kroyeri		
B	P	P/B	B	P	P/B	B	P	P/B
4	54	14,1	22	877	40,2	1,3	30,4	23,4
18	299	16,3	42	1389	32,6	5,8	71,7	12,3
39	631	16,2	55	2055	37,0	7,6	192,4	25,3
55	936	17,0	374	9898	26,5	10,9	182,6	16,7
214	3031	14,2	575	17 953	31,2	40,9	671,8	16,4
219	3676	16,8	686	14 696	21,4	88,1	985,1	11,2
Отношение максимальной величины к минимальной								
55	63	1,2	31	20	1,9	70	33	2,0

ной продукции. Когда животные, например, помещены в бассейн с определенной концентрацией корма, популяция интенсивно нарастает при наиболее высоких значениях C , доступных виду в данных условиях. Параллельно увеличению биомассы возрастает продукция. Рост биомассы прекращается, когда пища становится лимитирующим фактором. При этом возможны временные превышения оптимального уровня биомассы и, как следствие этого, некоторое снижение C . Но общий результат характеризуется, по нашему мнению, прекращением роста биомассы при сохранении высокого значения C .

Таким образом, для популяции характерна тенденция к сохранению возможно более высокой удельной продукции при данном комплексе условий, в то время как биомасса устанавливается на том уровне, который возможен при данной удельной продукции и данной кормовой базе. Это предположение требует доказательства. Пока мы можем сослаться лишь на материалы, свидетельствующие о том, что удельная продукция популяций гораздо менее изменчива, нежели биомасса. Показано, что биомасса планктонных ракообразных изменяется в десятки раз, но при этом удельная продукция — лишь в 1,2—2 раза (Заика, Маливицкая, 1967). Приводим табл. 1, в которой указаны среднегодовые величины B , P и P/B (годовая удельная продукция) для трех представителей зоопланктона Азовского моря.

В табл. 1 величины B расположены сверху вниз в порядке возрастания. Цифры нижней строки таблицы показывают, во сколько раз

максимальное значение данного показателя превышает минимальное. Биомасса гораздо более изменчива, нежели удельная продукция. В. Н. Грезе и др. (1968) на основе многолетних исследований продуктивности копепод Черного моря также делают вывод об относительном постоянстве удельной продукции по сравнению с биомассой.

Изучение кинетики популяции и продуктивности ракообразного *Orcopectes virilis* (Momot, Gowing, 1977) привело авторов к заключению, что причиной многолетних различий в биомассе является скорее смертность, нежели скорость роста животных. В частности, скорость роста в гораздо меньшей степени, чем смертность и плодовитость, зависит от плотности популяции. У обсуждаемого вида биомасса варьировала от 46 до 213 кг/га (в 4,6 раза), годовая продукция — от 60 до 142 кг/га, а годовой P/B — в пределах 0,94—1,53 (в 1,6 раза). Ясно, что на продукцию большее влияние оказывали изменения в биомассе популяции, тогда как удельная продукция — относительно устойчивый показатель видовой продуктивности.

Меньшая вариабельность удельной продукции по сравнению с B и P указана для водных личинок двукрылых (Dermott et al., 1977).

Таким образом, на изменение условий существования животные прежде всего реагируют относительно большими изменениями в биомассе и малыми — в удельной продукции.

Популяционные «механизмы регуляции» удельной продукции

Зная место индивидуальной продукции в энергетическом балансе особи, несложно охарактеризовать пути, механизмы изменения величины P в онтогенезе. Из соотношения $P = UI - R$ ясно, что увеличение индивидуальной продукции будет наблюдаться при возрастании U или I , а также при уменьшении R . Улучшение условий добычи пищи в определенных пределах сопровождается увеличением рациона. Одновременно могут уменьшаться траты на обмен за счет снижения активного обмена, так как облегчается поиск и получение пищи. Иначе говоря, возрастает эффективность роста и продукции. Улучшение качественного состава пищи приводит к повышению ее усвояемости, что при том же рационе позволяет увеличить ассимиляцию пищи. Повышение индивидуальной продукции может проявиться в любом из ее компонентов — в ускорении роста, увеличении достигаемых размеров и плодовитости, в усилении прижизненного отчуждения вещества.

Различные способы изменения удельной продукции проявляются у мелких короткоживущих и крупных долгоживущих организмов на популяционном уровне. У мелких организмов основной популяционный механизм регуляции (пассивной) состоит в изменении скорости размножения. Скорость элиминации может влиять на удельную продукцию через скорость размножения в тех случаях, когда последняя лимитируется плотностью (биомассой). В таких случаях увеличение элиминации сопровождается повышением значения C .

Популяционные и организменные механизмы регуляции C действуют взаимосвязанно. Так, при лимитировании плотностью часто одновременно уменьшаются скорости размножения и роста, дефинитивные размеры. Причинами этого являются ухудшение условий питания и качества среды с достижением популяцией критической высокой плотности либо «раздражающее» влияние частых тесных контактов между особями данного вида. Любой из этих факторов может привести к сходному действию на удельную продукцию и в условиях умеренной плотности популяции. Значит, при критической плотности популяции проявляется определенная взаимосвязь между индивидуальными размерами, биомассой и удельной продукцией.

Известны многочисленные случаи уменьшения размеров одноклеточных от деления к делению, разумеется, до определенных пределов. Казалось бы, чем меньше размеры, тем меньше время генерации, при сохранении неизменного темпа роста. В таком случае уменьшение размеров ведет к возрастанию скорости размножения, меняется характер связи между размерами, биомассой и удельной продукцией. Упоминаем об этом гипотетически, поскольку не располагаем информацией о том, наблюдается ли у одноклеточных уменьшение размеров без снижения скорости размножения.

В общем случае принимается, что у одноклеточных скорость размножения и удельная продукция изменяются строго параллельно.

Чем крупнее животные и больше их продолжительность жизни, тем значительнее роль размерно-возрастной структуры популяции, изменения которой также влияют на величину удельной продукции. Изменение скорости размножения изменяет соотношение быстрорастущих ювенальных стадий, половозрелых особей с высокой скоростью генеративного роста, а также животных, прекративших рост и размножение. Это прямо отражается на величине C . Но структура таких популяций постоянно и в большой мере зависит от распределения смертности по возрастам. Следовательно, механизм изменения удельной продукции в популяциях крупных животных более сложный.

Исключение составляют виды с популяциями «простейшей структуры», т. е. состоящие из особей одного возраста. Здесь изменение C происходит только за счет индивидуальных механизмов, а влияние смертности на удельную продукцию сказывается в случаях, когда скорость роста особей лимитируется плотностью популяции. На материалах по развитию молоди нерки в озерах показано (Brocksen et al., 1970), что при лимитирующем действии пищевого фактора скорость роста рыб тем меньше, чем больше их биомасса. В этом случае имеем лишь часть популяции, но как и в популяциях простейшей структуры, удельная продукция преимущественно определяется скоростью роста.

УДЕЛЬНАЯ ПРОДУКЦИЯ И ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ ОСОБЕЙ

Зависимость C от τ_m у микроорганизмов

Сопоставление фактических материалов по удельной продукции моллюсков в межвидовом аспекте привело к обнаружению определенно выраженной обратной зависимости удельной продукции популяций этих животных от их продолжительности жизни (Заика, 1970б; Zaika, 1970). Было установлено, что она имеет всеобщее значение, созданы адекватные математические модели зависимости C от τ_m (Заика, Островская, 1971; Заика, 1972а, б). Появившиеся за минувшие годы новые эмпирические данные подтверждают существование, характер

выявленных зависимостей и позволяют выразить их количественно для тех групп животных, по которым накоплены представительные материалы. Числовые параметры уравнений носят временный характер, так как дальнейшее накопление и уточнение данных приведет к их некоторому изменению.

У бактерий, одноклеточных водорослей, инфузорий и других микроорганизмов, размножающихся бинарным делением, обратная зависимость между C и τ_m должна существовать «по определению». Действительно, в основном для расчета C в уравнении (87) время генерации g есть не что иное, как продолжительность существования одной клетки, т. е. $g = \tau_m$, откуда

$$C = \frac{\ln 2}{\tau_m}. \quad (131)$$

Согласно (131), C и τ_m связаны обратно пропорциональной зависимостью, что на графике в логарифмических координатах выражено прямой, снижающейся вправо под углом 45° (рис. 21). Уравнение (131) является не эмпирической зависимостью, а теоретической моделью связи C и τ_m , базирующейся на определении удельной продукции и экспоненциальном законе роста популяции микроорганизмов.

Иллюстрировать зависимость с помощью эмпирических точек в данном случае бессмысленно, поскольку они получены с помощью того же уравнения (131). Следовательно, все возможные значения C для микроорганизмов с бинарным делением заведомо будут лежать на одной линии, заданной рассмотренным уравнением.

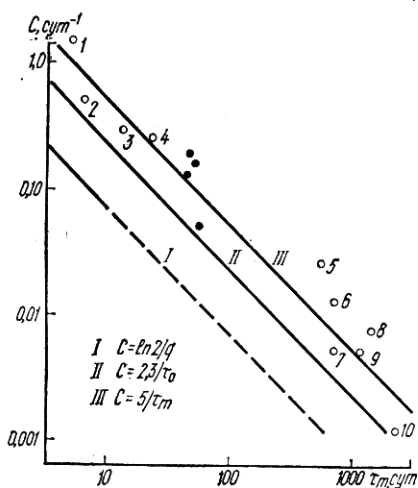


Рис. 21. Зависимость удельной продукции C от продолжительности жизни микроорганизмов, низших и высших червей:

I — микроорганизмы; II — нематоды;
III — прочие черви; темные кружки — нематоды, светлые — прочие черви (нумерацию видов см. в тексте)

Для микроорганизмов, клетка которых при размножении распадается на n дочерних, справедливо уравнение

$$C = \frac{\ln n}{\tau_m} . \quad (132)$$

При этом под τ_m следует понимать время между одинаковыми стадиями жизненного цикла. Уравнение (132) справедливо только при условии, что дочерние клетки идентичны материнской (по массе). Значит, если размножение происходит, например, путем распада крупного плазмодия на ряд мелких спор, то в качестве τ_m удобно брать интервал времени от образования споры до возникновения ее дочерних спор.

При одинаковых τ_m чем больше n , тем выше удельная продукция вида. Это естественно, так как с увеличением n возрастает число дочерних клеток, равных по массе материнской и образованных ею за то же время. На графике, отображающем C как функцию τ_m , линия будет располагаться с увеличением n все выше, причем отношение соответствующей удельной продукции (C_n) к таковой в бинарном делении (C_2) при одинаковых τ_m будет описываться уравнением

$$\frac{C_n}{C_2} = \frac{\ln n}{\ln 2} .$$

Вычисляя удельную продукцию для микроорганизмов с бинарным делением по уравнению (131), не следует забывать о размерностях. Если τ_m выражается в часах, тогда расчет даст часовую удельную продукцию. Поскольку для межвидовых сравнений лучше всего использовать суточные значения C , то при расчетах τ_m следует выражать либо в сутках, либо использовать уравнение вида

$$C = \frac{24 \cdot \ln 2}{g} , \quad (133)$$

где $g = \tau_m$ (ч), C (сут⁻¹).

Для иллюстрации полученных значений приведем следующий ряд:

$g = \tau_m$, ч...	0,1	0,5	1	2	4	8	12	24	48	72	96
C , сут ⁻¹ ...	166	33	16,6	8,3	4,1	2,1	1,4	0,69	0,35	0,23	0,17

Таким образом, характер зависимости C от τ_m у микроорганизмов полностью ясен, что же касается пределов τ_m и C , то этот вопрос рассматривается в гл. 10.

Зависимость C от τ_m у низших и высших червей

Эмпирические материалы по низшим и высшим червям, которые позволили бы судить одновременно о C и τ_m относительно скудны (гл. 11). Используя соответствующие усредненные величины для моногено-

идей, коловраток, полихет и олигохет, получаем следующие пары значений:

	τ_m , сут	C , сут ⁻¹
1. <i>Brachionus rubens</i>	5,0	1,5000
2. <i>Asplanchna priodonta</i>	6,5	0,5000
3. <i>Gyrodactylus elegans</i>	13,5	0,2800
4. <i>Dasylogyrus vastator</i>	22,5	0,2500
5. <i>Limnodrilus newaensis</i>	550,0	0,0250
6. <i>Ampharete acutifrons</i>	730,0	0,0130
7. <i>Harmathoe sarsi</i>	730,0	0,0054
8. <i>H. imbricata</i>	1460,0	0,0075
9. <i>Nephtys hombergi</i>	1100,0	0,0050
10. <i>Lumbricus terrestris</i>	2200,0	0,0012

На рис. 21 точки нанесены под теми же номерами, через них проведена линия (3), которой соответствует уравнение

$$C = \frac{5}{\tau_m}. \quad (134)$$

Отдельно рассмотрим удельную продукцию нематод. Как показано в гл. 11, для них C удается связать с τ_0 — временем генерации (интервалом между одинаковыми стадиями в смежных поколениях), причем $\tau_0 < \tau_m$. Связь C и τ_0 передается уравнением

$$C = \frac{2,3}{\tau_0}.$$

Соответствующая линия (2) нанесена на рис. 21.

Чтобы сравнить C и τ_m для нематод, взяты значения C и τ_m , полученные при 15—20 °C (см. гл. 11):

	τ_m , сут	C , сут ⁻¹
<i>Diplolaimella ocellata</i>	56	0,05
<i>Diplolaimelloides</i> sp.	50	0,16
<i>Monhystera disjuncta</i>	47	0,18
<i>M. denticulata</i>	44	0,13

Соответствующие точки на рис. 21 легли в области линии для прочих классов червей.

Теперь произведем следующие расчеты для нематод: по данным гл. 11 найдем отношения τ_m/τ_0 . Из 13 полученных значений вычислим среднее арифметическое, что даст

$$\tau_m/\tau_0 = 2,24 \quad \text{или} \quad \tau_0 = \tau_m/2,24.$$

Если в соответствии с этим в уравнении $C = 2,3/\tau_0$ вместо τ_0 подставить $\tau_m/2,24$, получим

$$C = 5,15/\tau_m,$$

т. е. уравнение, практически идентичное таковому для прочих классов червей, поскольку различие явно меньше ошибки исходных данных.

Для окончательных заключений надежных данных недостаточно. На нынешнем этапе можно констатировать, что для смешанной группы из представителей классов моногеноидей, нематод, коловраток, полихет и олигохет зависимость между удельной продукцией и продолжительностью жизни ориентировочно описывается уравнением $C = 5/\tau_m$.

Сравнивая эту зависимость с таковой для микроорганизмов, можно заключить, что при тех же τ_m удельная продукция червей в 7,2 раза превышает C одноклеточных. Но не следует забывать, что τ_m у микроорганизмов при благоприятных условиях гораздо меньше, чем у червей, поэтому удельная продукция первых обычно выше. Лишь представители мельчайших многоклеточных при оптимальных условиях размножения показывают столь же высокие величины C , что и микроорганизмы. Так, если у нематоды *Rhabditis marina* при 25—30 °С удельная продукция достигает 1,15, а у коловратки *Vaschionus rubens* — 2, то микроорганизмы для поддержания столь же высокой удельной продукции должны делиться через 8—12 ч, что часто наблюдается у инфузорий и микроводорослей, а тем более у бактерий.

Зависимость C от τ_m у ракообразных

В этом и других разделах главы при выявлении эмпирических зависимостей использованы фактические данные из гл. 12. Материалы по ветвистоусым показывают, что они реагируют на сдвиги температуры изменением как скорости роста, так продолжительности жизни. Для выявления характера связи между C и τ_m пришлось провести ряд интерполяций. Температуру для большинства случаев можно считать находящейся в интервале 17—21 °С. Получена следующая выборка:

	τ_m , сут	C , сут ⁻¹
<i>Daphnia longispina</i>	24	0,120
<i>Moina rectirostris</i>	15	0,250
<i>Bosmina coregoni</i>	31	0,125
<i>B. longirostris</i>	23	0,140
<i>Chydorus sphaericus</i>	22	0,190
<i>Penilia avirostris</i>	23	0,190

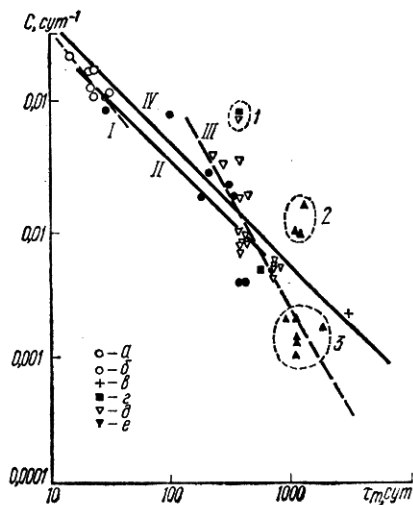


Рис. 22. Зависимость удельной продукции C от продолжительности жизни ракообразных:

a — ветвистоусые, b — веслоногие, $в$ — усконогие, $г$ — равноногие, $д$ — разноногие, $е$ — десятиногие; I — ветвистоусые, II — веслоногие, III — разноногие, IV — для червей по уравнению (134); 1—3 — группы видов, для которых желательно уточнение C и τ_m

Методом наименьших квадратов по этим данным найдены параметры уравнения

$$C = 5,02\tau_m^{-1,1}, \quad (135)$$

общий вид которого был выбран потому, что точки ложатся на прямую в логарифмических координатах. Соответствующая линия представлена на графике вместе с точками (рис. 22).

По веслоногим для анализа зависимости удельной продукции от продолжительности привлечены следующие данные:

	τ_m , сут	C , сут ⁻¹
<i>Cyclops</i> sp.	30	0,120
<i>C. kolensis</i>	300	0,023
<i>Limnocalanus johanseni</i>	180	0,019
<i>Calanus finmarchicus</i>	330	0,019
<i>Acartia clausi</i>	30	0,090
<i>Centropages kroyeri</i>	95	0,085
<i>Epischura baicalensis</i>	210	0,030
<i>Mormonilla minor</i>	380	0,004
<i>Haloptilus longicornis</i>	380	0,004

Здесь, как и в случае других групп животных, пришлось делать некоторые допущения и интерполяции, потому найденные зависимости должны считаться ориентировочными.

Приведенной выборке соответствует уравнение

$$C = 3,24\tau_m^{-0,97}. \quad (136)$$

Точки и линия представлены также на рис. 22. На том же графике показаны точки по следующим видам усоногих и равноногих раков:

	τ_m , лет	C , сут ⁻¹
<i>Balanus balanoides</i>	8,0	0,0022
<i>Asellus aquaticus</i>	1,5	0,0050
<i>Idothea baltica basteri</i>	1,0	0,0900

Использованы также материалы по 14 видам амфипод, при этом получено 18 точек, поскольку некоторые виды изучены в разных биотопах и имели отличающиеся τ_m . Во всех случаях, когда продолжительность жизни указывается немногим больше одного или двух лет, τ_m приняли равным 13 и 25 мес соответственно. Выборка содержала следующие данные:

	τ_m , мес	C , сут ⁻¹
<i>Gammarus lacustris</i>	24,0	0,0055
»	14,0	0,0082
<i>G. pulex</i>	24,0	0,0060
<i>G. aequicauda</i>	7,5	0,0420
<i>G. insensibilis</i>	9,0	0,0350
<i>Gammarellus carinatus</i>	13,0	0,0080
<i>Pontogammarus robustoides</i>	14,0	0,0190

Pontoporeia affinis	14	0,0094
»	27	0,0052
»	24	0,0052
Acanthogammarus grewingki	120	0,0004
Micruropus kluki	13	0,0068
M. possolskii	12	0,0100
Gmelinoides fasciatus	24	0,0044
»	13	0,0080
Dexamine spinosa	12	0,0190
Amphithoe vaillanti	12	0,0370
Corophium nobile	12	0,0800

Используя тот же общий вид уравнения, что и для предыдущих групп, методом наименьших квадратов нашли его параметры:

$$C = 1,22\tau_m^{-1,76}, \quad (137)$$

где τ_m (в месяцах) (рис. 22). При подсчете коэффициентов были исключены точки по *C. nobile* и *A. grewingki*, но на графике они также представлены. Для *A. grewingki* удельная продукция и τ_m были определены по неполным данным, у *C. corophium* величина C значительно превышает удельную продукцию других амфипод сходной продолжительности жизни. На графике видно, что имеются и другие виды ракообразных с повышенной удельной продукцией. Неизвестно, объясняется ли высокая удельная продукция этих видов ошибками в расчетах, особенностями биологии или условий существования изученных популяций (например, температурой).

На рис. 22 нанесены точки по десятиногим ракам, соответствующие следующей выборке:

	τ_m , лет	C , сут ⁻¹
<i>Panda'opsis dispar</i>	3,0	0,0020
<i>Pandalus jordani</i>	3,0	0,0013
<i>P. borealis</i>	3,0	0,0010
<i>P. platyceros</i>	4,0	0,0017
<i>P. hypsinotus</i>	3,0	0,0014
<i>P. danae</i>	2,5	0,0020
<i>Crangon septemspinosa</i>	3,0	0,0100
<i>Pachygrapsus marmoratus</i>	3,5	0,0160
<i>Xantho hydrophilus</i>	3,0	0,0100

Как указано в главе 12, данные по удельной продукции тихоокеанских креветок (первые 6 видов выборки) явно занижены, так как в уловах отсутствовали особи моложе 5 мес. Поэтому приведенная выборка не позволяет количественно описать зависимость C от τ_m у десятиногих.

Сравнивая все приведенные по ракообразным материалы, видим, что эмпирические зависимости C от τ_m для листоногих и веслоногих, несмотря на очевидную неточность некоторых исходных данных, оказались близкими. Действительно, показатель степени в уравнениях (135), (136) уместно округлить до -1 , отчего они примут вид

$$C = \frac{5,02}{\tau_m} \quad \text{и} \quad C = \frac{3,24}{\tau_m}.$$

Но теперь очевидно родство этих уравнений с ранее полученными для микроорганизмов, а особенно — для низших и высших червей. На рис. 22 проведена линия по уравнению (134).

При этом из общего ряда выпадает зависимость C от τ_m для амфипод. В данном случае общая совокупность материалов наиболее адекватно описывается уравнением (134), что подтверждается и частными зависимостями, полученными для нематод (с поправкой на различие между τ_0 и τ_m), прочих червей, листоногих и веслоногих раков. От использования уравнения (137) целесообразно воздержаться. Материалы по C и τ_m амфипод и десятиногих заслуживают проверки и дальнейших исследований.

В то же время приведенные результаты позволяют оценивать удельную продукцию низших и высших червей, а также ракообразных по уравнению (134). Приведем ожидаемую удельную продукцию этих животных для некоторых значений τ_m :

τ_m , сут ...	5	10	15	20	30	60	90	120	180
C , сут ⁻¹ ...	1	0,500	0,330	0,250	0,170	0,083	0,055	0,042	0,028
τ_m , лет ...	1	2	3	4	5	6	8	10	
C , сут ⁻¹ ...	0,014	0,007	0,005	0,003	0,003	0,002	0,002	0,002	0,001

Зависимость C от τ_m у моллюсков, иглокожих и рыб

Обратная пропорциональность между удельной продукцией и продолжительностью жизни животных была впервые убедительно продемонстрирована именно на моллюсках (Zaika, 1970). Позже опубликованные данные подтвердили общий характер зависимости.

На рис. 23 нанесены точки по следующим моллюскам:

Брюхоногие		Двустворчатые			
	τ_m , лет	C , сут ⁻¹	τ_m , лет	C , сут ⁻¹	
<i>Limnaea stagnalis</i>	5,0	0,00700	<i>U. tumidus</i>	11,0	0,00035
<i>Radix ovata</i>	2,5	0,02400	<i>Mytilus galloprovincialis</i>	8,0	0,00250
<i>Anisus vortex</i>	1,0	0,01500	<i>Mytilaster lineatus</i>	3,0	0,00950
<i>Gyraulus albus</i>	1,0	0,01500	<i>Modiolus demissus</i>	8,0	0,00045
<i>Valvata pulchella</i>	1,0	0,01500	<i>Mizuhopecten yessoensis</i>	9,0	0,00300
<i>Sphaerium corneum</i>	0,9	0,00440	<i>Chlamys nipponensis</i>	8,0	0,00120
<i>Bithynia tentaculata</i>	1,5	0,0080	<i>Cerastoderma edule</i>	5,0	0,00410
»	2,0	0,0049	<i>Adacna vitrea</i>	1,0	0,01600
<i>Rissoa splendida</i>	1,0	0,0320	<i>Mya arenaria</i>	8,0	0,00130
<i>R. membranacea</i>	1,0	0,0300	<i>Abra ovata</i>	4,0	0,00490
<i>Bittium reticulatum</i>	2,0	0,0280	<i>Macoma baltica</i>	7,0	0,00250
Двустворчатые			<i>Dosinia elegans</i>	3,0	0,00800
<i>Anodonta anatina</i>	10,0	0,00054	<i>Spisula elliptica</i>	1,0	0,02000
<i>Elliptio complanatus</i>	13,0	0,00019	<i>Margarita helicina</i>	0,8	0,01400
»	13,0	0,00047	<i>Psephidia lordi</i>	1,5	0,00600
<i>E. dilatatus</i>	13,0	0,00025	<i>Lacuna pallidula</i>	0,9	0,03000
<i>Lampsilus radiata</i>	11,0	0,00089	<i>Acmaea testudinalis</i>	7,0	0,00120
»	11,0	0,00051	<i>A. digitalis</i>	8,0	0,00350
<i>Unio pictorum</i>	13,0	0,00038			

Рис. 23. Зависимость C от τ_m у моллюсков, иглокожих и рыб:

a — гастроподы, b — двустворчатые, c — иглокожие, d — рыбы; пунктир — группа моллюсков с недоучтенной продукцией; прямая — зависимость для червей, полученная по уравнению (134)

На рис. 23 точки по брюхоногим не обнаруживают определенной зависимости C от τ_m ввиду большого разброса. Что касается двустворчатых моллюсков, то для видов с продолжительностью жизни 10—13 лет удельная продукция, по видимому, сильно занижена из-за того, что осталась неучтенной продукция молодежи и продукция за счет размножения. Действительно, для *Elliptio complanatus* продукцию рассчитывали по пробам, в которых не было моллюсков моложе четырех лет (Magnin, Stanczykowska, 1971), аналогичным был характер исходного материала по *Unio*, *Lampsilus* и некоторым другим видам. Поэтому для моллюсков мы не искали параметры уравнения, связывающего C и τ_m . На рис. 23 нанесена линия, полученная по уравнению (134) и принятая для червей и ракообразных. Она пригодна и для моллюсков, если исключить упомянутые виды с заниженной удельной продукцией.

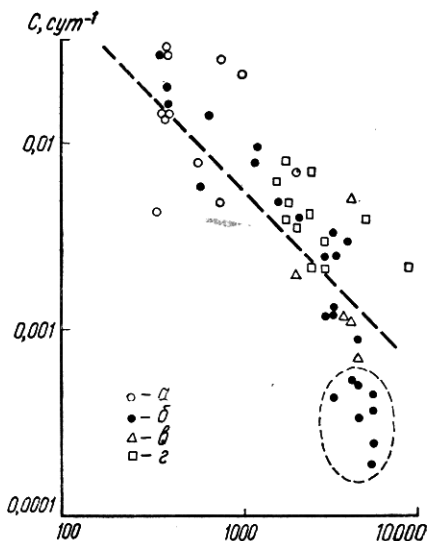
На рис. 23 представлены также следующие точки, касающиеся иглокожих:

	τ_m , лет	C , сут ⁻¹
<i>Amphoidia urtica</i>	5	0,0020
<i>Strongylocentrotus intermedius</i>	9	0,0012
<i>S. droebachiensis</i>	10	0,0011
<i>Stichopus japonicus</i>	10	0,0050
<i>Cucumaria elongata</i>	10	0,0007

Они укладываются в общую зависимость и не требуют дополнительного обсуждения.

Величины удельной продукции указаны для некоторых рыб (Грезе, 1965; Иванов, 1975; Staples, 1975; O' Connor, Power, 1976). В части II они не рассматриваются, а перечислены ниже:

	τ_m , лет	C , сут ⁻¹
<i>Clupeonella delicatula</i>	4,0	0,0063
<i>Philypnodon breviceps</i>	4,5	0,0049
<i>Engraulis encrasicolus</i>	5,0	0,0037
<i>Osmerus eperlanus</i>	4,5	0,0039
<i>Neogobius melanostomus</i>	4,5	0,0080
<i>Alosa Kessleri</i>	6,0	0,0043
<i>Cyprinus carpio</i>	6,0	0,0022
<i>Abramis brama</i>	6,0	0,0071



Salvelinus fontinalis	7,0	0,0030
Coregonus albula	7,0	0,0021
C. autumnalis	12,0	0,0040
Acipenser ruthenus	20,0	0,0022

Соответствующие точки нанесены на график (рис. 23).

Сопоставляя материалы по C и τ_m , можно заключить, что для всех исследованных животных характерна в целом обратная зависимость удельной продукции от продолжительности жизни. Неточность многих величин не позволяет надежно описать ее для отдельных групп уравнениями в численном виде, но ясно — общее для всех многоклеточных уравнение должно быть близким к (134).

Модель, связывающая C и τ_m моллюсков с учетом типа роста и возрастной структуры

Выше рассмотрены отношения C и τ_m для микроорганизмов, причем на основе теории была получена определенная модель, связывающая эти величины. Для многоклеточных приведенные уравнения описывали эмпирические зависимости C от τ_m . Желательно и для них создать теоретически обоснованные модели. По нашему мнению, эти эмпирические зависимости являются не случайным результатом свойств выборки, а отражают общие и глубокие закономерные связи удельной продукции с продолжительностью жизни.

В настоящем разделе описана наиболее детализированная модель, учитывающая форму кривой роста и тип возрастной структуры (Зайка, Островская, 1971). При этом основывались на характерном, в частности для моллюсков, асимптотическом типе роста, который удовлетворительно описывается уравнением Берталанфи. В модели использованы также субмодели возрастной структуры и другие элементы, приводящие модель к относительно частному виду. Такая детализированная модель поневоле громоздка и трудна для понимания. Ее польза в подтверждении закономерного характера обратной связи C и τ_m , к которому неизбежно приводит сложный механизм взаимодействия организменных и популяционных процессов.

Модели более общего характера рассмотрены в следующем разделе.

Скорость роста особей

За основу берем линейный рост, так как в литературе по нему есть больше данных, чем по росту массы моллюсков. Для наших целей нет необходимости анализировать различные возможные способы описания роста. Достаточно выбрать простое уравнение, удовлетворительно описывающее рост моллюска — уравнение Берталанфи для линейного затухающего роста:

$$l_\tau = l_\infty (1 - e^{-\alpha\tau}), \quad (138)$$

где l_τ — размер (длина, высота) особи в возрасте τ , l_∞ — теоретически предельный размер особи (достигается при $\tau \rightarrow \infty$).

Используя материалы по росту ряда видов водных моллюсков, мы приближенно определили значения параметров уравнения (138). Это дало возможность убедиться, что уравнение (138) пригодно для описания роста в большинстве случаев. Кроме того, были примерно оценены пределы значений различных параметров. Пригодность уравнения (138) иллюстрируется на рис. 24, где изображен рост нескольких видов мидий.

Согласно уравнению (138), кривая роста определяется двумя параметрами: α и l_{∞} (рис. 25).

Удельная скорость линейного роста задается в виде

$$q_l = \frac{dl}{dt} \frac{1}{l}. \quad (139)$$

Сопоставив уравнения (138) и (139), убеждаемся, что q_l при каждом

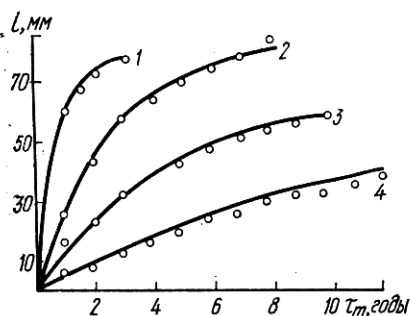


Рис. 24. Линейный рост мидий:

1-3 — *Mytilus galloprovincialis* (1 — по О. Я. Славинной (1965); 2 — по А. И. Иванову, 1967; 3 — по А. Л. Драголи, 1966); 4 — *M. edulis* (по Т. А. Матвеевой, 1948). Точки — фактические данные, кривые — по уравнению (138)

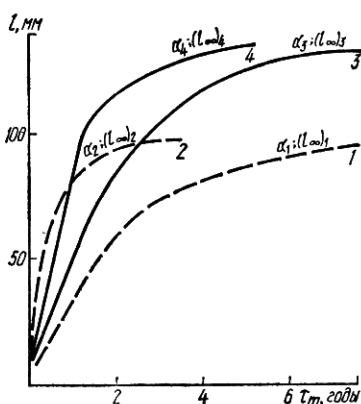


Рис. 25. Кривые линейного роста особи при различных α и l_{∞}

(l — длина, τ_m — возраст):

1, 2 — $(l_{\infty})_1 = (l_{\infty})_2$, $\alpha_1 < \alpha_2$; 3, 4 — $(l_{\infty})_3 = (l_{\infty})_4$, $\alpha_3 < \alpha_4$; 1, 3 — $\alpha_1 = \alpha_3$, $(l_{\infty})_1 < (l_{\infty})_3$; 2, 4 — $\alpha_2 > \alpha_4$, $(l_{\infty})_2 < (l_{\infty})_4$

τ является функцией только одного параметра α :

$$q_l = \frac{\alpha e^{-\alpha \tau}}{1 - e^{-\alpha \tau}}. \quad (140)$$

Связь линейного и роста массы ясна из соотношения

$$w_{\tau} = b l_{\tau}^m, \quad (141)$$

где b и m — постоянные, причем значения m у изученных животных обычно составляет около трех; для модели примем $m = 3$. Тогда по уравнениям (138) и (141) получаем выражение для удельной скорости роста массы (q_w):

$$q_w = \frac{dw}{dt} \frac{1}{w} = \frac{3\alpha e^{-\alpha \tau}}{1 - e^{-\alpha \tau}},$$

т. е. $q_w = 3q_l$. (142)

Очевидно, что q_w , как и q_l , однозначно определяется величиной параметра α . Это обстоятельство имеет важное значение, поскольку при расчетах удельной продукции популяции в уравнения входит только удельная скорость роста, которая не зависит от абсолютных размеров животных.

Продолжительность жизни

Это понятие употребляется в разном смысле. Как и в предыдущих разделах работы, имеется в виду максимальная продолжительность жизни особей данной популяции в конкретных условиях существования. Мы исходим из предположения, что максимальный возраст моллюсков отражает не только режим элиминации за счет влияния хищников и возбудителей болезней, но и смерть «по старости», т. е. внутренние потенции животных в данных условиях жизни. При оценке максимальной продолжительности жизни желательно указывать, какая часть поколения доживает до определенного возраста. Такие материалы обычно отсутствуют, но мы предпочитаем по возможности основываться на том максимальном возрасте, до которого доживают около 5—10 % особей одного поколения, а не отдельные «долгожители».

Пусть l_m — наибольшая фактическая длина особи в популяции, τ_m — ее возраст (максимальная продолжительность жизни). Тогда по уравнению (138)

$$\tau_m = -\frac{1}{\alpha} \ln \left(1 - \frac{l_m}{l_\infty} \right). \quad (143)$$

Для удобства дальнейшего изложения введем обозначения $\lambda = \frac{l_m}{l_\infty}$.

Величина λ отражает некоторый «уровень доживания», довольно условный, поскольку имеется в виду отношение фактической максимальной длины к теоретическому пределу, достигаемому лишь при бесконечном времени. Однако, как указано, l_∞ — один из двух параметров, определяющих вид кривой роста.

Величина λ у разных видов животных совершенно не исследована. Если λ для популяции в данном биотопе является постоянной величиной, тогда согласно уравнению (143) максимальная продолжительность жизни τ_m и константа скорости роста α связаны обратной пропорциональной зависимостью. Сопоставление характера роста и продолжительности жизни разных видов мидий позволяет допустить существование связи между λ и α : возможно, моллюски с более высоким α , к концу жизни характеризуются более высокими значениями λ . В этом случае, согласно уравнению (143), продолжительность жизни снижалась бы с увеличением α еще быстрее, чем при $\lambda = \text{const}$. Однако имеющихся материалов недостаточно для решения этого вопроса.

Возрастная структура популяции

Общие представления о возрастной структуре популяции сводятся к тому, что в стационарных популяциях численность особей снижается в каждой последующей возрастной группе. Фактические данные свидетельствуют о том, что обычно в природных популяциях моллюсков преобладающими по численности являются не самые младшие возрастные группы. В большинстве кривые распределения численности по возрастам имеют куполообразную форму с куполом в левой части. Следовательно, такие популяции исследователь наблюдает в переходном, а не стационарном режиме. Вероятно, в какой-то мере описанная картина объясняется и недоловом мелких особей.

Для модели были выбраны три гипотетических типа возрастной структуры, описываемые относительно простыми функциями и являющиеся достаточно типичными среди множества известных возрастных структур популяций моллюсков. Кривые изображены на рис. 26, им соответствуют уравнения:

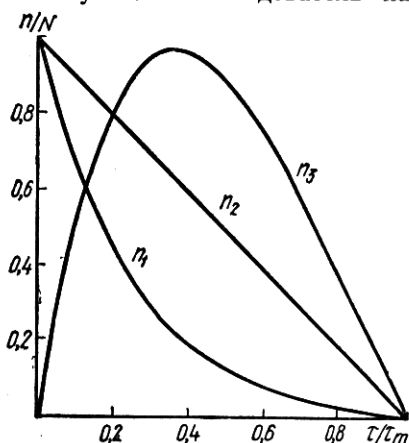


Рис. 26. Кривые распределения численности по возрастам, использованные в модели (объяснение в тексте)

$$n_1 = N \left(1 - \frac{\tau}{\tau_m} \right) e^{-b \frac{\tau}{\tau_m}}, \quad (144)$$

$$n_2 = N \left(1 - \frac{\tau}{\tau_m} \right), \quad (145)$$

$$n_3 = N \left(1 - \frac{\tau}{\tau_m} \right) \left(1 - e^{-b \frac{\tau}{\tau_m}} \right), \quad (146)$$

где $\frac{\tau}{\tau_m}$ — относительный возраст (в долях от максимального, τ_m), n — численность особей данного относительного возраста, N — общая численность, b — константа.

Построение и анализ модели

Пользуясь приведенными выше вспомогательными уравнениями, можно выразить соотношение между удельной продукцией, скоростью роста и продолжительностью жизни. Удельная продукция, продукция и биомасса задаются здесь в соответствии с определениями этих показателей:

$$C(t) = \frac{P(t)}{B(t)}, \quad (147)$$

$$P(t) = \int_0^{\tau_m} w(\tau_1 t) q_w(\tau_1 t) n(\tau_1 t) d\tau, \quad (148)$$

$$B(t) = \int_0^{\tau_m} n(\tau, t) w(\tau_1 t) d\tau. \quad (149)$$

Используя уравнения (138), (141), (142), (147)—(149), получаем

$$C = \frac{3\alpha \int_0^{\tau_m} e^{-\alpha\tau} (1 - e^{-\alpha\tau})^2 n d\tau}{\int_0^{\tau_m} (1 - e^{-\alpha\tau})^3 n d\tau}. \quad (150)$$

Теперь построение модели окончено. Обратимся к результатам, полученным при решении уравнения (150) для различных α и избранных нами видах функции $n(\tau, t)$. Не выписывая здесь громоздких формул, полученных из уравнения (150) подстановкой n , согласно уравнениям (144)—(146) укажем, что во всех случаях C является функцией

отношения $\frac{\alpha}{\tau_m}$ (пропорциональна $\frac{\alpha}{\tau_m}$). Величина коэффициента пропорциональности зависит от вида функции n (решения получены при условии $\lambda = \text{const}$).

Поскольку C обратно пропорциональна τ_m , то при $\lambda = \text{const}$ и $n = \text{const}$ имеем гиперболу.

Для различных λ и n получим семейство гипербол. На рис. 27 изображены кривые C как функции τ_m для трех видов n (уравнения 144—146) и значений α , равных 0,955; 0,85 и 0,6.

При данном значении λ кривая C располагается выше при возрастной структуре типа I (уравнение (144), ниже — при структуре типа III (уравнение (146)). Это объясняется тем, что при переходе от структуры типа I к II и III закономерно падает доля молодых особей, имеющих высокие значения q_w .

Можно оценить также влияние величины λ при заданной возрастной структуре: линия C располагается тем выше, чем меньше λ (уменьшение λ приводит к определенному «омоложению» популяции).

Поскольку C гиперболически связаны с τ_m , в двойных логарифмических координатах линия C по τ_m есть прямая, лежащая под углом 45° к осям (рис. 28). Пользуясь этим графиком, покажем, как связаны величины C , α , τ_m и λ при фиксированной возрастной структуре:

1) при $\lambda = \text{const}$ рост α приводит к увеличению C (на рис. 28 $\alpha_3 > \alpha_1$ и $C_3 > C_1$); 2) при $\tau_m = \text{const}$ рост λ приводит к увеличению α , но при этом C уменьшается (на рис. 28 $\lambda_2 < \lambda_1$ и $C_2 > C_1$).

Выбирая математические выражения для описания роста, возрастной структуры и продолжительности жизни, мы по возможности исходили из фактического материала. Теперь необходимо сопоставить фактические результаты и теоретическую зависимость C от τ_m , полученную в модели. На рис. 28 нанесены значения C против соот-

ветствующих τ_m для моллюсков, использовано 28 точек по данным предыдущего раздела (см. рис. 23); опущены точки, взятые на рис. 23 в овал. Как по характеру взаимного расположения, так и по высоте точки достаточно удовлетворительно ложатся в области теоретических кривых. Следовательно, модель правдоподобно описывает фактические данные и объясняет изменение C в зависимости от τ_m . Конечно, трудно ожидать, что значения C

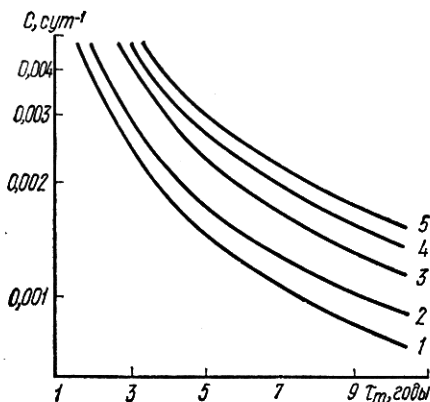


Рис. 27. Зависимость удельной продукции C моллюсков от их продолжительности жизни τ_m (расчет теоретический).
Здесь и на рис. 28:

1 — n_3 , $\lambda = 0,95$; 2 — n_2 , $\lambda = 0,95$; 3 — n_2 , $\lambda = 0,60$; 4 — n_1 , $\lambda = 0,95$; 5 — n_1 , $\lambda = 0,60$

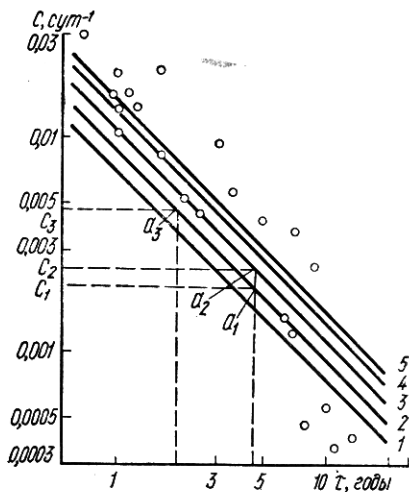


Рис. 28. Зависимость удельной продукции C от τ_m моллюсков (прямые — теоретические, точки — фактические данные)

для разных видов будут лежать на одной кривой или располагаться строго в полосе, ограниченной теоретическими линиями, поскольку в природе встречаются больше разновидностей возрастной структуры популяции, да и пределы λ в природе, возможно, шире использованных нами.

Модели предельных зависимостей C от τ_m

Анализ модели, объясняющей эмпирически установленный вид зависимости удельной продукции моллюсков от максимальной продолжительности жизни, показал, что величина C при прочих равных условиях гиперболически связана с τ_m . Кроме того, использованная нами формула для расчета удельной продукции микроорганизмов $C = \frac{\ln 2}{g \tau_m}$ также приводит к выводу о гиперболической связи между C и τ_m , поскольку время между делениями g у микроорганизмов и есть продолжительность жизни особи.

Отсюда возникло предположение, что мы имеем дело с общей закономерностью, приложимой к любым организмам. Для проверки этой гипотезы воспользовались материалами по удельной продукции и

максимальной продолжительности жизни водных животных, принадлежащих к различным таксономическим группам. Оказалось, что нанесенные на один график (рис. 29) точки расположились в полосе, общее направление которой отвечает предполагаемой гиперболической зависимости C от τ_m . Фактические данные (рис. 29) приведены в предыдущих разделах главы. На рис. 29 жирной полосой изображены наиболее обычные значения C для бактерий и инфузорий.

Не только величина τ_m , но и C , во многих случаях определена приблизительно или для небольших периодов. Поэтому приходится сравнивать суточные C , средние для года (в случае долгоживущих моллюсков и рыб), и суточные C , средние для относительно небольших периодов (для мелких планктонных животных это обычно период их интенсивного развития в планктоне). Для сезонных организмов в целях сравнения нужно использовать именно средние C для периода их наибольшего развития в биотопе.

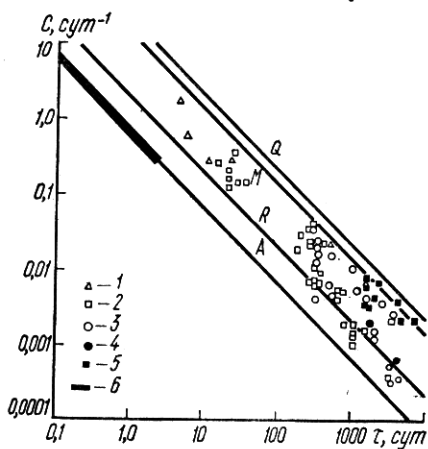


Рис. 29. Пределы возможных значений удельной продукции C различных гидробионтов в зависимости от их максимальной продолжительности жизни τ_m :

1 — коловратки, черви; 2 — ракообразные, 3 — моллюски; 4 — иглокожие; 5 — рыбы; 6 — полоса наиболее обычных значений C и τ_m для инфузорий

В связи с тем, что отдельные точки заслуживают проверки и уточнения, мы обращаем внимание прежде всего на общие тенденции в их расположении на графике.

Полоса, в которой на рис. 29 расположены фактические точки, довольно широка, и можно было бы предположить, что накопление новых материалов приведет к ее расширению настолько, что невозможно будет говорить о гиперболической зависимости C от τ_m . Однако теоретический анализ доказывает, что этого быть не должно. Основываясь на разных исходных предположениях, можно подойти к оценке как верхнего, так и нижнего пределов возможной изменчивости величины C у животных при любых значениях τ_m . При этом ширина теоретической полосы возможных значений C (при разных τ) приблизительно совпадает с полосой, в которой располагаются фактические точки.

Ниже последовательно опишем модели, основанные на различных исходных предположениях. При количественной оценке пределов C мы старались проявлять максимальную осторожность, так что установленная нами теоретическая полоса возможных значений C скорее всего шире фактической. Это, вероятно, справедливо для всех организмов вообще и заведомо верно для отдельных таксономических групп, характеризующихся одним типом роста и другими особенностями, сужающими амплитуду изменчивости различных биологических показателей, в том числе и C .

**Модель, основанная на предположении
об экспоненциальном росте особей**

Поскольку экспоненциальный рост для организмов не характерен, модель, основанная на предположении об экспоненциальном росте особей, естественно грубая. Однако она очень проста и наглядна, что позволяет в дальнейшем внести поправки, связанные с отличием фактически наблюдаемых типов роста от экспоненциального.

При экспоненциальном росте удельная продукция популяции C равна удельной скорости роста массы q_w , которая постоянна и одинакова у всех особей популяции. Следовательно, возрастная структура популяции не имеет никакого значения. Эта модель позволяет охватить все организмы. У микроорганизмов при бинарном делении масса удваивается за время жизни. Большинство многоклеточных животных за время жизни во много раз увеличивают свою массу против исходного. В общем случае можно конечную массу животного (w_m — масса, соответствующая продолжительности жизни τ_m) выразить в виде произведения начальной массы w_0 на множитель n , показывающий, во сколько раз за время жизни увеличилась масса:

$$w_m = nw_0.$$

Поскольку при экспоненциальном росте

$$w_m = w_0 e^{C\tau_m},$$

получаем следующее выражение для удельной продукции:

$$C = \frac{\ln n}{\tau_m}. \quad (151)$$

Согласно уравнению (151), при любом значении n величины C и τ_m связаны гиперболически. Используя разные значения n , получаем семейство линий, которые отличаются между собой на величину $\ln n$. Линия $C - \tau_m$ для микроорганизмов (при $n = 2$), вероятно, представляет собой множество точек, каждая из которых есть нижний предел C при данном τ_m , так как нам не известны организмы, у которых n было бы меньше двух (если они существуют, то можно утверждать, что ситуация $n < 2$ не характерна).

Таким образом, мы установили нижние предельные значения C при каждом τ_m . Соответствующая линия A изображена на графике (рис. 29). Левая часть этой линии характеризует действительные значения C для микроорганизмов; выделена область значений τ_m (а следовательно, и C), наиболее характерных для бактерий, одноклеточных водорослей и инфузорий. За правой частью линии сохраняется лишь значение теоретического предела, ибо для микроорганизмов не характерны очень большие значения τ_m (порядка 100 сут и более).

С помощью этой же модели попытаемся подойти к оценке верхних пределов C . Очевидно, для этого нужно оценить максимально возможные величины n . Мы исходим из того, что наибольшими значениями n характеризуются животные, мечущие икру (рыбы, моллюски).

Приведем некоторые известные нам значения: камбала черноморская *Scophthalmus maeoticus* — $n = 2 \cdot 10^7$, калуга *Huso dauricus* $n = 3 \cdot 10^7$, тунец *Thunnus thunnus* $n = 1 \cdot 10^8$, мидия черноморская *Mytilus galloprovincialis* $n = 4 \cdot 10^8$. Величины n мы рассчитали как отношение максимальной массы особи к массе икринки, исходные для расчетов данные можно найти в сводках и учебниках. Вероятно, встречаются и несколько бóльшие величины n , чем приведенные выше. Мы принимаем, что наибольшие возможные значения n близки к $n = 1 \cdot 10^9$, это сразу для каждого τ_m дает нам верхний предел C по уравнению (151).

Соответствующая линия Q проведена на рис. 29. Можно убедиться, что фактические данные укладываются в полосу, очерченную линиями A и Q . Отметим также, что большинство точек расположено выше линии, построенной при $n = 10$ (линия R), и большие n следует ожидать при больших τ_m , малые n (соответственно малые C) — при малых τ_m . Последнее утверждение основывается на общих соображениях: для значительного увеличения массы за время жизни требуется, при прочих равных условиях, больше времени.

Модель, основанная на допущении о S-образном росте животных

Частными моделями этого класса являются модели, использованные в предыдущем разделе при анализе продуктивности моллюсков. Все линии рис. 28 попадают в полосу между линиями R и M (см. рис. 29), причем эта область занимает центральную часть канала, очерченного на основе экспоненциальной модели. Линии рис. 28 кажутся частными случаями и не позволяют подойти к оценке предельных значений C .

Модель, основанная на S-образном росте особей, не дает возможности установить нижний предел значений C для каждого τ_m . При таком росте взрослые особи обычно характеризуются низкими удельными приростами (если даже учитывать производство половых продуктов). Поэтому нижний предел C здесь определяется изменчивостью возрастной структуры популяции. Поскольку у многих видов возможны хотя бы краткие периоды, когда вся популяция представлена только взрослыми особями, теоретический нижний предел C при S-образном росте равен нулю, независимо от τ_m . Однако популяция не может постоянно состоять только из взрослых особей. Поэтому желательно основываться на возрастной структуре, усредненной для некоторого периода. По-видимому, он должен быть по крайней мере не меньше τ_m . Средняя для этого периода величина C будет, очевидно, больше нуля. К сожалению, о демографии популяций мы знаем слишком мало, поэтому охарактеризовать количественно «обычные пределы», ниже которых C не наблюдается при S-образном росте, пока нет возможности.

В рамках рассматриваемой модели можно подойти к оценке верхнего предела значений C . Из уравнения (140) для животных с S-образным ростом при $\tau \rightarrow 0$ получаем $q_1 = \alpha$ (по модулю). Это означает,

что параметр α отражает удельную скорость линейного роста при $\tau = 0$. Поскольку по уравнению (142) $q_w = 3q_l$, то при $\tau = 0$ получаем

$$q_w = 3\alpha \quad (152)$$

Условие $\tau = 0$ означает, что $w = 0$. Поскольку фактически рост начинается от некоторого $w_0 > 0$, а величина q_w при S-образном росте уменьшается с возрастом, то уравнение (152) отражает практически недостижимый предел q_w . Чтобы перейти от него ($q_w = 3\alpha$) к верхнему пределу C , рассмотрим опять-таки крайний случай, когда по-

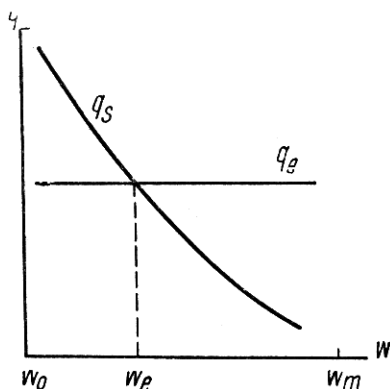


Рис. 30. Характер снижения удельной скорости роста при S-образном росте (q_S) и ее постоянство при экспоненциальном росте (q_E)

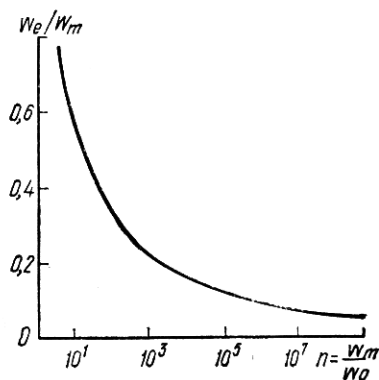


Рис. 31. Изменение отношения массы w_E , при котором $C_S = C_c$, к максимальной массе особи в зависимости от величины отношения (n) максимальной массы к минимальной

пуляция состоит (теоретически) только из особей массой $w = 0$. В такой ситуации удельная продукция популяции имела бы максимально возможную удельную продукцию:

$$C = 3\alpha \quad (153)$$

Чтобы вычислить α для каждого τ_m по уравнению (143), нужно принять определенную величину λ , причем при данном τ_m параметр α тем больше, чем больше λ . Поэтому возьмем заведомо высокую величину ($\lambda = 0,99$). Тогда по уравнению (143) получим $\alpha = \frac{4,6}{\tau_m}$

и по уравнению (153) — $C = \frac{13,8}{\tau_m}$. Это и есть верхний предел C для каждого τ_m , исходя из данного варианта модели. Соответствующая линия проведена на графике (линия M на рис. 29). Можно видеть, что почти все фактические точки (за исключением трех точек по рыбам) расположены ниже нее. На основании предыдущей модели (экспоненциальный рост) при $n = 10^6$ получаем также $C = \frac{13,8}{\tau_m}$, т. е. линию M .

Продолжим сопоставление двух моделей. Рис. 30 иллюстрирует отношения удельной скорости роста особей в условиях экспоненциаль-

ного роста q_e и при S-образном росте q_s и одинаковых ω_0 , ω_m и τ_m . Переходя от q_e и q_s соответственно к C_e и C_s , можно получить либо $C_e < C_s$, либо $C_e > C_s$ в зависимости от возрастной структуры популяции. В точке пересечения линий на рис. 30 имеем $C_e = C_s$, это достигается при некотором ω_e . Если в популяции преобладают (по биомассе) особи массой менее ω_e , то $C_s > C_e$.

На рис. 31 приведена кривая, показывающая, какую долю ω_e составляет от ω_m в зависимости от величины n . (При построении этой кривой принято, что при S-образном росте $\frac{\omega_m}{\omega_\infty} = 0,9$.) Очевидно,

с увеличением n падает вероятность случая $C_s > C_e$. Действительно, при $n = 10^6$ имеем $C_s > C_e$ только при условии, что основная часть биомассы состоит из особей массой менее $0,1\omega_m$, а это трудно признать типичным. Соответственно при $n \leq 10$ мала вероятность условия $C_s < C_e$.

Таким образом, переходя от модели, основанной на экспоненциальном росте особей, к более реальной (S-образный рост), мы видим, что при S-образном росте и при $n = 10$ низка вероятность того, что C будет ниже линии R в левой ее части. Это могло бы наблюдаться в правой части линии R , но при больших τ_m невероятны низкие n . При S-образном росте C не должно быть выше линии M , кроме того, эта линия получена в качестве верхнего предела непосредственно из модели, основанной на S-образном росте.

Модель, основанная на представлениях о естественной скорости увеличения популяции

В гл. 3 мы показали, что репродуктивный потенциал популяции r_m может служить минимальной оценкой удельной продукции. Согласно (82), $r_m = \frac{\ln R_0}{\tau_m}$. Поскольку R_0 показывает, во сколько раз численность возрастает за время τ_m , легко обнаружить, что уравнение (82) близко по смыслу к уравнению (151). Различие состоит в том, что

вместо экспоненциального роста массы особей здесь анализируется экспоненциальный рост их числа. Но, как мы знаем, такой подход возможен при оценке продуктивности, хотя авторы работ по естественному увеличению популяций о продуктивности не упоминают.

Следовательно, совершенно различные, на первый взгляд, области

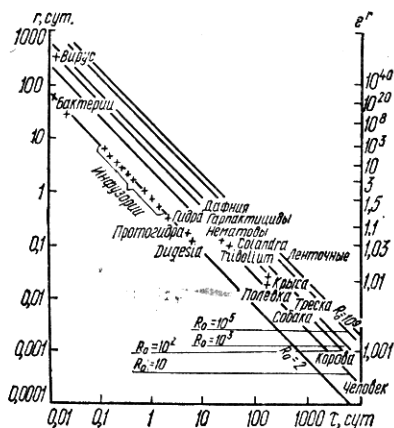


Рис. 32. Взаимосвязь репродуктивного потенциала популяции r_m , времени генерации τ_m и показателя $R_0 = e^{r_m \tau_m}$ (по Т. Fenichel, 1968)

экологии популяций приводят к одинаковым выводам, если полученные результаты привести к сравнимому виду. Достаточно посмотреть на график, который впервые дал Ф. Смит (Smith, 1954), чтобы убедиться, что он практически совпадает с нашим графическим анализом зависимости C от τ_m . Мы взяли рис 32 из работы Т. Фенчела (Fenchel, 1968), который дополнил данные своими материалами по инфузориям.

Описанные выше модели позволяют прийти к заключению, что вероятными пределами удельной продукции при различных τ_m являются линии A и Q , многие виды, а может быть и их большинство, имеют удельную продукцию в пределах, ограниченных линиями R и M . Эти предельные значения C (по линиям A и Q), а также среднее значение C , ожидаемое при данном τ_m , приводятся ниже:

τ_m , сут	5	15	30	60	100
C , пределы	0,15—4,0	0,05—1,4	0,025—0,6	0,01—0,3	0,007—0,2
\bar{C} , сут ⁻¹	0,8	0,3	0,15	0,07	0,04
τ_m , лет	1	3	5	10	
C , пределы	0,002—0,05	0,0006—0,02	0,0004—0,01	0,0002—0,0001	
\bar{C} , сут ⁻¹	0,01	0,003	0,002	0,001	

Характеризуя результаты анализа зависимости удельной продукции от максимальной продолжительности жизни особей, мы хотим выделить два момента.

1. В теоретическом отношении важно, что относительно пределов C к близким результатам приводят разные исходные предположения, т. е. различные модели, связывающие C и τ_m . Это, с одной стороны, усиливает общие выводы, а с другой — является интересным примером того, как экологические и отчасти физиологические концепции увязываются при решении одной проблемы, давая непротиворечивые результаты.

2. Анализ пределов C и оценка средних значений C , ожидаемых при каждом τ_m , дают возможность ориентировочно определить удельную продукцию популяции, основываясь лишь на выяснении максимальной продолжительности жизни животных. Это, естественно, не снимает необходимости дальнейшего исследования величин удельной продукции различных популяций, но значительно облегчает приблизительную оценку продуктивности, когда это необходимо

Глава 8

УДЕЛЬНАЯ ПРОДУКЦИЯ ПОЙКИЛОТЕРМНЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ И ТЕМПЕРАТУРА СРЕДЫ

Влияние температуры на удельную продукцию инфузорий

Рассмотрим результаты исследований зависимости скорости размножения и соответствующей удельной продукции инфузорий от температуры. На рис. 33 нанесены значения C при разных температурах (по данным гл. 10). Благодаря исследованию В. Финлея (Finlay, 1977), больше всего точек приходится на температуры 8,5, 15 и 20 °С. Поэтому, учитывая также расположение прочих точек, для группировки данных выбраны интервалы температуры, указанные в табл. 2. Далее в пределах каждого интервала вычислили средние арифметические значения по всем точкам (т. е. вместе для всех инфузорий) и отдельно для мелких (объемом до $25 \cdot 10^{-6}$ мм³) и крупных (свыше $25 \cdot 10^{-6}$ мм³) инфузорий.

В каждом случае (группа инфузорий) точки ложатся на прямую

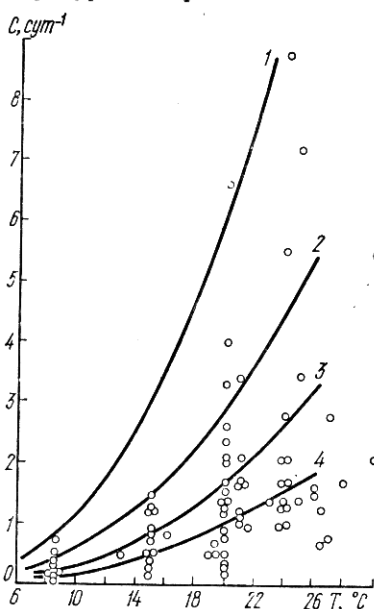


Рис. 33. Зависимость удельной продукции C инфузорий от температуры:

1 — линия C_{\max} ; 2 — \bar{C} для мелких инфузорий; 3 — \bar{C} для всех инфузорий; 4 — \bar{C} для крупных инфузорий

в двойных логарифмических координатах, что дает возможность описать зависимость с помощью степенного уравнения

$$C = aT^b, \quad (154)$$

где T — температура, a и b — постоянные.

Исключение составляют величины C для интервала 26—30 °С. По-видимому, в этом интервале температур инфузории находятся в сублетальной зоне, в результате чего проявляется краевой эффект. В дальнейшем эти температуры нами не рассматриваются.

Методом наименьших квадратов по четырем точкам (средние для использованных температурных интервалов) найдены параметры уравнения (154) для различных групп инфузорий:

Группа инфузорий	a	b
Все	0,0012	2,43
Мелкие	0,0025	2,36
Крупные	0,0011	2,29
C_{\max}	0,0047	2,40

Здесь же приведены параметры уравнения, связывающего максимальные C , зарегистрированные при 8,5, 20 и 24° С. При 15° С максимально возможные C явно не выявлены; следует при этой температуре изучить такие виды, как *Uropeta marginum*.

Обращает внимание то обстоятельство, что во всех случаях величины b близки. Это позволяет предположить, что несмотря на случайность выборки в целом и упрощенный метод анализа, значения параметров

не являются случайными, так как соответствующие кривые принадлежат одному семейству. Основываясь на параметрах уравнений, построили соответствующие кривые, представленные на рис. 33.

Зависимость удельной продукции от температуры для низших и высших червей

В гл. 11 приведены рассчитанные нами (Zaika, Makarova, 1979) для изученных нематод усредненные величины удельной продукции при разных температурах.

Чтобы выбрать уравнение для описания эмпирической зависимости, предварительно установили, что точки, характеризующие связь времени генерации τ_0 с температурой для отдельных видов, ложатся на прямую в логарифмических координатах. Это означает, что может быть использовано уравнение

$$\tau_0 = mT^{-b}, \quad (155)$$

где m и b — постоянные.

Для описания зависимости между продолжительностью развития пойкилотермных животных и температурой используется близкое уравнение Белерадека (Corkett, McLaren, 1970), от которого (155) отличается тем, что кривая проходит через начало координат.

Заменив τ_0 в уравнении $C = 2,3/\tau_0$ в соответствии с (155), получим

$$C = \frac{2,3}{m} T^b. \quad (156)$$

С помощью метода наименьших квадратов (по данным табл. 8, гл. 11) находим численное значение параметров уравнения (156)

$$C = 0,008T^{0,96}. \quad (157)$$

Соответствующая кривая и точки нанесены на рис. 34 в обычных координатах.

Таблица 2. Значения удельной продукции (C , сут⁻¹) инфузорий для избранных температурных интервалов

Группа инфузорий	Температурные интервалы, °С				
	7—10 (8,5)	13—17 (15)	18—22 (20)	23—25 (24)	26—30 (28)

	Среднее значение C				
Все	0,26	0,78	1,65	2,76	2,00
Мелкие	0,43	1,3	3,0	4,4	—
Крупные	0,16	0,55	0,98	1,65	2,00
C_{\max}	0,72	1,45	6,6	8,75	—

Примечание. В скобках указана средняя температура

Сравнив (157) и (156) находим, что $m = 287$, и записываем (155) в численном виде

$$\tau_0 = 287T^{-0,96} \quad (158)$$

В данном случае важно, что получено уравнение (157), описывающее усредненную межвидовую эмпирическую зависимость удельной продукции нематод от температуры.

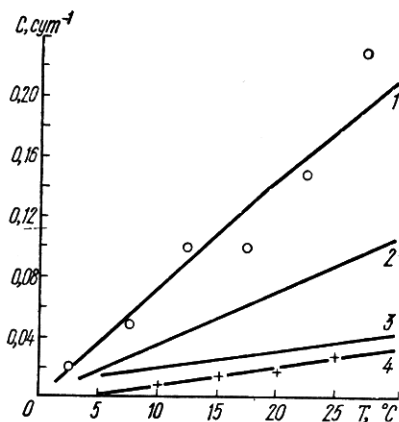


Рис. 34. Зависимость удельной продукции C нематод и олигохет от температуры:

1 — нематоды, по уравнению (157); 2, 3 — олигохеты из двух местообитаний (Glenoga и Big Bay — соответственно); 4 — нематоды *Oncholaimus* sp.

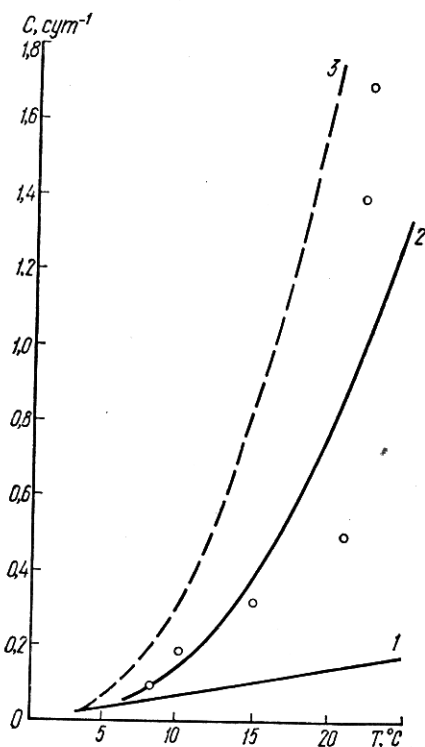


Рис. 35. Зависимость удельной продукции C от температуры:

1 — нематоды, 2 — коловратки, 3 — все инфузории. Точки — эмпирические данные по коловраткам

У нематоды *Oncholaimus* sp. установлены сравнительно низкие величины C (Heip et al., 1978). Эти результаты не были использованы при расчете средних межвидовых значений C , но отдельно представлены на рис. 34. Для упрощения точки аппроксимированы прямой линией. Согласно (157), и общая зависимость C от T для нематод практически не отличается от прямой пропорциональности ($b = 0,96$), поэтому в дальнейшем зависимость C от T будем передавать прямой линией в обычных координатах. Но настаивать на прямой пропорциональности C и T вообще нет оснований; можно лишь заключить, что показатель степени b бывает близким к единице.

Для смешанной популяции олигохет из двух местообитаний были определены (Johnson, Brinkhurst, 1971) средние значения удельной скорости роста массы q_w при разных температурах. Ясно, что q_w

можно считать (при сравнимой возрастной структуре) пропорциональной C . Поэтому можно сопоставить зависимость q_w от T с таковой для удельной продукции. Авторы аппроксимировали связь q_w и T прямыми линиями, которые показаны на рис. 34. Обнаруживается та же общая закономерность, что и для нематод.

Из имеющихся данных по коловраткам, после некоторых усреднений и интерполяций, получаем следующую выборку:

	$T, ^\circ\text{C}$	$C, \text{сут}^{-1}$
<i>Brachionus rubens</i>	22,5	1,70
<i>B. caliciflorus</i>	22,0	1,40
<i>Asplanchna priodonta</i>	21,0	0,50
<i>Synchaeta baltica</i>	15,0	0,32
»	10,0	0,19
»	8,0	0,10

Соответствующее уравнение имеет вид

$$C = 0,0007T^{2,35}, \quad (159)$$

точки и линия для коловраток показаны на рис. 35, здесь же для сравнения представлены линии для нематод и инфузорий.

Удельная продукция членистоногих и температура

Первая попытка эмпирического определения внутривидовой количественной зависимости между удельной продукцией и температурой была предпринята на материалах по двум планктонным ракообразным — *Acartia clausi* и *Calanipeda aquae-dulcis* из Азовского моря (Заика, Маловицкая, 1967). Кривые роста для этих видов строили не для всего ряда наблюдавшихся температур, а лишь для наиболее обычных значений T . Естественно, что все полученные величины C оказались сгруппированными в отношении температуры. Для примера на рис. 36 нанесены все полученные для *C. aquae-dulcis* значения C . Очевидно возрастание удельной продукции с увеличением T , хотя велик и разброс точек.

Для каждого из использованных при продукционных расчетах значений T было найдено среднее арифметическое C . Эти средние C для обих видов показаны на рис. 37. Методом наименьших квадратов получены уравнения:

$$C = 0,00034T^{1,66} \text{ (Acartia)} \quad (160)$$

$$C = 0,0012T^{1,55} \text{ (Calanipeda)}. \quad (161)$$

В этих случаях отклонение от простой пропорциональности C и T довольно велико.

Используя материалы Л. М. Суцени (1967) по продукции амфиоды *Orchestia bottae*, мы установили, что у этого вида наблюдается

аналогичная зависимость C от T (Заика, 1972а). Данные и соответствующая кривая представлены на рис. 38.

Для смешанной популяции трех видов *Daphnia* Spp. в лондонских прудах были исследованы сезонные изменения C и T за 11 мес (Dun-
can, 1975). Сняв с графика значения C в углах ломаной линии, мы

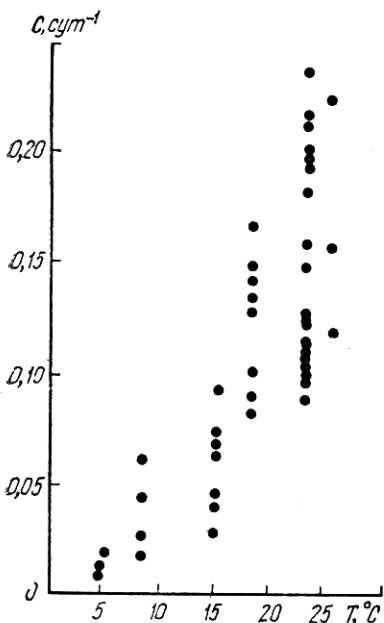


Рис. 36. Взаимосвязь удельной продукции C *Galanipes aquae-dulcis* и температуры (эмпирические точки)

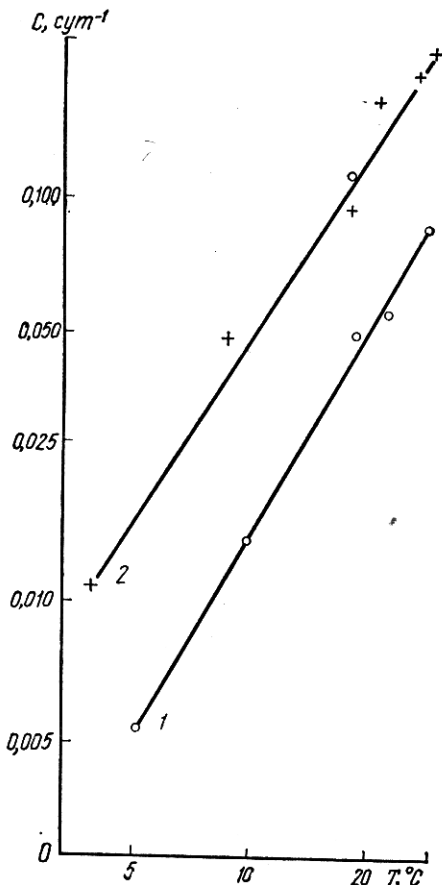


Рис. 37. Взаимосвязь удельной продукции C *Acartia* (1), *Calanipeda* (2) и температура (координаты логарифмические)

отложили их против соответствующей температуры (рис. 39). Методом наименьших квадратов найдено уравнение

$$C = 0,009T^{0,98} \quad (162)$$

Соответствующая линия изображена на рис. 39. Здесь C прямо пропорционально температуре.

Материалы, суммированные М. Б. Ивановой (1973), выявили зависимость C от T для других планктонных ракообразных. Сначала объединим представленные в упомянутой сводке данные для смешанной группы кладоцер и копепод (*Daphnia cucullata*, *Bosmina coregoni*,

Diaphanosoma brachiurum, *Mesocyclops leuckarti*, *Eudiaptomus graciloides*).

Для этой группы получаем уравнение

$$C = 0,196T^{0,65} \quad (163)$$

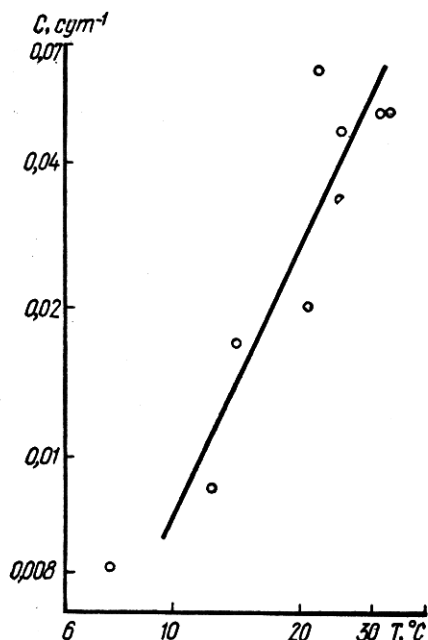
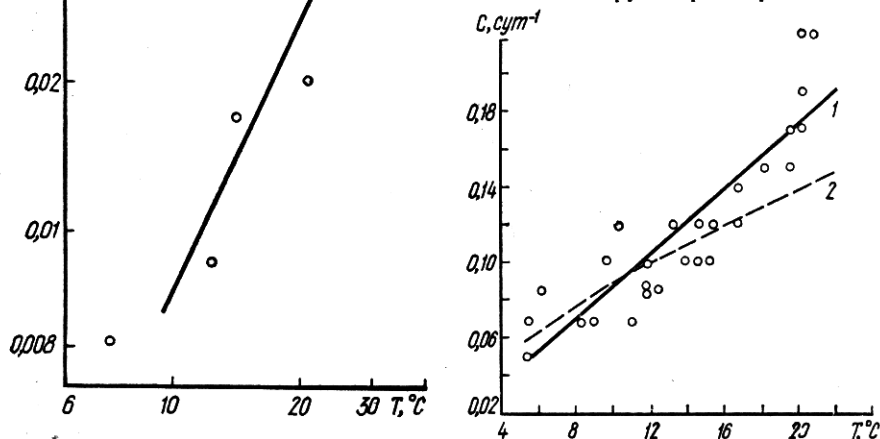


Рис. 38. Зависимость удельной продукции *C* *Orchestia bottae* от температуры (координаты логарифмические)

Рис. 39. Зависимость удельной продукции *C* *Daphnia* spp. из лондонских прудов от температуры (эмпирические точки и кривая 1). Для сравнения дана кривая 2, построенная по уравнению (163) для смешанной группы ракообразных



По тем же данным установлены следующие внутривидовые зависимости:

$$C = 0,03T^{0,54} \text{ (Daphnia cucullata)}, \quad (164)$$

$$C = 0,011T^{0,67} \text{ (Eudiaptomus graciloides)}. \quad (165)$$

Данные по гарпактицидам показывают очень резкое возрастание удельной продукции с увеличением температуры (Zaika, Макарова, 1980). Эти материалы представлены в графическом виде на рис. 40 в сравнении с кривыми $C = f(T)$ для нематод и инфузорий. Характер расположения точек приводит к следующему выводу: удельная продукция гарпактицид исследована пока в слишком узком диапазоне температур, что не позволяет выявить общую закономерность. Можно предположить, что получение представительных данных в интервале 5—15 °C и при 25 °C покажет, что линия $C = f(T)$ для гарпактицид описывается степенным уравнением с показателем степени больше единицы, т. е. приблизительно соответствует пунктирной линии на рис. 40.

Для хирономид при разных температурах определены средние удельные скорости роста массы (Johnson, Brinkhurst, 1971). Как и в

случае олигохет, авторы аппроксимировали точки прямыми кривыми в обычных координатах. По характеру наклона эти прямые соответствуют характеру общей закономерности, связывающей C и T короткоживущих гидробионтов.

Эта общая закономерность наглядно видна на сводном графике (рис. 41), на котором представлена большая часть приведенных кривых. Она состоит в том, что для

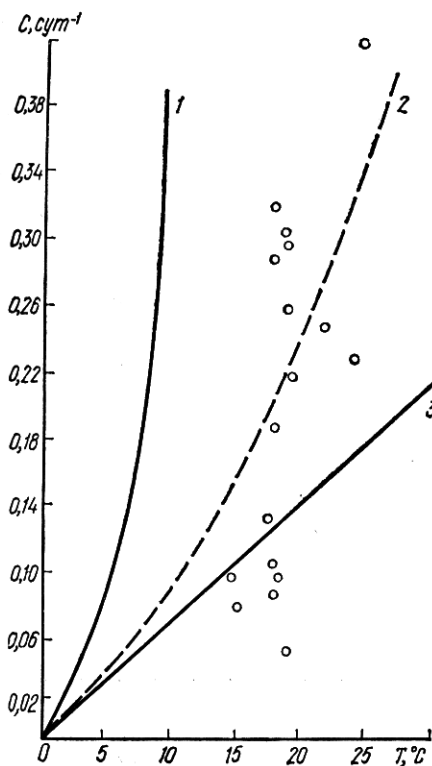


Рис. 40. Зависимость удельной продукции гарпактицид от температуры (эмпирические точки и ориентировочная кривая 2). Для сравнения даны кривые для инфузорий (1) и нематод (3)

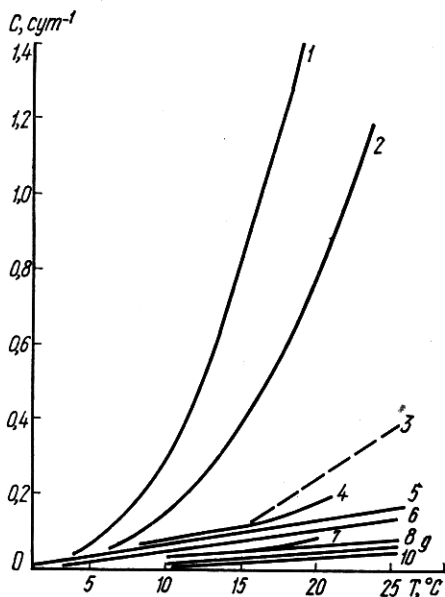


Рис. 41. Зависимость удельной продукции C от температуры для разных видов и групп гидробионтов:

1 — инфузории, 2 — коловратки, 3 — гарпактициды, 4 — дафнии, 5 — нематоды, 6 — Acartia, 7 — Eudiaptomus, 8 — олигохеты, 9 — Calanipeda, 10 — Orchestia

отдельных групп и видов зависимость C от T описывается степенным уравнением, причем с уменьшением общей продуктивности (группы или вида) снижается величина показателя степени, приближаясь к единице.

К моделированию зависимости удельной продукции от температуры

Влияние температуры среды на скорость физиологических процессов у пойкилотермных животных изучено довольно хорошо. Анализ температурных воздействий на удельную продукцию популяции осложня-

ется тем, что необходимо одновременно учитывать несколько процессов, связанных с температурой.

У одноклеточных интегральным показателем, определяющим величину C , является скорость размножения, а также время генерации. Поэтому моделирование зависимости скорости размножения от температуры одновременно решит вопрос о механизме связи C и T .

По-видимому, подход к этому заключается в рассмотрении времени генерации как аналога продолжительности развития многоклеточных животных. Это позволяет основываться на моделях, связывающих продолжительность развития с температурой. Выше упоминалось уравнение Белерадека как один из распространенных эмпирических способов описания этой зависимости. Данные об инфузориях и найденные зависимости показывают, что моделирование в указанном направлении плодотворно.

В случае многоклеточных приходится учитывать, что температура влияет на скорость роста, дефинитивные размеры, продолжительность жизни и возрастную структуру популяции; каждая из этих переменных в свою очередь влияет на величину удельной продукции популяции. Поэтому полная модель зависимости C от T по необходимости должна быть довольно сложной и состоять из ряда субмоделей.

Нами предложена (Заика, 1973б, 1975) балансовая модель влияния температуры на рост, позволяющая адекватно описать температурную зависимость не только для скорости роста как таковой, но также для дефинитивных размеров животных с асимптотическим ростом и для K_2 . Однако моделирование зависимости C от T в настоящей работе производиться не будет.

Несмотря на ожидаемую сложность соответствующей модели, следует обратить внимание на результаты изложенных выше эмпирических обобщений, показавших относительную простоту зависимости. Многие отдельно взятые точки ненадежны. Чтобы исключить невольную подгонку данных при усреднениях и интерполяциях, мы определили на независимой основе параметры уравнения для большого числа видов и групп. В результате можно утверждать, что зависимость во всех случаях удовлетворительно передается степенным уравнением. Важно также, что данные (рис. 41) обнаруживают определенную зависимость показателя степени этого уравнения от общего уровня продуктивности вида или группы. Эти материалы имеют существенную прогностическую ценность.

Нами не анализировался интересный вопрос о взаимосвязи эмпирических зависимостей C от T и C от τ_m . Поскольку продолжительность жизни определенно связана с температурой, возможно построение единой метамоделей, связывающей удельную продукцию одновременно с продолжительностью жизни и температурой среды.

В настоящей главе рассмотрена температурная зависимость удельной продукции только для относительно короткоживущих видов. Следовательно, речь шла о влиянии постоянных температур на экспериментальные популяции, либо сезонных, меняющихся в небольших пределах.

Для животных с продолжительностью жизни более года важно знать среднюю для года удельную продукцию. Применительно к этой задаче анализ зависимостей S от T предполагает изучение популяций в разных по температурным условиям частях ареала либо в течение ряда лет. По-видимому, подобный анализ возможен для некоторых моллюсков, причем подходящим показателем может быть сумма градусо-дней или аналогичная интегральная характеристика температурных условий.

Таким образом, в данной работе мы ограничились выявлением эмпирических зависимостей удельной продукции от температуры для короткоживущих животных и перечислили некоторые задачи будущих исследований.

Глава 9

ПРОДУКТИВНОСТЬ ПОПУЛЯЦИИ И ОПТИМАЛЬНАЯ ЭКСПЛУАТАЦИЯ

Изъятие и продукция

В большой мере продукционные исследования стимулируются необходимостью более полной и рациональной эксплуатации живых ресурсов. Выявляются высокопродуктивные виды, изыскиваются пути повышения продуктивности эксплуатируемых видов. Следовательно, если целесообразность эксплуатации какого-либо вида организмов зависит от возможности и рентабельности его добычи (или культивирования), переработки сырья и утилизации, то уровень и режим оптимальной эксплуатации определенно связаны также с его продуктивностью.

В начале гл. 1 указано, что при необходимости длительного использования какой-нибудь разновидности живых ресурсов оптимальная эксплуатация должна строиться так, чтобы изъятие не превышало скорость воспроизводства, т. е. изъятие не должно превышать продукцию.

Однако это условие необходимое, но не достаточное. Допустим, что в эксплуатируемой популяции изъятие равно продукции. Если элиминация биомассы сводится к изъятию, то $P = B_e$, и биомасса популяции остается неизменной (во всяком случае ее не уменьшает изъятие). С формально-математических позиций можно заключить, что продукция также останется на постоянном уровне.

Тем не менее необходима следующая детализация. Изъятие, численно равное продукции, может привести к подрыву популяции, если изымаемая биомасса по компонентному составу или времени изъятия резко отличается от естественной элиминации. Обычно особенно опасным является изъятие модели наиболее плодовитых производителей и животных-родителей в период выращивания потомства. Следовательно, режим оптимального изъятия по времени и возрастному составу должен соответствовать естественной элиминации.

Изъятие может «безболезненно» подменять как выедание особей природными потребителями, так и естественную смертность с учетом распределения последней по возрасту.

Выше обсуждался случай подмены естественной элиминации изъятием, когда к нему сводится убыль биомассы. Но при практической эксплуатации природных популяций сложно создать подобную ситуацию, поскольку требуется вытеснить естественных потребителей, выступающих в роли конкурентов человека. Именно с такой целью принимают меры к уничтожению «сорной» рыбы, грызунов, уменьшению численности волков, ворон. Ввиду сложности реальных ситуаций в экосистемах рекомендуемый уровень изъятия, как правило, должен быть заметно меньше продукции, что можно считать необходимой страховкой, связанной с недостаточностью знаний.

Своеобразны случаи, когда продукция природной популяции лимитируется достигнутой высокой плотностью. Увеличение изъятия до определенного уровня повышает продукцию, так как снимает лимитирование и приводит к ее возрастанию (на фоне некоторого уменьшения плотности, т. е. биомассы). Интерес к таким случаям связан не только с эксплуатируемыми популяциями. Ту же функцию, что и изъятие человеком, в сообществах выполняют природные потребители.

Примером благоприятного воздействия потребителей на продуктивность жертвы может служить, как нам представляется, развитие бактерий в трупах копепоид в присутствии инфузорий (Finenko, Zaika, 1970). Во время разложения внутри панциря рачков бактерии достигают весьма высокой плотности. Панцирь ограничивает обмен веществ с окружающей водой, что создает условия для связанного с плотностью лимитирования продуктивности бактерий. Если в трупах рачков присутствуют инфузории, то плотность бактерий существенно ниже. Инфузории потребляют массу бактерий и быстро размножаются. Это свидетельствует о хороших условиях их питания и тем самым — о высокой продуктивности бактерий. Ожидается, что увеличение продуктивности бактериального сообщества может выразиться также в ускорении разложения трупов копепоид.

Для эксплуатируемых человеком популяций важно установить зависимость продукции от изъятия. При взаимодействии природных пар потребитель — жертва более отчетливо проявляется обратная зависимость скорости потребления пищи (и суточных рационов потребителя) от продуктивности жертвы, а точнее — от плотности популяции последней.

Следует подчеркнуть, что связь между популяцией потребителя и продукцией жертвы может выявиться лишь при глубоком анализе достаточно длительного взаимодействия их популяций. Непосредственной реакции на уровень продукции и удельной продукции жертвы у потребителя нет и быть не может. Он реагирует только на плотность жертвы (численность, биомассу). Лишь в особых случаях, когда потребитель не ищет жертву, но ждет ее, его рацион связан со скоростью поступления потребляемых организмов в зону облова. Но и эта характеристика является производной от плотности жертвы.

Любопытный пример реакции потребителя на изменение плотности жертвы дают наблюдения над развитием инфузории *Urospora magipum* при разложении трупов копепод. В экспериментальных сосудах с несменяемой водой инфузории менее обильны внутри трупов копепод, нежели вне трупов. Но стоит сделать слабый проток воды через экспериментальный сосуд, как через некоторое время в трупах копепод плотность инфузорий заметно возрастает, тогда как в окружающей воде их почти не остается. Объясняется это тем, что в проточной воде уменьшается концентрация пищи для бактерий, которые к тому же вымываются. Различие в концентрации бактерий резко изменяет как поведение, так и скорости размножения инфузорий, которые теперь питаются и делятся внутри трупов рачков. Это доказывает, что данные инфузории попадают внутрь разлагающихся копепод лишь в поисках высоких концентраций бактериальной пищи, так как при прочих равных условиях они предпочитают находиться в окружающей среде.

Таким образом, потребитель реагирует на продукцию жертвы лишь тогда и в той мере, в какой продукция жертвы отражается на ее плотности.

Продукция потребителя и жертвы

Если потребитель питается только за счет одного вида пищевых организмов, то продукция потребителя будет ниже продукции жертвы независимо от соотношения биомасс и удельных продукций. Действительно, в лучшем случае потребитель изымает часть биомассы жертвы, равную продукции последней. Изъятая биомасса составляет потребленную пищу и только часть ее может превратиться в продукцию потребителя, так как другими обязательными компонентами баланса являются неусвоенная пища и траты на обмен.

Уменьшение продукции в последовательных звеньях пищевой цепи приводит к тому, что «пирамида продукций» трофических уровней сообщества никогда не бывает перевернутой вершиной вниз.

Поскольку потребитель непосредственно реагирует не на продукцию, а на плотность жертвы, более детальные модели, связывающие продукцию потребителя с таковой жертвы, должны обязательно учитывать зависимость скорости потребления пищи от ее концентрации.

По этому вопросу в литературе имеется большое количество материалов. В. С. Ивлев (1955), заложивший основы количественного изучения зависимости рациона от концентрации пищи, предложил для ее описания эмпирическое уравнение вида

$$I_t = I_m (1 - e^{-\alpha s}), \quad (166)$$

где $I(t)$ — рацион (т. е. количество пищи, потребленное за время t); s — концентрация пищи; I_m — предел рациона при неограниченных s ; α — постоянная.

Это уравнение широко используется в экологии. Однако оно получено на основе относительно кратковременных опытов с голодными

животными, причем предельный рацион (I_m) в таких условиях связан прежде всего с разовым насыщением.

Более общим случаем является стационарный режим питания, когда среднюю скорость поступления пищи при данной ее концентрации, среднюю скорость усвоения и эвакуации, а также среднее наполнение кишечника можно считать постоянными.

Для этого случая модель зависимости скорости потребления от концентрации пищи предложил В. Рашевский (Rashevsky, 1959), но в практических исследованиях продолжают использовать эмпирические уравнения Ивлева и Михаэлиса — Ментен. Последнее заимствовано из другой области, но также удовлетворительно описывает эмпирические данные по питанию в связи с концентрацией пищи.

Показано (Заика, 1973а), что модель Рашевского можно развить так, что она приведет к уравнению Михаэлиса — Ментен, которое и должно использоваться при анализе стационарного питания вместо уравнения Ивлева как более обоснованное теоретически для соответствующих случаев. Не вдаваясь в детали укажем, что соединение модели Рашевского с уравнениями баланса (Заика, 1973а) приводит к соотношению

$$P = \frac{U}{\tau_0 + \frac{1}{\kappa s}} - R, \quad (167)$$

где P — продукция потребителя, R — траты на обмен, первый член правой части отражает усвоение пищи (A), причем τ_0 — время занятости потребителя при поедании одной жертвы, $\frac{1}{\kappa s}$ — время поиска очередной жертвы, κ — постоянная, s — концентрация жертвы, U — усвояемость пищи.

Разделив обе части на биомассу потребителя, получаем уравнение, связывающее удельную продукцию потребителя с концентрацией жертвы

$$C = \frac{U}{B \left(\tau_0 + \frac{1}{\kappa s} \right)} - \frac{R}{B}. \quad (168)$$

Концентрацию жертвы можно выразить в единицах биомассы. Тогда, пометив все величины для жертвы одним, а для потребителя двумя штрихами, и с учетом $s' = B' = P'/C'$, получаем

$$P'' = \frac{U''}{\tau_0' + \frac{1}{\kappa' B'}} - R''. \quad (169)$$

$$C'' = \frac{U''}{B'' \left(\tau_0' + \frac{C'}{\kappa' B'} \right)} - R''. \quad (170)$$

Приведенные уравнения показывают один из путей углубленного анализа связи между продукцией потребителя и жертвы с привлечением балансовых соотношений и зависимости рациона от концентрации пищи.

Биомасса, продукция и режим изъятия

Планируя эксплуатацию природной стационарной популяции, можно иногда оптимизировать режим изъятия во времени, приспособив его к естественным циклам в жизни организмов. Для промысловых многолетних животных с сезонным размножением накоплен большой опыт выбора периодичности изъятия, приводящий к минимальным потерям продукции. На этом построена сезонная охота. То же по величине годовое изъятие биомассы, но произведенное в биологически необоснованные сезоны, наносит неизмеримо больший ущерб эксплуатируемой популяции.

В природных парах хищник — жертва наблюдаются эволюционно закрепленные взаимные приспособления такого же типа. В популяции жертвы нередко обеспечивается воспроизводство численности и прохождение наиболее уязвимых стадий в период, когда особенности жизненного цикла хищника снижают выедание им жертвы.

Интересны результаты анализа взаимоотношений фитопланктона и растительноядных копепоид в Черном море (Petipa, Makarova, 1969). Мигрирующие рачки выедают приповерхностный фитопланктон только в ночное время. За светлое время суток происходит восстановление численности растительных клеток. С помощью математических моделей показано, что если бы копепоиды ту же биомассу изымали равномерно в течение суток, общая продукция фитопланктона была бы ниже.

Как указано выше, потребитель реагирует не на продукцию, а на концентрацию жертвы, что позволяет ему свести к минимуму траты энергии и времени на поиск и добычу пищи. В пределах охотничьего ареала потребитель обычно предпочитает питаться там, где пищевых организмов больше. Тем самым потребитель способствует выравниванию концентрации жертвы в пределах ареала. Перемещаясь на более богатый пищевой участок, потребитель позволяет пищевым организмам восстановить свою численность на других участках. Следовательно, определенный режим изъятия биомассы жертвы в пространстве приводит к соответствующей временной цикличности изъятия по отношению к отдельным участкам ареала.

Среди гидробионтов многие потребители питаются несколькими видами пищевых организмов, и предпочитаемой пищей часто оказывается также не один вид жертв. В опытах по питанию копепоид смесью водорослей установлено (Пионтковский, Петипа, 1975), что потребитель изымает наиболее массовый из видов пищи, а после снижения его концентрации до некоторого порога переходит на питание следующим по концентрации видом микроводорослей. В этом состоит еще один механизм регулирования режима изъятия, позволяющий жертвам восстанавливать свою численность, биомассу, а следовательно, и продукцию.

При сохранении неизменного уровня удельной продукции между биомассой и продукцией устанавливается прямо пропорциональная зависимость. Снижившаяся в результате изъятия биомасса популяции

восстанавливается за счет продукционного процесса, причем прирост пропорционален наличной биомассе. Чем крупнее организм и больше их продолжительность жизни, тем меньше удельная продукция популяции и медленнее происходит восстановление биомассы. В типичной пищевой цепи более высокие трофические уровни занимают более крупные животные. Если при благоприятных пищевых условиях потребитель наращивает свою биомассу, то увеличивается изъятие биомассы пищевых организмов. В связи с отставанием популяционных реакций на изменение условий потребитель нередко достигает такой биомассы, которая не может поддерживаться за счет данной популяции жертвы, биомасса и продукция последней подрываются. Со временем снижается биомасса потребителя, что снижает выедание и приводит к некоторому увеличению популяции жертвы.

Таким образом, в общем случае низшие трофические звенья сообществ обнаруживают более частые и крупные флуктуации численности, биомассы и продукции, но быстрее восстанавливаются после интенсивного выедания, нежели представители высших звеньев. Для последних подрыв популяции чрезмерным изъятием всегда более опасен.

Важные материалы по связи между биомассой, продукцией и режимом изъятия на низших трофических уровнях накоплены при непрерывном культивировании микроорганизмов. Экологические системы в таких культиваторах обладают определенным своеобразием. В частности, связь продукции потребителя с концентрацией пищи может выглядеть не так, как в большинстве природных экосистем. Например, культура микроорганизмов может интенсивно развиваться, хотя концентрация некоторых необходимых пищевых компонентов в культиваторе находится на «аналитическом нуле». Это объясняется тем, что пища не производится в системе, а непрерывно подается в культиватор извне и сразу же выедается.

При анализе подобных случаев иногда высказываются предположения, что в любых стационарных системах, в том числе природных, концентрация потребителей определяется скоростью поступления в систему лимитирующего рост пищевого субстрата, но не концентрацией последнего (Абросов, 1973а, б). Н. П. Макарова (1976) показала, что такое заключение о природных экосистемах неправомерно, так как в последних пища воспроизводится, как правило, в самой системе, а не поступает извне. Скорость же воспроизводства (продукция) неизбежно в большой мере связана с концентрацией и биомассой пищевого звена.

Приведенный анализ должен способствовать разработке оптимальных стратегий изъятия живых ресурсов, поскольку эволюция создала формы отношений, позволяющие потребителю получать пищу с минимальной угрозой уничтожения популяций жертвы и нарушения равновесия в экосистеме.

Часть II

УДЕЛЬНАЯ ПРОДУКЦИЯ ГИДРОБИОНТОВ

Глава 10

УДЕЛЬНАЯ ПРОДУКЦИЯ ОДНОКЛЕТОЧНЫХ ОРГАНИЗМОВ

Микроводоросли

Для определения удельной продукции одноклеточных водорослей лучше всего использовать скорости размножения в культурах. Конечно, рост популяции на питательном растворе в монокультуре не соответствует росту того же вида в водоеме, но максимальные из регистрируемых темпов размножения в какой-то мере отражают потенции видов, к реализации которых они могут приближаться при благоприятных условиях и в природе.

Составление сводки о делении микроводорослей в культурах не входило в наши задачи; для примера приведем максимальное число делений для 11 видов диатомовых из Черного моря при естественном освещении (Финенко, Ланская, 1971):

<i>Skeletonema costatum</i>	2,3	<i>Chaetoceros curvisetus</i>	1,7
<i>Ditylum brightwellii</i>	1,9	<i>Ch. pseudocurvisetus</i>	1,6
<i>Asterionella japonica</i>	1,7	<i>Ch. affinis</i>	2,1
<i>Coscinodiscus granii</i>	1,0	<i>Biddulphia mobiliensis</i>	0,8
<i>Thalassiosira</i> sp.	1,4	<i>Cerataulina bergonii</i>	2,0
<i>Phaeodactylum tricorutum</i>	6,3		

Эти материалы и более обширные данные Л. А. Ланской (1971) показывают, что в весенне - летний период большинство черноморских планктонных диатомовых может делиться 2 раза в сутки и несколько чаще. Допустив, что в море клетки делятся вдвое реже (обоснование см. ниже) мы, получили, что удельная продукция диатомовых составит в среднем около 0,7—0,8 (Zaika, 1980). В то же время из приведенных данных очевидно, что у *Ph. tricorutum* в культуре *C* достигает величины 4,4, а иногда и 6,2 (Заика, Макарова, 1971б). У микроводорослей удельная продукция возрастает с уменьшением размеров, поэтому можно ожидать, что у мельчайших форм, например жгутиковых, удельная продукция заметно выше, чем у диатомовых.

Более крупные бентосные диатомовые делятся реже по сравнению с планктонными. Используя предоставленные Л. А. Ланской данные по делению донных диатомовых, мы рассчитали максимальные величины *C* (Zaika, 1980). Часть видов исследована на двух средах, причем на среде Аллена клетки делились в 1,5—2 раза чаще, чем на морской воде без добавок. Это дало возможность для всех видов вычис-

лить среднюю удельную продукцию, по-видимому, близкую к природной (табл. 3).

На основе приведенных данных и результатов исследования продукции микрофитобентоса непосредственно в море сделано заключение, что для природных сообществ характерны следующие C : в летний период для планктонных черноморских диатомовых — 0,7—0,8; массовых бентосных черноморских диатомовых — 0,4—0,5; для морского микрофитобентоса в целом — 0,05—0,1 (Zaika, 1980). В Кандалакшском заливе Белого моря на глубине 0—6 м удельная продукция диатомовых перифитона составила $C = 0,48$ (Перцов, Виленкин,

Таблица 3. Время генерации (g , ч) и удельная продукция (C , сут⁻¹) бентосных диатомовых Черного моря (Zaika, 1980)

Вид	Время генерации		C_{max}	\bar{C}
	в среде Аллена	в морской воде		
<i>Melosira moniliformis</i>	12—48	28—60	1,4	0,4
<i>Grammatofora marina</i>	20—48	—	0,8	0,4
<i>Licmophora ehrenbergii</i>	28—48	24—36	0,7	0,5
<i>Navicula pennata</i> var. <i>pontica</i>	14	—	1,2	1,0
<i>Licmophora flabeliata</i>	23—48	—	0,7	0,5
<i>Striatella unipunctata</i>	17—28	23—32	1,0	0,6
<i>S. interrupta</i>	36—60	60—63	0,5	0,3
<i>Rhabdonema adriaticum</i>	40—96	96—120	0,4	0,2
<i>Achnantes longipes</i>	21—36	—	0,8	0,6
<i>Amphora hyalina</i>	21—48	—	0,8	0,4
<i>A. ostreala</i>	21—23	—	0,8	0,6
<i>Amphiprora paludosa</i>	12	—	1,4	1
<i>Nitzschia longissima</i>	22	—	0,7	0,5
<i>N. closterium</i>	12—41	—	1,4	0,7
<i>Pleurosigma elongatum</i>	48—96	—	0,3	0,2
<i>Bacillaria paradoxa</i>	23—60	—	0,7	0,4
<i>Actinocyclus ehrenbergii</i>	28—48	28—40	0,6	0,5

1977). Сравнение с макрофитобентосом показывает, что в море его продукция может быть значительно превышена продукцией бентосных микроводорослей. Таким образом, микроводоросли играют значительную роль не только в планктоне, но и в бентосе мелководных областей водоемов. Однако продуктивность микрофитобентоса остается мало исследованной в шельфовых зонах Мирового океана.

Приведенные материалы основываются главным образом на результатах опытов по делению клеток в культурах, когда о времени генерации судят по приросту численности.

Другой метод определения скорости роста заключается в исследовании соотношения одно- и двуядерных клеток в пробах (Weiler Chisholm, 1976). При этом число двуядерных клеток отражает долю делящихся, и если известна продолжительность самого процесса деления ядра, то можно вычислить удельную скорость роста популяции, т. е. удельную продукцию. Авторы использовали два способа

расчета, соответствующие формулы находятся в цитируемой работе. Напомним, что очень близкий метод, имеющий ту же логическую основу, был использован нами применительно к инфузориям и бактериям (Заика, Макарова, 1975). Основная формула для расчета времени генерации имеет вид (Макарова, 1975):

$$g = \frac{\tau}{n}, \quad (171)$$

где τ — продолжительность деления; n — доля делящихся клеток, т. е. отношение числа делящихся к общему количеству исследованных. При этом продолжительность деления можно регистрировать по любому подходящему морфологическому признаку, относящемуся ко всей клетке, ядру. От времени генерации легко перейти к C . Применение аналогичного метода к крупным морским динофлагеллятам, с учетом определенной синхронизации деления, т. е. суточного ритма (Weiler, Chisholm, 1976), привело к следующим результатам:

	$C, \text{сут}^{-1}$
<i>Ceratium dens</i>	0,21
<i>C. furca</i>	0,16
<i>Dinophysis fortii</i>	0,50

Удельная продукция в этих случаях оказалась довольно низкой, что объясняется крупными размерами клеток и соответственно большим временем генерации.

Еще один метод определения удельной продукции отдельных видов водорослей — радиоавтографический. С его помощью получены, например, следующие величины C для трех видов пресноводных микроводорослей (Гутельмахер, 1973, 1974):

	$C, \text{сут}^{-1}$
<i>Chlamydomonas</i> sp.	11,4—15,6
<i>Dictyosphaerium</i> sp.	1,8—3,0
<i>Scenedesmus</i> sp.	3,0—4,8

Необходимо отметить, что автор привел удельную продукцию для периода 4 ч, и мы пересчитали ее на суточную, умножив величины на 6. Автор обращает внимание на весьма высокие значения C . Особенно это касается первого из видов, который при такой удельной продукции должен делиться почти через час. Впрочем, это самый мелкий из видов, причем показана четкая обратная зависимость между удельной продукцией и размерами клеток.

Удельную продукцию для фитопланктона в целом неоднократно оценивали делением средней первичной продукции на среднюю биомассу. Так, для Черного моря в среднем для года суточная C оценивается 0,9 (Гресе, 1979). По Н. Н. Хмелевой (1970), в разных районах Мирового океана в среднем для эуфотической зоны $C = 0,5 \div 3,0$. Для Панамского залива указана удельная продукция ниже 0,5 (Smayda, 1965), в умеренных водах C оценивается 1,0—1,8 (Cushing, 1971).

С. И. Кобленц-Мишке и В. И. Ведерников (1973) приводят результаты Общественного анализа сводных материалов удельной продукции фитопланктона, по Тихому океану, причем для олиготрофных вод субтропиков они нашли $C = 100 \div 200$. Эти величины неправдоподобны (см. гл. 4.).

Изложенное позволяет заключить, что при оценке удельной продукции групп, например фитопланктона, желательны интегральные определения сравнить с возможностями отдельных видов. Если изучение отдельных видов очень трудоемкое, а при пересчете продукции от видов к сообществу возможен недоучет роли мельчайших видов, то оперирование усредненными интегральными величинами также имеет свои недостатки. Желательно при определении удельной продукции относить конкретную величину продукции к биомассе, измеренной в той же точке и в то же время, а затем уже искать средние значения C .

Анализ полученных величин удельной продукции с точки зрения ожидаемых темпов размножения массовых видов позволяет контролировать степень реальности результатов.

Бактерии

Некоторые бактерии могут размножаться с очень большой скоростью, их удельная продукция при благоприятных условиях достигает значительных величин. Т. Фенчел (Fenchel, 1974) собрал сведения о величинах r_m (будем считать, что для микроорганизмов $C = r_m$). Рекордсменом в этом списке является Т-фаг, для которого указано $r_m = 300$. Приведем из работы Т. Фенчела $C_0 = r_m$ для ряда бактерий и, для наглядности, соответствующие g :

	$C, \text{сут}^{-1}$	$g, \text{мин}$
<i>Escherichia coli</i>	58,7	17
<i>Aerobacter aerogenes</i>	55,0	18
<i>Diplococcus pneumoniae</i>	48,6	20,5
<i>Azotobacter chroococcum</i>	37,0	27
<i>Staphylococcus aureus</i>	37,0	27
<i>Bacillus megatherium</i>	32,2	31
<i>Streptococcus phaseoli</i>	31,4	32
<i>Corynebacterium diphtheriae</i>	28,2	35
<i>Serratia marcescens</i>	26,9	37

На логарифмическом графике, связывающем r_m и массу, все эти виды (включая Т-фаг) ложатся на одну прямую с простейшими. Высокая удельная продукция бактерий определенно связана с их малыми размерами.

Указаны и еще более высокие темпы размножения для бактерий $g = 10$ мин для *Pseudomonas patriegens*, $g = 9 \div 13$ мин для *Vibrio parahaemolyticus* (Vacelet, 1972). В той же работе для морских бактерий, выращиваемых на среде Зобелла при 20°C , указываются паразитические величины ($g = 13, 6,3$ и даже $1,8$ мин). Однако пока эти данные вызывают недоверие.

Действительно, расчеты показывают (Lehninger, 1965), что даже при $g = 20$ мин в клетке *Escherichia coli* должны происходить сложнейшие процессы с огромной скоростью. Клетка этого вида имеет объем около $2,25 \text{ мкм}^3$, сухая масса $2,5 \times 10^{-13}$ г. 70 % сухой массы составляют протеины, по 10 — липиды и РНК, по 5 — ДНК и полисахариды. При этом клетка содержит около 15 млн. молекул липидов, до 2 млн. молекул протеинов со средним молекулярным весом около 60 000, 15 тыс. молекул РНК и всего несколько молекул ДНК.

Чтобы клетка делилась каждые 20 мин, *E. coli* должна синтезировать 12,5 тыс. молекул липидов в секунду. Еще поразительнее, что около 1400 молекул протеина должно синтезироваться ежесекундно из аминокислот. Каждая молекула содержит более 500 аминокислотных блоков, причем для присоединения каждого такого блока необходимо по меньшей мере две молекулы АТФ!

Таким образом, в столь маленькой клетке происходят сложнейшие биосинтетические процессы, и скорость их при малом времени генерации кажется неправдоподобно высокой. Тем не менее размножение некоторых бактерий при $g < 20$ мин представляется надежно доказанным. Минимальные достижимые g указывают преждевременно, но не следует исключать возможность достижения бактериями в определенных условиях $g = 5$ мин и $C = 170 \text{ сут}^{-1}$. Размножение и продуктивность фагов, вирусов и других подобных форм в настоящей работе не рассматриваются.

При сопоставлении изложенных данных о максимальных скоростях размножения бактерий с продуктивностью природных бактериальных сообществ обращает внимание, что в водоемах обычно условия размножения далеки от оптимальных.

Ю. И. Сорокин (1967), анализируя данные разных авторов по среднему времени генерации бактериопланктона, делает вывод, что в летний период в эвтрофных водах $y = 10 \div 15$, в мезотрофных — 20—30, в олиготрофных — 50—100 ч. Соответственно этому, суточная удельная продукция (C) составляет в эвтрофных водах 1,1—1,7, в мезотрофных — 0,5—0,8, в олиготрофных — 0,2—0,3. Для поверхностных вод морей тот же автор (Sorokin, 1978) указывает в качестве максимальных величин $C = 1 \div 3$, средних $C = 0,20 \div 0,35$.

О. М. Кожова и Л. М. Мамонтова (1979) обращают внимание на методическое несовершенство многих работ по определению бактериальной продукции. По их мнению, в этих условиях эмпирическое определение продукции часто менее надежно, чем расчет продукции с использованием следующих средних C (для пресных вод умеренной зоны):

	$C, \text{ сут}^{-1}$
Воды олиготрофные	0,2—0,3
» мезотрофные	0,4—0,6
» эвтрофные	0,7—0,9

Некоторые авторы указывают, что в естественных сообществах довольно значительная доля бактериальных клеток может находиться

в неактивном состоянии, это отражается на величине удельной продукции. Активно размножающиеся клетки в воде обычно делятся с относительно малой скоростью. При проточном культивировании в хемостатах на морской воде для отдельных видов морских бактерий найдено $g = 20 \div 100$ ч (Jannasch, 1969).

Во многих работах показано, что в водоемах сапрофитные бактерии делятся с большой скоростью. По М. В. Иванову (1955), в водоемах рыбхоза эти бактерии делились через 1,3—5,3 ч в прибрежных районах Рыбинского водохранилища $g = 2 \div 4$ ч (Новожилова, 1957). Однако сапрофитные бактерии составляют малую долю общей численности (часто менее 1 %), так что средняя удельная продукция для всего сообщества бактерий оказывается невысокой.

В значительной мере это связано с лимитированием пищей. По этой причине мы подчеркивали (Заика, 1972а), что пользоваться усредненными величинами удельной продукции микроорганизмов при расчетах по трансформации вещества в водоемах следует с большой осторожностью. Например, если основываться на приведенных средних g и C для разных типов водных масс, нельзя объяснить существующие скорости разложения трупов и вообще динамику детрита и растворенного органического вещества.

Как распределение микроорганизмов в воде, так и скорости их размножения отличаются значительной неравномерностью и склонностью к быстрым флуктуациям. Появление локальных скоплений, пригодного для переработки пищевого субстрата вызывает резкое увеличение удельной продукции определенных бактерий. В этом месте быстро изменяется структура сообщества, поскольку развитие бактерий вызывает накопление их потребителей. Изменяется численность гетеротрофных водорослей. После истощения запаса субстрата ситуация быстро сдвигается в сторону «среднего» состояния экосистемы.

Инфузория Угопета в трупах планктонных животных при 20—25 °С делится через каждые 2—3 ч и поедает за период жизни не менее 1 тыс. бактерий (Finenko, Zaika, 1970). Очевидно, что бактерии, развивающиеся в трупах и служащие пищей инфузориям, имеют более высокий темп размножения.

Таким образом, средние для водоемов или их крупных участков величины удельной продукции бактерий характеризуют некоторый обычный фоновый уровень их активности при данных трофических условиях. Локальные изменения концентрации пищевых субстратов весьма резко отражаются на продуктивности бактерий.

При более частом обследовании — в пространстве и времени — в водоеме можно было бы обнаружить небольшие участки с удельной продукцией бактерий гораздо выше средней благодаря оптимальным трофическим условиям.

Инфузории

Удельная продукция инфузорий определяется по скорости их деления. Сведения о скорости деления ряда видов инфузорий появились в печати еще в первой трети XX ст., однако долгое время они не были

обобщены. Нами были приведены (Заика, 1970а) сведения о скорости деления 42 форм инфузорий, из них для 14 видов — по собственным данным. За 70-е годы в связи с возросшим интересом к продуктивности разных групп гидробионтов знания об инфузориях существенно пополнились: в табл. 4 приведены данные о скорости размножения 59 форм. При этом имеются работы, в которых с помощью единой методики сопоставлены темпы размножения разных видов инфузорий с учетом их размеров и при разных температурах (Fenchel, 1968, 1974; Finlay, 1977). Это дает возможность значительно углубить анализ продукционных возможностей инфузорий.

В то же время многие из приведенных в табл. 4 данных получены в ходе исследований, целью которых не являлось изучение скорости размножения, репродуктивного потенциала инфузорий. Поэтому авторы не всегда указывали условия питания, температуру и другие сведения, необходимые для оценки условий экспериментов.

Не учтено также наличие у инфузорий определенных жизненных циклов (периодов конъюгации, образования цист покоя), так что приведенные скорости деления характеризуют популяцию в период активного размножения бинарным делением. Впрочем, экспериментально показано, что такие периоды могут длиться весьма долго.

Материалы для табл. 4 отбирали следующим образом:

1. Если для какого-либо вида или группы в ходе исследования получена лишь одна величина скорости размножения, а другие материалы в литературе отсутствуют, то она включена в таблицу, даже если неизвестны условия культивирования.

2. В тех случаях, когда вид исследовался неоднократно, а температура и другие условия не указаны, мы основывались преимущественно на максимальных темпах размножения, указанных в литературе.

3. Если о каком-то виде имеются сведения о скорости размножения при разной температуре, то они полностью включены в таблицу.

Чтобы не перегружать список литературы, в табл. 4 мы ссылаемся на наши предыдущие работы (Заика, 1970а, 1972а), где указаны все источники, а также на более поздние статьи по размножению инфузорий.

Остановимся кратко на максимальных скоростях размножения инфузорий. Поскольку время генерации — величина изменчивая, и при ухудшении условий может снижаться практически до нуля, то сведения о низких скоростях размножения имеют значение лишь при четком указании на соответствующие условия. С приближением их к оптимальным темп размножения возрастает, но это не может происходить бесконечно. У каждого вида имеется достаточно определенный верхний предел скорости размножения, связанный с размерами и другими генетически обусловленными «внутренними» лимитирующими факторами. Поэтому данные о максимальных из зарегистрированных скоростей размножения характеризуют внутренние потенции соответствующих видов, а также имеют большую прогностическую ценность.

В табл. 4 представлены пресноводные и морские, одиночные, колониальные, прикрепленные и паразитические виды. Материалы

Таблица 4. Скорость размножения и удельная продукция (С; сут⁻¹) инфузорий

Вид	T, °C	g, ч	Число делений в сутки	С	Литературный источник
<i>Aspidisca angulata</i>	20	5,0	4,8	3,32	Fenchel, 1968, 1974
<i>Blepharisma undulans</i>	30	8,0	3,0	2,10	Зайка, 1970а, 1972а
<i>Chilodonella uncinata</i>	8,5	23,2	1,0	0,72	Finlay, 1977
»	15	14,0	1,7	1,19	Тот же
»	20	10,7	2,2	1,56	»
<i>Chlamydonodon triquetrus</i>	20—22	10,0	2,4	1,66	Зайка, 1970а, 1972а
<i>Codonella</i> sp.	11—19	22,0	1,1	0,70	Небрат, 1977
»	20—22	10,0	2,4	1,66	Тот же
<i>Colpidium colpoda</i>	23—25	7,9	3,1	2,10	Зайка, 1970а, 1972а
<i>C. campylum</i>	8,5	49,3	0,5	0,34	Finlay, 1977
»	15	19,1	1,3	0,87	Тот же
»	20	12,6	1,9	1,31	»
<i>Colpoda steini</i>	30	3,0	8,0	5,50	Зайка, 1970а, 1972а
<i>Colpoda</i> sp.	19,3	24,0	1,0	0,69	Тот же
»	21,6	18,4	1,3	0,90	»
»	26,5	13,3	1,8	1,25	»
<i>Condylostoma patulum</i>	20	46,0	0,5	0,36	Небрат, 1977
<i>Cyclidium glaucoma</i>	8,5	77,2	0,3	0,21	Finlay, 1977
»	15	13,7	1,7	1,22	Тот же
»	20	7,0	3,4	2,37	»
<i>Didinium nasutum</i>	21	4,9	4,9	3,40	Зайка, 1970а, 1972а
<i>Diophrys appendiculatum</i>	23—25	16,0	1,5	1,00	Тот же
<i>D. scutum</i>	23—25	13,0	1,8	1,30	»
»	20	12,0	2,0	1,40	Fenchel, 1968, 1974
<i>Epiclintes ambiguus</i>	23—25	10,0	2,4	1,70	Зайка, 1970а, 1972а
<i>Euplotes neapolitanus</i>	?	13,7	1,75	1,20	Тот же
<i>E. patella</i>	?	21,0	1,1	0,80	»
<i>E. trisulcatus</i>	23—25	6,0	4,0	2,80	»
<i>E. vannus</i>	23—25	12,0	2,0	1,40	»
»	?	8,0	3,0	2,10	»
»	20	8,3	2,9	2,00	Fenchel, 1968, 1974
<i>Fabrea salina</i>	18—21	36,0	0,7	0,50	Зайка, Макарова, 1975
<i>Frontonia marina</i>	13	34,0	0,7	0,50	Зайка, 1970а, 1972а
<i>Gastrostyla steinii</i>	6—8	120,0	0,2	0,10	Тот же
»	16	19,5	1,2	0,80	»
»	21	13,7	1,8	1,20	»
»	26	11,0	2,2	1,50	»
<i>Glaucoma ficaria</i>	?	8,0	3,0	2,10	»
<i>Histrio complanatus</i>	?	7,3	3,3	2,30	Зайка, 1970а, 1972а
<i>Holosticha diademata</i>	23—25	10,0	2,4	1,70	Тот же
<i>Keronopsis rubra</i>	22—26	16,0	1,5	1,00	»
»	20	32,0	0,7	0,50	Fenchel, 1968, 1974
<i>Lacrymaria marina</i>	15	40,0	0,6	0,40	Зайка, 1970а, 1972а
<i>Litonotus lamella</i>	23	12,0	2,0	1,40	Fenchel, 1968, 1974
<i>Loxcephalus plagius</i>	8,5	71,7	0,3	0,23	Finlay, 1977
»	15	30,7	0,8	0,54	Тот же
»	20	14,0	1,7	1,19	»
<i>Oligotricha</i> spp.	20 (?)	10,0	2,4	1,70	Gold, 1971
<i>Ophryoscolecidae</i> spp.	39	10,0	2,4	1,70	Зайка, 1970а, 1972а
<i>Oxytricha fallax</i>	?	12,0	2,0	1,40	Тот же
<i>Paramecium aurelia</i>	8,5	111,5	0,2	0,15	Finlay, 1977
»	15	30,4	0,8	0,55	Тот же
»	20	17,3	1,4	0,96	»
»	28	10,0	2,4	1,70	Зайка, 1970а, 1972а
»	27	6,0	4,0	2,80	Тот же

Вид	T, °C	g, ч	Число делений в сутки	C	Литературный источник
<i>P. bursaria</i>	8,5	86,6	0,3	0,19	Finlay, 1977
» »	15	35,8	0,7	0,46	Тот же
» »	20	20,3	1,2	0,82	» »
<i>P. calkinsi</i>	?	30,0	0,8	0,50	Заика, 1970а, 1972а
<i>P. caudatum</i>	25 (?)	11,4	2,1	1,40	Тот же
» »	26	10,4	2,3	1,60	» »
<i>P. lanceolata</i>	?	15,0	1,6	1,10	» »
<i>P. multimicronucleatum</i>	27	21,8	1,1	0,80	» »
<i>Pleurotricha lanceolata</i>	?	6,0	4,0	2,80	» »
<i>Philasteridae</i> sp.	20	4,10	5,8	4,00	Fenchel, 1968, 1974
<i>Spathidium spathula</i>	?	10,0	2,4	1,70	Заика, 1970а, 1972а
<i>Spirostomum teres</i>	8,5	1004,0	—	0,02	Finlay, 1977
» »	15	94,0	0,2	0,18	Тот же
» »	20	81,0	0,3	0,20	» »
<i>Stentor coeruleus</i>	18—20	30,0	0,8	0,50	Заика, 1970а, 1972а
» »	25—28	24,0	1,0	0,70	Тот же
<i>S. polymorphus</i>	8,5	143,4	0,2	0,12	Finlay, 1977
» »	15	62,7	0,4	0,26	Тот же
» »	20	43,0	0,6	0,30	» »
<i>Strobilidium</i> sp.	20—22	15,0	1,6	1,10	Небрат, 1977
<i>Stylonychia mytilus</i>	?	48,0	0,5	0,35	Заика, 1970а, 1972а
<i>S. pustulata</i>	25	4,8	5,0	3,46	Тот же
<i>Tetrahymena pyriformis</i>	8,5	31,7	0,7	0,52	Finlay, 1977
» »	15	12,7	1,9	1,30	Тот же
» »	20	8,1	3,0	2,05	» »
» »	25 (?)	2,3	10,3	7,20	Заика, 1970а, 1972а
» »	?	2,2	10,9	7,51	Fenchel, 1968, 1974
<i>Tintinnidium</i> sp.	11—19	22,0	1,1	0,80	Небрат, 1977
» »	20—22	10,0	2,4	1,70	Тот же
<i>T. beroidea</i>	?	96,0	0,2	0,17	Gold, 1971
<i>Uroleptopsis viridis</i>	20	12,0	2,0	1,40	Павловская, 1973
<i>Uroleptus mobilis</i>	?	14,0	0,7	1,20	Заика, 1970а, 1972а
<i>Uronema acutum</i>	23—25	3,0	8,0	5,50	Тот же
<i>U. marium</i>	20	2,5	9,6	6,60	Fenchel, 1968, 1974
» »	23—25	1,9	12,6	8,75	Заика, 1970а, 1972а
<i>Uronychia transfuga</i>	23—25	8,0	3,0	2,10	Тот же
<i>Urotrichia pelagica</i>	20—22	16,0	1,5	1,04	Небрат, 1977
<i>Vorticella microstoma</i>	8,5	56,8	0,4	0,29	Finlay, 1977
» »	15	11,4	2,1	1,45	Тот же
» »	20	6,4	3,7	2,61	» »
<i>V. nebulifera</i>	23—25	13,0	1,7	1,30	Заика, 1970а, 1972а
<i>Zoothamnium alternans</i>	21	8,0	3,0	2,10	Тот же

получены в разнотипных по условиям экспериментах. Тем не менее очевидно, что инфузории в целом имеют очень высокий потенциал размножения. При температуре 20 °C и выше около 14 % исследованных видов делятся со скоростью не менее одного раза в сутки, 14 % совершают одно — два деления, 40 % — 2—3 и 32 % — свыше трех.

Если взять более узкие температурные границы (20—25 °C), то видно, что быстрее размножаются мелкие формы (это явление установлено также для одноклеточных водорослей). Действительно, скорости размножения около 3,5 и более делений в сутки зарегистриро-

ваны в основном у инфузорий, имеющих объем тела до $25 \cdot 10^{-6}$ мм³ (*Aspidisca angulata*, *Chilodonella uncinata*, *Cyclidium glaucoma*, *Didinium nasutum*, *Euplotes vannus*, *Litonotus lamella*, *Philasteridae* sp., *Stylonychia pustulata*, *Tetrahumena pyriformis*, *Uronema* spp., *Vorticella microstoma*).

У семи видов мелких инфузорий обнаружена весьма большая скорость размножения — 5—12,6 делений в сутки. В наших исследованиях у *Uronema magnum* при температуре 23—25 °С зарегистрирован исключительно высокий темп размножения. Опыты проводили в «вишней капле», куда поместили одну инфузорию сразу после деления. Непрерывное наблюдение вели до появления восьми клеток, т. е. на протяжении трех поколений. Интересно отметить, что уже за этот период появилась асинхронность деления дочерних клеток. Время генерации составляло от 111 до 121 мин (среднее 116 мин). У инфузорий это пока самый высокий из зарегистрированных темпов размножения.

Естественно, что при столь высоком потенциале размножения удельная продукция инфузорий характеризуется большими величинами. Напомним, что при бинарном делении $C = \frac{\ln 2}{g}$. Значения удельной продукции, соответствующие зарегистрированному времени генерации, приведены в табл. 4. Первый вопрос (и один из наиболее сложных), возникающий при анализе материалов: в какой мере они могут быть перенесены на природные условия и какие именно величины C следует брать для всех инфузорий того или иного водоема?

Исследователи, не считающие возможным при оценке продуктивности инфузорий в естественных сообществах основываться на результатах лабораторных экспериментов, стремятся ставить опыты по скорости размножения в условиях, близких к природным (Лукьянович, 1977; Небрат, 1977). Однако если в подобных экспериментах условия приближены к естественным в отношении температуры и химического состава воды, то выбор объема сосудов, а также времени экспозиции могут оказать существенное влияние на результаты. Так, Л. М. Лукьянович (1977) помещал в склянки объемом 10 см³ воды по 10 инфузорий и экспонировал их в оз. Нарочь на глубине 2 м при 18—20 °С в течение 2—3 сут. Получены довольно большие величины времени генерации: для *Coleps* sp. $g = 65,9$, *Strombidium* sp. — 91, *Tintinnidum* sp. — 104,7, *Codonella* sp. — 108,8 ч. Методические особенности опытов не позволяют решить, являются ли низкие скорости размножения действительно характерными для водоема или отражают снижение концентрации пищи в склянках, а также неучтенную смертность инфузорий.

При постановке такого рода экспериментов желательно: 1) подбирать объем сосудов и число животных так, чтобы гарантировать сохранение близкой к исходной концентрации пищи до конца опыта; 2) в опытах общей длительностью 2—3 сут предусмотреть возможность промежуточных подсчетов числа особей в склянке.

Выше обсуждалась возможность определения времени генерации микроорганизмов в водоеме по доле делящихся клеток, однако метод

Таблица 5. Ожидаемые значения удельной продукции (C , сут⁻¹) и времени

Группа инфузорий		Темпера							
		7	8	9	10	11	12	13	14
Все	\bar{C}	0,14	0,19	0,25	0,32	0,41	0,50	0,61	0,73
	\bar{g}	119	87	66	52	41	33	27	23
Мелкие (до $25 \times 10^{-6} \text{ мм}^3$)	\bar{C}	0,25	0,34	0,45	0,57	0,72	0,88	1,06	1,27
	\bar{g}	66	49	37	29	23	19	16	13
Крупные (свыше $25 \times 10^{-6} \text{ мм}^3$)	\bar{C}	0,09	0,13	0,17	0,21	0,27	0,32	0,39	0,46
	\bar{g}	185	128	98	79	61	52	43	36

требует предварительного исследования продолжительности самого деления (образования и расхождения пары) и в целом является трудоемким.

Поэтому желательно обобщить материалы табл. 4 так, чтобы дать конкретные рекомендации для априорной оценки средней удельной продукции инфузорий в водоемах в тех случаях, когда дополнительные исследования по определению времени генерации не предусматриваются.

С этой целью используем результаты проведенного нами исследования зависимости скорости размножения инфузорий от температуры (см. гл. 8). На основе найденных уравнений рассчитаны ожидаемые значения удельной продукции для двух размерных групп и всех инфузорий (табл. 5). Если исследователь намерен оценить продуктивность инфузорий в каком-либо биотопе и не имеет возможности надежными методами определить удельную продукцию всех массовых видов непосредственно для условий биотопа, он может воспользоваться приведенными величинами C .

Как показано в гл. 8, найденный для инфузорий эмпирически вид зависимости удельной продукции от температуры согласуется с аналогичными зависимостями для других групп водных беспозвоночных.

Для упрощения мы ограничились разделением инфузорий на две размерные группы. Исследования Т. Фенчела (Fenchel, 1968) и Б. Финлея (Finlay, 1977) более детально осветили вопрос о связи репродуктивного потенциала инфузорий с их размерами.

Т. Фенчел (1968) на девяти видах морских донных инфузорий при 20 °С получил степенную зависимость между временем генерации и размерами клеток:

$$\log g = 0,44 \log V - 0,807 \quad \text{или} \quad g = 0,16V^{0,44},$$

где g — время генерации (ч), V — объем клетки (мкм³).

Б. Финлей (1977) на десяти видах пресноводных инфузорий при разных температурах получил следующие уравнения:

$$20 \text{ °С} \quad \log g = 0,3027 \log V - 0,2381, \quad \text{или} \quad g = 0,58V^{0,30},$$

$$15 \text{ °С} \quad \log g = 0,2758 \log V + 0,1169, \quad \text{или} \quad g = 0,31V^{0,28},$$

$$8,5 \text{ °С} \quad \log g = 0,3317 \log V + 0,3615, \quad \text{или} \quad g = 2,30V^{0,33}$$

генерации (g, ч) инфузорий при разных температурах

тура, °C											
15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
0,86	1,01	1,17	1,34	1,54	1,74	1,96	2,19	2,44	2,71	2,99	3,29
19	16	14	12	11	9,5	8,5	7,6	6,8	6,1	5,6	5,0
1,49	1,73	2,0	2,29	2,60	2,94	3,30	3,68	4,09	4,52	4,98	5,46
11	9,6	8,3	7,3	6,4	5,6	5,0	4,5	4,1	3,7	3,3	3,0
0,54	0,63	0,72	0,82	0,93	1,05	1,17	1,30	1,44	1,59	1,75	1,91
31	26	23	20	18	16	14	13	11	10	9,5	8,7

Т. Фенчел (1974), добавив к своим материалам литературные данные по другим одноклеточным, привел общее уравнение связи между r_m и массой клетки. Помня, что $C = r_m$, имеем:

$$\log C = -1,9367 - 0,2796 \log w, \text{ или } C = 0,012w^{-0,28},$$

где w — масса (г). Если время генерации возрастает с увеличением массы, то удельная продукция снижается, что и отражают данные уравнения.

Приведенные материалы дают возможность оценить удельную продукцию инфузорий при известных температуре воды и размерах массовых форм. На сегодня для инфузорий самый сложный вопрос — уровень питания в естественных условиях, от которого в значительной мере зависит действительная удельная продукция. Учитывая состояние методов исследования и уровень знаний, надежные способы оценки питания инфузорий предложить трудно. Принципиальный путь решения этого вопроса состоит в использовании уравнений, связывающих скорость размножения с концентрацией пищи (см. гл. 9), для чего, в частности, требуется знать «насыщающие» концентрации пищи.

Однако проблему обеспеченности пищей инфузорий в естественных условиях и оценки удельной продукции можно решать ориентировочно, пользуясь теми соображениями, которые мы изложили применительно ко всем короткоживущим организмам. Виды с коротким временем генерации быстро реагируют на изменение условий резкими колебаниями численности. Хотя бывают случаи, когда большая численность таких видов наблюдается при плохой кормовой базе и низкой скорости размножения (в конце вспышек развития или при выносе в бедные воды), эти периоды кратковременны и в целом такие случаи составляют небольшую долю от общего числа наблюдений.

Благодаря наличию в пелагиали турбулентной диффузии и животных, потребляющих инфузорий, последние не могут сколько-нибудь долго поддерживать высокую численность при плохом питании и большом времени генерации. Поэтому в среднем чем выше численность инфузорий, тем ближе их скорость размножения к потенциально возможной при данной температуре.

Инфузории, кроме того, дают локальные вспышки размножения в зонах небольших скоплений органического вещества (агрегатов, хлопьев, трупов, фекалий ракообразных и любых других разновидностей детрита). Интенсивное размножение инфузорий *Uropeta* spp. мы наблюдали внутри трупов копепод (Finenko, Zaika, 1970), обычны скопления инфузорий на плавающих обрывках кишечнорастворимых (Заика, 1970 г.), на детрите в донных зарослях (Заика, 1973 в). Как правило, такие локальные скопления пропускаются при стандартных гидробиологических исследованиях. Поэтому, если высокая численность инфузорий регистрируется на фоне низкой численности потенциальных кормовых организмов (бактерий и микроводорослей), то преждевременно делать заключение о низком темпе размножения инфузорий, так как источники пищи скорее всего недостаточно изучены.

Следовательно, при относительно высоких численностях инфузорий в биотопе оценку их удельной продукции можно производить по данным, полученным преимущественно в лабораторных экспериментах.

В заключение упомянем о интересной инфузории *Mesodinium gibbum*, играющей большую роль в районах некоторых океанических апвеллингов. Она образует большие и плотные скопления («пятна цветения»), имеет симбиотические водоросли и производит с их помощью большую первичную продукцию (Smith, Barber, 1979). Удельная продукция этого вида пока не определена, но, несомненно, в период вспышек она является значительной. Вообще мелкие стромбидии играют, вероятно, большую роль в пищевых цепях пелагиали, но надежные данные об их скоростях размножения отсутствуют, так как эти формы при помещении в сосуды легко разрушаются, соприкасаясь с поверхностью воды.

Глава 11

УДЕЛЬНАЯ ПРОДУКЦИЯ КИШЕЧНОПОЛОСТНЫХ, ГРЕБНЕВИКОВ, НИЗШИХ И ВЫСШИХ ЧЕРВЕЙ

Кишечнополостные

Нами были проанализированы литературные материалы наблюдений по росту трех видов медуз (Заика, 1972б). Показано, что у них рост удовлетворительно описывается экспоненциальной моделью, во всяком случае до половозрелости.

Подобрав для эмпирических точек роста параметры экспоненциального уравнения, мы рассчитали величины удельных скоростей линейного роста q_l .

В работах Т. С. Петипа (1957) и Г. Н. Миронова (1967) приводятся размерно-массовые данные для некоторых медуз и гребневиков. По этим материалам находим для *Pleurobrachia pileus* $w = 1,12l^{2,57}$, для *Hydromedusae* $w = 0,544l^{2,52}$, для *Aurelia aurita* $w = 0,0011l^{2,34}$, где w — масса, мг, l — диаметр, мм.

Отсюда для медуз и гребневиков в качестве среднего показателя степени принимаем 2,5. Следовательно, для перехода от удельной скорости линейного роста к q_w можно пользоваться соотношением

$$q_w = 2,5q_l$$

в случаях, когда истинное значение показателя степени не известно.

Учитывая, что при экспоненциальном росте удельная скорость роста постоянна, для изученных видов удельная продукция близка к q_w , так как $C = q_w = \text{const}$.

Таким способом мы оценивали удельную продукцию гребневиков и медуз. В дальнейшем в литературе появились производственные оценки и для некоторых других видов кишечноротовых и гребневиков.

Rhizostoma octopus. Кривая роста размеров медузы построена нами (Заика, 1972б) по данным, приведенным в работе Г. Крюгера (Krüger, 1968). Рост описан уравнением $l = 18e^{0,03t}$. Следовательно, $q_l = 0,03$ и, в соответствии с принятым выше подходом, $C = q_w = 0,075$.

Chrysaora hysoscella. Эмпирические данные по линейному росту медузы почерпнуты из работы Дж. Вервея (Verwey, 1942). До достижения размеров 12—15 см рост хорошо описывается уравнением $l = 0,5e^{0,05t}$ (Заика, 1972б). Соответственно $q_l = 0,05$ и $C = 0,125$. После достижения 12—15 см рост замедляется, поэтому указанная удельная продукция приемлема для популяции, в которой преобладают по биомассе особи, не достигшие этих размеров.

Aurelia aurita. С целью получения кривой роста медуз этого вида использованы отрывочные наблюдения ряда авторов, приведенные Дж. Вервеем (Verwey, 1942). Эти данные приводят к уравнениям линейного роста $l = e^{0,05t}$ или $l = e^{0,04t}$ (Заика, 1972б). Отсюда, привлекая соотношение $q_w = 2,34q_l$, получаем $C = 0,09 \div 0,12$.

Agalma okeni. У этой сифонофоры при массе 1 мг (масса определялась по содержанию протеина) суточная продукция составляет 48, при 3 мг — 33 % (Biggs, 1976). По тем же данным максимальная удельная скорость роста массы оценивается величиной 0,35.

Таким образом, продуктивность некоторых кишечноротовых может быть очень высокой. Отмечена исключительно большая удельная продукция *Hydra vulgaris* (Садырин, 1978).

Гребневики

Первые оценки удельной продукции гребневиков сделаны (Заика, 1972б) на основе литературных данных по линейному росту трех видов, который был нами аппроксимирован с помощью экспоненциальной модели, как и в случае медуз. Для перехода от удельной скорости линейного роста к $q_w = C$ было использовано усредненное для гребневиков и медуз соотношение $q_w = 2,5q_l$, для *Pleurobrachia* — 2,67 (см. выше).

Bolinopsis infundibulum (Дальнезеленецкая губа Баренцева моря). М. М. Камшилов (1961), регистрируя изменение средних размеров особи в период май-июнь в условиях моря, построил кривую

линейного роста, которую мы описали с помощью уравнения $l = 2,3e^{0,14t}$ (Зайка, 1972б). Отсюда получаем $C = 0,35$.

В условиях экспериментов при 15°C (Greve, 1970) рост был также близким к экспоненциальному, но в целом не столь быстрым. Для наиболее быстрорастущих особей кривая роста описана нами уравнением $l = 8e^{0,075t}$. Соответственно имеем $C = 0,19$. По-видимому, условия роста в опытах были не столь благоприятными, как в Баренцевом море, но удельная продукция все же высока.

Beroe gracilis. Рост изучен в экспериментах (Greve, 1970), описан с помощью экспоненциального уравнения до длины 10—15 мм, когда животные становятся половозрелыми (Зайка, 1972б). Учитывая, что в опытных условиях гребневики растут обычно плохо, для оценки удельной продукции использовали данные по быстрорастущим особям: $l = e^{0,12t}$, отсюда $C = 0,30$. Для популяции с преобладанием половозрелых животных удельная продукция будет ниже.

Pleurobrachia pileus. При экспериментальном изучении роста (Greve, 1970) обнаружен S-образный рост *P. pileus*, но, пока животное не достигнет в диаметре 8—10 мм, приемлемо для аппроксимации роста экспоненциальное уравнение $l = 0,5e^{0,1t}$ (Зайка, 1972б). Удельная продукция для популяции с преобладанием молодых особей, с учетом отношения $q_w = 2,67q_l$, будет $C = 0,27$.

P. bachei. Указанная выше величина удельной продукции — далеко не предел для гребневиков рода *Pleurobrachia* (Reeve, Walter, 1978). Авторы оценивали «коэффициент роста» k в уравнении $\omega_t = \omega_0 e^{kt}$ и нашли, что при концентрации пищи $1 \cdot 10^5$ кл/м³ $k = 0,4$. В качестве максимальной указана величина $k = 0,76$.

В данном случае для анализа результатов кратковременных опытов по росту авторы использовали экспоненциальную модель, но учитывая показанную нами близость ростовых кривых гребневиков и медуз к экспоненциальным, можно утверждать, что для активно растущей популяции *P. bachei* возможны величины $C = 0,4 \div 0,76$.

Те же авторы со ссылкой на Д. Хирота (Hirota, 1974) для другого района указывают максимальную величину $k = 0,47$, что согласуется с их данными.

Mnemiopsis mcgradyi. Опыты по росту проведены при 26°C в течение 5 сут с животными исходной длиной 5 мм (Reeve, Walter, 1978). По этим данным рассчитана величина «коэффициента роста» k при разных концентрациях пищи. При максимальной концентрации пищи получили $k = 0,8$, т. е. за сутки животные увеличивались в размерах в 2,2 раза; чаще регистрировали $k = 0,7$. Значит, для популяции с преобладанием молодых особей при высокой температуре и обилии пищи возможны величины $C = 0,7 \div 0,8$. Для прибрежных вод Флориды принимаются величины $C = 0,06 \div 0,20$ (Reeve, Baker, 1975).

Коловратки

Asplanchna priodonta (озера Белоруссии). Ю. Э. Брегман (1968) указывает суточные C для этого вида, средние для периодов продолжительностью 5—10 сут. Наблюдения проводились в течение лета

при температуре воды 19,8—22 °С. В популяции большей частью преобладали особи самых старших возрастных групп. Большинство полученных величин C колебалось в пределах 0,21—0,60. Для двух периодов в августе и сентябре получено $C = 1,32$. Средняя для лета суточная удельная продукция $C = 0,5$.

Brachionus rubens. Г. Л. Васильева (1968) выращивала коловратку в открытых бассейнах, используя в качестве корма микроводоросли. При 21—24 °С самки живут 4—7 сут (в среднем 5), откладывая 12—27 яиц (в среднем 15).

Удельную продукцию рассчитываем по уравнению $C = \frac{0,693}{T'}$ (см. гл. 4). Время удвоения численности T' определим как отношение производительности жизни самок к числу произведенных ими потомков. Возьмем два случая: выживает 60 и 100 % яиц. Этим методом по приведенным выше исходным данным получаем $C = 1,26 \div 2,1$.

Г. Л. Васильева (1968) рассматривает кривые увеличения наличной биомассы коловраток в бассейнах при различных условиях питания и температуры. По уравнению

$$\frac{dB}{dt} \frac{1}{B} = \frac{\ln B_2 - \ln B_1}{t_2 - t_1}$$

мы рассчитали суточную удельную скорость прироста наличной биомассы. Эта величина достигает 0,4.

Поскольку характер роста наличной биомассы сильно зависит от величины элиминации, можно лишь утверждать, что удельная продукция заведомо выше 0,4.

Brachionus calyciflorus. Л. П. Максимова (1968) приводит результаты исследования коловратки в интенсивных культурах. В качестве примера наиболее высокой скорости нарастания коловраток является увеличение биомассы от 4 до 200 мг/л за 2—3 сут, при температуре 20—24 °С. Отсюда удельная скорость нарастания наличной биомассы равна 1,3, а удельная продукция в этом примере — выше 1,3.

Удельная скорость увеличения наличной биомассы не всегда была столь высокой; при оптимальном развитии коловраток эта величина близка к 0,5. Как указано выше, удельная продукция должна рассчитываться по потенциальному росту популяции (росту без элиминации). Следовательно, среднее C этого вида в культурах выше 0,5.

B. plicatilis. В культурах при использовании микроводорослей в качестве пищи удельная скорость нарастания наличной биомассы составила 0,61—0,82 (Theilacker, McMaster, 1971). При выращивании в хемостатах максимальная удельная скорость нарастания наличной биомассы получена сходная с предыдущей (0,84), средняя — 0,52 (Droop, Scott, 1978).

Таким образом, удельная продукция этого вида в культурах в среднем выше 0,5, а иногда превышает 0,82—0,84.

Synchaeta baltica. Эта коловратка обычна в зимнем планктоне Черного моря, в условиях Севастопольской бухты максимального развития достигает, как правило, в январе при температуре воды 10 °С. Для

характеристики количественного развития вида воспользуемся данными за 1952—1953 гг., которые предоставила Т. С. Петипа:

Число, месяц	Численность, экз/м ³	Число, месяц	Численность, экз/м ³
24.XI	310	14.I	1250
08.XII	300	09.II	25
26.XII	1278	07.III	66
06.I	34 875		

В начале 1965 г. мы исследовали пробы планктона из Севастопольской бухты, чтобы установить соотношение численности яйценосных и неяйценосных самок. Это соотношение в определенной мере отражает темп размножения коловраток, так как в период интенсивной откладки яиц увеличивается доля самок с одним, а затем с двумя и тремя яйцами. 29 января в планктоне появились самки с двумя и тремя яйцами, они составили 21 % общего числа особей. 26 % самок имели одно яйцо, 53 % популяции составляли самки без яиц и молодые особи. В первую декаду февраля происходило интенсивное размножение коловраток. Затем скорость размножения снизилась. Начиная с 16 февраля самки с двумя-тремя яйцами уже не встречались. 2 марта лишь 7% особей имели по одному яйцу. Параллельно падала общая численность коловраток в планктоне.

Ниже приведены материалы, полученные в феврале 1969 г. Указана доля особей, имеющих разное число яиц (в процентах). В каждой пробе исследовано не менее 100 особей.

	Число месяца					
	12	14	18	19	20	21
Личинки и самки без яиц	90,3	74,7	60,3	69,0	71,0	73,4
Самки с одним яйцом	6,5	20,0	15,9	28,5	25,5	17,4
» с двумя яйцами	3,2	5,0	23,6	1,8	3,5	7,3
» с тремя яйцами	0	0,5	0	0,7	0	1,9

Экспериментально было установлено время эмбрионального развития, которое при температуре 10—13 °С составило около 40 ч (1,7 сут). Приведенные данные неполные, но позволяют оценить удельную продукцию коловраток. Воспользуемся для этой цели уравнениями $y_1 = \frac{F}{ND_1}$ и $C = \ln(y_1 + 1)$ (см. гл. 3). Поскольку данные о соотношении самок с разным числом яиц выражены в процентах, можно подсчитать общее число яиц, приходящееся на 100 особей (независимо от возраста). Затем при $D_1 = 1,7$ расчет y_1 сводится к делению общего числа на 170. Для января 1965 г. получаем $C = 0,36$, для февраля 1969 г.— 0,08—0,32 (в среднем 0,19).

Е. И. Студеникина (1976) рассчитала продукцию этого вида по уравнению $P = A - T$, и получила следующие результаты: в апреле $C = 0,10$, в мае — 0,317, в октябре — 0,34.

Приведенные выше материалы по коловраткам свидетельствуют, что их продуктивность при благоприятных условиях крайне высока. Высокую удельную продукцию можно ожидать у всех мелких животных,

сравнимых с коловратками по продолжительности жизни и плодовитости независимо от их таксономической принадлежности. К сожалению, у таких животных недостаточно исследована продуктивность.

Большую работу по оценке продуктивности ряда видов пресноводных коловраток провела Г. А. Галковская (1963, 1968). Использованные ею методы продукционных расчетов приемлемы (см. гл. 4), но конкретные расчеты вызывают ряд замечаний (Заика, 1972а). По нашему мнению, для исследованных видов величины C занижены.

Моногенетические сосальщики

Моногенетические сосальщики — паразиты рыб. Б. Е. Быховский (1957) рассматривает вопрос о динамике численности моногенетических сосальщиков на примере яйцекладущего *Dactylogyrus vastator* и живородящего *Gyrodactylus elegans*, паразитирующих на карпе. Биологические особенности этих червей своеобразны, оба вида отличаются друг от друга по характеру размножения и жизненному циклу. Наличие необходимых сведений по биологии их размножения (применительно к условиям водоемов европейской части СССР в летнее время) позволило Б. Е. Быховскому рассчитать нарастание численности сосальщиков при отсутствии элиминации. Приводим в сокращенном виде соответствующие данные из табл. 2 цитируемой работы,

Время, сут	Численность, экз.	
	<i>D. vastator</i>	<i>G. elegans</i>
1	1	1
10	6	8
15	31	34
20	130	142
25	760	590
30	2320	2452

Пользуясь ними, легко рассчитать удельную продукцию в виде $C = \frac{\ln N_2 - \ln N_1}{t_2 - t_1}$ для любой пятидневки (см. гл. 3). Следует проводить расчеты не от первого дня, поскольку здесь модель не отражает сложности возрастной структуры естественной популяции. Для трех пятидневок, начиная с 15-го дня, получаем следующие величины: *D. vastator* — 0,28, 0,36, 0,22; *G. elegans* — 0,28, 0,28, 0,28. Таким образом, суточная удельная продукция рассматриваемых видов моногеней в летнее время оценивается величинами 0,2—0,3. Максимальная продолжительность жизни у *D. vastator* — 20—25 сут, у *G. elegans* — 13—14.

Нематоды

Удельная продукция ряда свободноживущих морских нематод определена нами (Заика, Макарова, 1979) главным образом на основе анализа потенциального роста популяции.

Использованы экспериментальные данные по времени генерации τ_0 (время между идентичными стадиями двух последовательных поколений),

продолжительности жизни τ_m , общему числу яиц, откладываемых самкой N_{ov} .

Данные по τ_0 , τ_m и N_{ov} изученных видов представлены в табл. 6. На рис. 42 показано размерное распределение черноморских нематод по материалам «Определителя фауны...» (1968). Дефинитивные размеры от 0,5 до 5 мм имеют 85 % всех видов, т. е. рассматриваемая группа принадлежит преимущественно мейобентосу.

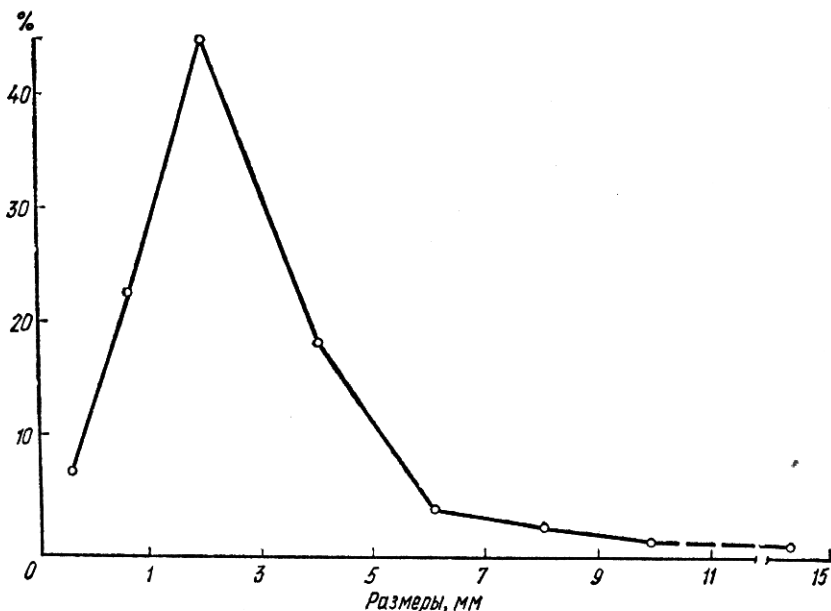


Рис. 42. Распределение черноморских нематод по дефинитивным размерам

Удельная продукция вычислена по формуле, которая используется для удельной скорости роста наличной численности:

$$C = \frac{\ln N_2 - \ln N_1}{t_2 - t_1},$$

но N_2 должно оцениваться либо при отсутствии элиминации, либо по прогрессии потенциального увеличения численности.

С целью построения геометрической прогрессии потенциального роста популяции С. Герлах (Gerlach, 1972) использовал для морских нематод о-ва Гельгоlanda: $\tau_0 = 26$ сут, $\tau_m = 36$ сут, $N_{ov} = 20$, отношение самцов к самкам равно 1. В этом случае пара нематод дает 22 потомка через 26 сут, 220 через 52 сут и 2200 — 78 сут.

Приведенное выше уравнение по этим данным дает результат: $C = 0,09$. С. Герлах (Gerlach, 1972) принял также, что нематоды дают в среднем 12 поколений в год. Приняв также определенный уровень смертности, удельную продукцию оценил величиной $C = 0,07$ в среднем для года.

Таблица 6. Развитие и размножение морских нематод в экспериментальных условиях

Вид	Температура, °С	Среднее			Литературный источник
		число яиц, экз.	время генерации, сут.	продолжительность жизни, сут.	
<i>Adoncholaimus thalassophygas</i>	20—22	17	63	78	Gerlach, Schrage, 1971
<i>Acanthonchus cobbi</i>	—	—	29	—	Тот же
<i>Chromadorita tenuis</i>	20—22	20	26	43	» »
<i>Chromadora macrolaimoides</i>	25	—	22	45	Tietjen, Lee, 1973
<i>Desmodora scaldensis</i>	7	>6	~730	603	Gerlach, Schrage, 1972
<i>Diplolaimella schneideri</i>	20—24	—	40	—	Gerlach, Schrage, 1971
<i>D. ocellata</i>	20—22	22	29	56	Тот же
» »	30	—	6	—	Hopper et al., 1973
» »	24	—	11,5	—	Тот же
» »	21	—	12	—	» »
» »	18	—	43	—	» »
<i>Diplolaimelloides oschei</i>	20—22	36	29	54	Gerlach, Schrage, 1971
<i>D. islandica</i>	20—22	22	31	50	Тот же
<i>D. sp.</i>	30	—	4,5	—	Hopper et al., 1973
» »	24	—	7	—	Тот же
» »	21	—	9,5	—	» »
» »	18	—	14	—	» »
<i>D. sp.</i>	12	—	30	—	» »
<i>Enoplus paralittoralis</i>	28	—	21	—	» »
» »	24	—	22	—	» »
» »	21	—	41	—	» »
<i>Euchromadora gaulica</i>	—	—	35	—	Gerlach, Schrage, 1971
<i>Halichoanolaimus robustus</i>	7	—	>730	855	Gerlach, Schrage, 1972
<i>Halipectes dorsalis</i>	30	—	27	—	Hopper et al., 1973
» »	24	—	34	—	Тот же
» »	21	—	70	—	» »
» »	18	—	112	—	» »
<i>Monhystera disjuncta</i>	20—22	16	23	33	Gerlach, Schrade, 1971
» »	17—22	37	13	61	Тот же
» »	13—15	—	15	—	» »
» »	9—12	—	17	—	» »
<i>Monhystera disjuncta</i>	7	—	22	—	Gerlach, Schrage, 1971
» »	0—2	—	77	—	Тот же
» »	-1—1	—	135	—	» »
<i>M. filicaudata</i>	20—25	8—20	24—35	—	» »
<i>M. parelengatula</i>	—	—	30	—	» »
<i>M. denticulata</i> (при 26 %)	25	18—23	10	34	Tietjen, Lee, 1972
То же	15	18—24	18	53	Тот же
» »	5	10—17	180	330	» »
<i>Oncholaimus brachycercus</i>	7	>6	180	610	Gerlach, Schrade, 1972
<i>O. oxyuris</i>	5	13,5	—	—	Heip et al., 1978
» »	10	18,5	—	—	Тот же
» »	15	34,3	152	—	Heip et al., 1978
» »	20	35,6	114	—	Тот же
» »	25	36,8	102	—	» »
<i>Oncholaimus sp.</i>	30	—	20	—	Hopper et al., 1973
» »	24	—	29	—	Тот же

Вид	Температура, °C	Среднее			Литературный источник
		число яич, экз.	время ге- нерации, сут	продол- жительность жи- зни, сут	
<i>Oncholaimus</i> sp.	21	—	39	—	Hopper et al., 1973
» »	18	—	86	—	» »
<i>Rhabditis marina</i>	33	—	1,5	—	» »
» »	30	—	2	—	» «
» »	24	—	2,25	—	» »
» »	21	—	2,5	—	» »
» »	18	—	4	—	» »
» »	12	—	8	—	» »
<i>Theristus pertenuis</i>	17—22	—	23	—	Gerlach, Schrage, 1971
» »	13—15	—	41	—	Тот же
» »	9—12	—	47	—	» »
» »	7	—	71	—	» »

Учитывая, что температура воды у о-ва Гельголанд превышает 15 °C только в течение 2,5 мес в году, а также данные табл. 6 по влиянию температуры на τ_0 , результаты расчетов С. Герлаха следует считать вполне реальными. Но их схема излишне усложнена, поскольку смертность при определении удельной продукции по прогрессии размножения оценивать не требуется.

В соответствии с данными табл. 6, $N_{ov} = 20$ примем в качестве средней величины для всех нематод. Превышение τ_m над τ_0 не имеет значения в расчетах по предлагаемой схеме. Приняв $t_2 - t_1 = \tau_0$ и

Таблица 7. Удельная продукция (C , сут⁻¹) нематод при разной температуре

Вид	Температура, °C					
	0—5	5—10	10—15	15—20	20—25	25—30
<i>Diplolaimella ocellata</i>	—	—	—	0,05	0,20	0,38
<i>Diplolaimelloides</i> sp.	—	—	0,08	0,16	0,28	0,50
<i>Enoplus paralittoralis</i>	—	—	—	—	0,08	0,11
<i>Haliplectus dorsalis</i>	—	—	—	0,02	0,05	0,08
<i>Monhystera disjuncta</i>	0,03	0,10	0,14	0,18	—	—
<i>M. denticulata</i>	0,01	0,01	0,13	0,13	0,23	0,23
<i>Rhabditis marina</i>	—	—	0,29	0,57	0,97	1,15
<i>Theristus partenius</i>	—	0,03	0,06	0,10	—	—
<i>Oncholaimus</i> sp.	—	—	—	0,03	0,07	0,11
Среднее C^*	0,02	0,05	0,10	0,10	0,15	0,23
Пределы C^*	0,01— 0,03	0,01— 0,10	0,06— 0,14	0,02— 0,18	0,05— 0,28	0,08— 0,50

* Без *Rhabditis marina*.

допустив, что популяция нематод нарастает по закону 2—20—200—2000..., с шагом τ_0 , получаем

$$C = \frac{2,3}{\tau_0}.$$

Используя это уравнение и данные табл. 6, оценим удельную продукцию отдельных видов нематод при разных температурах, используя соответствующие τ_0 и исключив данные, полученные при очень высоких температурах (Horper et al., 1973).

Результаты представлены в табл. 7. Поскольку расчеты выполнены с использованием некоторых усредненных характеристик, сравнение удельной продукции отдельных видов проводить затруднительно. В то же время очевидно, что при сходных температурах виды с малыми τ_0 обнаруживают более высокие C . Особенно велика удельная продукция у *Rhabditis magna*, которая в этом отношении сравнима с коловратками и инфузориями. В то же время для столь быстро развивающегося вида может оказаться слишком грубым усредняющее допущение, согласно которому $N_{0v} = 20$.

По указанным причинам, не подчеркивая межвидовых различий, мы вычислили средние для всех нематод величины C в отдельных температурных интервалах (табл. 7) без учета *R. magna*.

Полученные значения удельной продукции можно применить для оценки продуктивности водных нематод (смешанных сообществ этих животных), если известна температура воды. Эти же величины были использованы при анализе характера связи C с температурой.

Можно подойти к оценке C нематод и с иных позиций. В гл. 7 показана определенная количественная зависимость между C и продолжительностью жизни, общая для всех гидробионтов. Сравнивая данные табл. 6 с этой зависимостью, видим, что при 15—25 °С среднее τ_m изученных нематод составляет 33—78 дней, что соответствует $C = 0,06 \div 0,15$. При низких температурах τ_m может увеличиваться до года, и тогда имеем $C \approx 0,01$. Эти оценки в общем соответствуют приведенным выше данным (табл. 7).

Воспользуемся сведениями об индивидуальном росте нематод. Для двух видов нами рассчитана удельная скорость линейного роста, средняя для периода от вылупления до полового созревания, по индивидуальному росту (Tietjen, Lee, 1972, 1973). Получены следующие величины q_i :

	25 °С	15 °С
<i>Monhystera deniculata</i>	0,19	0,14
<i>Chromadora macrolaimoides</i>	0,15	—

Используя соотношение $q_w = 3q_i$, получаем для рассматриваемых видов $q_w = 0,42 \div 0,57$ (при 15—25 °С). К этому добавим сведения об удельной скорости весового роста *Chromadora tenuis* средней для периода от вылупления до созревания (Gerlach, 1972), которая по нашим расчетам составляет $q_w = 0,38$.

Эти средние q_w для трех видов нематод позволяют оценить удельную продукцию с учетом доли в популяции особей, не достигших половозрелости (для которых и справедливы приведенные средние q_w).

Так, если 20 % общей биомассы составляют неполовозрелые особи, а у остальных удельная продукция приближается к нулю, то для всей популяции получим $C = 0,08 \div 0,12$.

Знание репродуктивного потенциала r_m также позволяет оценить удельную продукцию. Имеются данные о величинах r_m для нематоды *Oncholaimus oxugiis* при разных температурах (Heip et al., 1978). Судя по ним, удельная продукция вида низка, но это согласуется с крупными размерами животных и большой продолжительностью жизни (табл. 6). На этом основании мы не использовали соответствующие величины при подсчете средних C для нематод. Но в гл. 8 показано, что *O. oxugiis* подчиняется тому же типу температурной зависимости C , что и другие животные.

Ознакомившись с работой, содержащей данные по τ_m и τ_0 для *Chromadogina germanica* при разных температурах (Tietjen, Lee, 1977), мы убедились, что в интервале температур 17—23 °C значения C для этого вида практически совпадают со средними величинами удельной продукции для нематод, рассчитанными нами. Но при более высоких температурах этот вид показывает отклонения, скорее всего связанные с удалением от оптимальной температурной зоны.

Приведенные материалы показывают, что нематоды имеют высокую удельную продукцию, причем последнюю можно оценивать для нематод в целом при разных температурах, пользуясь полученной усредненной зависимостью.

Олигохеты

Limnodrilus newaensis (Рыбинское водохранилище). Т. Л. Поддубная (1963) оценивает продукцию этого вида за 3 мес (с середины июня по середину сентября) как сумму прироста биомассы популяции и биомассы убывших особей. Однако расчет произведен только для одного поколения, хотя в популяции особи предыдущего поколения вплоть до августа составляет более 70 % по биомассе. Поэтому оценить общую продукцию популяции и удельную продукцию по результатам расчетов автора затруднительно.

Поскольку приведена кривая роста особей в летний период, мы рассчитали удельные приросты q_w в группах по массе:

Масса, мг	до 20	20—60	60—80	80—96
\bar{q}_w	1,10	0,040	0,020	0,004

С учетом соотношения годовиков и сеголетков средняя для лет с уточная удельная продукция теперь может быть оценена величинами $C = 0,01 \div 0,04$.

Enchytraeus albidus (в культуре). И. В. Ивлева (1953) в экспериментальных условиях получила детальные данные о росте массы особей этого вида при обильном питании и температуре 18—20 °C. Усреднив данные по скорости роста массы, мы рассчитали, что удельная скорость этого вида с возрастом снижается от 0,25 до 0,01. В природных популяциях рост этих червей менее интенсивен: по И. В. Ивлевой,

максимальная длина особей в культурах равна 4,1 см, тогда как в природе 1,2 см. Поэтому удельная продукция природных популяций этого вида, видимо, ближе к нижнему из указанных пределов q_w .

Oligochaeta gen. sp. (озера Белоруссии, оз. Белое). С. И. Гаврилов (1969) рассчитал продукции сообщества олигохет по убыли биомассы. В оз. Дривяты средняя величина C для летнего периода равна 0,038, в озерах Мясстро и Баторин средние для года суточные C 0,014—0,015, в озерах Витебского рыбзавода — 0,04—0,011. Среднее для четырех летних месяцев $C = 0,045$ (Винберг, 1971).

Е. В. Боруцкий (19396) для оз. Белое приводит годовую продукцию олигохет $P = 649,6$ кг. Средняя биомасса равна 504 кг. Отсюда получаем среднее для года суточное значение $C = 0,0035$. Сопоставив эту величину с приведенными выше для олигохет, мы предполагаем, что фактически C должно быть выше чем 0,0035.

Lumbricus terrestris. Этот вид олигохет не относится к гидробионтам и включен для сравнения. При продолжительности жизни 4—8 лет удельная продукция составляет $C = 0,001 \div 0,0015$ (Lakhami, Satchell, 1970). Эти данные вполне укладываются в установленную зависимость C от продолжительности жизни гидробионтов.

Полихеты

Ampharete acutifrons. Продукцию популяции из района о-ва Лонг-Айленд рассчитали О. Ричардс и Г. Райли (Richards, Riley, 1967). Температура в исследованном районе колеблется в пределах 0,6—21,4 °С. В популяции представлены особи от 2 до 22 мм длиной; наиболее обычными почти во всех пробах были особи средней размерной группы (7—14 мм). Наблюдается два пика размножения: весенний (основной) и осенний. Годовой коэффициент $P/B = 4,58$, откуда средняя суточная удельная продукция $C = 0,012$.

Для популяции из другого района указывается (Warwick, Price, 1975) продолжительность жизни 11 мес и $C = 0,015$.

Ammotrypane aulogaster. Средняя для года суточная удельная продукция $C = 0,0015$ (Greze, 1978).

Chatazone setosa. Средняя для года суточная удельная продукция $C = 0,002$ (Greze, 1978).

Cistenoides gaudii. В. Н. Грезе (Greze, 1978) указывает $C = 0,005$.

Harmathoe imbricata (Баренцево море, Мурман). В. Е. Стрельцов (1966) дает кривую роста массы этого вида. Средняя для года температура в районе наблюдений составляет 4,3 °С (летом поднимается до 7,5 °С). Пользуясь данными о росте массы, мы рассчитали величины g_w . Для первого года жизни среднее $q_w = 0,05$, для четвертого года — 0,001. Возрастная структура не исследована; вероятными значениями считаем $C = 0,005 \div 0,01$.

H. sarsi (Балтийское море). В. Н. Грезе (Greze, 1978) приводит для Кильского залива $C = 0,005$. В северной части моря продолжительность жизни составляет 2 года. Для двух смежных лет удельная продукция оценена величинами $C = 0,0092$ и $C = 0,0017$ (Cederwall, 1977).

Среднее значение $C = 0,0054$. Мелкие особи недоучитывались, так что удельная продукция несколько занижена.

Heteromastus filiformis. В. Н. Грезе (Grese, 1978) указывает среднее для года $C = 0,003$.

Lumbrinereis fragilis. По сведениям из того же источника, $C = 0,002$.

Nephtys hombergi. При продолжительности жизни до 3 лет удельная продукция $C = 0,005$ (Warwick, Price, 1975).

N. incisa. В. Н. Грезе (Greze, 1978) указывает $C = 0,006$.

Nereis diversicolor (побережье Дании). Е. Шмидт (Smidt, 1951) приводит кривую линейного роста этого вида, построенную по данным об изменении среднего размера особи в популяции. Поскольку основной пик размножения приходится на конец апреля — начало мая и является кратким, размерная структура популяции упрощена. Средние размеры особи возрастают от июня к сентябрю, однако их пределы широки.

По кривой линейного роста мы рассчитали удельные скорости роста массы при допущении, что $q_w = 3q_l$. В диапазоне размеров от 3,2 до 26 мм получены следующие величины:

Длина, мм	3,2—7,2	7,2—21,6	21,6—26
\bar{q}_w , сут ⁻¹	0,033	0,090	0,012

Сопоставляя пределы размеров особей в популяции с величинами q_w , можно сделать вывод, что в летний период суточная удельная продукция популяции составляет $C = 0,03 \div 0,07$.

Platynereis dumerilii (Черное море). М. И. Киселева (Kisseleva, 1971) рассчитала продукцию и годовые P/B по убыли биомассы для популяции из зарослей цистозиры. По этим данным для разных глубин получаем следующее:

Глубина, м	0,5	3	5	10
C , сут ⁻¹	0,0077	0,0160	0,0057	0,0074

Scoloplos armiger (побережье Дании). Е. Шмидт (Smidt, 1951) тем же способом, что и для *N. diversicolor*, построил кривую линейного роста этого вида. Описанным выше способом мы получили следующие величины q_w для особей разной длины:

Длина, мм	2—6	6—14	14—18
\bar{q}_w , сут ⁻¹	0,090	0,045	0,009

Понятно, что удельная продукция в летний период находится в пределах $C = 0,01 \div 0,09$.

Spiophaneus kroyeri. В. Н. Грезе (Greze, 1978) указывает $C = 0,002$.

Pectinaria californiensis. Для этого вида указывается (Banse, 1979) биомасса 7,67 ккал/м² и продукция 29,6 ккал/м² в год. Отсюда получаем $C = 0,011$.

P. coreni (Кильский залив). По В. Н. Грезе (Greze, 1978) указывает $C = 0,009$.

P. hyperborea. Продолжительность жизни 2 года, удельная продукция $C = 0,012 \div 0,013$ (Peer, 1970).

Удельная продукция всех исследованных олигохет и полихет не выходит за пределы 0,001—0,09, причем у большинства видов она не выше 0,01. Это можно объяснить тем, что рассматриваемые животные имеют обычно довольно большую продолжительность жизни. Действительно, виды, для которых указано τ_m , вполне укладываются в общую зависимость удельной продукции от продолжительности жизни, так что в случае необходимости оценивать C высших червей можно по соответствующим средним величинам.

Глава 12

УДЕЛЬНАЯ ПРОДУКЦИЯ РАКООБРАЗНЫХ

Листоногие

Daphnia pulex. Г. А. Галковская и В. П. Ляхнович (1966) провели детальное исследование продуктивности вида в прудах европейской части СССР. Кривая роста получена в экспериментах при 22 °С. Продолжительность жизни — менее одного месяца. Средняя для летнего периода суточная удельная продукция колебалась в пределах 0,21—0,45, а продуктивность вида в озерах в 3—4 раза ниже, чем в прудах.

Для озера в Канаде коэффициент размножения (b) оценивается величинами 0,06—0,08, максимальное значение — 0,15 (Prepas, Rigler, 1978). Это означает, что удельная продукция такая же.

D. cucullata. Г. А. Печень (1965) провела исследования в озерах Белоруссии со средними летними температурами 18—20 °С и нашла, что для августа $C = 0,10 \div 0,23$. Г. Г. Винберг и др. (1965) для пяти теплых месяцев в тех же озерах (мезотрофные и эвтрофные) получили среднее $C = 0,09 \div 0,095$. В этих работах, как и для предыдущего вида (отечественные исследования), продукция рассчитывалась по первому варианту графического метода.

Для Киевского водохранилища указана средняя для лета величина $C = 0,09$ (Жданова, 1970).

Показана зависимость удельной продукции (средней для относительно коротких периодов времени) от температуры воды (Печень и др., 1970; Степанова, 1971). В диапазоне температур от 5 до 21 °С удельная продукция колебалась в пределах $C = 0,07 \div 0,27$.

D. longispina. В Горьковском водохранилище продуктивность вида изучала М. А. Петрова (1967). Экспериментально определена продолжительность развития рачков при температуре 16,6—22,4 °С: эмбриональное развитие длится 2—4 сут, постэмбриональное — 5—14. Интервал между яйцекладками 2—4 сут, продолжительность жизни (в опытах) — около 24 сут. Для всех месяцев безледного периода (май — ноябрь) построены кривые роста с учетом температуры воды (полученные экспериментально данные о сроках развития пересчитывались для нужной температуры с помощью кривой Крога). Продукцию

рассчитывали с помощью первого варианта графического метода (см. гл. 4). Среднее суточное значение удельной продукции для периода май — ноябрь $C = 0,12$.

В Учинском водохранилище продукцию этого вида исследовала М. Н. Лебедева (1963). Среднее для лета суточное $C = 0,5$; по-видимому эта величина завышена.

D. hyalina (Киевское водохранилище). По Г. А. Ждановой (1970) средняя для летнего периода удельная продукция $C = 0,093$. Исследование в прудах Лондона этого вида, а также *D. magna* и *D. pulex* показало (Dupcap, 1975), что удельная продукция изменяется параллельно температуре воды, достигая $C = 0,2$ в июле — августе.

D. rosea (озеро в Канаде). Рассчитаны коэффициенты размножения (b) для периода июнь — сентябрь. Среднее значение $b = 0,25$, максимальное $b = 0,45$ (Prepas, Rigler, 1978). Такими же должны быть и величины удельной продукции для теплого периода года.

Ceriodaphnia reticulata. Г. А. Печень (1965) для озер Белоруссии приводит следующие показатели роста и развития вида, полученные при 16°C : эмбриональный период 14 сут, от рождения до достижения половозрелости — 9, от рождения до появления нового поколения — 13, период между кладками — 4 сут. У взрослых рачков длина — 0,3 мм, масса — 0,014 мг. В августе при температуре $17\text{--}23^{\circ}\text{C}$ удельная продукция составляет 0,08.

Другие исследователи указывают величины $C = 0,146$ (Бабицкий, 1968), $C = 0,022 \div 0,113$ (Шарапова, 1971).

C. pulchella (Киевское водохранилище). По Г. А. Ждановой (1970), средняя для летнего периода величина $C = 0,10$. При 14°C для этого вида удельная продукция оценивается величиной $C = 0,210 \div 0,268$ (Alimov et al., 1972).

Moina rectirostris (очистные пруды, Белоруссия). Н. М. Крючкова (1967) провела наблюдения за ростом животных при температуре $19\text{--}21^{\circ}\text{C}$. Средняя плодовитость самки составила 42,6 яйца. Продолжительность жизни рачков в экспериментах — до 20 сут. Удельная продукция рассчитана для популяций из очистных прудов. Сезон сбора исходных для расчетов данных не указан, по-видимому, материал получен летом при температуре воды около 20°C . Средняя суточная удельная продукция $C = 0,25$.

Bosmina coregoni. В озерах Белоруссии в летний период (средняя температура $18\text{--}20^{\circ}\text{C}$) среднесуточная удельная продукция равна $0,14\text{--}0,15$ (Печень, 1965). Для Горьковского водохранилища М. А. Петрова (1967) в период май — ноябрь получила $C = 0,09$, Г. А. Жданова (1969) в условиях Киевского водохранилища получила среднее для пяти летних месяцев суточное $C = 0,10 \div 0,15$. По ее данным, продолжительность жизни особей в лабораторных условиях составляет 27—36 сут. По материалам Г. А. Печень (1965), при 17°C для этого вида характерны следующие показатели: эмбриональный период равен 2,7 сут, от вылупления до половозрелости — 5,9, от вылупления до появления нового поколения — 8,6, период между кладками — 2,7. При температуре от 15 до 21°C удельная продукция колеблется в пределах $0,064\text{--}0,14$ (Печень и др., 1970).

B. longirostris (Киевское водохранилище). Г. А. Жданова (1969) исследовала рост вида в экспериментальных условиях при температуре воды 11—19 °С. Получены следующие величины (в сутках): эмбриональное развитие — 2—3, период полового созревания — 3—4, интервал между яйцекладками — 2—3, продолжительность жизни — 20—25. Вид появляется в планктоне в марте — апреле, максимум численности — в мае. В первой половине июля выпадает из планктона и вновь появляется в конце августа. Наибольшая численность наблюдается при 17—19 °С. Продукция рассчитана первым вариантом графического метода. Среднее для пяти теплых месяцев $C = 0,14 \div 0,15$. В мае получено $C = 0,22$.

Chydorus sphaericus. В озерах Белоруссии, по Г. А. Печень (1965), при 17 °С для вида характерны следующие показатели скорости роста и развития: эмбриональный период — 2, 3 сут, от вылупления до половозрелости — 5, 8, от вылупления до появления нового поколения — 8,1, период между кладками — 2, 4. Средняя для лета суточная удельная продукция — $C = 0,13 \div 0,20$.

М. А. Петрова (1967) установила, что продолжительность жизни рачков в опытах при 18—23 °С равна приблизительно 22 сут. В Горьковском водохранилище в августе вид достигает максимальной численности и биомассы. Максимальная суточная удельная продукция наблюдается в сентябре: $C = 0,33$. Средняя для семи теплых месяцев (май — ноябрь) величина $C = 0,19$.

Eurycercus lamellatus (оз. Нарочь, Белоруссия). По данным П. Г. Петровича и Нгуен Чонг Нье (1971), дефинитивная масса рачков равна 0,22—0,27 мг, продолжительность жизни (данные разных авторов) при 15—18 °С — 25 сут, при 20 °С — 11,4—38. Средняя для периода июнь — август удельная продукция $C = 0,17$.

Diaphanosoma brachyurum. В Киевском водохранилище (Жданова, 1970) летом средняя удельная продукция $C = 0,11$. Для других водоемов $C = 0,13 \div 0,21$ — озера Белоруссии, август, температура воды 17—23 °С (Печень, 1965); $C = 0,016 \div 0,3$ при 15—21 °С (Печень и др., 1970); 0,019—0,179 (Бабицкий, 1968); $C = 0,417$ (Гламазда, 1972).

Simoccephalus vetulus. В. М. Садырин (1977) экспериментально определил линейные приросты и рассчитал для водоема-охладителя Горьковской ГРЭС удельную продукцию вида: в июле (26 °С) и средней массе особи (ω) 0,16 мг $C = 0,23$; в сентябре при 22 °С и массе $\omega = 0,36$ мг — 0,18.

Sida crystallina. В. М. Садырин (1977) провел те же исследования, что и для предыдущего вида. Так, в июле (26 °С) при $\omega = 0,41$ мг $C = 0,14$; в сентябре (22 °С) при $\bar{\omega} = 0,49$ мг $C = 0,09$.

Penilia avirostris (Черное море). По данным Е. В. Павловой (1959), интенсивное развитие рачков в Севастопольской бухте происходит в августе. В конце августа — начале сентября наблюдается максимальная численность (более 2 тыс. экз/м³) при температуре воды 19—22 °С. В конце сентября количество рачков в планктоне значительно уменьшается (до 20 экз/м³), в октябре пенилии исчезают из планктона. В период максимального развития популяция на 40—60 % состоит из молоди (длина 0,49—0,56 мм). Партогенетические самки достигают размеров

0,91—0,98 мм и дают в этот период в среднем по 8 яиц. К осени количество яиц в выводковых камерах рачков снижается до 3—4. Таким образом, пенилии развиваются в планктоне только в течение 3—4 мес в году. В остальное время встречаются покоящиеся яйца. Максимальная продолжительность жизни составляет около 20—25 сут.

Удельную продукцию пенилий рассчитывал В. Н. Грезе (1967), используя второй вариант графического метода: $C = 0,188$.

Из листоногих изучены представители отряда ветвистоусых (Cladocera), в первую очередь из семейства Daphnidae. Для всех 15 рассмотренных видов характерны сходные величины удельной продукции: при летних температурах в водоемах зоны умеренного климата $C = 0,10 \div 0,20$ в расчете на теплый сезон. Когда удельная продукция определяется для коротких периодов, обнаруживается большой диапазон изменчивости. Соответствующие величины C не очень характерны для изучаемых видов, но показывают, что у короткоживущих сезонных форм удельная продукция подвержена частой изменчивости и не является устойчивой (речь идет не столько об амплитуде изменений, сколько именно о частоте колебаний).

Сравнивая ветвистоусых с другими группами животных, следует признать их весьма продуктивными, так как для многоклеточных удельная продукция их относительно высока. Это объясняется прежде всего малой продолжительностью жизни (при летних температурах, как правило, менее месяца).

Как показывают данные Г. А. Печень и А. П. Кузнецовой (1966) (см. рис. 4), большой вклад в продукцию кладоцер осуществляется за счет размножения. Его высокий потенциал (см. рис. 32) способствует значительной удельной продукции и увеличению частоты ее колебаний, как и у других организмов, способных к «вспышкам» развития.

Благодаря быстрой реакции на сдвиги не только скорости роста, но и характера возрастной структуры популяции на изменения в окружающей среде, кладоцеры в относительно короткие сроки обнаруживают четкую зависимость удельной продукции от основных переменных среды.

Жаброноги

Artemia salina. Рост и размножение артемии изучены Н. Н. Хмелевой (1968) при 24,5—25,5 °С и солености 74‰. При общей продолжительности жизни 130 сут индивидуальный рост длится 30 сут. Кривая роста массы описана по Берталанфи (уравнение 43).

Подставив в уравнение (80) необходимые числовые величины из (43), получим характер изменения удельной скорости роста массы с возрастом:

Возраст, сут	5	10	15	20	25
q_w , сут ⁻¹	0,49	0,21	0,12	0,07	0,05

Даже к концу периода роста удельная скорость роста массы довольно высока. Поэтому в тех случаях, когда в популяции преобладают по

биомассе молодые особи, удельная продукция (при рассматриваемых температуре и солености) может превышать $C = 0,1$.

Следует также учесть, что к 30-м суткам артемия теряет 0,22 мг (в сухой массе) личиных шкурок, что составляет половину дефинитивной массы рачка ($w_m = 0,45$ мг сухой массы). Общая продукция за 30 сут составляет около 67 мг сухой массы и, если разделить продукцию на среднюю массу особи (0,22 мг) и на число дней роста, получим индивидуальную удельную продукцию, усредненную для всего периода роста: $C = 0,10$.

В возрасте 30 сут артемия перестает расти, но к продолжающимся личинкам прибавляется размножение — то и другое дает заметный вклад в продукцию. По расчетам Н. П. Макаровой (1972), в возрасте 30—40 сут артемия производит 0,48 мг продукции (в сухой массе). Следовательно, в этот период (и позже), разделив продукцию на массу особи и длительность периода, для прекративших рост животных получим $C = 0,10$.

Столь высокий уровень удельной продукции для животных с продолжительностью жизни 130 сут может наблюдаться только в периоды оптимального питания и при температуре около 25 °С, когда доля общей продукции за счет размножения велика и в популяции преобладают молодые особи.

Для популяции жаброногов подобная среднегодовая удельная продукция в естественных условиях не достижима, в чем убеждают материалы по следующему виду.

Parartemia zietziana (соленые озера Австралии). В двух озерах брали пробы ежемесячно в течение двух лет (Marchant, Williams, 1977). На основе анализа размерного состава животных разделили на отдельные группы и определили размерно-массовые отношения. По приростам и плотности популяции нашли продукцию для каждой из групп. Зарегистрировано появление двух поколений в течение года. По приведенным данным мы рассчитали среднее по всем группам значение удельной продукции. Для двух озер получаем среднегодовые значения $C = 0,006$ и $0,011$.

Можно предположить, что для естественных популяций предыдущего вида удельная продукция (в среднем для года) сходна с приведенными величинами.

Веслоногие

Гарпактикоида

Первая оценка удельной продукции этих ракообразных (Заика, 1972а) была основана на лабораторных данных по росту двух черноморских видов *Tisbe furcata* и *Dactylopodia* sp. при 19—20 °С. Кормом служили диатомовые водоросли. Усреднив приросты массы двух вместе взятых видов, получили удельные скорости роста массы для крупных этапов жизненного цикла (табл. 8).

А. Ф. Пастернак (1976) исследовала линейный рост черноморской *T. furcata* при разных температурах в пределах 21—27 °С; наивысшая

скорость роста наблюдается у первой копеподитной стадии. Используя материалы по росту рачков при 22—24 °С и 25—26 °С, а также соотношение $q_w = 3q_l$, мы рассчитали удельные скорости роста массы (табл. 8).

Применив q_w и данные по возрастной структуре смешанной популяции гарпактицид, обитающих на черноморской водоросли цистозире вблизи Севастополя, для летнего периода получаем $C = 0,15 \div 0,30$, в среднем $C = 0,25$ (Zaika, Makarova, 1980).

С целью оценки удельной продукции был использован подход, аналогичный примененному для нематод (Zaika, Makarova, 1979). По матери-

Таблица 8. Удельные скорости роста массы гарпактицид (сут⁻¹) при различной температуре

Стадия	Tisbe+Dactylo- lopodia (Zaika, 1972a)	Tisbe (Пастернак, 1976)	
	19—20 °С	22—24 °С	25—26 °С
Науплиусы	0,82—1,00	0,7	1,2
Копеподиты	0,40—0,90	0,5	0,8
Взрослые особи	0,10—0,15	—	—

алам разных авторов (Грига, 1960; Fava, Luparelli, 1972; Пастернак, 1976), для модельной популяции гарпактицид при 22—26 °С было принято, что самка достигает зрелости в возрасте 10 сут и затем откладывает по 10 яиц за каждые 1,5 сут, всего — 40. Для упрощения приняли, что все яйца откладываются сразу в возрасте 13 сут, т. е. $\tau_0 = 13$, $N_{ov} = 40$.

Эти усредняющие допущения приводят к величине $C = 0,23$ (при 22—26 °С), что совпадает с полученной другим способом.

С понижением температуры удельная продукция гарпактицид, видимо, быстро снижается. Например, при 17—18 °С *T. furcata* созревает через 19 сут (Пастернак, 1976). Добавив 4 дня на производство двух кладок, получаем $\tau_0 = 23$ и $C = 0,13$. Судя по результатам длительных опытов с *T. clodiensis* (Fava, 1972), $\tau = 25$ при 18 °С и $\tau_0 = 33$ при 15 °С. Для принятой модельной популяции получаем соответственно $C = 0,1$ и $0,08$.

Все полученные величины C нанесены против соответствующих температур на рис. 40 и показаны величины удельной продукции, рассчитанные нами (Zaika, Makarova, 1980) по данным авторов (Gillet, Guérin, 1975; Gaudy, Guérin, 1978).

Несмотря на недостоверность отдельных оценок, общее расположение точек позволяет судить о характере зависимости удельной продукции гарпактицид от температуры. Ориентировочно проведенная по точкам линия показывает, что с изменением температуры удельная продукция этих ракообразных изменяется резко и при 20—25 °С заметно превышает таковую нематод.

На основе приведенных материалов можно, вплоть до получения более детальных сведений, использовать ожидаемые при разных температурах величины удельной продукции гарпактицид:

T °С	5	10	15	20	25
C , сут ⁻¹	0,04	0,09	0,15	0,23	0,34

Циклопоида

Cyclops scutifer. Для водоемов европейской части СССР указаны следующие величины удельной продукции этого вида: 0,011 (Носова, 1970; Иванова, 1973), 0,022—0,040 (Alimov et al., 1972).

Cyclops sp. (оз. Дривяты, Белоруссия). В «Методах определения продукции...» (1968, раздел 5.2.1) приведен расчет удельной продукции этого вида по материалам, собранным в августе (температура воды 18 °С). Продолжительность эмбрионального развития составляет 2,6 сут, длительность науплиальной стадии — 10,2, копепоидитной — 12,8 сут. Живут рачки около месяца. Среднее для августа суточное $C = 0,12$.

C. leuckartii (оз. Байкал). Среднегодовая температура в зоне обитания рачков равна 4 °С. В этих условиях время развития науплиальных и копепоидитных стадий велико — около 160 сут. Самка продуцирует в среднем 400 яиц. Соотношение полов 1 : 1. Максимальная продолжительность жизни — около 10 мес. В среднем за год в 1 м³ насчитывается 750 науплиусов, 1200 копепоидит и 240 взрослых рачков.

Эти данные были использованы для расчета удельной продукции с помощью второго варианта графического метода. В качестве средней для года суточной величины В. Н. Грезе (1967а) указывает $C = 0,023$.

Mesocyclops leuckartii. По Л. А. Степановой (1971), удельная продукция этого вида при 5 °С составляет $C = 0,044$, с увеличением температуры величина C растет, и при 19—20 °С достигает 0,15—0,17. Другие исследователи приводят величины $C = 0,063$ (Петрова, 1967), $C = 0,076$ (Шарапова, 1971).

Oithona minuta (Черное море). Массовая круглогодичная форма в прибрежной зоне моря. Длина взрослых рачков составляет 0,4—0,7 мм. Играют большую роль в питании личинок пелагических рыб. Согласно расчетам В. Н. Грезе и др. (1968), средняя для лета суточная величина $C = 0,11 \div 0,14$.

O. similis (Черное море). Холодолюбивый вид. По результатам исследования популяции в прибрежной зоне моря В. Н. Грезе и др. (1968) приводят для летнего периода $C = 0,07 \div 0,13$.

Каланоида

Diaptomus gracilis. Для этого вида указываются (Banse, 1979) следующие величины: $B = 1,75$ ккал/м², $P = 52$ ккал/м² год. Отсюда получаем $C = 0,081$.

Eudiaptomus gracilis. По М. Б. Ивановой (1973), при 16 °С вид имеет удельную продукцию $C = 0,092$.

E. graciloides. М. А. Петрова (1967) приводит $C = 0,028$. При 21 °С удельная продукция составляла 0,079 (Печень и др., 1970), при 14 °С — 0,033—0,069 (Alimov et al., 1972). Л. А. Степанова (1971) в рамках одного исследования сравнила значения C при разных температурах: при 5 °С удельная продукция составила 0,046, при 19—20 °С возросла до 0,11.

Limnocalanus macrurus. Для этого вида указываются (Banse, 1979) следующие величины: $B = 0,48$ ккал/м², $P = 1,30$ ккал/м² в год; отсюда $C = 0,0074$.

L. johanseni (озеро на Аляске). По материалам Г. Комита (Comita, 1956), рачки живут полгода, а зимой погибают. Зимуют только яйца. Вылупление происходит в июле при таянии льда. Через 16 сут самки достигают половозрелости. Максимальная температура воды в озере (в августе) 10,5 °С. Размножение рачков начинается в первой половине сентября и продолжается полтора месяца. Средняя для 2,5 мес удельная продукция этого вида 0,03 (Грезе, 1967а).

По материалам Г. Комита (Comita, 1956) мы построили кривую роста массы рачка. Поскольку возрастная структура популяции упрощена, ее продукцию легко рассчитать по убыли, пользуясь кривыми роста и выживания. Для 5,5 мес, в течение которых живут рачки, мы получили среднюю продукцию 1930 мг/м³ (в сырой массе) при средней биомассе 600 мг/м³. Средняя для этого периода суточная удельная продукция $C = 0,019$.

Calanus finmarchicus. М. М. Камшилов (1958) рассчитал продукцию этого вида по материалам из Баренцева моря (Восточный Мурман). Расчет проведен по убыли биомассы. Температура воды в зоне обитания рачков не превышала 5—8 °С. Массовое размножение наблюдается весной, пик численности популяции приходится на середину мая. Далее происходит увеличение средней массы рачков за счет роста и падения численности популяции в результате элиминации. Такая упрощенная структура популяции позволяет оценить годовую продукцию по убыли биомассы. Максимальная продолжительность жизни рачка — около 10—12 мес. Средняя для года удельная продукция $C = 0,019$.

П. Крисп (Crisp, 1975) оценивает годовой P/B калянуса величиной 7, что соответствует удельной продукции $C = 0,019$.

C. plumchrus. Удельная скорость роста массы оценивается у разных стадий следующими величинами: науплиусы $q_w = 0,14$, копепоидиты I—III стадий — 0,035 (Parsons et al., 1969). Соответственно, если в популяции преобладают по биомассе животные не старше III копепоидитной стадии, то удельная продукция будет находиться в указанных выше пределах.

C. helgolandicus. По данным Т. С. Петипа (1967), в Черном море этот вид обитает в слое воды от 5 до 150 м, в пределах которого совершает четкие суточные миграции. Температура воды в зоне обитания рачка составляет 6—15°С. Рост близок к параболическому. Т. С. Петипа произвела производственные расчеты, выразив все величины в калориях. Средняя для лета удельная продукция $C = 0,14$.

Этот же вид у берегов Калифорнии в апреле — сентябре имел $C = 0,11 \div 0,16$ (Mullin, Brooks, 1970).

Calanoides acutus. Полевые материалы по антарктической популяции послужили основой для моделирования популяции этого вида на ЭВМ (Воронина и др., 1980). В соответствии с моделью, годовой $P/B = 4,5$, откуда получаем $C = 0,012$.

Paracalanus parvus (Черное море). Круглогодичный вид встречается до 150—175 м, но предпочитает поверхностные слои. Наиболее интенсивное размножение наблюдается весной и в начале лета. Анализ многолетних данных позволяет оценить суточную удельную продукцию, среднюю для летнего периода, величинами $C = 0,08 \div 0,09$ (Грезе и др., 1968).

Pseudocalanus elongatus (Черное море). Холодолобивый вид, обитает при температуре 6—15 °С. Совершает суточные вертикальные миграции. Размножается в течение всего года, наиболее интенсивно — зимой и весной, дает 5—6 генераций в год. В. Н. Грезе и др. (1968) по средним многолетним данным указывают для летнего периода $C = 0,14 \div 0,17$.

Calanipeda aquae-dulcis (Азовское море). Для летнего периода удельная продукция оценена величинами $C = 0,10 \div 0,20$ (Заика, Мало-вицкая, 1967). Позже на более обширных материалах было показано (Маловицкая, 1973), что удельная продукция вида в разные сезоны изменяется в пределах 0,01—0,26, среднее для года значение $C = 0,07$.

Е. И. Студеникина (1976) рассчитала продукцию по уравнению $P = A - R$ для отдельных возрастных групп. Взрослые калянипеды, по этим расчетам, имеют «индивидуальную удельную продукцию» C в апреле 0,088, мае — 0,014, июле — 0,013. У копепоидитных стадий в разные месяцы теплого сезона $C = 0,03 \div 0,23$, у науплиусов — 0,11—0,37.

Acartia clausi (Черное и Азовское моря). В Черном море вид размножается круглый год. В. Н. Грезе и Э. П. Балдина (1964) различают семь генераций этого вида в течение года. Наиболее интенсивное размножение происходит в весенне-летний период (май — июнь). Августовская генерация развивается около 30 сут (вода 23,5 °С). Экспериментальные материалы по развитию стадий, полученные при 20 °С, были использованы для построения кривых роста массы в разные сезоны (с помощью температурных поправок по кривой Крога). Самка дает 15 кладок по 16 яиц.

Гидрологическое лето (длительность 127 сут) характеризуется средней температурой 21 °С. Средняя для этого периода численность различных стадий вида в 1960—1961 гг. была: науплиусы — 730 экз/м³, копепоидиты — 406, взрослые — 173. Многолетние колебания удельной продукции в летний период ограничиваются пределами $C = 0,12 \div 0,17$, среднее для года значение — 0,087 (Грезе и др., 1968; Greze, 1978). Т. С. Петипа (1967) в условиях открытого моря для июня нашла $C = 0,22$.

В Азовском море средняя для года удельная продукция, на основе применения второго варианта графического метода $C = 0,063$ (Маловицкая, 1973). Расчет продукции в виде $P = A - R$ (Студеникина, 1976) приводит даже для взрослых раков к величинам $C = 0,076 \div 0,22$.

A. tonsa (Атлантический океан, Чезапикский залив). Для этого вида указывается весьма высокая суточная удельная продукция: $C = 0,5$ (Greze, 1978).

Centropages kroyeri (Черное и Азовское моря). Теплолюбивый вид. В Черном море развивается в планктоне с мая по октябрь. Максимальная численность — в августе. Температура воды в период жизни вида в планктоне находится в пределах 15—23 °С. Продолжительность науплиального периода при этих температурах равна 10 сут, копеподитного — 27, взрослой стадии — 58. Перечисленным стадиям соответствуют средние массы: 0,0006, 0,008 и 0,05 мг. В. Н. Гресе и др. (1968) в результате анализа многолетних материалов, собранных в районе Севастополя, установили изменения суточной удельной продукции по годам и сезонам. Средняя для летнего периода (при 21 °С) суточная удельная продукция составляет $C = 0,09 \div 0,115$, — для лета $C = 0,133$ (Grесе, 1978).

Для популяций из Азовского моря характерны средние для лета величины $C = 0,09 \div 0,15$ (Зайка, Маловицкая, 1967); позже, по летним данным, получено среднее для лета значение $C = 0,08 \div 0,09$ (Маловицкая, 1973). Е. И. Студеникина (1976), основывая расчеты на соотношении $P = A - R$, оценивает индивидуальную удельную продукцию взрослых рачков величинами: в мае $C = 0,061$, в июле $C = 0,051$. В период апрель — октябрь у копеподитных стадий $C = 0,027 \div 0,23$ у науплиусов $C = 0,11 \div 0,37$.

C. typicus (Средиземное море). Средняя для года суточная удельная продукция популяции этого вида, обитающей в верхнем 50-метровом слое, составляет $C = 0,05 \div 0,08$ (Razouls, 1972).

Epischura baicalensis (оз. Байкал). Средняя для года суточная удельная продукция, по расчетам В. Н. Гресе (1967а), сделавшего ряд допущений для построения кривых роста массы и продукции особи, равна 0,027.

Более детально продуктивность вида изучена Э. Л. Афанасьевой (1968, 1975). Развитие рачков зимнего поколения происходит при средней температуре 2,61 °С, летнего — при 4,97 °С. В этих условиях науплиусы развиваются в течение 90 сут. Продолжительность копеподитной стадии — 90 сут, взрослые рачки живут 180. Среднее число яиц в яйцевом мешке самки — 22, интервал между кладками — 20 сут, продолжительность эмбрионального развития — 20 сут. Максимальная продолжительность жизни — около 7 мес. Э. Л. Афанасьева (1968) провела расчеты разными способами и указала среднее для года значение удельной продукции $C = 0,022 \div 0,031$; позже (Афанасьева, 1975) в качестве средней величины приводит $C = 0,042$.

Mormonilla minor (Средиземное море). В. Н. Гресе (1967б) построил кривую роста по смещению пиков на графиках возрастной структуры. Рачки обитают на глубинах до 300—500 м при 13—17 °С и, по оценке автора, имеют продолжительность жизни более года. Суточная удельная продукция оценивается величинами $C = 0,004 \div 0,005$.

Haloptilus longicornis (Средиземное море). В. Н. Гресе (1967б) для этого вида, по экологии близкого к предыдущему, тем же способом оценил удельную продукцию величинами $C = 0,004 \div 0,005$.

Усоногие

Balanus balanoides. X. Мур (Moore, 1934) привел данные о росте баянусов, выраженные в единицах объема, и сведения о возрастной структуре популяции. Сравниваются три района (54° с. ш., 49° с. ш., 60° с. ш.), St. Malo (49° с. ш.), Herdla (60° с. ш.), причем показано, что наиболее быстрый рост происходит в районе 60° с. ш.

X. Мур не указывает продолжительность жизни, хотя по материалам видно, что она не менее 4 лет. В. В. Кузнецов (1960) указывает, что этот вид на Мурмане живет до 13—14 лет, в Белом море — 10—13 (встречаются особи возраста 18—25 лет), в Бельгии — 7—13, а в Норвегии только 2 года.

При продукционных расчетах мы приняли, что удельный вес животных не изменяется, это позволяет пользоваться данными, выраженными и в единицах объема.

Удельная продукция рассчитана для животных из самой верхней части зоны обитания в районе 54° с. ш., для возрастной структуры, наблюдавшейся 2 июня 1932 г. (особи длиной более 7 мм составили 73 % общей численности). При расчетах интервалы размерных классов были укрупнены против оригинала. Получено $C = 0,0022$.

B. improvisus (Черное море). Согласно И. А. Кузнецовой (1974), продолжительность жизни составляет около 270 сут, редко — до 2 лет. По данным об относительных приростах в море $C = 0,015$, с учетом личинных шкур — 0,020.

Равноногие

Asellus aquaticus. В озерах Белоруссии, по данным И. П. Арабиной (1968), средняя для года суточная удельная продукция этого вида $C = 0,012$. В озерах Швеции особи с продолжительностью жизни 1—2 года имеют $C = 0,005$ (Andersson, 1969).

Idotea baltica basteri (Черное и Азовское моря). Суточная удельная продукция, средняя для летнего периода (при 20°C) в разных районах черноморского побережья, составляет (с учетом экзувиев и продукции за счет размножения): у Карадага 0,154, у Батуми — 0,094, у Севастополя — 0,061, на участке Сухуми — Геленджик — 0,094 (Хмелева, 1973). Продолжительность жизни — около года.

Т. А. Лукашева (1979) исследовала продуктивность животных в экспериментальных популяциях при 20°C . Рачки из Черного моря в опытах (соленость 18 ‰) показали удельную скорость роста массы для неполовозрелых особей $q_w = 0,0360$, средних возрастов — 0,0055, старших — 0,0024. Суточная удельная продукция при 20°C $C = 0,0064$.

Рачки из Азовского моря в опытах при 6 ‰ и 20°C показали удельную продукцию на 40 % выше.

I. ochotensis (Японское море). По В. М. Стрельниковой (1975), в заливе Посьет размножение этих рачков происходит с апреля по сентябрь, наблюдается две генерации в год. Половозрелость достигается при массе 121 мг, сырая масса яйца — 0,16. Общая масса отложенных самкой яиц составляет 430 мг, что в 4 раза больше массы самки. Общая масса

сброшенных неполовозрелым рачком экзувиев близка к его собственной массе. Удельная скорость роста массы снижается в ходе отогенеза с 12 до 0,2 %.

Для летней популяции (20 °С) отношение суммарной ассимилированной за сутки пищи (A) к биомассе выражается величиной $A/B = 0,070$, при $\bar{w} = 36,4$ мг. Этой массе соответствует $K_2 = 0,44$. Умножив A/B на K_2 , получаем приблизительную оценку характерной для лета удельной продукции $C = 0,03$. Заметим, что если использовать $K_2 = 0,3$, свойственное особям массой более 125 мг, тем же методом получим $C = 0,021$, т. е. результат изменяется незначительно.

Судя по удельным скоростям роста, полученная величина C соответствует q_w животных крупных, прекращающих развитие. Это объясняется преобладанием в рассматриваемой популяции старших возрастных групп.

Cymodocce acuta (Японское море). Элементы энергетического баланса изучены В. М. Стрельниковой (1975). Самки размножаются по достижение массы 62 мг, размножение длится с апреля по сентябрь. Рачки дают две генерации в год. Общая масса отложенных самкой яиц составляет 220 мг, что вдвое превышает ее массу. Удельная скорость роста массы по мере развития рачков снижается с 9 до 0,7 %.

Удельная продукция оценена нами тем же способом, что и для предыдущего вида. В данной популяции также преобладали старшие возрастные группы. Имеем $A/B = 0,033 \div 0,037$ при $\bar{w} = 50 \div 51$ мг. При $K_2 = 0,48$ получаем $C = 0,016 \div 0,018$.

Synisoma capito (Черное море). Продукция рассчитана Е. Б. Маккавеевой (1979) по убыли биомассы. Средняя суточная удельная продукция $C = 0,024$.

Разноногие

Gammarus lacustris (оз. Севан, озера Прибайкалья). По материалам А. К. Маркосяна (1948), гаммарус в оз. Севан заселяет главным образом литоральную область, ограниченную изобатой 15 м. Температура воды максимальна в июле — августе и не превышает 20 °С. Гаммарус размножается во всей области распространения. Основная часть половозрелых самок имеет длину 9—10 мм. Яйценошение происходит с апреля по октябрь. В конце мая 88 % половозрелых самок имеют яйца. С первой половины июня начинается выход молоди из выводковых камер. Количество яиц колеблется от 2 до 19. За весь период размножения основная масса гаммарусов дает до четырех генераций. В популяции постоянно преобладают молодые особи. В среднем за год половозрелые экземпляры составляют 33,6 % общего числа. Биомасса гаммарусов в течение года сильно варьирует, максимум наблюдается в апреле, минимум — июле. Максимальная продолжительность жизни — два года.

А. К. Маркосян (1948) исследовал также рост гаммаруса и произвел расчет средней за год суточной удельной продукции $C = 0,0055$.

М. Ю. Бекман (1954) произвела глубокое исследование биологии

гаммаруса на материале из ряда прибайкальских озер. В оз. Старом (пойма Ангары) температура воды летом повышается до 20—22 °С. В этих условиях откладка яиц начинается во второй половине апреля, а развитие продолжается месяц. В июне самки откладывают яйца второго помета, а августе — сентябре основная их часть погибает. Таким образом, продолжительность жизни не превышает 14—15 мес (очень редки особи возраста двух лет). В оз. Старом средняя для года суточная удельная продукция гаммаруса $C = 0,0082$.

Gammarus pulex (водоемы Дании). Продолжительность жизни — 2 года. Продукция за год составила 4—7 г сухой массы на 1 м² (Iversen, Jessen, 1977). Удельная продукция разных групп была в пределах $C = 0,003 \div 0,009$.

G. aequicauda (Черное море). Солоноватоводный вид, обитает в эстуариях. Удельную продукцию определили И. И. Грезе и В. Н. Грезе (1969), обозначив этот вид как *G. locusta*. Позже было уточнено название и получены новые сведения по биологии и продукции (Грезе, 1977).

Продолжительность жизни — не более 7—8 мес. Самка размножается не менее 10—15 раз и дает до 1000 потомков. При массе взрослой самки 50 мг общая масса 1 тыс. отложенных яиц составляет около 114 %. Максимальная длина самки равна 15 мм, масса (с яйцами) — 88 мг. Наиболее интенсивный рост наблюдается летом при солености 4 и 16 ‰. Половозрелость наступает в возрасте 40—50 дней зимой, 27—38 — летом. Судя по изменениям размерного состава популяции, первая генерация года появляется в мае, вторая — в августе — сентябре, третья — в ноябре — декабре.

Изучена скорость роста массы в теплый и холодный сезоны. Суточная удельная продукция C в летний период равна 0,050, в зимний — 0,030, в среднем для года — 0,042.

G. insensibilis (Черное море). По данным И. И. Грезе (1977), этот вид, как и предыдущий, является теплолюбивым, размножающимся в течение всего года. У обоих видов показана наибольшая плодовитость среди изученных в продукционном отношении черноморских амфипод и, соответственно, наивысшие величины C .

Пик размножения отмечен в мае — июне, второй — зимний. Самки достигают длины 16—17 мм. Летнее поколение созревает в возрасте до 40 дней при длине 4,8—6,5 мм. Половозрелая самка размножается почти непрерывно и дает до 17 пометов за 6—7 мес, откладывая 1200 яиц, что составляет около 170 % массы тела. Продолжительность жизни составляет 8—10 мес. За время жизни самка линяет до 40 раз, самцы — до 25. Изучены линейный и массовый рост рачков, изменения размерного состава популяции. Удельная продукция летом — 0,048, зимой — 0,017, в среднем для года — 0,035.

Gammarellus carinatus (Черное море). По данным И. И. Грезе (1977), рачок обитает в зимне-весенний период среди водорослей в прибойной зоне, где проводит 5—6 мес. Холодолобив, в начале мая с повышением температуры до 14 °С уходит на глубины, где и держится до ноября при 7—8 °С. Размножается зимой. Максимальная длина самок 17,5 мм. Инкубационный период при 9—10 °С длится 40—45 сут. Половозрелость

наступает у самцов на 7—8 мес жизни, у самок — на 1—2 мес позже. Наибольшая масса самки с яйцами достигает 103 мг. Живут рачки немногим более года. Изучены рост и размерная структура популяции. Средняя для года удельная продукция $C = 0,008$.

Pontogammarus robustoides (низовья Дона). Ц. И. Иоффе и Л. П. Максимова (1968) привели материалы по изменению возрастной структуры популяции от весны к осени. Пользуясь этими данными, мы построили кривую линейного роста рачков первого (майского) поколения, затем — кривую роста массы с привлечением зависимости массы от длины. Рост выражается следующими цифрами:

Возраст, сут	20	30	40	50	60	70	80	120	150
Масса, мг	0,4	2,1	8,0	15,0	27,0	38,0	46,0	71,0	85,0

Максимальная продолжительность жизни — 14 мес. По данным за 15 мая, популяция состояла только из взрослых особей длиной 14—19 мм, соответствующее $C = 0,005 \div 0,007$, а 9 июня преобладали особи с длиной 2—4 мм, но было много экземпляров годовичного возраста. По данной структуре популяции $C = 0,008$. К 8 июля исчезли особи годовичного возраста, в это время $C = 0,056$. При возрастной структуре, зарегистрированной 8 сентября, $C = 0,03$. Средняя для года суточная удельная продукция, по нашим расчетам, составила $C = 0,018 \div 0,020$.

Pontoporeia affinis. В. Н. Грезе (1951, 19676) дал анализ продуктивности этого вида, используя разработанный им метод расчета по убыли биомассы. В Енисее его продолжительность жизни достигала 14 мес (температура летом не поднималась выше 20,5 °С). Популяция имеет простейшую структуру, поскольку происходит только в течение одного краткого периода (весной). Для Енисея (р-н Дудинки) $C = 0,0094$.

В оз. Таймырском при более низких температурах рачки живут до 27 мес, $C = 0,0052$. В Карском море $C = 0,001$.

К. Н. Кузьменко (1969) рассчитал продукцию рачка в оз. Красном (Карелия). Температура воды здесь выше, чем в низовьях Енисея, и составляет в среднем для года 7,5—7,7 °С. Рачки отличаются более быстрым ростом, ранним половым созреванием, высокой плодовитостью, $C = 0,010 \div 0,012$.

Для северной части Балтийского моря, где *P. affinis* имеет продолжительность жизни 2 года, удельная продукция в смежные годы составила $C = 0,0071$ и $C = 0,0033$, т. е. изменилась более чем вдвое (Cederwall, 1977). Средняя суточная величина для 2 лет $C = 0,0052$ совпадает с данными В. Н. Грезе (1951) для оз. Таймырского, где рачки также живут 2 года. Для популяции из Балтийского моря расчет производили суммированием приростов.

P. femorata (Балтийское море). Для северной части моря в смежные годы удельная продукция, рассчитанная по приростам, составила $C = 0,0057$ и $C = 0,0021$, т. е. изменилась в 2,7 раза. Средняя величина для 2 лет исследования $C = 0,0039$ (Cederwall, 1977).

Acanthogammarus grewingki (оз. Байкал). А. Я. Базикалова (1954) описала некоторые черты биологии этого вида — одного из наиболее типичных глубоководных байкальских бокоплавов. Максимальные скопления рачков образует на глубинах 250—300 м, где температура воды постоянно держится на уровне 3—4 °С. Особи длиной 86 мм достигают массы 8,5 г (это самый крупный вид байкальских бокоплавов). Максимальная продолжительность жизни около 10 лет. Самки с яйцами встречаются в течение всего года, максимум — в ноябре. Яйца откладываются преимущественно в октябре — ноябре. Выход молоди заканчивается, по-видимому, к концу июня. А. Я. Базикалова приводит размерную структуру молоди для различных сезонов. На соответствующих кривых имеются выраженные пики, смещающиеся во времени в сторону больших размеров. По смещению пиков мы нашли некоторые параметры уравнения роста Берталанфи, пользуясь методом, описанным в работе о продукции аппендикулярий и сагитт Черного моря (Заика, 1969). Метод заключается в следующем: при S-образном росте линейный рост передается, по Берталанфи, уравнением

$$l_{\tau} = l_{\infty} (1 - e^{-\alpha\tau}), \quad (172)$$

где l_{τ} — длина особи возраста τ , l_{∞} — теоретический предел длины (возраст $\tau \rightarrow \infty$), α — показатель, сохраняющий постоянное значение для особи популяции, если не изменяются условия роста. При рассмотрении отрезка времени Δt , в течение которого длина особи изменяется от l_1 до l_2 , из уравнения (172) можно получить выражение

$$\alpha = -\frac{1}{\Delta t} \ln \left(\frac{l_{\infty} - l_2}{l_{\infty} - l_1} \right), \quad (173)$$

которое позволяет найти значение α . Если известна величина l_{∞} , то можно полностью восстановить кривую роста, пользуясь отрывочными сведениями об отдельных этапах роста.

Анализируя смещение пиков на графиках, характеризующих размерную структуру популяции в последовательно взятых пробах, получаем несколько пар значений l_1 и l_2 , каждую из которых можно использовать для вычисления α по уравнению (173). После соответствующих вычислений следует обратить внимание на общность всех полученных значений α . Чем меньше разброс значений α , тем больше уверенности в правильности результата. Вычисленное среднее арифметическое значение α используется для построения кривой роста по уравнению (172).

Анализируя данные А. Я. Базикаловой (1954), мы рассчитали ряд значений α , которые находились в пределах 0,0003—0,0007. Среднее ($\alpha = 0,0005$) использовали для построения кривой роста. Принято значение $l_{\infty} = 87$ мм. Кривая линейного роста, построенная по этим параметрам, согласуется со сведениями о росте рачков, представленными А. Я. Базикаловой. Мы привели материалы по соотношению длины и массы, что позволяет построить кривую массового роста. Используя данные по размерной структуре популяции в июле, получили среднее для этого месяца $C = 0,0004$.

Micruropus kluki (оз. Байкал). М. Ю. Бекман (1959) рассчитала удельную продукцию этого вида. Рачки обитают на прибрежных песках Малого моря. Массовое появление молодежи приходится на июнь — август. Родительское поколение исчезает к зиме. Максимальная продолжительность жизни немногим более года. $C = 0,0068$.

M. possolskii (оз. Байкал). М. Ю. Бекман (1962) указывает, что этот вид является теплолюбивым стенобионтом и обитает в хорошо прогреваемых эвтрофных и мезотрофных водоемах, связанных с Байкалом. Средняя для наиболее теплого месяца температура воды в этих водоемах составляет 18—20 °С. Рачок образует скопления, в которых рачки у берегов весной исчисляются тысячами экземпляров на 1 м². Яйценосные самки появляются еще подо льдом, массовая откладка яиц наступает в мае. В основном период размножения заканчивается к августу, после чего родительское поколение исчезает. Максимальная продолжительность жизни около года. Средняя для года $C = 0,01$.

Gmelinoides fasciatus (оз. Байкал). М. Ю. Бекман (1962) рассчитала продукцию этого вида для популяции, обитающей в открытом Байкале и в прогреваемом заливе Посольский сор. В открытом озере в начале июня еще нет яйценосных особей. Из яиц, отложенных здесь в июне, молодежь появляется только в конце июля. Половозрелость достигается после двух сезонов роста, поскольку средняя температура наиболее теплого месяца составляет 12,4 °С, $C = 0,0044$.

В условиях Посольского сора жизненный цикл похож на таковой у предыдущего вида. Рачок вблизи берегов весной и летом образует скопления, в которых рачки нередко превышают 10—20 тыс. экз/м². Ускорение развития рачков в условиях повышенной температуры находит отражение и в величине удельной продукции: $C = 0,008$. Продолжительность жизни здесь немногим более года. И. В. Механикова (1979) для залива Одисса Братского водохранилища получила $C = 0,018$ (среднее для периода июнь — октябрь). Естественно, что эта величина больше среднегодовой удельной продукции.

Hyalella azteca (оз. Сугарлоф, США). Н. Купер (Cooper, 1965) на основе еженедельных наблюдений установил численность различных стадий в популяции рачка. Зная продолжительность существования (развития) каждой стадии, Н. Купер рассчитал ожидаемое пополнение численности каждой возрастной группы к следующей дате наблюдения. Поскольку возрастным группам наличие элиминации не позволяет пополняться в соответствии с ожидаемым, то разность между ожидаемой величиной численности группы и фактической численностью по данным очередного наблюдения составляет величину смертности. По Н. Куперу, биомасса элюминированных особей составляет продукцию. В период исследования суточная удельная продукция оценена величиной $C = 0,032$.

Dexamine spinosa (Черное море). Удельная продукция рассчитана И. И. Грезе и В. Н. Грезе (1969). Рачки размножаются круглый год. Наибольшее число самок с яйцами наблюдается весной (март — апрель) и осенью (сентябрь — октябрь). В марте — апреле популяция состоит в основном из рачков старших возрастных групп 5—9 мм длиной. Пос-

ле весеннего размножения рачки старших возрастных групп отмирают и к началу лета исчезают из популяции. Летом размножаются рачки, родившиеся в марте — апреле. Максимальное количество яиц у самки — 81. Первая линька происходит через 2—4 сут после рождения, затем, вплоть до половозрелости, через каждые 4—5 сут — летом или 8—10 — зимой. Половозрелые рачки линяют через 7—10 сут. Средний линейный прирост между линьками равен 0,2 мм. Самки (с яйцами) длиной 7—8 мм весят 13—16 мг. Продолжительность жизни не превышает одного года. Средняя суточная удельная продукция C летом — 0,02, зимой — 0,017, в среднем для года — 0,019 (Грезе, 1979).

Amphithoe vaillanti (Черное море). Широко распространенный вид, обитающий в прибрежной зоне моря среди зарослей макрофитов. По данным по биологии и продукции (Грезе, Грезе, 1969; Грезе, 1979), в домиках, прикрепленных к таллому водорослей, имеет весенний и осенний пики размножения. Самки приступают к размножению при длине 2 мм. Среднее число вынашиваемых яиц равно 36. Максимальное число пометов — не менее 10, самка продуцирует в течение жизни около 200 яиц. Общее количество линек не менее 20. Яйценосная самка максимальной длины 11,3 мм весила 23 мг. Весеннее и летнее поколения живут 1 год, осенне-зимнее — около 10 мес. Суточная удельная продукция C летом — 0,050, зимой — 0,024, в среднем для года — 0,037.

Corophium nobile (Каспийское море). В. Ф. Осадчих и Е. А. Яблонская (1968) указывают, что в Северном Каспии рачок дает одну генерацию в год. Период размножения краток, взрослые рачки гибнут в мае после размножения. Таким образом, пик численности в мае приходится на молодь, а далее происходит ее рост, сопровождаемый падением численности. Популяция имеет простейшую структуру. Продукция рассчитана на основе анализа убыли биомассы. Продолжительность жизни рачков не превышает года. Средняя для года суточная удельная продукция $C = 0,08$.

Byblis veleronis (Тихий океан, США). В работе У. Ли (Lie, 1968) дана кривая линейного роста, построенная по смещению пиков на графиках возрастной структуры. Приведено также соотношение между длиной и массой тела. Для различных сезонов указана возрастная структура популяции. По исходным данным мы построили кривую роста массы, а затем вычислили значения C для двух периодов (в соответствии с указанной для них возрастной структурой). Использованы данные для января — февраля и апреля — мая. По нашим расчетам $C = 0,011 \div 0,012$.

Orchestia bottae (Черное море). Исследование биологии вида и продукционные расчеты произведены Л. М. Суценой (1967). В районе Севастополя рачки обитают в выброшенных на берег макрофитах. С мая по октябрь включительно среднемесячная температура колебалась в пределах 18—25,3 °С. Средние температуры в период декабрь — февраль составили 1,9—2,7 °С. Исследован рост при 20 °С. Кривые роста для других температур получены расчетным способом с помощью кривой Крога. Период размножения охватывает более 4 мес. За это время самки дают 7—8 пометов. Период инкубации при 20 °С составляет 12 сут.

Максимальная удельная продукция наблюдается в периоды массового размножения и активного роста. Среднее для периода июль — сентябрь $C = 0,053$. Средняя годовичная суточная величина $C = 0,023$.

Сравнивая удельную продукцию изученных амфипод, видим, что, за исключением *Soerophium pobile* и *Acanthogammarus grewingki*, для всех видов значения C находятся в пределах 0,0039—0,42. Низкая величина удельной продукции *A. grewingki* ($C = 0,0004$) объясняется тем, что рачок постоянно обитает при 3—4 °С, имеет большую продолжительность жизни. Удельная продукция *S. pobile* при $\tau_m = 1$ год вдвое выше, чем у *Gammarus aequicauda*, *G. insensibilis* и *Amphithoe vaillanti*, живущих менее года. Объяснить это можно только тем, что расчет продукции по убыли биомассы для *S. pobile* дал завышенные величины.

Десятиногие

Pandalopsis dispar (район оз. Ванкувер). Для этого и следующих 5 видов креветок удельная продукция рассчитана нами по данным Т. Батлер (Butler, 1964), который привел кривые линейного роста, соотношения между длиной и массой, а также сведения о размерной структуре популяции. Кривые роста построены начиная с 5 мес, более молодые креветки в уловах отсутствовали. В работе приведены гистограммы возрастной структуры по ряду участков исследованного района и для разных сезонов.

Удельная продукция рассчитана по материалам для ноября 1960 г. Очевидно, величины C несколько занижены, поскольку не учтены наиболее быстрорастущие возрастные группы всех 6 видов. Эти величины имеют значение для оценки нижнего предела удельной продукции рассматриваемых видов. Продолжительность жизни *P. dispar* — несколько более трех лет, $C = 0,002$.

Pandalus jordani (район оз. Ванкувер). Продолжительность жизни — 3 года. Без учета животных моложе 5 мес $C = 0,0013$.

P. borealis (район оз. Ванкувер). Продолжительность жизни — 3 года. Без учета животных моложе 5 мес $C = 0,0010$.

P. platyceros (район оз. Ванкувер). Продолжительность жизни несколько более 4 лет. Без учета животных моложе 5 мес $C = 0,0017$.

P. hypsinotus (район оз. Ванкувер). Продолжительность жизни — 3 года. Без учета животных моложе 5 мес $C = 0,0014$.

P. danae (район оз. Ванкувер). Продолжительность жизни — 2,5 года. Без учета животных моложе 5 мес $C = 0,0020$.

Orconectes virilis (озера Мичигана). Исследования в трех озерах в течение ряда лет показали (Momot, Gowing, 1977), что продукция варьирует в пределах 60—142 кг/га (изменения в 2,4 раза), биомасса — от 46 до 213 кг/га (в 4,6 раза), тогда как годовые P/B — 0,94—1,53 (в 1,6 раза). Эти данные подтверждают, что удельная продукция — самый устойчивый из трех рассматриваемых показателей. Кроме того, в данном случае удельная продукция несколько снижает размах колебаний P по сравнению с B , изменяясь в противоположном направлении. Удельная продукция $C = 0,0026 \div 0,0042$.

Crangon septemspinosa (район о-ва Лонг Айленд). Вид исследован О. Ричардсом и Г. Райли (Richards, Riley, 1967). К концу первого года жизни креветки достигают средней длины 12 мм, к концу второго года — 24 мм. Трехлетние особи встречаются редко. Яйценосные самки присутствуют в популяции круглый год, за исключением января и ноября. Годовики размножаются с августа по октябрь, старшие — до конца года. Средняя для года суточная удельная продукция $C = 0,01$.

Pinnixa schmitti (побережье США). В работе У. Ли (Lie, 1968) дана кривая линейного роста этого краба, построенная по смещению пиков на графиках возрастной структуры популяции в последовательных пробах. Приведено соотношение между длиной и массой особи. Мы рассчитали по этим данным значения C для двух месяцев, наиболее различающихся по размерной структуре популяции. В январе 1963 г. $C = 0,0034$, в августе $C = 0,0036$.

Pachygrapsus marmoratus (Черное море). Продолжительность жизни мраморного краба — около 3—4 лет. Г. И. Аболмасова (1971) среднюю удельную продукцию для периода июнь — ноябрь оценивает величиной $C = 0,032$. Приняв, что в холодный период года крабы не растут, получаем среднее для года $C = 0,016$.

Xantho hydrophilus (Черное море). Согласно данным Г. И. Аболмасовой (1971), продукция годовиков краба-водолюба составляет 0,3—0,4 от общей продукции популяции. Видимо, поэтому при продолжительности жизни около трех лет удельная продукция довольно велика: для периода июнь — ноябрь $C = 0,021$, откуда в среднем для года получаем $C = 0,01$.

Глава 13

УДЕЛЬНАЯ ПРОДУКЦИЯ ВОДНЫХ ЛИЧИНОК НАСЕКОМЫХ

Личинки насекомых зачастую играют значительную роль в бентосе рек и озер. Поэтому оценкой их продуктивности занимались многие исследователи, начиная с Е. В. Боруцкого (1939а, б). Больше всего работ посвящено личинкам хирономид.

Личинки хирономид

Chironomus plumosus. Для водоемов европейской части СССР расчет удельной продукции этого вида производили неоднократно. Получены следующие, средние для года, суточные величины: $C = 0,007$ (Боруцкий, 1939а, б), $C = 0,007 \div 0,009$ (Яблонская, 1968), $C = 0,019 \div 0,024$ (Соколова, 1968).

Н. Ю. Соколова (1979) обращает внимание на закономерное увеличение удельной продукции *Ch. plumosus* при переходе от высоких широт к низким:

оз. Красное	0,0085—0,0110
оз. Выртыярв (58° с. ш.)	0,0079—0,0130
Подмосковное водохранилище	0,0164—0,0274

Волгоградское водохранилище (49° с. ш.)	0,0192—0,0315
Цимлянское и Дубоссарское водохранилища (47° с. ш.)	0,0356—0,0466

При изучении биопродуктивности озер Белоруссии (Биологическая продуктивность..., 1971) было установлено, что средняя для четырех теплых месяцев (июнь—сентябрь) суточная удельная продукция этого вида в эвтрофных водоемах составила $C = 0,039 \div 0,057$.

Для открытой части Волгоградского водохранилища указывается (Нечваленко, 1978) $C = 0,026$, для заостровного мелководья $C = 0,031$.

Chironomus anthracinus. В Подмосковном водохранилище $C = 0,008 \div 0,012$ (Соколова, 1968). Для озера в Квебеке установлена значительная вариабельность удельной продукции от года к году: в 1972 г. $C = 0,009 \div 0,010$, в 1973 г. — $0,039 \div 0,041$ (Dermott et al., 1977).

Ch. annularis. (Волгоградское водохранилище). Для открытой части водохранилища $C = 0,027$, для мелководья — $0,041$ (Нечваленко, 1978).

Ch. semireductus. В эвтрофных озерах Белоруссии удельная продукция этого вида, средняя для четырех теплых месяцев, составляет $C = 0,029$ (Биологическая продуктивность, 1971).

Cryptochironomus defectus. (Волгоградское водохранилище). В открытой части $C = 0,025$, на мелководье $C = 0,038$ (Нечваленко, 1978).

Einfeldia carbonaria. В озерах Белоруссии удельная продукция $C = 0,037$ (Гаврилов, 1969); среднее для четырех теплых месяцев $C = 0,045 \div 0,060$ (Биологическая продуктивность..., 1971).

Endochironomus tendens. (Волгоградское водохранилище). Для заостровного мелководья указывается $C = 0,041$ (Нечваленко, 1978).

Leptochironomus tener. (Волгоградское водохранилище). В заостровном мелководье удельная продукция $C = 0,063$ (Нечваленко, 1978).

Limnochironomus tritonus (озера Белоруссии). Для эвтрофных озер указывается $C = 0,037$ (Биологическая продуктивность..., 1971).

L. nervosus. (Волгоградское водохранилище). В открытом районе $C = 0,030$, на мелководье — $0,041$ (Нечваленко, 1978).

Microtendipes pedellus. В Учинском водохранилище $C = 0,03 \div 0,04$ (Соколова, 1968).

Lauterborniella brachylabis. В Учинском водохранилище $C = 0,03 \div 0,04$ (Соколова, 1968).

Polypedilum nubiculosum. В Учинском водохранилище $C = 0,017 \div 0,027$ (Соколова, 1968). В озерах Белоруссии среднее для теплого сезона $C = 0,044 \div 0,077$ (Биологическая продуктивность..., 1971). В открытой части Волгоградского водохранилища $C = 0,03$, на мелководье $C = 0,046$ (Нечваленко, 1978).

P. bicrenatum. В Учинском водохранилище $C = 0,046 \div 0,048$ (Соколова, 1968), в Волгоградском на мелководье — $0,055$ (Нечваленко, 1978).

P. (bexiantynnatum + scalaenum). В озерах Белоруссии среднее для четырех теплых месяцев $C = 0,072$ (Биологическая продуктивность..., 1971).

Strictochironomus psammophilus. В эвтрофных озерах Белоруссии зарегистрировано $C = 0,045 \div 0,051$ (Биологическая продуктивность..., 1971).

Tanytarsus gregarius. На мелководье Волгоградского водохранилища $C = 0,055$ (Нечваленко, 1978).

Tanytarsus sp. В Учинском водохранилище $C = 0,09 \div 0,1$ (Соколова, 1968), в озерах Белоруссии $C = 0,07 \div 0,08$ (Биологическая продуктивность..., 1971).

Cladotanytarsus mancus. На мелководье Волгоградского водохранилища $C = 0,071$ (Нечваленко, 1978).

Psilotanytus imicola. В Учинском водохранилище $C = 0,013 \div 0,16$ (Соколова, 1968).

Procladius denticulatus. Сравнение продуктивности вида проведено для северной и южной частей озера в Квебеке (Dermott et al., 1977). Биомасса и продукция в южной части озера были в 6 раз выше, чем в северной, но удельная продукция одинакова ($C = 0,008$). Для *Procladius* sp. из Учинского водохранилища удельная продукция указана на порядок выше — $0,05—0,07$ (Соколова, 1968). В белорусских озерах в среднем для четырех теплых месяцев $C = 0,039 \div 0,047$ (Биологическая продуктивность..., 1971). В открытой части Волгоградского хранилища $C = 0,016$, на мелководье $C = 0,041$ (Нечваленко, 1978).

Cricotopus sylvestris. На мелководье Волгоградского водохранилища $C = 0,047$ (Нечваленко, 1978).

Другие двукрылые

Chaoborus crystallinus. В белорусских озерах $C = 0,033$ (Гаврилов, 1969), среднее для четырех теплых месяцев $C = 0,027 \div 0,047$ (Биологическая продуктивность..., 1971).

Ch. punctipennis. В озере в Квебеке в разные годы и в разных участках удельная продукция вида $C = 0,005 \div 0,010$ (1972 г.) и $C = 0,012 \div 0,042$ (1973 г.) (Dermott et al., 1977).

Bezzia sp. В эвтрофном озере Белоруссии $C = 0,043$ (Биологическая продуктивность...,).

Sialis mitsuhashii (оз. Татзу, Япония). Г. Г. Винберг (1976) в обзоре указывает, что для личинок этого вида получен годовой $P/B = 2,39$, отсюда $C = 0,0065$.

Личинки поденок

Caenis macrura. В экспериментах при 22°C определены приросты массы при питании детритом и фитопланктоном (Садырин, 1977). На этой основе для водоема-охладителя Горьковской ГРЭС удельная продукция оценивается величиной $C = 0,07$.

Baetis bioculatus. В экспериментах при 26°C выяснены приросты массы, отсюда при $\bar{w} = 3,3$ мг $C = 0,15$, при $\bar{w} = 1,2$ мг $C = 0,16$ в водоеме-охладителе Горьковской ГРЭС (Садырин, 1977).

B. vagans. Д. Мак Каллог и др. (McCullough et al., 1979) приводят среднюю для личиночной стадии удельную скорость роста массы $q_w =$

= 0,046 (для наиболее быстро растущих особей она может служить оценкой C).

В этой же работе, по данным разных авторов, приводятся q_w для других видов поденок:

	q_w сут ⁻¹
Tricorythodes minutus	0,0210—0,1260
T. atratus	0,1530
Ephemerella subvaria	0,0240 (до 0,06)
Leptophlebia vespertina	0,0340
Stenonema pulchellum	0,0040
Isonychia bicolor	0,0115

По этим величинам можно также судить о вероятных величинах удельной продукции.

Личинки стрекоз

Coenagrion armatum. Экспериментально получены приросты массы для личинок с начальной массой 1,5 и 7 мг при 26 °С. На этой основе для водоема-охладителя Горьковской ГРЭС средняя удельная продукция оценена величиной $C = 0,09$ (Садырин, 1977).

Pyrrhosoma nymphula. Данные по экологической энергетике приведены по этому виду для двух смежных лет (Lawton, 1971). Величины выражены в кал/м². Суммировав продукцию за счет прироста массы, общую массу экзувиев и разделив полученную величину на среднюю биомассу, получаем для двух смежных лет $C = 0,013$ и $C = 0,0075$.

Глава 14

УДЕЛЬНАЯ ПРОДУКЦИЯ МОЛЛЮСКОВ

Для моллюсков приведены суточные величины C , средние для года. В тех случаях, когда для моллюсков известна величина годовой продукции, рассчитанная тем или иным способом, ее делили на среднюю для года биомассу и на 365 (независимо от того, сколько месяцев в году продолжается рост моллюсков). Об этом следует помнить при сравнении удельной продукции моллюсков и короткоживущих беспозвоночных, для большинства из которых величина C вычислялась в среднем не для года, а для периода исследований или фазы активного развития в водоеме.

В остальных случаях для моллюсков применяли следующий алгоритм расчета C :

1) пользуясь данными о росте массы моллюсков, вычисляли для каждого года их жизни (i -го возраста) величину средней удельной скорости роста массы

$$q_i = \frac{2,3 (\lg w_{\tau+1} - \lg w_{\tau})}{365},$$

где $w_{\tau+1}$ и w_{τ} — масса в возрасте $\tau + 1$ и τ лет соответственно;

2) зная возрастную структуру популяции для определенного периода года, вычислили скорость продукции (т. е. суточную продукцию P) в виде

$$P = \sum q_i B_i,$$

где B_i — биомасса i -й возрастной группы;

3) вычисляли удельную продукцию как $C = \frac{P}{B}$.

Таким образом, учитывалась только продукция за счет роста особей. Обозначение q_1 принято для удельной скорости роста массы моллюсков первого года жизни.

Этот показатель характеризует верхний предел удельной продукции данного вида (достижимый в такой ситуации, когда популяция представлена только сеголетками).

Двустворчатые

Anodonta anatina (Темза). Биология вида и его продукционные характеристики изучены Ч. Негус (Negus, 1966). Биомасса и продукция выражены в единицах сухой массы мягких тканей (без раковины). Максимальная продолжительность жизни — 10 лет. Приняв массу зрелых глотидиев (0,066 мг) в качестве исходного, получили $q_1 = 0,02 \div 0,03$. Средняя для года удельная продукция $C = 0,00054$.

A. piscinalis (Дунай). Для этого вида указывается $C = 0,00086$ (Tudorancea, Florescu, 1969).

A. alba В. Н. Грезе (Greze, 1978) указывает для этого вида $C = 0,005$.

Elliptio complanatus (озера Канады). На основе анализа проб, собранных в августе в двух озерах, построена кривая роста массы, вычислены приросты и, с учетом возрастной структуры, определена продукция за счет роста (Magnin, Stanczykowska, 1971). В пробах не было моллюсков моложе четырех лет, и все расчеты касаются старших возрастных групп. Продолжительность жизни — 12—14 лет. Ввиду значительных различий в возрастной структуре, в одном озере $C = 0,00019$, а другом $C = 0,00047$.

E. dilatatus (озера Канады). Исходные данные и методы анализа — как для предыдущего вида (Magnin, Stanczykowska, 1971). Продолжительность жизни равна 12—14 годам. В одном озере зарегистрирован минимальный возраст 3 года, в другом — 8 лет. Соответствующие величины удельной продукции $C = 0,00045$ и $C = 0,00025$.

Lampsilis radiata (озера Канады). По данным тех же авторов, в одном из озер наименьший зарегистрированный возраст — 2 года, в другом — 6 лет, продолжительность жизни — 11. Удельная продукция (за счет роста, без учета младших возрастных групп) в двух озерах $C = 0,00089$ и $C = 0,00051$.

Unio pictorum. В Темзе биология и продукция изучены Ч. Негус (Negus, 1966). При продолжительности жизни моллюска 13 лет средняя для года удельная продукция составляет $C = 0,00038$. Для популяции из Дуная указывается близкая величина $C = 0,00036$ (Tudorancea, Florescu, 1968a).

U. tumidus. В Темзе максимальная продолжительность жизни 11 лет, $C = 0,00035$ (Negus, 1966). Для Дуная указывается вдвое большая удельная продукция $C = 0,00070$ (Tudorancea, Florescu, 1968b).

Mytilus galloprovincialis (Черное море). Расчеты основаны на данных, выраженных в единицах сырой массы. Для вычисления q_1 в качестве исходной массы мидий принята масса зрелых икринок, имеющих диаметр 0,05—0,07 мм (Воробьев, 1938), откуда получаем массу $1,2 \times 10^{-4}$ мг. Использованы данные по возрастной структуре популяции (Иванов, 1965, 1968) и по росту массы мидий на Одесской банке (Иванов, 1967). В популяции по массе основную долю составили двухлетки (40—45 %). Молодь в пробах не была представлена. Известно, что в датских водах у *M. edulis* численность сеголетков немногочисленна (Smidt, 1951).

Данные по росту массы мидий в первые 3 года их жизни содержатся также в работе О. Я. Славинной (1965). Рассчитанные по ее материалам q_1 выше у моллюсков первого года жизни, но ниже у годовиков и двухлеток, чем по А. И. Иванову (1967). Поскольку сеголетки составили ничтожную долю биомассы, удельная продукция, по данным О. Я. Славинной, не будет ниже, чем рассчитанная нами по материалам А. И. Иванова. Мидии живут в Черном море обычно 7—9, редко до 12 лет, причем часто растут с заметно меньшей скоростью, чем на Одесской банке (Драголи, 1966). Следовательно, вычисленная нами удельная продукция, по-видимому, близка к верхнему пределу для черноморской мидии: $C = 0,0025$.

M. edulis. Удельная продукция этого вида оценивается в разных акваториях величинами $C = 0,0027$ и $C = 0,0036$ (Hilbert, 1976).

Mufilaster lineatus (Азовское море). Биология вида изучена В. П. Воробьевым (1949). Данные выражены в единицах сырой массы. В. П. Воробьев рассчитал продукцию за 7 мес, сопоставив прирост и элиминацию особей, а также вычислил коэффициент P/B , отнеся продукцию за 7 мес к минимальной (весенней) биомассе. Такая величина не дает правильного представления о средней удельной продукции, поэтому по данным В. П. Воробьева величины C были рассчитаны разными способами (Грезе, 1967б; Заика, 1970б).

Наш способ расчета был следующим: по результатам о росте вычислили q_1 ; для весны и осени высчитали C , используя материалы по возрастной структуре. По двум значениям C определили среднее арифметическое и приняли его в качестве среднего для года. *M. lineatus* в Азовском море имеет максимальную продолжительность жизни 3 года. По В. П. Воробьеву (1949), продукция за 7 мес равна 901 г/м², средняя биомасса 440 г/м². Отсюда, среднее для 7 мес $C = 0,01$. По В. Н. Грезе (1967б), $C = 0,0089$.

Мы получили $q_1 = 0,024 \div 0,034$, для весны $C = 0,005$, осени $C = 0,014$, в среднем для года $C = 0,0095$. Значит, для этого вида разные методы расчета C дают очень близкие результаты.

Modiolus demissus (Атлантическое побережье США). При средней биомассе 4110 мг/м² годовой прирост массы составляет 445 мг/м² (в единицах сухой массы мягких тканей) (Kuenzler, 1961). Указано, что прирост может оказаться в 2 раза заниженным. Продолжительность жиз-

ни не отмечена, очевидно моллюски живут не менее 7—8 лет. Приблизительное значение $C = 0,0003 \div 0,0006$.

Mizuhopecten yessoensis (Японское море, залив Посъет). Ю. Э. Брегман (1973) получил среднюю удельную продукцию для года $C = 0,0014$. Согласно его оценке, максимальная продолжительность жизни составляет 14 лет, по данным других авторов — 8—10. В. Н. Грезе (Greze, 1978) для Японского моря указывает $C = 0,003$.

Chlamys nipponensis (Японское море, залив Посъет). Ю. Э. Брегман (1973) максимальную продолжительность жизни моллюска оценивает в 8,3 года. Удельная продукция, по его расчетам $C = 0,0012$.

Dreissena polymorpha. С. М. Ляхов и В. П. Михеев (1964) для Куйбышевского водохранилища привели материалы, позволившие нам рассчитать удельную продукцию дрейссены. Рост выражен в единицах сырой массы. Для расчета q_1 в качестве исходной массы приняли массу поствелигеров ($2,5 \cdot 10^{-3}$ мг), вычисленную по их размерам (Кирпиченко, 1964). Получили $q_1 = 0,035$. По данным о возрастной структуре и кривой роста для 12 участков водоема рассчитали удельную продукцию и получили близкие величины: $C = 0,0011 \div 0,0017$ (в среднем $C = 0,0014$).

Моллюски в возрасте до года составляют по массе, очевидно, ничтожную долю популяции, что подтверждается и данными по численности молоди (Кирпиченко, 1964). Материал собран на 7-м году существования водохранилища, поэтому максимальный отмеченный возраст — 6 лет.

Продуктивность дрейссены изучена также в 31 озере Европы (Stanzykowska, 1966), удельная продукция оценена величинами $C = 0,0010 \div 0,0013$.

Для водоема-охладителя ТЭС (оз. Лукомльское) биомасса дрейссены (в сырой массе) составляет 5 тыс. т., годовая продукция 12 (Ляхнович и др., 1979). Отсюда получаем $C = 0,0066$, т. е. в 5 раз более высокую удельную продукцию, чем по другим данным. Возможно, здесь сказался подогрев водоема; впрочем, $C = 0,007$ указана для Учинского водохранилища (Львова-Качанова, 1970).

Cerastoderma (Cardium) edule. В Азовском море продолжительность жизни моллюска — 5 лет. Продукция за 7 мес равна 1148 г/м^2 при средней биомассе 512 г/м^2 (Воробьев, 1949). Отсюда получаем среднее для 7 мес $C = 0,010$. Согласно В. Н. Грезе (1967б), средняя для года величина $C = 0,0046$. По нашим расчетам, $q_1 = 0,033 \div 0,040$, для весны $C = 0,0018$, осени — $0,0064$, в среднем для года — $0,0041$.

У берегов Канады максимальная длина моллюсков 4,15 см, среднее для года суточное $C = 0,0005$ (Wagwick, Price, 1975), эта величина не согласуется с данными других авторов.

В районе о-ва Саутгемптона на трех группах станций получены (Hilbert, 1976) величины биомассы 17—66 г/м^2 , продукция — 20—71 г/м^2 в год (в беззольной сухой массе), отсюда — $0,0030—0,0071$.

Adacna vitrea (Каспийское море). Продолжительность жизни моллюсков — 1 год. Суммировав прирост наличной биомассы и убыль биомассы за апрель — октябрь, В. Ф. Осадчих и Е. А. Яблонская (1968)

оценивают продукцию вида за этот период в 137 кг/га при средней биомассе — 23,6. Допустив, что в остальное время года моллюски не растут, получим среднее для года $C = 0,016$.

Mya arenaria. Для этого вида приводятся (Hilbert, 1976) величины удельной продукции $C = 0,007$.

Abra (-Syndesmia) ovata (Азовское море). Максимальная продолжительность жизни моллюсков — 4 года. По В. П. Воробьеву (1949), продукция за 7 мес равна 377 г/м² при средней биомассе 235, среднее для этого периода $C = 0,008$. По расчетам В. Н. Грезе (1967б), $C = 0,0058$ (среднее для года). Согласно нашим вычислениям, $q_1 = 0,032 \div 0,039$, для весны $C = 0,0018$, для осени $C = 0,008$, среднее для года $C = 0,0049$.

A. nitida (Атлантический океан). В. Н. Грезе (Creze, 1978) указывает для этого вида $C = 0,002$.

A. alba (Kiel, Bay). В. Н. Грезе (Creze, 1978) приводит среднее для года $C = 0,004$.

Scrobicularia plana. Для этого вида указывается (Warwick, Prize, 1975) $C = 0,0005$. В другой работе (Hughes, 1970) рассмотрены пределы колебаний биомассы и продукции; по этим данным удельная продукция оценивается величинами $C = 0,0005 \div 0,0025$.

Macoma baltica. Для Балтийского моря удельная продукция $C = 0,0001$ (Cederwall, 1977). Для другой акватории указывается $C = 0,004$ (Hilbert, 1976; Creze, 1978).

Tellina martinicensis (Залив Бискайн, Флорида). В. Н. Грезе (Creze, 1978) указывает $C = 0,007$.

Venerupis pullastra. Удельная продукция этого вида оценивается (Hilbert, 1976) величиной $C = 0,0004$.

Dosinia elegans (залив Бискайн, Флорида). При максимальной продолжительности жизни 2—3 года моллюск нерестится дважды в год (Mooge, Lopez, 1970). При биомассе годовиков 0,1 г/м² удельная продукция популяции $C = 0,008$.

Spisula elliptica. Расчеты основаны на данных, выраженных в единицах общей сухой массы (Ford, 1925). Моллюски живут не более года, возрастная структура популяции закономерно меняется в течение года: популяция «стареет» от лета к зиме. Соответственно уменьшается и удельная продукция, вычисленная для отдельных периодов.

По нашим расчетам, 5 июля $C = 0,08$, 25 июля — 0,036, 19 сентября — 0,016, 4 октября — 0,011, в декабре — феврале — 0,005. Средняя для года суточная величина $C = 0,02$.

Pandora gouldiana (район о-ва Лонг Айленд) В. Н. Грезе (Creze, 1978) указывает $C = 0,005$.

Mercenaria mercenaria (о-в Саутгемптон). Указаны (Hilbert, 1976) биомасса 8—50 г/м², продукция 4—14 г/м² в год (в беззольной сухой массе) и удельная продукция C для трех групп станций: 0,0005, 0,0008, 0,0014.

Yoldia limatula (район о-ва Лонг Айленд). В. Н. Грезе (Creze, 1978) указывает $C = 0,006$.

Axinopsida sericata (Тихий океан, США). Исходные данные взяты

из работы У. Ли (1968). По нашим расчетам, в январе 1963 г. $C = 0,006$, в августе 1964 г. $C = 0,004$.

Tagellus divisus (Залив Бискейн, Флорида). В. Н. Грезе (Creze, 1978) указывает $C = 0,004$.

Брюхоногие

Limnea stagnalis (Киевское водохранилище). Биологию и продукцию обыкновенного прудовика изучала О. В. Левина (1975). Моллюск живет 5 лет, откладывает 8700 яиц (29,8 г), что превышает его дефинитивную массу в 3,7 раза. Биомасса составляет $150,2 \text{ г/м}^2$, в расчете на весь водоем — 1779 т, годовая продукция в водоеме — 4447 т (в сухом веществе — 161,7 т, или $561 \cdot 10^6$ ккал). За счет размножения образуется 54 % общей продукции. Удельная продукция $C = 0,007$.

Radix ovata. На основе экспериментального изучения прироста массы при 26°C (корм — растения и детрит) для популяции из водоема-охладителя Горьковской ГРЭС указывается $C = 0,01$ (Садырин, 1977).

В условиях Киевского водохранилища овальный прудовик образует биомассу $51,6 \text{ г/м}^2$, в расчете на весь водоем — 433 т. В водоеме продукция за год составляет 3469 т, в единицах сухого вещества — 251,9 т, причем за счет размножения производится 25 % всей продукции (Левина, 1975). Продолжительность жизни — 2,5 года. Моллюск откладывает 2600 яиц, что превышает дефинитивную массу животного в 4,1 раза. Удельная продукция $C = 0,024$.

Anisus vortex, Gyraulus albus, Valvata pulchella (Рыбинское водохранилище). Е. А. Цихон-Луканина (1965а, б) по перечисленным видам приводит кривые роста, а также данные об изменении биомассы популяции и средней массы особи с мая по сентябрь. Моллюски живут не более года. Вычисления показали, что моллюски при массе 2—4 мг имеют $q_w = 0,07 \div 0,11$, при 8—10 мг — $q_w = 0,014 \div 0,037$. Поскольку летом средняя масса особи почти не достигает 10 мг, можно ожидать, что удельная продукция велика. По нашим приблизительным оценкам, в период май — сентябрь $C = 0,02 \div 0,04$, составляя в среднем для года 0,01—0,02.

Valvata piscinalis (озера Белоруссии). (Биологическая продуктивность..., 1971). Для эвтрофных озер указывают среднее для четырех теплых месяцев $C = 0,032$.

Sphaerium corneum (озера Белоруссии). Продукция этого вида изучена И. П. Арабиной (1968). По ее данным продолжительность жизни моллюсков менее года, $C = 0,0044$.

Littorina saxatilis. В. Н. Грезе (Creze, 1978) указывает для этого вида $C = 0,011$.

Bithynia tentaculata. При продолжительности жизни 17—18 мес удельная продукция этого вида составила $C = 0,008$ (Mattice, 1972). В озерах Белоруссии (Арабина, 1968) моллюск живет до двух лет, $C = 0,0049$.

Rissoa splendida (Черное море). Основываясь на данных Е. Б. Маккавеевой (1959) по росту и размерному составу популяции этого вида,

. Н. Грезе (19676) получил $C = 0,0106$, по нашим расчетам, $q_1 = 0,032$ Заика, 1972а).

Е. Б. Маккавеева (1979) определила годовую продукцию по убыли биомассы в популяциях из разных зарослей (цистоциры, зостеры и филлофоры) и для разных глубин. Как указывает автор, этот и следующие изученные виды имеют существенные сезонные миграции, в результате которых на разных глубинах субпопуляции вида часто представлены отдельными возрастными группами. Поэтому указанные величины являются не столько удельной продукцией популяции, сколько отражают удельную скорость роста преобладающих размерных групп. Кроме того, расчет продукции по убыли биомассы при четко выраженных миграциях заведомо неточен. В связи с этим из указанной работы мы приводим лишь средние величины C . *R. splendida* имеет в Черном море годичный жизненный цикл, $C = 0,032$.

Rissoa membranacea (Черное море). По Е. Б. Маккавеевой (1979), моллюск наиболее обильно развивается в зарослях зостеры, достигая половой зрелости в возрасте 4—5 мес. Продолжительность жизни — 1 год. Средняя удельная продукция — 0,03.

R. parva (Черное море). По Е. Б. Маккавеевой (1979) удельная продукция этого вида в зарослях зостеры составила в среднем $C = 0,046$.

Bittium reticulatum (Черное море). По В. Д. Чухчину (1973), в разных бухтах р-на Севастополя моллюск достигает длины от 9 до 13 мм. Максимальная сырая масса — около 90 мг, сухая масса мягких тканей — до 1 мг. Имеет двухгодичный жизненный цикл. По Е. Б. Маккавеевой (1979), максимальная удельная продукция вида наблюдается в зарослях филлофоры на глубине 15—20 м. Средняя для вида величина $C = 0,028$.

Ancylus fluviatilis (водоемы Швеции). Продукция этого вида, выраженная в калориях, исследована отдельно по следующим компонентам: продукция за счет роста, размножения и связи (Otto, 1976). Средняя для года суточная удельная продукция $C = 0,013$. Подчеркнем, что если продукцию определять только по росту особей, то $C = 0,007$. Следовательно, неучет продукции за счет размножения и выделения слизи значительно занижает результаты.

Lacuna pallidula (Баренцево море, губа Дальнезеленецкая). Расчет годовой продукции этого вида произвел В. В. Кузнецов (1948а), сопоставив приросты и убыль биомассы. Коэффициенты P/B вычислены отношением продукции к исходной биомассе.

Продукция вида в указанном районе составила 269 г/м³, средняя для года биомасса — 25, отсюда $C = 0,03$. Живут моллюски менее года.

Margarita helicina (Баренцево море, Дальние Зеленцы). Продукция рассчитана В. В. Кузнецовым (1948б) для нескольких участков. Продолжительность жизни — до 20 мес. Для популяции из губы Дальнезеленецкой получаем $C = 0,008$, для губы Ярнышной — 0,02.

Acmaea testudinalis (Баренцево море). Биология этого вида в р-не Дальних Зеленцов изучена Т. А. Матвеевой (1955). Приведены сырые массы моллюсков по возрастам, биомасса и возрастная структура популяции для четырех биотопов. Мы использовали данные по губе Ярныш-

ной (с наиболее быстрым ростом моллюсков) и по губе Дальнезеленецкой (мыс Поворотный) с самым медленным ростом. Получены следующие результаты: в губе Ярнышной $B = 36 \text{ г/м}^2$, $C = 0,0011$, годовая $P = 14,4 \text{ г/м}^2$; у мыса Поворотного $B = 15,4 \text{ г/м}^2$, $C = 0,0013$, годовая $P = 7,2 \text{ г/м}^2$. Удельная продукция несколько выше у мыса Поворотного, где моллюски растут медленнее. Объясняется это тем, что здесь моллюски имеют меньшую величину q в первый год жизни, но у старших возрастных групп удельная скорость роста моллюсков выше, чем в губе Ярнышной. При этом молодь при расчете C не учитывалась (ее биомасса не указана, будучи, очевидно, очень низкой). Наибольший отмеченный возраст моллюсков — 6—7 лет.

A. digitalis (Тихий океан, США). Данные по биологии приводит П. Франк (Frank, 1965). Моллюски живут 6—8 лет и достигают той же длины (24—25 мм), что и предыдущий вид, но растут быстрее. Указаны объемы моллюсков разных размеров, а не масса. По данным О. Я. Славиной (1965), удельный вес черноморской мидии возрастает лишь на 13 % при изменении массы от 15 до 70 г. При расчете мы оперировали с величинами объема, считая их пропорциональными массе. Учитывая приведенный для августа возрастной состав популяции, получаем точную удельную продукцию $C = 0,0035$.

Psephidia lordi (Тихий океан, США). В работе У. Ли (Lie, 1968) приведена кривая линейного роста, построенная по смещению пиков на графиках возрастной структуры. Приведено также соотношение размеров и массы. Пользуясь этими материалами, мы построили кривую роста массы и рассчитали значения. Среди графиков возрастной структуры избрали наиболее различающиеся — для февраля и июля 1963 г. Соответствующие C равны 0,003 и 0,009. Продолжительность жизни до 1,5 лет.

Головоногие

Изучение роста кальмаров и осминогов затруднено по причине отсутствия у них каких-либо морфологических признаков, характеризующих темпы роста и возраст. В связи с этим данные о росте головоногих скудны и получены в основном при лабораторных экспериментах. Материалы о продуктивности этой своеобразной группы моллюсков в литературе отсутствуют.

Нами предпринята попытка произвести продукционные расчеты на основе полевых данных по росту и размерной структуре одного из массовых океанических кальмаров, перспективных в отношении промысла (Зуев, Заика, 1977).

Sthenoteuthis pteropus (тропическая зона Атлантического океана). У этого кальмара нерест происходит круглогодично, рост и продолжительность жизни в разных частях ареала неодинакова.

В северо-восточной популяции кальмары достигают 50 см (длина мантии), половая зрелость наступает при длине 35 см. Наиболее интенсивный нерест происходит в период октябрь — декабрь, самки после нереста погибают. По данным массовых промеров (Зуев, Заика, 1977), в феврале 87,5 % общей численности приходится на размерную группу

12—21 см. При этом в модальный класс (15—18 см), по-видимому, попадает молодь, рожденная в октябре — декабре предыдущего года. Отсюда получаем, что кальмары длиной 15—18 см имеют возраст 2,5—3 мес, а ежемесячные приросты достигают 5—6 см. В первой декаде апреля модальным становится класс 21—24 см; считая, что это животные того же поколения, их приросты можно оценить величинами до 4 см в месяц. В конце лета в стаях преобладают кальмары длиной 33—36 см, их возраст — 8—10 мес.

На основе представленных данных по уравнению Барталанфи построена кривая роста при допущении, что «среднемаксимальная» длина 39,5 см достигается в возрасте 18 мес. Эмпирически установлено соотношение

$$w = 0,0199l^{3,166},$$

где w — сырая масса, г; l — длина мантии, см.

Согласно проведенным расчетам, рост можно описать уравнением

$$w_{\tau} = 2350(1 - e^{-0,26\tau})^{3,166}.$$

Сопоставив полученные затем приросты с данными по размерной структуре популяции (с поправками на репрезентативность уловов), мы получили, что при продолжительности жизни основной части популяции в один год, $C = 0,011$. Указанная величина продукции для столь крупных животных очень высока, но согласуется с их быстрым ростом и малой продолжительностью жизни (высокой «скоростью оборота»).

Заметим, что для части популяции, имеющей продолжительность жизни около двух лет, удельная продукция должна быть около 0,005—0,006. Все эти величины вполне согласуются с общей зависимостью удельной продукции моллюсков от продолжительности жизни и показывают большие продукционные возможности тропических кальмаров.

У изученных моллюсков величина C находится в пределах 0,0003—0,03. Удельная продукция, как показано в гл. 7, закономерно связана с продолжительностью жизни. Соответствующая количественная зависимость позволяет оценить удельную продукцию для любых моллюсков, если известна их продолжительность жизни.

Продукция за счет размножения — суммарная масса отложенных яиц и прирост планктонных личинок до оседания их на грунт — представляется относительно небольшой долей общей продукции. По оценке Ч. Негус (Negus, 1966), продукция глохидиев, унионид составляет около 10 % продукции за счет роста осевших моллюсков, если не учитывать раковину. Понятно, что при расчетах по общей сырой массе доля продукции глохидиев будет значительно меньше. Кроме того, если при расчете q_1 за исходную массу принять массу яйца, то фактически учитывается вся продукция, поскольку биомасса яиц, находящихся в гонадах, учитывается в биомассе половозрелых моллюсков

Иглокожие

Asterias forbesi. Первые сведения о продуктивности иглокожих были получены для морской звезды О. Ричардсом и Г. Райли (Richards, Riley, 1967). Ю. Э. Брегман (1973) приводит удельную продукцию для морского ежа и голотурии. Необходимые для оценки C материалы нам удалось найти еще для четырех видов иглокожих. В. Н. Грезе (Greze, 1978) рассматривает значения удельной продукции еще для ряда видов этой группы.

Asterias forbesi (район о-ва Лонг Айленд). Согласно О. Ричардсу и Г. Райли (Richards, Riley, 1967), после метаморфоза личинка имеет длину до 3 мм. В первый год жизни звезды достигают 65 мм, годовики — 66—125. Зимой рост массы прекращается. Наблюдается даже некоторое уменьшение ее из-за ухудшения условий питания. Удельная продукция $C = 0,023$.

A. rubens. По данным Х. Веверса (Vevers, 1949), мы построили кривую линейного роста для этого вида (показателем размеров звезды служила длина от ануса до конца самого большого луча). На этой основе рассчитаны величины q_l , а затем q_w (при допущении, что $q_w = 3q_l$). Х. Веверс приводит материалы по средним размерам звезд в разные сезоны. Поскольку средние размеры колеблются обычно в пределах 8,5—12 см, с учетом соответствующих q_w оцениваем удельную продукцию величинами $C = 0,01 \div 0,02$. Расчеты эти, конечно, грубо ориентировочные.

Amphoidia urtica (Тихий океан, США). Для этой офиуры в работе У. Ли (Lie, 1968) приведена кривая линейного роста, построенная по смещению пиков на кривых размерной структуры. Приведено также соотношение размеров и массы. Пользуясь этими данными, мы построили кривую роста массы (в единицах сырой массы), сняли с нее значения удельных массовых приростов q_w и вычислили C для возрастной структуры, указанной для мая и июля 1963 г. (в эти месяцы популяция наиболее различалась по возрастной структуре). Соответственно получили $C = 0,0022$ и $C = 0,0017$. Максимальная продолжительность жизни — около 5 лет.

Strongylocentrotus intermedius (Японское море, залив Посьет). Изучив биоэнергетические характеристики этого морского ежа, Ю. Э. Брегман (1973) оценивает максимальную продолжительность жизни в 9,3 года (по другим авторам была 6—7 лет), а удельную продукцию (среднюю для года) — величиной $C = 0,0012$.

S. droebachiensis. В. И. Холодов (1978) для Баренцева моря (Восточный Мурман) указывает, что ежи этого вида достигают половой зрелости к 3 годам жизни при массе тела 8,2 г, прекращают рост в возрасте 8—9 лет при 37 г, но живут, видимо, дольше. Согласно данным В. И. Холодова, суточные (средние для года) удельные массовые приросты следующие:

τ , лет	1	2	3	4	5	6
q_w	0,0042	0,0029	0,0014	0,0009	0,0008	0,0006

Таким образом, в зависимости от структуры популяции вероятные пределы $C = 0,0008 \div 0,0015$.

Для популяции из залива на Атлантическом побережье Канады указаны (Banse, 1979) следующие показатели: $\bar{B} = 62$ ккал/м⁻², $P = 49,8$ ккал/год⁻¹; отсюда получаем $C = 0,0022$.

Stichopus japonicus (Японское море, залив Посыет). Ю. Э. Брегман (1973) для этой голотурии указывает продолжительность жизни 10 лет (по литературным данным — 5—6) и удельную продукцию $C = 0,005$.

Cucumaria elongata. Биологию этого вида голотурий изучил Д. Фиш (Fish, 1967). Приведенные в его работе данные позволили нам рассчитать q_w для особей различной массы и вычислить C для приведенной автором возрастной структуры. Максимальная продолжительность жизни — не менее 10 лет. Удельная продукция $C = 0,0007$.

Разные авторы (Arntz, 1971; Moore, 1972; Greze, 1978) приводят точную удельную продукцию еще для четырех видов:

	Величина C
<i>Ophiura albida</i> (Балтийское море, Кильский залив)	0,002
<i>Amphipolus coniertodes</i> (Атлантический океан)	0,006
<i>Ophionephthys limicola</i> (Атлантический океан)	0,006
<i>Moiria atropos</i> (Атлантический океан)	0,002

Таким образом, по имеющимся данным, удельная продукция иглокожих относительно невелика, у видов с продолжительностью жизни 5—10 лет она составляет 0,001—0,006. Низкие продукционные возможности изученных представителей разных классов связаны с крупными размерами животных и большой продолжительностью жизни.

Щетинкочелюстные

Sagitta setosa (Черное море). Для анализа роста и продукции нами (Зайка, 1969) были использованы многолетние материалы Института биологии южных морей АН УССР (ИнБЮМ) по сезонному ходу численности планктонных животных в нескольких точках 10-мильного разреза против Камышовой бухты (р-н Севастополя). Использован тот же метод построения кривой роста, что и в случае *Acanthogammarus*. В процессе изучения размерного состава сагитт в пробах анализировали смещение пиков численности в последовательно полученных выборках. Таким путем были найдены пары значений l_1 , l_2 и соответствующие им Δt , по которым, используя уравнение (61), вычисляли α . Для летнего периода (при средней температуре 22 °С) получен следующий ряд значений:

l_1 , мм	l_2 , мм	Δt , сут	α
3,5	5,5	4	0,026
2,5	3,5	2	0,025
l_1 , мм	l_2 , мм	Δt , сут	α
4,5	5,5	2	0,025
3,5	5,5	2	0,055
1,5	2,5	2	0,024

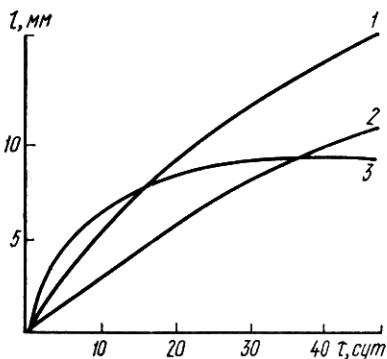
Для популяций с непрерывным пополнением важным критерием правильности анализа может служить малый разброс получаемых значений α , как в данном случае. Предпоследнее значение было отброшено из-за резкого выпадения из общего ряда. Для летнего периода принято среднее $\alpha = 0,025$.

По имеющимся для черноморской сагитты сведениям считаем $l_{\infty} = 23$ мм. Поскольку концентрация сагитт в 1 м^3 весьма мала, расчет суточной и удельной продукции вели на 100 экз. с учетом фактической размерной структуры популяции для каждых 15 сут летнего периода. Затем переходили к оценке продукции в 1 м^3 .

Получены следующие показатели для летних периодов 1960 — 1961 гг.: продукция за сезон составила 269 и 264 мг/м^3 , соответственно средняя для лета суточная удельная продукция $C = 0,21$ и $C = 0,31$.

Таким образом, для крупных планктонных хищников, какими являются сагитты, были получены неожиданно высокие значения удельной продукции в летний период. Поскольку построение кривой роста по смещению пиков для популяции с непрерывным пополнением является не очень надежным методом, приведенные величины заслуживают проверки и привлечения более точных сведений о росте животных.

Рис. 43. Кривые линейного роста сагитт: 1 — *Sagitta setosa* (при 22°C), по нашим данным; 2 — *S. setosa* (при $14,7^{\circ}\text{C}$), по данным Г. Н. Миронова (1970); 3 — *S. hispida*, по М. Риву (Reeve, 1970)



К настоящему времени такие материалы отсутствуют. Отрывочные экспериментальные данные по росту щетинкочелюстных (Миронов, 1970; Reeve, 1970) получены в условиях, когда выживали и давали прирост лишь некоторые из подопытных животных.

Г. Н. Миронов (1970) в 11 случаях зарегистрировал прирост черноморской сагитты при средней температуре $14,7^{\circ}\text{C}$. Значения l_1 , l_2 и Δt приведены ниже:

Δt , сут	5	15	27	6	8	2	9	2	6	7	2
l_1 , мм	3,1	5,5	7,0	5,2	4,0	4,0	4,0	4,0	4,0	5,2	5,8
l_2 , мм	4,0	7,7	12,0	6,7	7,0	4,8	6,1	4,4	5,7	6,6	6,8

Используя эти данные для расчета α по уравнению (61), мы получили значения в интервале $\alpha = 0,009 \div 0,021$; лишь в последнем опыте $\alpha = 0,03$. Исключив результаты последнего опыта, как выпадающие из общего ряда, получили среднее $\alpha = 0,014$ (с учетом последнего опыта расчет дал $\alpha = 0,015$).

Основываясь на $\alpha = 0,014$, построили кривую роста сагитты при $14,7^{\circ}\text{C}$ и сравнили ее с ранее полученной для 22°C (рис. 43). Вполне естественно, что при более низкой температуре рост животных замедлен. Чтобы сделать определенные заключения, произведем пересчет для перехода к иной температуре с помощью «нормальной кривой»

Крога (Винберг, 1956). Такой пересчет применяют при исследовании роста, исходя из предположения, что скорость роста изменяется с изменением температуры по тому же закону, как и скорость потребления кислорода при дыхании. В соответствии с уравнением (65), описывающим скорость роста массы, для перехода от кривой роста при 22 °С к кривой при 15 °С, достаточно умножить $\alpha = 0,025$ на соответствующий коэффициент, видим, что скорость роста в любом возрасте изменится на величину, подчиняющуюся правилу пересчета по кривой Крога. Этим способом получаем $\alpha = 0,013$ для 15 °С. Как показано выше, данные Г. Н. Миронова (1970) приводят к близкой величине ($\alpha = 0,014$). Следовательно, экспериментальные и косвенные сведения о росте черноморской сагитты практически совпадают (с поправкой на температуру). Однако, обратившись к ним, Г. Н. Миронов (1973) пришел к заключению, что средняя для года удельная продукция черноморской сагитты составляет $C = 0,08 \div 0,10$. На основе этих данных В. Н. Грезе (Грезе и др., 1973;

Таблица 9. Расчеты продукции для черноморской сагитты (по исходным данным за 8.VII 1960 г.)

Размерная группа, мм	Средняя		Биомасса, мг	$q_w, \text{сут}^{-1}$	Общий прирост, мг
	численность, экз/м ³	масса особи, мг			
1—2	2,5	0,0027	0,007	0,0035	0,009
2—3	0,54	0,0150	0,008	0,0131	0,007
4—5	3,04	0,109	0,331	0,0455	0,138
5—6	0,94	0,214	0,201	0,0685	0,064
6—7	0,23	0,376	0,086	0,0952	0,022
7—8	1,53	0,610	0,933	0,1250	0,191
8—9	0,98	0,930	0,911	0,157	0,154
9—10	0,84	0,352	1,136	0,190	0,160
10—11	0,39	1,895	0,739	0,250	0,097
19—20	0,09	15,266	1,373	0,010	0,091

Greze, 1978) принимает для *S. setosa* следующие значения: весной — 0,06, летом — 0,17, осенью — 0,14, зимой — 0,03.

В основу своих расчетов Г. Н. Миронов (1973) положил тот факт, что максимальная длина сагитты равна 24,5 мм, а не 23 мм, как принималось нами (Заика, 1969, 1972а). Проведя расчеты, автор заключает, что средняя величина C для летней температуры должна быть на 30 % меньше, чем по нашим расчетам, т. е. $C = 0,15$.

К сожалению, все расчеты Г. Н. Миронова неверны, поскольку, принимая уравнение Бергаланфи для описания роста сагитты, он все вычисления проводил косвенно. Не разбирая ошибки Г. Н. Миронова, покажем к чему в действительности приводит учет предлагаемой им поправки.

Примем $l_{\infty} = 24,5$ и учтем, что зависимость массы от размеров у сагитты (Миронов, 1970) выражается уравнением $w = 0,000686l^{3,37}$, где w — сырая масса, мг; l — длина, мм.

Согласно этому уравнению, величине $l_{\infty} = 24,5$ мм соответствует

$w_{\infty} = 32,95$ мг. В табл. 9 (Миронов, 1973) приведена средняя численность особей разного размера для пробы от 8 июля 1960 г., вычислены биомасса, продукция и удельная продукция. Для тех же исходных данных заново выполним расчеты, найдя среднюю массу для каждой размерной группы по приведенному выше уравнению, а приросты — по уравнению (65), которое в данном случае принимает вид

$$\frac{dw}{dt} = 3 \times 0,025 (32,95^{1/2} w^{2/2} - w).$$

Выше мы использовали это же уравнение, но с иными w_{∞} (табл. 9).

Отсюда следует, что $B = 5,72$ мг/м³, суточная продукция $P = 1,79$ мг/м³, $C = 0,31$. Поправка привела к увеличению удельной продукции, поскольку при $l_{\infty} = 23$ мм для данной размерной структуры получим только $C = 0,14$.

Следовательно, исходные данные Г. Н. Миронова способствуют подтверждению вывода о высокой удельной продукции черноморской сагитты в летний период.

Sagitta hispida. Несколько особей этого вида М. Рив (Reeve, 1970) вырастил от 5,5 до 9 мм при 21 °С. Полученные точки роста, по нашим расчетам, удовлетворительно описываются уравнением Бергаланфи с $l_{\infty} = 9,7$ мм и $\alpha = 0,1$. Соответствующая кривая изображена на рис. 43. Видно, что у *S. hispida* дефинитивные размеры достигаются гораздо раньше, чем у *S. setosa*. По данным М. Рива (Reeve, 1970), у животных длиной 6—7,4 мм суточные приросты массы достигают 17—19 % при 21 °С и 10 % — при 16 °С. Это согласуется с величинами q_w , полученными по предложенному нами уравнению:

τ , сут	5	10	15	20
l , мм	3,8	6,1	7,5	8,4
q_w	0,46	0,17	0,09	0,05

Значения q_w дают возможность судить о вероятных величинах удельной продукции при разных вариантах размерной структуры. М. Рив считает, что время генерации *S. hispida* при высоких температурах исчисляется несколькими неделями.

Для сагитт из прибрежных вод Флориды указано $C = 0,20 \div 0,41$ (Reeve, Baker, 1975).

Пелагические оболочники

Скорости индивидуального роста и увеличения численности, а также продуктивность пелагических оболочников долгое время оставались совершенно не изученными из-за методических трудностей. Первая попытка приблизительно оценить продукционные характеристики этих животных была сделана по изменениям размерной структуры черноморской аппендикулярии (Заика, 1966). Оказалось, что у этого вида необычно высокая удельная продукция, что заставило предположить наличие короткого жизненного цикла и большую скорость протекания основных физиологических процессов.

В 70-х годах XX ст. выполнено несколько экспериментальных работ на аппендикуляриях и сальпах, которые подтвердили чрезвычайно

высокую скорость продуцирования, быстрый рост и очень короткое время генерации исследованных видов.

Эти данные заставляют по-новому взглянуть на место аппендикулярий и сальп в пищевых цепях морской пелагиали, на их склонность к бурному развитию, периодически приводящему к образованию значительных скоплений особей. Оболочки наряду с другими группами «некормового планктона» (по терминологии ихтиологов), такими, как медузы, гребневники, сифонофоры, щетинкожестые, заслуживают внимания с точки зрения экономики морских экосистем.

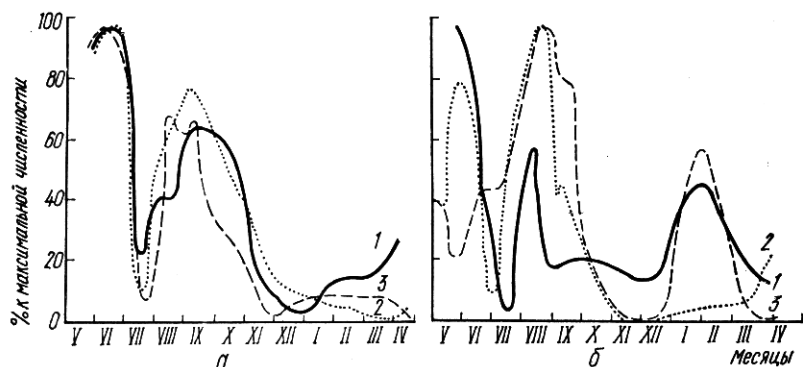


Рис. 44. Сезонные изменения относительной численности *Oikopleura dioica* в р-не Севастополя:

1 — 2,5; 2 — 7,5; 3 — 10 миль от берега (исходные материалы обработаны методом взвешенной скользящей средней по пяти точкам); а — 1960—1961 гг., б — 1961—1962 гг.

Oikopleura dioica (Черное и Северное моря). Этот вид аппендикулярий — единственный, обитающий в Черном море. Мы исследовали некоторые черты биологии. *O. dioica*, его сезонные изменения численности и продукционные характеристики (Заика, 1966, 1969). Анализ многолетних материалов (ИнБЮМ) по численности аппендикулярий в разных точках 10-мильного разреза в р-не Севастополя (против бухты Камышовой) позволил выявить основные черты сезонных изменений (рис. 44). В прибрежной зоне Черного моря аппендикулярии обильны и, несомненно, играют важную роль в пищевых цепях пелагиали, что подтверждается продукционными расчетами.

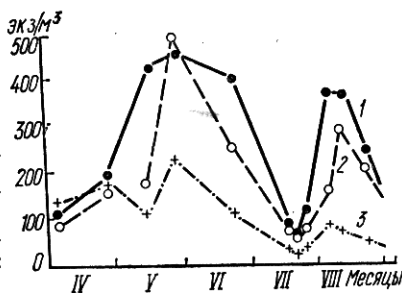
В основу расчетов положены данные о размерном составе популяции, полученные в 1961 г. (табл. 10). Основные периоды размножения — май — июнь и август — сентябрь. Летом в связи с ускоренным созреванием особи не достигают больших размеров: если зимой самцы имеют длину туловища 0,83 мм, а самки — 1 мм, то с мая по сентябрь не встречены особи крупнее 0,7 мм. Весной самки приступают к размножению при длине тела не менее 0,8 мм, летом — не менее 0,65. По нашим определениям, в Черном море крупные самки содержат в гонаде до 100 яиц. После размножения самки погибают (Fernaux, 1963).

Кривая роста была получена на основе анализа изменений размерного состава популяции. Сопоставив данные табл. 10 с ходом общей чис-

ленности аппендикулярий в тот же период, построили кривые изменения численности по укрупненным размерным группам (9 групп в табл. 10 составлены следующим образом: I—II, III—IV, V—IX). Этим трем укрупненным размерным группам соответствуют средние длины туловища: 0,2, 0,4 и 0,6 мм. Кривые изменения численности по представленным размерным группам рассмотрены на рис 45.

Для построения приблизительной кривой роста по данным рис. 45 оце-

Рис. 45. Сезонные изменения численности *Oikopleura dioica* в неритической зоне Черного моря в 1961 г. по размерным группам: 1 — I—II; 2 — III—IV, 3 — V—IX



нили время, необходимое для того, чтобы особи длиной 0,2 мм достигли длины 0,4 мм, а затем и 0,6. Животные, длина тела которых 24 мая была 0,6 мм, а численность — 230 экз/м³, не ранее 1 мая имели длину 0,2 мм. Следовательно, можно предположить, что рост животных от 0,2 до 0,6 мм в этот период продолжался не более 15—17 сут, соответственно от 0,4 до 0,6 мм — около 8—9 сут.

Таблица 10. Соотношение численности черноморских аппендикулярий различных размеров (см) в летних пробах 1961 г.

Группа	Длина, мм	Июнь		Июль			Август		
		17	21	8	12	21	5	10	22
I	До 0,2	6	37	21	11	28	15	27	21
II	0,2—0,3	23	44	55	14	50	58	31	25
III	0,3—0,4	33	28	40	19	32	35	46	16
IV	0,4—0,5	30	27	28	14	22	23	33	18
V	0,5—0,6	2	12	10	7	8	19	11	5
VI	0,6—0,7	0	8	6	1	7	0	2	2
VII	0,7—0,8	0	1	0	0	3	0	0	0
VIII—IX	0,8—1,0	0	0	0	0	0	0	0	0

Ежегодно в течение июня — июля резко падает общая численность аппендикулярий, поэтому в этот период нельзя оценить скорость роста по изменению численности размерных групп. Сравнивая пик численности группы аппендикулярий, имеющей длину тела 0,6 мм, с кривой численности групп 0,2 и 0,4 мм в августе, находим, что развитие особей от 0,4 до 0,6 мм шло 5—7 сут, от 0,2 до 0,6 мм — 10—12.

Ориентировочно приняты следующие сроки развития аппендикулярий: рост тела от 0,2 до 0,6 мм в мае продолжается 15—17 сут, в августе — 10—12. Средняя температура воды в мае — 14,8 °С, в августе — 24,6.

Для построения всей кривой роста по этим величинам было принято, что рост описывается уравнением Берталанфи и использован метод, описанный в гл. 5 на примере бокоплава *Acanthogammarus*.

По литературным (Вагу, 1960) и нашим данным максимальная длина туловища *O. dioica* была принята равной 1 мм ($l_{\infty} = 1$ мм). Используя приведенные выше результаты анализа роста аппендикулярий в августе, по уравнению (61) нашли, что $\alpha = 0,064$. Это позволяет полностью описать линейный рост.

Т. С. Петипа (1957) взвешиванием определила, что масса аппендикулярий при длине тела 0,586 мм равна 0,014 мг. По уравнению роста массы

$$w_{\tau} = w_{\infty} (1 - e^{-\alpha\tau})^3, \quad (174)$$

зная $w_{\tau} = 0,014$, $\alpha = 0,064$ и τ , можно найти w_{∞} . Для этого необходимо определить τ соответствующее массе 0,014 мг, т. е. длине 0,586 мм.

Т а б л и ц а 11. Показатели продукционного процесса черноморской аппендикулярии *O. dioica* летом 1960 г.

Период		P , мг/м ³	B , мг/м ³	Средняя масса особи, мг	C , сут ⁻¹
Июнь	1-я половина	6,42	0,99	0,0011	0,43
	2-я »	6,30	1,08	0,0014	0,39
Июль	1-я »	4,74	0,94	0,0018	0,33
	2-я »	4,20	0,91	0,0020	0,30
Август	1-я »	4,74	1,02	0,0019	0,31
	2-я »	5,28	0,94	0,0015	0,37
Сентябрь	1-я »	5,88	1,16	0,0018	0,34
	2-я »	5,60	1,20	0,0020	0,31

По уравнению (138) получаем $\tau = 13,8$ сут, тогда $w_{\infty} = 0,07$ мг. Теперь кривая роста массы строится по уравнению (169).

Для расчета продукции аппендикулярий был использован метод В. Н. Грезе (Грезе, Балдина, 1964). Гонада у аппендикулярий занимает всю заднюю часть туловища, от ее размеров зависит общая длина тела. Следовательно, масса гонад включена в общую массу животных. Поскольку самки гибнут после размножения, то продукцию за счет размножения следует считать уже учтенной в массе самки.

Приросты массы определили по уравнению

$$\frac{dw}{dt} = 3\alpha (w_{\infty}^{1/3} w^{2/3} - w).$$

Для лета 1960 г. расчет вели по периодам в 15 сут, для лета 1961 г.— подекадно. Данные о продукции аппендикулярий в летний период 1960 г. приведены в табл. 11.

Основные показатели продукционного процесса аппендикулярий для летних периодов 1960—1961 гг. следующие:

	1960 г	1961 г.
Средняя биомасса, мг/м ³	1,08	1,21
Продукция за сезон, мг/м ³	43,16	41,00
Суточная удельная продукция (средняя для лета)	0,35	0,32

Расчеты основаны на обширных сведениях о размерной структуре популяции *O. dioica* и грубо приближительной кривой роста. Величины C использовали при анализе зависимости удельной продукции от размерной структуры популяции (Zaika, 1968; Заика, Андрущенко, 1969). Предварительные расчеты показали, что взаимное соотношение значений C , вычисленных для разных размерных структур, не изменится, даже если абсолютные величины P и C окажутся смещенными из-за неточного определения α . В то же время сохранилась необходимость проверки продукционных расчетов для аппендикулярий, учитывая полученные высокие величины удельной продукции и важную роль этих животных в пищевых цепях (Lohmann, 1899; Shelbourne, 1962), а также очень высокую численность в периоды «цветения» (Seki, 1973; Alldredge, 1975).

Последующие исследования, основанные на экспериментальном определении скорости роста, продолжительности жизни и скорости размножения аппендикулярий, полностью подтвердили правильность наших заключений о высоком продукционном потенциале этих животных (Paffenhöfer, 1973; Fenaux, 1976a, б).

Г. Пафенхофер (Paffenhöfer, 1973) экспериментально получил 19 поколений *O. dioica* при 13 °C и концентрации фитопланктона (корм), близкой к наблюдаемой в этот период в Северном море. Самки давали от 51 до 877 яиц. Среднее время генерации составило 9,5 сут. Помимо крайне быстрого развития и высокой плодовитости, определенный вклад в суммарную продукцию аппендикулярии вносится за счет создания «домиков» — в среднем за сутки животное меняет 5 домиков.

Эти данные находятся в резком несоответствии с результатами оценки скорости роста *O. dioica* в Северном море по изменениям размерной структуры (Wyatt, 1973), когда для периода декабрь — май (14 °C) получено время генерации 144 сут. По-видимому, метод построения кривой роста был применен неудачно, на что уже обращали внимание (Fenaux, 1976a).

Р. Фено (Fenaux, 1976a) выращивал *O. dioica* при 22 и 14 °C, получив время генерации соответственно 3—5 и 10—12 сут, что согласуется с результатами Г. Пафенхофера (1973). Эти материалы свидетельствуют о крайне высокой удельной продукции *O. dioica* по сравнению с таковой у коловраток. Действительно, согласно рис. 29 продолжительности жизни 5 и 10 сут соответствуют средние значения C приблизительно равные 0,8 и 0,6.

Fritillaria pellucida (Средиземное море). Р. Фено, (1976б) использовал данные о возрастной структуре популяции, приняв на основе ряда наблюдений, что продолжительность жизни ее составляет 16 сут. С учетом скорости развития стадий он произвел продукционные расчеты по уравнению Берталанфи, построил кривую роста, которая удовлетворительно согласуется с экспериментальными точками. Это подтверждает приемлемость использованного нами метода анализа роста *O. dioica*. Для различных групп за период январь — март (13—14 °C) получены величины $C = 0,208 \div 0,328$, в среднем — 0,269.

Thalia democratica (Австралия). Сальпы питаются главным образом микропланктоном, имеют высокую скорость фильтрации (Harbison,

Gilmer, 1976). В пятнах «цветения» вид развивается в количестве, на несколько порядков превышающем численность других животных (Heron, 1972).

Чередование бесполого и полового поколений затрудняет оценку времени генерации, скорость увеличения численности. Эти величины были определены в результате анализа лабораторных данных по развитию салп и полевых исследований по смещению пиков размерной структуры (Heron, 1972). Согласно полученным результатам, при обильном питании в море время генерации составляет 46 ч. В экспериментальных условиях время генерации возрастает до 4—14 сут. Коэффициент увеличения популяции $r = 0,47 \div 0,91$; величина r_m оценивается приблизительно как 1,2. Поэтому удельную продукцию следует оценивать величиной $C = 1,2$.

За время, прошедшее со времени издания предыдущей книги (Заика, 1972а), существенно пополнились фактические данные об удельной продукции представителей разных групп гидробионтов. Но не произошло изменения представлений о продукционных возможностях тех или иных таксонов, экологических группировок. Следовательно, основные факторы, определяющие уровень продуктивности водных организмов, были выявлены правильно, что дает основание использовать описанные зависимости.

Если в отдельных группах и выявлены высокие значения удельной продукции (у гребневиков и пелагических сальп), то они лишь подтвердили казавшиеся завышенными данные об удельной продукции черноморских аппендикулярий и сагитт. Теперь можно утверждать, что пелагические хищники часто весьма продуктивны, так же, как и крупные пелагические растительноядные животные со студнеобразным телом. Во всех этих случаях важно наличие высокой скорости роста животных при относительно малой продолжительности жизни. Это следует учитывать при оценке энергетики пелагических сообществ.

Новые фактические данные дополнили сведения о величинах C в популяциях лишь в той мере, в какой удалось выявить виды с необычной для группы продолжительностью жизни.

Установленный ранее характер зависимости удельной продукции от продолжительности жизни подтверждается новыми материалами, что позволяет детализировать анализ, предложив количественные эмпирические соотношения для вычисления удельной продукции организмов по их продолжительности жизни.

Данная закономерность распространяется на все группы организмов, и можно с уверенностью утверждать, что ей подчинены не только гидробионты.

В 70-е годы XX ст. не было предложено существенно новых методических подходов, которые бы значительно улучшили способы определения удельной продукции для отдельных групп. Во всяком случае, если и были такие предложения, то они пока не стали закономерностью.

Возможно, по этой причине ряд направлений сравнительного исследования продуктивности не был обеспечен фактическим материалом. Представления об онтогенетических изменениях эффективности роста животных незначительно пополнены надежными данными. Мало

исследован вопрос о зависимости скорости роста и дефинитивных размеров от условий питания.

Некоторые из казавшихся перспективными направлений анализа продукционного процесса не получили развития. Так, не исследовались количественные закономерности возрастной структуры популяций, а следовательно, не был углублен анализ зависимости удельной продукции от возрастной структуры, а также не был решен вопрос о зависимости между биомассой и удельной продукцией. На беспозвоночных мало изучался вклад отдельных биохимических компонентов (белков, жиров, углеводов) в общую продукцию в процессе роста.

Важный вклад в понимание проблемы сравнительной продуктивности гидробионтов могли бы дать эмпирические определения по K_2 и влиянию трофических условий на продуктивность. Другие из упомянутых вопросов пока не оказали лимитирующего действия на общее развитие представлений об уровне продуктивности разных гидробионтов.

Заметно продвинулись наши знания о зависимости удельной продукции от температуры. Несмотря на сложность аналитического рассмотрения, эмпирические зависимости оказались однотипными, что вселяет надежду на успешное развитие этого направления поисков.

Применительно к естественным экосистемам наиболее серьезным сегодня представляется вопрос: как увязать приведенные материалы по сравнительной продуктивности видов со сравнительной продуктивностью экологических групп (планктон, бентос) и водоемов? Можно ли по фаунистическим спискам, дополненным сведениями о биомассах, судить о продуктивности сообществ, основываясь на приведенных здесь данных об удельной продукции и пользуясь $P = C \cdot B$?

Очевидно, такой подход возможен, но лишь для довольно грубых расчетов. В то же время нам представляется, что продуктивность биоценоза вообще не следует определять, манипулируя продуктивностью слагающих его видов, поскольку это приведет лишь к грубым оценкам, даже если эмпирически пытаться определять продукцию основных представителей данного биотопа.

Сопоставление суммарной биомассы и биомасс основных трофических звеньев с уровнем первичной продукции составляет надежную основу для изучения сравнительной продуктивности сообществ и экосистем. При этом анализ некоторых вопросов должен сопровождаться привлечением сведений об удельной продукции животных разных групп.

Как нам представляется, наиболее ценные сведения о сравнительной продуктивности видов получают при массовом культивировании гидробионтов. Именно с развитием аквакультуры мы в первую очередь связываем дальнейший прогресс в изучении сравнительной продуктивности видов. Практические проблемы аквакультуры могут быть стимулом, который приведет к развитию соответствующих направлений сравнительной продуктивности гидробионтов. С превращением аквакультуры в развитую отрасль народного хозяйства значимость обсуждаемого направления в исследовании продуктивности будет возрастать и приобретет все большее число практических приложений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аболмасова Г. И.* О зависимости величины рациона от веса тела у высших ракообразных.— В кн.: Вопросы морской биологии. Киев : Наук. думка, 1969, с. 45—48.
- Аболмасова Г. И.* Биология и баланс энергии некоторых видов крабов Черного моря : Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Севастополь, 1971.— 24 с.
- Абросов Н. С.* Некоторые принципы формирования микробных экосистем : Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Красноярск, 1973а.— 21 с.
- Абросов Н. С.* Непрерывная культура при решении экологических задач.— В кн.: Экспериментальное и математическое моделирование искусственных и природных экосистем. Красноярск : Кн. изд-во, 1973б, с. 24—38.
- Арабина И. П.* Сезонная, годовая динамика и продукция зообентоса озер Нарочь, Мясстро и Баторин : Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Минск, 1968.— 24 с.
- Афанасьева Э. Л.* Сравнение величины продукции *Epischura baicalensis* Sars из озера Байкал, полученной разными методами.— В кн.: Методы определения продукции водных животных. Минск : Вышэйшая школа, 1968, с. 194—202.
- Афанасьева Э. Л.* Экология и продукция *Epischura baicalensis* Sars (Copepoda, Calanoida) в озере Байкал : Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Иркутск, 1975.— 24 с.
- Бабицкий В. А.* Продукция некоторых видов ветвистоусых ракообразных в литорали озер разного типа.— В кн.: Лимнология : Материалы 14 конф. по изуч. внутр. водоемов Прибалтики. (Рига, 1966). Рига : Зинатне, 1968, с. 4—9.
- Базикалова А. Я.* Некоторые данные по биологии *Acanthogammarus grewinkii* (Dyb.).— Тр. Байкал. лимнол. ст., 1954, 14, с. 312—327.
- Бекман М. Ю.* Биология *Gammarus lacustris* Sars прибайкальских водоемов.— Там же, 1954, 14, с. 263—312.
- Бекман М. Ю.* Некоторые закономерности распределения и продуцирования массовых видов зообентоса в Малом море.— Там же, 1959, 17, с. 342—382.
- Бекман М. Ю.* Экология и продукция *Micratorus possolskii* Sow., *Gmelinoides fasciatus* Stebb. Тр. Лимнол. ин-та, 1962, вып. 2, № 1, с. 177—187.
- Бекман М. Ю., Менишуткин В. В.* Анализ процесса продуцирования у популяции простейшей структуры.— Журн. общ. биологии, 1964, 25, № 3, с. 177—187.
- Биологическая продуктивность озер разного типа / Г. Г. Винберг, В. А. Бабицкий, С. И. Гаврилов, Г. В. Гладкий.*— В кн.: Биопродуктивность озер Белоруссии. Минск : Вышэйшая школа, 1971, с. 5—33.
- Богоров В. Г.* Первичная продукция океана и ее использование.— Вестн. АН СССР, 1966, № 9, с. 104—108.
- Богоров В. Г.* Продуктивные районы океана.— Природа, 1967а, № 10, с. 40—47.
- Богоров В. Г.* Вопросы продуктивности океана.— Гидробиол. журн., 1967б, 3, № 5, с. 12—22.
- Боруцкий Е. В.* Динамика биомассы *Chironomus plumosus* профундали Белого озера.— Тр. лимнол. ст. в Косино, 1939а, № 22, с. 156—190.
- Боруцкий Е. В.* Динамика общей биомассы профундали Белого озера.— Там же, 1939б, с. 196—216.

- Брегман Ю. Э.* Рост и продукция коловратки *Asplanchna priodonta* в эвтрофном озере Дривяты.— В кн.: Методы определения продукции водных животных. Минск : Вышэйшая школа, 1968, с. 184—194.
- Брегман Ю. Э.* Взаимосвязь роста и энергетического обмена у некоторых промысловых донных беспозвоночных залива Посёта (Японское море) : Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Владивосток, 1973.— 24 с.
- Броцак В. А., Зенкевич Л. А.* Биологическая продуктивность морских водоемов.— Зоол. журн., 1936, 15, вып. 1, с. 13—21.
- Быховский Б. Е.* Моногенетические сосальщики, их система и филогения.— М.; Л. : Изд-во АН СССР, 1957.
- Васильева Г. Л.* Выращивание *Boschionus rubens* Ehrbg. как корма для личинок рыб.— Гидробиол. журн., 1968, 4, № 5, с. 39—46.
- Ведерников В. И., Кобленц-Мишке О. И., Суханова И. Н. и др.* Сравнение вертикального изменения количества взвеси фитопланктона и интенсивности люминесценции пигментов в экваториальном и перуанском районах восточной Пацифики.— В кн.: Экосистемы пелагиали Тихого океана. М. : Наука, 1975, с. 165—174.
- Винберг Г. Г.* Некоторые общие вопросы продуктивности озер.— Зоол. журн. 1936, 15, вып. 4, с. 587—603.
- Винберг Г. Г.* Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб.— Минск : Вышэйшая школа, 1956.
- Винберг Г. Г.* Экологический принцип изучения трофических связей и продуктивности экологических систем.— Зоол. журн., 1962, 41, вып. 11, с. 13—15.
- Винберг Г. Г.* Биотический баланс вещества и энергии и биологическая продуктивность водоемов.— Гидробиол. журн., 1965, 1, № 1, с. 25—32.
- Винберг Г. Г., Печень Г. А., Шушкина Э. А.* Продукция планктонных ракообразных в трех озерах разного типа.— Зоол. журн., 1965, 44, вып. 5, с. 676—687.
- Винберг Г. Г.* Скорость роста и интенсивность обмена у животных.— Успехи соврем. биологии, 1966, № 6, с. 274—293.
- Винберг Г. Г.* Взаимосвязь интенсивности обмена и скорости роста у животных.— Биология моря, Киев, 1958, вып. 15, с. 5—16.
- Винберг Г. Г.* Сравнительная оценка некоторых распространенных методов расчета продукции водных бактерий.— Гидробиол. журн., 1971, 7, № 4, с. 86—96.
- Винберг Г. Г.* Взаимозависимость роста и энергетического обмена у пойкилотермных животных.— В кн.: Количественные аспекты роста организмов. М. : Наука, 1975, с. 7—25.
- Винберг Г. Г.* Итоги исследований пресноводных сообществ всех трофических уровней.— В кн.: Ресурсы биосферы. Л. : Наука, 1976, с. 145—157.
- Винберг Г. Г.* Общие основы изучения водных экосистем.— Л. : Наука, 1979.— 273 с.
- Водяницкий В. А.* О проблеме биологической продуктивности водоемов и в частности Черного моря.— Тр. Севастоп. биол. ст., 1954, 8, с. 347—433.
- Воробьев В. П.* Мидии Черного моря.— Тр. Аз.-Черномор. НИИ мор. рыб. хоз-ва и океанографии, 1938, вып. 11, с. 1—30.
- Воробьев В. П.* Бентос Азовского моря.— Там же, 1949, вып. 13, с. 1—194.
- Воронина Н. М., Менишуткин В. В., Цейтлин В. Б.* Продукция массового вида антарктических копепод *Calanoides acutus*.— Океанология, 1980, вып. 20, № 1, с. 137—141.
- Гаврилов С. И.* Продуктивность зообентоса некоторых промысловых озер Белорусии : Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Минск, 1969.— 24 с.
- Гак Д. З.* Бактериопланктон и его роль в биологической продуктивности водохранилищ.— М. : Наука, 1975.— 240 с.
- Галковская Г. А.* О продукционных возможностях планктонных коловраток.— Науч. докл. высш. школы. Биол. науки, 1963, 3, № 1, с. 1—7.
- Галковская Г. А., Ляхнович В. П.* Продукция прудового зоопланктона.— Гидробиол. журн., 1966, 2, № 4, с. 8—16.
- Галковская Г. А.* Продукция планктонных коловраток.— В кн.: Методы определения продукции водных животных. Минск : Вышэйшая школа, 1968, с. 135—141.
- Гламазда В. В.* Зоопланктон Цимлянского водохранилища : Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Днепрпетровск, 1972.— 24 с.
- Голиков А. Н.* Метод определения продукционных свойств популяций по размерной структуре и численности.— Докл. АН СССР, 1970, 193, № 3, с. 730—733.

- Грезе В. Н.* Продукция *Pontoporeia affinis* и метод ее определения.— Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва, 1951, 3, с. 33—43.
- Грезе В. Н., Балдина Э. П.* Динамика популяций и годовая продукция *Acartia clausi* Giesbr., *Centropages kroeyeri* в неретической зоне Черного моря.— Тр. Севастоп. биол. ст., 1964, 17, с. 240—261.
- Грезе В. Н.* Темп роста и продукционные возможности популяций рыб.— Гидробиол. журн., 1965, 1, № 2, с. 35—43.
- Грезе В. Н.* Темпы продукции в популяциях пелагических *Sopropoda* Байкала.— В кн.: Круговорот вещества и энергии в озерных водоемах. М.: Наука, 1967а, с. 182—191.
- Грезе В. Н.* Темп продукции в популяциях гетеротрофных морских организмов.— В кн.: Вопросы биоокеанографии. Киев: Наук. думка, 1967б, с. 121—127.
- Грезе В. Н., Балдина Э. М., Билева О. К.* Продукция планктонных копепод в неретической зоне Черного моря.— Океанология, 1968, 8, вып. 6, с. 1066—1070.
- Грезе И. И., Грезе В. Н.* Относительная продукция популяций и некоторых амфипод Черного моря.— Зоол. журн., 1969, 48, вып. 3, с. 350—355.
- Грезе В. Н.* Биопродукционная система Черного моря и ее функциональная характеристика.— Гидробиол. журн., 1979, 15, № 4, с. 3—9.
- Грезе И. И.* Амфиподы Черного моря и их биология.— Киев: Наук. думка, 1977.— 154 с.
- Грига Р. Е.* Развитие некоторых *Naupacticoida* Черного моря.— Тр. Севастоп. биол. ст., 1960, 13, с. 68—77.
- Гутельмахер Б. Л.* Радиоавтографический метод определения относительного значения отдельных видов водорослей в первичной продукции планктона.— Гидробиол. журн., 1973, 9, № 1, с. 103—107.
- Гутельмахер Б. Л.* Относительное значение отдельных видов водорослей в первичной продукции планктона.— Там же, 1974, 10, № 1, с. 5—10.
- Дорфман Н. Л.* К вопросу о балансовых уравнениях роста животных — В кн.: Количественные аспекты роста организмов. М.: Наука, 1975, с. 227—230.
- Драбкова В. Г.* Динамика численности бактерий, время генерации и продукция бактерий в воде оз. Красного (Пуннус-Ярви).— Микробиология, 1965, 34, № 6, с. 1063—1069.
- Драголи А. Л.* К вопросу о взаимосвязи между вариациями черноморской мидии (*Mutilus galloprovincialis* Lam.).— В кн.: Распределение донных животных в южных морях. Киев: Наук. думка, 1966, с. 3—15.
- Жданова Г. А.* Сравнительная характеристика жизненного цикла и продуктивности *Bosmina longirostris* В. *coregoni* Baird. Киевском водохранилище.— Гидробиол. журн., 1969, 5, № 1, с. 11—20.
- Жданова Г. А.* Биология массовых видов планктонных и продукция зоопланктона Киевского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Киев, 1970.— 24 с.
- Заика В. Е.* О биологии и продукции аппендикулярий в Черном море.— В кн.: Вопросы морской биологии. Киев: Наук. думка, 1966, с. 41—49.
- Заика В. Е.* О методах расчета продукции бактерий.— Океанология, 1967, 7, вып. 3, с. 527—533.
- Заика В. Е., Маловицкая Л. М.* Характеристика изменчивости удельной продуктивности у некоторых зоопланктонных популяций.— В кн.: Структура и динамика водных сообществ и популяций. Киев: Наук. думка, 1967, с. 94—101.
- Заика В. Е.* О продукции аппендикулярий и сагитт в неретической зоне Черного моря.— В кн.: Продукционно-биологические процессы в планктоне южных морей. Киев: Наук. думка, 1969, с. 65—76.
- Заика В. Е., Андрущенко А. А.* Зависимость удельной продукции от возрастной структуры популяции зоопланктеров.— Журн. общ. биологии, 1969, 30, № 3, с. 251—258.
- Заика В. Е., Макарова Н. П.* «Параболический рост» и коэффициент использования усвоенной пищи на рост.— В кн.: Вопросы морской биологии. Киев: Наук. думка, 1969, с. 41.
- Заика В. Е.* Скорости размножения инфузорий.— В кн.: Продукция и пищевые связи в сообществах планктонных организмов.— Киев: Наук. думка, 1970а, с. 96—104.

- Заика В. Е.* Зависимость продуктивности водных моллюсков от продолжительности жизни.— *Океанология*, 1970б, 10, вып. 4, с. 702—708.
- Заика В. Е.* Соотношение максимальных удельных скоростей роста теплокровных животных.— *Зоол. журн.*, 1970в, 49, вып. 2, с. 191—192.
- Заика В. Е.* Результаты изучения планктонных инфузорий Средиземного моря.— В кн.: Экспедиционные исследования в Средиземном море в 1968 г. Киев : *Наук. думка*, 1970 г., с. 100—103.
- Заика В. Е., Макарова Н. П.* Теоретический анализ продукционного процесса в бактериопланктоне.— В кн.: Продукция и пищевые связи в сообществах планктонных организмов. Киев : *Наук. думка*, 1970, с. 141—150.
- Заика В. Е., Макарова Н. П.* Биологический смысл параметров уравнения роста Берталанфи.— *Докл. АН СССР*, 1971а, 199, № 1, с. 242—244.
- Заика В. Е., Макарова Н. П.* О возможном единстве ростовых потенций организмов.— *Зоол. журн.*, 1971б, 50, вып. 3, с. 323—328.
- Заика В. Е., Островская Н. А.* Скорость роста, продолжительность жизни и удельная продукция моллюсков.— *Журн. общ. биологии*, 1971, 32, № 3, с. 317—322.
- Заика В. Е.* Удельная продукция водных беспозвоночных.— Киев : *Наук. думка*, 1972а, — 148 с.
- Заика В. Е.* Рост гребневиков и медуз.— *Зоол. журн.*, 1972б, 51, вып. 2, с. 179—188.
- Заика В. Е.* Способы математического описания связи между скоростью роста животных и уровнем их питания.— Там же, 1973а, 52, вып. 6, с. 811—821.
- Заика В. Е.* Влияние температуры на скорость роста пойкилотермных животных (модель).— В кн.: Круговорот вещества и энергии в озерах и водохранилищах. Лиственныйчук; Иркутск : Вост.-Сиб. кн. изд-во, 1973б, ч. 1, с. 196—199.
- Заика В. Е.* Микрозоопланктон Казантипского залива Азовского моря в июне 1972 г.— *Океанология*, 1973в, 13, вып. 6, с. 1089—1092.
- Заика В. Е.* Соотношение продукции и метаболизма популяции.— В кн.: Биологическая продуктивность южных морей. Киев : *Наук. думка*, 1974, с. 100—111.
- Заика В. Е.* Балансовые модели роста животных.— В кн.: Количественные аспекты роста организмов. М. : *Наука*, 1975, с. 25—35.
- Заика В. Е., Макарова Н. П.* Время генерации, продолжительность деления и доля делящихся клеток у двух видов микроорганизмов.— *Биология моря*, Киев, 1975, вып. 33, с. 119—121.
- Зенкевич Л. А.* Материалы по питанию рыб Баренцова моря.— *Докл. первой сессии Океаногр. ин-та*, 1931, 4, с. 1—2.
- Зенкевич Л. А.* Производительность морских водоемов СССР.— *Тр. фаунист. конф. Зоологического ин-та АН СССР*, Л. : Секция гидробиол., 1934, с. 11—18.
- Зенкевич Л. А.* Фауна и биологическая продуктивность моря.— М., *Сов. наука*, 1951.— Т. 1. 505 с.
- Зувев Г. В., Заика В. Е.* Рост и удельная продукция атлантического кальмара *Sthenoteuthis pteropus*.— *Зоол. журн.*, 1977, 66, вып. 8, с. 1161—1167.
- Иванов А. И.* Распределение и запасы мидий в Черном море.— В кн.: Биология, техника промысла и переработка мидий. М. : *Наука*, 1965.— 46 с.
- Иванов А. И.* Рост черноморских мидий (*Mytilus galloprovincialis* Lam.) на Одесской банке.— *Гидробиол. журн.*, 1967, 3, № 2, с. 4—20.
- Иванов А. И.* Мидии (*Mytilus galloprovincialis* Lam.) Черного моря и перспективы их промысла : Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Одесса, 1968.— 24 с.
- Иванов Л.* Фактический и максимально возможный выход продукции карпа (*Cyprinus carpio* L.) в Бургасском лимане в зависимости от эффекта зарыбления и режима рыболовства. *Изв. Ин-та рыб. ресурсов*, Варна, 1975, 14, с. 9—41.
- Иванов М. В.* Метод определения продукции бактериальной биомассы в водоеме.— *Микробиология*, 1955, 24, вып. 1, с. 79—85.
- Иванова М. Б.* Продукция популяций планктонных животных в пресных водах СССР.— *Экология*, 1973, 3, № 1, с. 52—62.
- Ивлев В. С.* Энергетический баланс карпов.— *Зоол. журн.*, 1939, 18, вып. 2, с. 315—316.
- Ивлев В. С.* Биологическая продуктивность водоемов.— *Успехи соврем. биологии*, 1945, 19, вып. 1, с. 99—102.
- Ивлев В. С.* Экспериментальная экология питания рыб.— М. : *Пищепромиздат*, 1955.— 252 с.

- Ивлев В. С.* Гетеротрофная область продукционного процесса.— Тр. Севастоп. биол. ст., 1964, 15, с. 460—471.
- Ивлева И. В.* Рост и размножение горшечного червя (*Enchytraeus albidus* Honle) — Зоол. журн., 1953, 32, вып. 3, с. 394—405.
- Иерусалимский Н. Д.* Азотное и витаминное питание микробов.— М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949.— 165 с.
- Иерусалимский Н. Д.* Вычисление скорости роста водных микроорганизмов на стеклах обрастания.— Микробиология, 1954, 33, вып. 5, с. 561—567.
- Иерусалимский Н. Д.* Основы физиологии микробов.— М.: Изд-во АН СССР, 1963.— 242 с.
- Иоффе Ц. И., Максимова Л. П.* Биология некоторых ракообразных, перспективных для акклиматизации в водохранилищах.— Изв. Гос. НИИ озер. реч. хоз-ва, 1968, 67, с. 81—107.
- Камшилов М. М.* Продукция *Calanus finmarchicus* (Gunner) в прибрежной зоне Восточного Мурмана.— Тр. Мурман. мор. биол. ст., 1958, 4, с. 45—56.
- Камшилов М. М.* Биология гребневиков побережья Мурмана.— Тр. Мурман. мор. биол. ин-та, 1961, 3, № 7, с. 36—48.
- Карзинкин Г. С.* Основы биологической продуктивности водоемов.— М.: Пищепромиздат, 1952, с. 328—341.
- Кирпищенко М. Я.* Фенология, динамика численности и рост личинок дрейссены в Куйбышевском водохранилище.— В кн.: Биология дрейссены и борьба с ней. М.; Л.: Наука, 1964, с. 19—31.
- Кобленц-Мишке О. И., Ведерников В. И.* Ориентировочное сопоставление первичной продукции и количества фитопланктона на поверхности океана.— Океанология, 1973, 13, вып. 1, с. 75—83.
- Кожова О. М.* Бактериопланктон Иркутского водохранилища в первые после заполнения годы (1957—1960).— Тр. Лимнол. ин-та, 1964, 11, с. 115—135.
- Кожова О. М., Мамонтова Л. М.* К вопросу об определении бактериальной продукции.— Пробл. экологии Прибайкалья, 1979, 1, с. 13—15.
- Количественные аспекты роста организмов / Под ред. А. И. Зотина.*— М.: Наука, 1975.— 287 с.
- Кондратьева Т. М.* О продукции фитопланктона в Средиземном море.— В кн.: Основные черты геологического строения, гидрологического режима и биологии Средиземного моря. М.: Наука, 1965, с. 160—164.
- Кондратьева Т. М.* О суточной продукции фитопланктона в Черном море.— В кн.: Биологические исследования Черного моря и его промысловых ресурсов. М.: Наука, 1968, с. 39—41.
- Константинов А. С.* К методике определения продукции кормовых для рыб животных.— Науч. докл. высш. школы, Сер. биол. наук, 1960, 4, с. 59—63.
- Крючкова Н. М.* Использование пищи на рост *Moina rectirostris* Leydig.— Зоол. журн., 1967, 46, вып. 7, с. 34—52.
- Кузин В. Г., Дюльдин А. А.* Аналитическое решение балансового уравнения роста.— Онтогенез, 1975, 6, № 3, с. 234—241.
- Кузнецов В. В.* Биология и биологический цикл *Lacuna pallidula* Da Costa в Баренцевом море.— В кн.: Памяти академика С. А. Зернова. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948а, с. 72—94.
- Кузнецов В. В.* Биоэкологическая характеристика массовых видов морских беспозвоночных.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1948б, № 5, с. 112—125.
- Кузнецов В. В.* Белое море и биологические особенности его фауны и флоры.— М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960.— 322 с.
- Кузнецов С. И., Романенко В. И.* Микробиологическое изучение внутренних водоемов.— М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963.— 125 с.
- Кузнецова И. А.* Трансформация энергии у ракообразных рода *Balanus*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— 1974.— 24 с.
- Кузьменко К. Н.* Жизненный цикл и продукция *Pontoporeia Affinis* Lundstr. в оз. Красном (Карельский перешеек).— Гидробиол. журн., 1969, 5, № 4, с. 97—103.
- Ланская Л. А.* Культивирование водорослей.— В кн.: Экологическая физиология морских планктонных водорослей. Киев: Наук. думка, 1971, с. 3—22.
- Лебедева М. Н.* Рост, размножение и продукция *Daphnia longispina* в Учинском водохранилище.— Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол., 1963, 68, вып. 5, с. 43—62.

- Левина О. В.* Биология и продукция моллюсков *Limnaea stagnalis Radix ovata* Drap. в Киевском водохранилище : Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Киев, 1975.— 24 с.
- Лукашева Т. А.* Влияние солёности на эколого-физиологические показатели азово-черноморской *Idotea baltica basteri* : Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— М. 1979.— 24 с.
- Лукьянович Л. М.* Биопродукционная роль инфузорий в разнотипных водоёмах Белоруссии : Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Одесса, 1977.— 24 с.
- Львова-Качанова А. А.* Продукция дрейссены — основного компонента бентоса Украинского водохранилища.— В кн.: Биологические процессы в морских и континентальных водоёмах. Кишинев : Картия молдовеняскэ, 1970, с. 231—240.
- Ляхнович В. П., Каратаев А. Ю., Тищиков Г. М.* Структура, динамика и продукция *Dreissena polymorpha Pallas* в водоёме-охладителе ТЭС.— В кн.: Проблемы экологии Прибайкалья. Иркутск : Кн. изд-во, 1979, с. 158—159.
- Ляхов С. М., Михеев В. П.* Распределение и количество дрейссены в Куйбышевском водохранилище на седьмом году его существования.— В кн.: Биология дрейссены и борьба с ней. М.; Л. : Наука, 1964, с. 3—19.
- Макарова Н. П., Заика В. Е.* Сравнение вариантов расчета продукции животных по кривой роста и возрастному составу.— В кн.: Вопросы морской биологии. Киев : Наук. думка, 1969, с. 69—70.
- Макарова Н. П., Заика В. Е.* Связь между ростом животных и количеством усвоенной пищи.— Гидробиол. журн., 1971, 7, № 3, с. 5—13.
- Макарова Н. П.* Балансовое уравнение индивидуальной продукции.— Зоол. журн., 1972, 51, вып. 10, с. 1555—1558.
- Макарова Н. П.* Балансовый анализ уравнений биоэнергетики.— Биология моря, Киев, 1975, вып. 33, с. 49—55.
- Макарова Н. П.* Балансовые модели в экологии особей и популяций : Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Севастополь, 1976а.— 24 с.
- Макарова Н. П.* Метод расчета времени генерации по доле делящихся микроорганизмов.— Биология моря, Киев, 1976б, вып. 33, с. 116—118.
- Маккаева Е. Б.* Динамика численности и биомассы *Rissoa splendida Eichw.* прибрежного участка Крыма.— Тр. Севастоп. биол. ст., 1959, 11, с. 101—109.
- Маккаева Е. Б.* Беспозвоночные зарослей макрофитов Черного моря.— Киев : Наук. думка, 1979.— 227 с.
- Максимова Л. П.* Биология мотил и коловраток и их разведение в качестве живых кормов для личинок сиговых рыб.— Изв. Гос. НИИ озер. и реч. хоз-ва, 1968, 67, с. 107—136.
- Макфедьен Э.* Экология животных.— М. : Мир, 1965.— 375 с.
- Маловицкая Л. М.* Продукция копепоид Азовского моря.— Тр. ВНИИ мор. рыб. хоз-ва и океанографии, 1973, 80, с. 28—29.
- Маркосян А. К.* Биология гаммарусов озера Севан.— Тр. Севан. гидробиол. ст., 1948, 10, с. 40—75.
- Матвеева Т. А.* Биология *Mytilus edulis L.* Восточного Мурмана.— Тр. Мурман. биол. ст., 1948, 1, с. 114—121.
- Матвеева Т. А.* Биология и биологический цикл *Astrea testudinalis* в районе Восточного Мурмана.— Там же 1955, 2, с. 32—45.
- Методы определения продукции водных животных* / Под ред. Г. Г. Винберга.— Минск : Высшая школа, 1968.— 239 с.
- Механикова И. В.* О продукции *Gmelinoodes fasciatus Stebb.* залива Одисса Братского водохранилища.— В кн.: Проблемы экологии Прибайкалья, Иркутск : Кн. изд-во, 1979, с. 159—161.
- Мина М. В., Клевезаль Г. А.* Рост животных.— М. : Наука, 1976.— 124 с.
- Миронов Г. Н.* Питание планктонных хищников.— В кн.: Биология и распределение планктона южных морей. М. : Наука, 1967, с. 124—137.
- Миронов Г. Н.* О линейном и весовом росте черноморской *Sagitta setosa Mull.*— Биология моря, Киев, 1970, вып. 19, с. 118—123.
- Миронов Г. Н.* О максимальной длине и коэффициенте *P/B* у черноморской сагитты.— Там же, 1973, вып. 28, с. 23—26.
- Небрат А. А.* Планктонные инфузории Киевского и Кременчугского водохранилищ, их продукция и роль в деструкции органического вещества : Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Одесса, 1977.— 24 с.

- Нечваленко С. П.* Хиროномиды Волгоградского водохранилища и их продукция : Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— М., 1978.— 24 с.
- Новожилова М. И.* Динамика численности и биомассы бактерий в водной толще Рыбинского водохранилища.— Микробиология, 1955, 24, вып. 6, с. 710—717.
- Новожилова М. И.* Время генерации бактерий и продукции бактериальной массы в воде Рыбинского водохранилища.— Там же, 1957, 26, вып. 2, с. 202—209.
- Носова И. А.* Жизненный цикл *Cyclus scutifer* Sars в Курильском озере (Южная Камчатка).— Труды молодых ученых. Владивосток / ВНИИ рыб. хоз-ва и океанографии, 1970, 3, с. 82—92.
- Одум Е.* Экология.— М. : Просвещение, 1968.— 167 с.
- Одум Ю.* Основы экологии.— М. : Мир, 1975.— 740 с.
- Определитель фауны* Черного и Азовского морей / Под ред. В. А. Водяницкого.— Киев : Наук. думка, 1968.— 423 с.
- Осадчих В. Ф., Яблонская Е. А.* О продукции некоторых видов северокаспийского бентоса.— В кн.: Методы определения продукции водных животных. Минск : Вышэйшая школа, 1968, с. 219—226.
- Павлова Е. В.* Цикл развития и некоторые данные по росту *Penilia avirostris* Dana в Севастопольской бухте.— Тр. Севастоп. биол. ст., 1959, 11, с. 54—62.
- Павловская Т. В.* Питание и размножение массовых видов инфузорий Черного моря : Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Севастополь, 1971.— 24 с.
- Павловская Т. В.* Влияние условий питания на скорость потребления пищи и время генерации инфузорий.— Зоол. журн., 1973, 52, вып. 10, с. 1451—1458.
- Пастернак А. Ф.* Некоторые данные о росте и размножении *Tisbe furcata* (Copepoda, Naupacticoidea) в Черном море.— Там же, 1976, 55, вып. 10, с. 1455—1462.
- Перцов Н. А., Виленкин Б. Я.* Первичная продукция растительного обрастания.— Докл. АН СССР, 1977, 236, № 2, с. 494—496.
- Петина Т. С.* О среднем весе основных форм зоопланктона Черного моря.— Тр. Севастоп. биол. ст., 1957, 9, с. 39—57.
- Петина Т. С.* Соотношение между приростом, энергетическим обменом и рационами у *Acartia clausi* Giesbr.— В кн.: Физиология морских животных. М. : Наука, 1966а, с. 82—91.
- Петина Т. С.* Об энергетическом балансе у *Calanus helgolandicus* (Claus) в Черном море.— В кн.: Физиология морских животных. М. : Наука, 1966б, с. 60—81.
- Петина Т. С.* Об эффективности использования энергии в пелагических экосистемах Черного моря.— В кн.: Структура и динамика водных сообществ и популяций. Киев : Наук. думка, 1967, с. 44—65.
- Петрова М. А.* Продукция планктонных ракообразных в Горьковском водохранилище.— Гидробиол. журн., 1967, 3, № 6, с. 48—56.
- Петрович П. Г., Нгуен Чонг Нье.* Количественное развитие и продукция *Eurycercus lamellatus* (O. F. Muller) озера Нарочь.— В кн.: Биопродуктивность озер Белоруссии. Минск : Изд-во Белорус. ун-та, 1971, с. 92—99.
- Печень Г. А., Шушкина Э. А.* Продукция планктонных ракообразных в озерах разного типа.— В кн.: Тр. 10-й конф. по внутр. водоемам Прибалтики. Минск, 1962. Минск : Вышэйшая школа, 1964, с. 249—257.
- Печень Г. А.* Продукция ветистоусых ракообразных озерного зоопланктона.— Гидробиол. журн., 1965, 1, № 4, с. 19—27.
- Печень Г. А., Кузнецова А. П.* Потребление и использование пищи *Daphnia pulex* (De Greer).— Докл. АН БССР, 1966, 10, вып. 5, с. 344—347.
- Печень Г. А., Костин В. А., Брегман Ю. Э.* Продукция зоопланктона озера Дривяты.— В кн.: Биологическая продуктивность эфтрофного озера. М. : Наука, 1970, с. 89—105.
- Пидгайко М. Л.* Потенциальная продукция.— В кн.: Методы определения продукции водных животных.— Минск : Вышэйшая школа, 1968, с. 240—244.
- Пионтковский С. А., Петина Т. С.* Эффективность в питании *Acartia clausi* Giesbr.— Биология моря, Киев, 1975, вып. 33, с. 3—11.
- Поддубная Т. Л.* Жизненный цикл и темпы роста невского лимнодрила (*Limnodrilus newaensis* Mich., Tubificidae, Oligochaeta).— Тр. Ин-та биол. водохранилищ, 1963, 5, № 8, с. 46—57.
- Родина А. Г.* Методы водной микробиологии. Практическое руководство.— М.; Л. : Наука, 1965.— 363 с.

- Романова А. П., Зонов А. И. К определению продукции бактериальной массы в водоемах.— Докл. АН СССР, 1964, 158, № 1, с. 194—196.
- Рост животных / Под ред. Л. П. Познанина. Итоги науки и техники / ВИНТИ. Сер. Зоология позвоночных, 1973.— 193 с.
- Садырин В. М. Скорость роста и суточная удельная продукция некоторых видов фитофильных беспозвоночных.— Гидробиол. журн., 1977, 13, № 5, с. 87—90.
- Садырин В. М. Продукция фитофильных беспозвоночных в водоеме-охладителе Горьковской ГРЭС.— Экология, 1978, 5, с. 62—69.
- Салманов М. А. Динамика численности бактерий в водной толще Куйбышевского водохранилища.— Тр. Ин-та биологии водохранилищ, 1959, 2, вып. 5, с. 15—22.
- Славина О. Я. Рост мидий в Севастопольской бухте.— В кн.: Бентос. Киев : Наук. думка, 1965, с. 24—29.
- Соколова Н. Ю. Продукция хирономид Учинского водохранилища.— В кн.: Методы определения продукции водных животных. Минск. Высшая школа, 1968, с. 226—240.
- Соколова Н. Ю. Экология и особенности динамики численности, биомассы, и продукции различных популяций *Chironomus plumosus* L.— В кн.: Проблемы экологии Прибайкалья. Иркутск : Кн. изд-во, 1979, с. 169—170.
- Солдатова И. Н. Энергетический баланс бокоплава *Pontogammarus maoticus* (Sow.) — Океанология, 1970, 10, вып. 1, с. 166—175.
- Сорокин Ю. И. Некоторые итоги изучения трофической роли бактерий в водоемах.— Гидробиол. журн., 1967, 3, № 5, с. 132—142.
- Степанова Л. А. Продукция массовых форм рачкового зоопланктона озера Ильмень, рассчитанная двумя методами.— Там же, 1971, 7, № 6, с. 19—23.
- Стрельникова В. М. Некоторые черты биологии и элементы энергетического баланса *Idotea ochotensis* Brandt и *Symodoce acuta* Rich. (Crustacea, Isopoda) из Японского моря : Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— М., 1975.— 24 с.
- Стрельцов В. Е. Закономерности постэмбрионального роста многощетинкового червя *Narmathoe imbricata* (Polychaeta, Errantia) на литорали южной части Баренцова моря.— Докл. АН СССР, 1966, 169, № 6, с. 1442—1446.
- Студеникина Е. И. Продукция экологических группировок гетеротрофных уровней зоопланктона Азовского моря.— Биология моря, Киев, 1976, вып. 37, с. 19—28.
- Суцены Л. М., Кларо Р. Количественные закономерности питания и баланс энергии у промыслового краба *Merippe mercenaria* Say.— В кн.: Исследования центральноамериканских морей. Киев : Наук. думка, 1966, с. 217—230.
- Суцены Л. М. Продукция и годовой поток энергии в популяции *Orchestia bottae* M.— Edw. (Amphipoda-Talitroidea).— В кн.: Структура и динамика водных сообществ и популяций. Киев : Наук. думка, 1967, с. 120—135.
- Суцены Л. М., Хмелева Н. Н. Потребление пищи как функция веса тела у ракообразных.— Докл. АН СССР, 1967, 176, № 67, с. 1429—1431.
- Суцены Л. М. Элементы энергетического баланса амфибонтного бокоплава *Orchestia bottae* M.— Edw.— Биология моря, Киев, 1968, вып. 15, с. 52—71.
- Тен В. С. Метод расчета продукции фитопланктона.— Тр. Севастоп. биол. ст., 1964, 15, с. 27—38.
- Тен В. С., Заика В. Е. Основные параметры продукционного процесса в популяциях водных беспозвоночных.— В кн.: Биология и распределение планктона южных морей. М. : Наука, 1967, с. 164—178.
- Финенко З. З., Ланская Л. А. Рост и скорость деления водорослей в лимитированных объемах воды.— В кн.: Экологическая физиология морских планктонных водорослей. Киев : Наук. думка, 1971, с. 22—51.
- Хмелева Н. Н. Затраты энергии на дыхание, рост и размножение у *Artemia salina* L.— Биология моря, Киев, 1968, вып. 15, с. 71—99.
- Хмелева Н. Н. О первичной продукции Красного моря и Аденского залива.— Там же, 1970, вып. 21, с. 107—133.
- Хмелева Н. Н. Биологический и энергетический баланс морских равноногих ракообразных (*Idotea baltica basteri*).— Киев : Наук. думка, 1973.— 183 с.
- Холодов В. И. Энергетический баланс морского ежа *Strongylocentrotus droebachiensis* (O. F. Muller), использующего разные формы пищи.— Биология моря, Киев, 1978, вып. 44, с. 86—105.

- Цихон-Луканина Е. А.* Питание и рост пресноводных брюхоногих моллюсков.— Тр. Ин-та биологии внутр. вод, 1965а, 9, с. 191—200.
- Цихон-Луканина Е. А.* Жизненные циклы, изменение численности и биомассы некоторых брюхоногих моллюсков в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища летом 1962 г.— Там же, 1965б, 8, с. 125—130.
- Чмыр В. Д.* Радиоуглеродный метод определения зоопланктона в естественной популяции.— Докл. АН СССР, 1967, 173, № 1, с. 201—203.
- Чухчин В. Д.* Размножение и рост *Bittium reticulatum* в Черном море.— Биология моря, Киев, 1973, вып. 33, с. 87—93.
- Шарапова Л. И.* Зоопланктон озер Каракуль и Соркуль (бассейн р. Или) и его продукция: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Алма-Ата, 1971.— 24 с.
- Шнем Г. И.* Биологическая продуктивность рыб и других животных.— Киев: Урожай, 1968.— 90 с.
- Шушкина Э. А.* Соотношение продукции и биомассы зоопланктона озер.— Гидробиол. журн., 1966, 2, № 1, с. 27—36.
- Шушкина Э. А.* Расчет продукции копепоид на основе закономерностей обмена и коэффициента использования усвоенной пищи на рост.— Океанология, 1968, 8, вып. 1, с. 126—129.
- Шушкина Э. А., Сорокин Ю. И.* К методике определения продукции зоопланктона радиоуглеродным методом.— Там же, 1969, 9, вып. 4, с. 730—737.
- Щербаков А. П.* Продуктивность зоопланктона Глубокого озера. 3. Планктонные простейшие.— Тр. Всесоюз. гидробиол. об-ва, 1963, 13, с. 13—25.
- Яблонская Е. А.* Опыт применения метода Е. В. Борущкого для определения продукции хиროномид.— В кн.: Методы определения продукции водных животных. Минск: Вышэйшая школа, 1968, с. 204—219.
- Alimov A. F., Boullion V. V., Finogenova N. P. et al.* Biological productivity of lakes Krivoe and Krugloe.— In: Productivity problems of freshwaters. Warsaw; Krakow: PWN, Pol. sci. publ. 1972, p. 34—43.
- Allredge A.* Abandoned larvacean houses: a unique food source in the pelagic environment.— Science, 1975, 177, N 4052, p. 885—887.
- Andersson E.* Life-cycle and growth of *Asellus aquaticus* (L.) with special reference to the effects of temperature.— Rept. Inst. Freshwater Res. Drottningholm, 1969, 49, p. 5—26.
- Arntz W. E.* Biomasse und Production des Macrobenthos in den tieferen Teilen der Kieler Bucht im Jahr 1968.— Kiel. Meeresforsch., 1971, 27, N 1, p. 36—61.
- Bansó K.* On weight dependence of net growth efficiency and specific respiration rates among field population of invertebrates.— Oecologia, Berlin, 1979, 38, N 2, p. 111—126.
- Bary B. M.* Notes on ecology, distribution and systematics on pelagic Tunicata from New Zealand.— Pacif. Sci., 1960, 14, N 2, p. 101—122.
- Bertalanffy L. von.* A quantitative theory of organic growth.— Hum. Biol., 1938, 10, N 2, p. 181—213.
- Bertalanffy L. von.* Basic concepts in quantitative biology of metabolism.— Helgol and Wiss. Meeresuntersuch, 1964, 9, N 1, p. 5—34.
- Biggs D. C.* Nutritional ecology of *Agalma Okeni* (Siphonophora: Physonectae) / Ed. by G. O. Mackie. Coelenterate ecology and behaviour. New York; London: Plenum press, 1976, p. 201—210.
- Birch L. C.* The intrinsic rate of natural increase of an insect population.— J. Anim. Ecol., 1948, 17, p. 15—26.
- Blaxter J. H. S., Hempel G.* Utilization of yolk by herring larvae.— J. Mar. Biol. Assoc. U. K., 1966, 46, N 3, p. 219—235.
- Boysen-Yensen P.* Valiation of the Limfyjord, I.— Rep. Dan. biol. sta., 1919, 26, N 1, p. 1—44.
- Brett J. K., Shelbourn J. E., Shoop C. T.* Growth rate and body composition of Singering sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka* in relation to temperature and ration size.— J. Fish. Res. Board Can., 1969, 26, N 9, p. 2363—2394.
- Brocksen R. W., Davis G. E., Warren Ch. E.* The analysis of trophic processes on the basis of density-dependent functions: Marine food chains. Ed. by J. H. Steele.— Edibnourgh: Oliver and Boyd, 1970.— 312 p.
- Butler T. H.* Growth, reproduction and distribution of Pandalid Shrimps in British Columbia.— J. Fish. Res. Board Can., 1964, 21, N 6, p. 1403—1452.

- Chassé C.* Un indice simple de la structure démographique relevant la croissance individuelle à la production de toute une population.— *Rev. bio-math.*, 1970, 8, N 2, p. 67—70.
- Cederwall H.* Annual macrofauna production of a soft bottom in the Northern Baltic proper.— In: *Biology of benthic organisms*. New York: Pergamon press, 1977, p. 155—164.
- Clarke G. L., Edmondson W. T., Ricker W. E.* Mathematical formulation of biological productivity.— *Ecol. Monogr.*, 1946, 16, N 3, p. 311—391.
- Comita G. W.* A study of calanoid copepod population in an arctic lake.— *Ecology*, 1956, 37, N 3, p. 576—592.
- Conover R. J.* Food relations and nutrition of zooplankton.— *Proc. Symp. exp. mar. ecol.* Rhode Island: Occas. publ. univ., 1964, p. 81—91.
- Conover R. J.* Zooplankton — life in nutritionally dilute environment.— *Amer. Zool.*, 1968, 8, N 2, p. 107—118.
- Cooper N. E.* Dynamics and production of a natural populations of a freshwater amphipod, *Hyalella azteca*.— *Ecol. Monogr.*, 1965, 35, N 3, p. 377—394.
- Corkett C. J., McLaren I. A.* Relationships between development rate of eggs and older stages of copepods.— *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, 1970, 50, N 1, p. 161—168.
- Crisp P. J.* Secondary productivity in the sea / Eds : D. E. Reichle et al.— In: *Productivity of world ecosystems*. Washington: Nat. Acad. Sci., 1975, p. 180.
- Cushing D. H.* A comparison of production in temperature seas and upwelling areas.— *Trans. Roy. Soc. S. Afr.*, 1971, 40, N 1, p. 121—198.
- Cushman R. M., Shugart H. H., Hildebrand S. G., Etwood J. W.* The effect of growth curve and sampling regime on instantaneous — growth, removal — summation and Hynes / Hamilton estimates of aquatic insect production: a computer simulation.— *Limnol. and Oceanogr.*, 1978, 123, N 1, p. 184—189.
- Davis C. C.* On questions of production and productivity in ecology.— *Arch. Hydrobiol.* 1963, 52, N 2, p. 39—61.
- Demoll R.* Betrachtungen über Produktionsberechnungen.— *Arch. Hydrobiol.*, 1927, 18, N 3, S. 31—59.
- Dermott R. M., Kalff J., Leggett W. C., Spence J.* Production of chironomus, procladius and chaoborus at different levels of phytoplankton biomass in lake Memphremagog, Quebec — Vermont.— *J. Fish. Res. Board Can.*, 1977, 34, N 11, p. 2001—2007.
- Droop M. R., Scott G. M.* Steady — state energetics of a planktonic herbivore (*Brachionus plicatilis*).— *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, 1978, 58, N 3, p. 749—772.
- Duncan A.* Production and biomass of three species of *Daphnia* co-existing in London reservoirs.— *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 1975, 19, p. 2858—2867.
- Edmondson W. T.* Reproductive rates of rotifers in natural populations.— *Mem. Ist. ital. Hidrobiol.*, 1960, 12, N 1, p. 21—77.
- Engelmann M. D.* Energetics, terrestrial field studies and annual productivity.— *Advances in ecol. res.*, 1966, 3, p. 73—115.
- Fava G.* Effetti selettivi della temperatura in *Tisbe clodiensis* (Copepoda, Harpacticoida).— *Atti Accad. naz. Lincei*, 1972, 1/2, N 8, p. 22—27.
- Fava G., Luparelli R.* Effetti dell'inincrocio sul rapporto sessi in *Tisbe clodiensis* (Copepoda, Harpacticoida).— *Atti Ist. veneto sci. lett. ed arti. cl. sci. mat. e natur.* 1972, 130, p. 147—160.
- Fenaux R.* Ecologie et biologie des Appendiculaires méditerranéens.— *Vie et milieu. Suppl.*, 1963, 16, 142 p.
- Fenaux R.* Cycle vital d'un appendiculaire *Oikopleura dioica* Fol., 1972. Description et chronologie.— *Ann. Inst. Oceanogr. Nov. ser.*, 1976a, 52, N 1, p. 89—101.
- Fenaux R.* Cycle vital, croissance et production chez *Fritillatia pellucida* (Appendicularia), dans la baie de Villefranchesur-Mer, France.— *Mar. Biol.*, 1976b, 34, N 2, p. 229—238.
- Fenchel T.* The ecology of marine microbenthos, III.— *Ophelia*, 1968, 5, N 1, p. 123—136.
- Fenchel T.* Intrinsic rate of natural increase: the relationship with body size.— *Oecologia*, 1974, N 3, p. 317—326.
- Finenko Z. Z., Zaika V. E.* Particulate organic matter and its role in the productivity of the sea: Marine food chains / Ed. by J. H. Steele.— *Edinburgh: Oliver and Boyd*, 1970.— 312 p.

- Finlay B. J.* The dependence of reproductive rate on cell size and temperature in freshwater ciliated protozoa.— *Oecologia*, 1977, 30, N 1, p. 75—81.
- Fish J. D.* The biology of *Cucumaria elongata* (Echinodermata: Holoturioidea).— *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, 1967, 47, N 1, p. 129—145.
- Flüchter J., Pandian T. J.* Rate and efficiency of yolk utilization in developing eggs of the sole *Solea solea*.— *Helgoländ. Wiss. Meeresuntersuch.*, 1968, 18, N 1, S. 1—2.
- Ford E.* On the growth of some Lamellibranches in relation to food-supply of fishes.— *Ibid.*, 1925, 13, N 3, p. 112—127.
- Frank P. W.* The biodemography of an intertidal snail population.— *Ecology*, 1965, 46, N 5, p. 831—845.
- Gaudy R., Guérin J. P.* Etude expérimentale de la respiration de la croissance et de la fécondité de la Tisbe holothuriae (Copepoda: Harpacticoide) élevé à des températures différentes.— In: *Physiology behaviour of marine organisms*/ Ed. by D. S. Melasky, A. J. Berry. Oxford: New York Pergamon press, 1978, p. 31—38.
- Gerlach S. A., Schrage M.* Life cycles in marine meiobenthos. Experiments at various temperatures with *Monhystra disjuncta* and *Theristus pertenuis* (Nematoda).— *Mar. Biol.*, 1971, 9, N 3, p. 274—280.
- Gerlach S. A.* Die Produktionsleistung des Benthos in der Helgoländer Bucht.— *Verh. Dtsch. zool. Ges.*, 1972, 65, N 1, S. 1—13.
- Gerlach S. A., Schrage M.* Life cycles at low temperatures in some free-living marine nematodes.— *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven*, 1972, 14, N 1, p. 5—11.
- Gillespie D. M., Benke A. C.* Methods of calculating cohort production from field data — some relationships.— *Limnol. and Oceanogr.*, 1979, 24, N 1, p. 171—176.
- Gillet D., Guérin J. P.* Etude de la production de Tisbe holothuriae Humes dans diverses conditions d'élevage.— In: *Proc. 10th Europ. Symp. Mar. Biol. Ostend, Belgium*, 1975, N vol. 1, p. 161—170.— Repr.
- Goerke H.* Nahrungsaufnahme, Nahrungsausnutzung und Wachstum von *Nereis virens* (Polychaeta, Nereidae).— *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven*, 1971, 13, N 1, p. 51—78.
- Gold K.* Growth characteristics of the mass-reared tintinnid *Tintinnopsis beroidea*.— *Mar. Biol.*, 1971, 8, N 1, p. 105—108.
- Greve W.* Cultivation experiments on North Sea ctenophores.— *Helgoländ. Wiss. Meeresuntersuch.*, 1970, 18, N 4, p. 367—383.
- Greze V. N.* Production in animal populations.— *Mar. Ecol.*, 1978, ch. III, 4, p. 89—111.
- Hall D.* An experimental approach to the dynamics of a natural populations of *Daphnia mendotae*.— *Ecology*, 1964, 45, N 5, p. 94—112.
- Harbison G. R., Gilmer R. W.* The feeding rates of the pelagic tunicate *Pegea confederata* and two other salps.— *Limnol. and Oceanogr.*, 1976, 21, N 4, p. 517—528.
- Heip C., Smol N., Absillis V.* Influence of temperature on the reproductive potential of *Oncholaimus oxyuris* (Nematoda: Oncholaimidae).— *Mar. Biol.*, 1978, 45, N 3, p. 255—260.
- Hemmingsen A. M.* Energy metabolism as related to body size and respiratory surface and its evolution.— *Rep. Steno Mem. Hosp.*, (Koh.), Copenhagen, 1960, 9, N 2, p. 7—11.
- Hensen V.* Über die Bestimmung des Plankton's oder des im Meere treibenden Materials an Pflanzen und Tieren.— *V. Berich Komm. z. wiss. Unters. Detschen meere.* Kiel., 1887, 12, p. 1213—1342.
- Heron A. C.* Population ecology of a colonizing species: the pelagic tunicate *Thalia democratica*. I. Individual growth rate and generation time.— *Oecologia*, 1972, 10, N 4, p. 269—293.
- Hilbert C.* Biomass and production of a bivalve community on an intertidal mud flat.— *J. Exp. Mar. Biol. and Ecol.*, 1976, 25, N 2, p. 249—261.
- Hirota J.* Laboratory culture and metabolism of the planktonic ctenophore, *Pleurobrachia bachei* A. Agassiz.— In: *Biology oceanography of the Northern Pacific Ocean*/ Eds.: Takenouti et al., Idemitsu Shoten., 1972, p. 465—484.— Repr.
- Hirota J.* Quantitative natural history of *Pleurobrachia bachei* in La Jolla Bight.— *Fish Bulletin*, 1974, 72, N 3, p. 295—335.
- Hopper B. E., Foll J. W., Cefalu R. C.* Effect of temperature on life cycles of nematodes associated with the mangrove (*Rhizophora mangle*) detrital system.— *Mar. Biol.*, 1973, 23, N 3, p. 293—296.

- Hughes R. N. An energy budget for a tidal-flat population of the bivalve *Scrobicularia plana* (Da Costa).— *J. Anim. Ecol.*, 1970, **39**, N 2, p. 357—383.
- Inoue M. On the amount of food, required by the Japanese spiny lobster, *Panulirus japonicus* (V. Siebold) kept in cage in relation to size and temperature.— *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 1964, **30**, N 5, p. 407—413.
- Iversen T. M., Jessen J. Life — cycle, drift and production of *Gammarus pulex* L. (Amphipoda) in a Danish spring.— *Freshwater Biol.*, 1977, **7**, N 3, p. 287—296.
- Jannasch H. W. Estimations of bacterial growth rates in natural waters.— *J. Bacteriol.*, 1969, **99**, N 2, p. 161.
- Johnson M. G., Brinkhurst R. O. Production of benthic macroinvertebrates of Bay of Quinte and lake Ontario.— *J. Fish. Res. Board Can.*, 1971, **28**, N 11, p. 1699—1714.
- Juday Ch. The annual energy budget of inland lake.— *Biology*, 1940, **21**, N 438, p. 438—450.
- Juday Ch. The utilization of aquatic food resources.— *Science*, 1943, **97**, N 2525, p. 103—135.
- Kisseleva M. I. Dynamique et la production de la population des polychètes *Platynereis dumerilli* dans la biocenose des Cystoseires en mer Noire.— *Trav. Mus. d'Histoire Natur.*— «Grigore Antipa», 1971, **11**, p. 49—58.
- Kruger F. Stoffwechsel und Wachstum bei Sciphomedusen.— *Helgol. Wiss. Meeresuntersuch.*, 1968, **18**, N 4, S. 367—383.
- Kuenzler E. J. Structure and energy flow of a mussel population in a Georgia salt marsh.— *Limnol and Oceanogr.*, 1961, **6**, N 2, p. 191—205.
- Lakhami K. H., Satchell J. E. Production by *Lumbricus terrestris* (L.).— *J. Anim. Ecol.*, 1970, **39**, N 2, p. 473—492.
- Lasker R. Efficiency and rate of yolk utilization in developing embryos and larvae of the Pacific sardine *Sardinops caerulea* (Gard.).— *J. Fish. Res. Board Can.*, 1962, **19**, N 5, p. 867—875.
- Lawton J. H. Ecological energetics studies on larvae of the damselfly *Pyrrosoma nymphula* (Sulzer) (Odonata: Zygoptera).— *J. Anim. Ecol.*, 1971, **40**, N 2, p. 385—424.
- Lehninger A. L. Bioenergetics.— New York: Benjamin, 1965.— 178 p.
- Lie U. A quantitative study of benthic infauna in Pudget Sound.— *Fisk. Dir. Skr. Ser. Havunders.*, 1968, **14**, N 5, p. 229—556.
- Lindeman R. L. The trophic-dynamic aspect of ecology.— *Ecology*, 1942, **23**, N 399, p. 399—418.
- Lohmann H. Das Gehäuse d. Appendicularien.— *Zool. Anz.*, 1899, **22**, S. 30—51.
- Magnin E., Stanczykowska A. Quelques données sur la croissance, la biomasse et la production annuelle de trois mollusques Unionidae de la région de Montréal.— *Can. J. Zool.*, 1971, **49**, N 4, p. 491—497.
- Marchant R., Williams W. D. Population dynamics and production of a brine shrimp, *Paratemia zetziana* Layce (Crustacea: Anostraca) in two salt lakes in Western Victoria, Australia.— *Austr. J. Mar. Freshw. res.*, 1977, **28**, N 4, p. 417—438.
- Margalef R. Temporal succession and heterogeneity in phytoplankton.— In: Perspectives in marine biology. S. 1.: Univ. Calif. press, 1960, p. 113—130.
- Margalef R. Communication of structure in planktonic populations.— *Limnol. and Oceanogr.*, 1961, **6**, N 2, p. 124—129.
- Margalef R. On certain unifying principles in ecology.— *Amer. Nat.* 1963, **97**, N 897, p. 357—374.
- Mathews C. P. Estimates of production with reference to general surveys.— *Oikos*, 1970, **21**, N 2, p. 129—133.
- Mattice J. S. Production of a natural population of *Bythinia tentaculata* L. (Gastropoda, Mollusca).— *Ecol. pol.*, 1972, **20**, N 39, p. 525—539.
- McCullough D. A., Minshall G. W., Curhing C. E. Energetics of a stream «collector» organism, *Tricorythodes minutus* (Insecta: Ephemeroptera).— *Limnol. and Oceanogr.*, 1979, **24**, N 1, p. 45—58.
- McNeile S., Lawton J. H. Annual production and respiration in animal populations.— *Nature*, 1970, **225**, N 5231, p. 472—474.
- Momot W. T., Gowing H. Production and population dynamics of the crayfish *Orconectes virilis* in three Michigan lakes.— *J. Fish. Res. Board Can.*, 1977, **34**, N 11, p. 2041—2055.
- Moore H. B. The biology of *Balanus balanoides*.— *Ibid.*, 1934, **19**, N 2, p. 851—869.

- Moore H. B., Lopez N. V. A contribution to the ecology of the lamellibranch *Dosinia elegans*.— Bull. Mar. Sci., 1970, 20, N 4, p. 980—986.
- Moore H. B. An estimate of carbonate production by macrobenthos in some tropical soft-bottom communities.— Mar. Biol., 1972, 17, N 2, p. 145—148.
- Morowitz H. J. Energy flow in biology.— New-York, Acad. Press., 1968.— 163 p.
- Mullin M. M., Brooks E. R. The ecology of the plankton off La Jolla, California, in the period April through September, 1967, VII.— Bull. Scripps. Inst. Oceanogr., 1970, 17, p. 89—103.
- Negus Ch. L. A quantitative study of growth and production of unionid mussels in the river Thames at Reading.— J. Anim. Ecol., 1966, 35, N 3, p. 513—533.
- O'Connor J. F., Power G. Production by brook trout (*Salvelinus fontinalis*) in four streams in the Matamek Watershed, Quebec.— J. Fish. Res. Board Can., 1976, 33, N 1, p. 6—18.
- Otto C. Production of *Ancylus fluviatilis* Muller (Gastropoda) in a south swedish stream.— Pol. arch. hydrobiol., 1976, 23, N 3, p. 421—429.
- Paffenhöfer G. A., Rosental H. Trochengegewicht und Kaloriengehalt sich entwickelnder Heringseier.— Helgoland. Wiss. Meereresuntersuch., 1968, 18, N 1, S. 1—2.
- Paffenhöfer G. A. The cultivation of an appendicularian through numerous generations.— Mar. Biol., 1973, 22, N 2, p. 183—185.
- Paloheimo J. E., Dickie L. M. Food and growth of fishes, 1.— J. Fish. Res. Board Can., 1965, 22, N 2, p. 521—542.
- Paloheimo J. E., Dickie L. M. Food and growth. 2. Effects of food and temperature on the relation between metabolism and body weight.— Ibid., 1966a, 23, N 8, p. 412—487.
- Paloheimo J. E., Dickie L. M. Food and growth of fishes. 3. Relations among food, body size and growth efficiency.— Ibid., 1966b, 23, N 8, p. 488—507.
- Parsons T. R., Lebrasseur R. J., Fulton J. D., Kennedy O. D. Production studies in the Strait of Georgia. Pt 2. Secondary production under the Frazer River plume, February to May, 1967.— J. Exp. Mar. Biol. and Ecol., 1969, 3, N 1, p. 39—50.
- Peer D. L. Relation between biomass, productivity and loss to predators in a population of a marine benthic polychaete, *Pectinaria hyperborea*.— J. Fish. Res. Board Can., 1970, 27, N 12, p. 2143—2153.
- Petipa T. S., Makarova N. P. Dependence of phytoplankton production on on rythm and rate of elimination.— Mar. Biol., 1969, 3, N 3, p. 191—195.
- Prepas E., Rigler F. H. The enigma of *Daphnia* death rates.— Limnol. and Oceanogr., 1978, 23, N 5, p. 970—988.
- Pütter A. Pflüges.— Arch. gesamt. Physiol., 1920, 180, p. 9—36.
- Rashevsky W. Some remarks on the mathematical theory of nutrition of fishes.— Bull. math. biophys., 1959, 21, N 2, p. 161—192.
- Razouls C. Estimation de la production secondaire (copepods pelagiques) dans une province neritique Méditerranéenne : Thèse de doctorat.— Paris, 1972, 301 p.
- Reeve M. R. The biology of Chaetognatha.— In: Marine Food chains ed. J. H. Seele. Edinburgh : Oliver and Boyd, 1970, p. 168—189.
- Reeve M. R., Baker L. D. Production of two planktonic carnivores (chaetognath and ctenophore) in south Florida inshore waters.— Fish Bulletin, 1975, 73, N 4, p. 238—248.
- Reeve M. R., Walter M. A. Laboratory studies of ingestion and food utilization in lobate and tentaculate ctenophores.— Limnol. and Oceanogr., 1978, 23, N 4, p. 740—751.
- Richards O. W., Riley G. A. The benthic epifauna of long Island Sound.— Bull. Bingham Oceanogr. Coll., 1967, 19, N 2, p. 89—138.
- Sanders H. L. Oceanography of Long Island Sound, 1952—1954. X. The biology of marine bottom communities.— Bull. Bingham. Oceanogr. Coll., 1956, 15, p. 345—414.
- Seki H. Red tide of *Oikopleura* in Saanich Inlet.— Mer. 1973, 2, p. 153—158.
- Shelbourne J. E. A predator-prey size distribution for place larvae feeding on *Oikopleura*.— J. Mar. Biol. Assoc. U. K., 1962, 42, N 2, p. 243—253.
- Smayda T. J. A quantitative analysis of the phytoplankton of the Gulf of Panama. II. On the relationship between C^{14} assimilation and the diatom standing crop.— Inter-Amer. Trop. Tuna. Comis., 1965, 9, N 7, p. 11—29.
- Smidt E. L. Animal production in the danish Waddensea.— Meddel. Komoss. dammarks fisk. Havund. Ser. fisk., 1951, 11, N 6, p. 254—280.

- Smith F. E.* Quantitative aspects of population growth.— In: Dynamics of growth processes.— Princeton : Univ. press, 1954, p. 312—333.
- Smith W. O., Barber R. T.* A carbon budget for the autotrophic ciliate, *Mesodinium Rubrum*.— *J. Phycol.*, 1979, 15, N 1, p. 27—33.
- Sorokin Yu. I.* Decomposition of organic matter and nutrient regeneration.— *Mar. Ecol.*, 1978, vol. 4, ch. 6, p. 501—616.
- Spight T. M., Emlen J. F.* Clutch sizes of two marine snails with a changing food supply.— *Ecology*, 1976, 57, N 6, p. 1162—1178.
- Stanszykowska A.* Einige Gesetzmäßigkeiten des Vorkommens von *Dreissena polymorpha* Pall.— *Intern. Ver. Theor. Anwend. Limnol. Verh.*, 1966, 16, N 4, S. 1761—1766.
- Staples D. S.* Production biology of the upland bully *Philypnodon breviceps* Stokell in a small New Zealand lake.— *J. Fish. Biol.*, 1975, 7, N 1, p. 1—67.
- Stross R. G., Nees J. C., Hasler A. D.* Turnover time and production of the planktonic crustacea in lined and reference portion of a bog lake.— *Ecology*, 1961, 42, N 2, p. 237—244.
- Taylor C.* Temperature, growth and mortality — the Pacific Cocle.— *J. Cons. Explor. Mer.*, 1960, 26, N 1, p. 117—124.
- Theilacker G. H., McMaster M. F.* Mass culture of the rotifer *Brachionus plicatilis* and its evaluation of a food for larval anchovies.— *Mar. Biol.*, 1971, 10, N 2, p. 183—188.
- Thienemann A.* Der Produktionsbegriff in der Biologie.— *Arch. Hydrobiol.*, 1931, 22, N 4, p. 616—622.
- Thomas J. P.* Release of dissolved organic matter from natural populations of marine phytoplankton.— *Mar. Biol.*, 1971, 11, N 4, p. 311—323.
- Tietjen J. H., Lee J. J.* Life cycles in marine nematodes. Influence of temperature and salinity on the development of *Monhystera denticulata* Timm.— *Oecologia*, Berlin, 1972, 10, N 2, p. 176.
- Tietjen J. H., Lee J. J.* Life history and feeding habits of the marine nematodes, *Chromadora macrolaimoides* Steiner.— *Oecologia*, Berlin, 1973, 12, N 4, p. 303—314.
- Tietjen J. H., Lee J. J.* Life history of marine nematodes. of temperature and salinity on the reproductive potential of *Chromadorina germanica* Butschli.— *Mikrofauna Meeresboden*, 1977, 61, p. 263—270.
- Tudorancea C. L., Florescu M.* Cu privire la Fluxuel energetic al populatiei de *Unio plicorum* din Valta Crapina.— *An. Univ. Bucuresti. Ser. sti. natur. Biol.*, 1968a, 17, p. 233—243.
- Tudorancea C. L., Florescu M.* Considerations concerning the production and energetics of *Unio tumidus* Philipsson population from the Crapina Marsh.— *Trav. Mus. hist. natur. «Gr. Antipa»*, 1968b, 8, p. 395—409.
- Tudorancea L. M., Florescu M.* Aspects de productioi se energeticii populatiei de *Anodonta piscinalis* Nilsson disi Balta Crapina.— *Stud. cer. Biol. Ser. Zool.*, 1969, 21, N 1, p. 43—55.
- Ursin E. A.* A mathematical model of some aspects of fosh growth, respiration and mortality.— *J. Fish. Res. Board Can.*, 1967, 24, N 11, p. 2355—2453.
- Vacelet E.* Des temps de génération de l'ordre de la minute pour des bacteries marines.— *C. r. Acad. sci. Sér. D. Paris*, 1972, 274, p. 2083—2085.
- Verwey J.* Die Periodizität im Auftreten und die aktiven und passiven Bewegungen der Quallen.— *Arch. Neerland. Zool*, 1942, 6, N 4, S. 363—468.
- Vevers H. C.* The biology of *Asterias rubens* L. : growth and reproduction.— *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, 1949, 28, N 1, p. 165—189.
- Warwick R. M., Price R.* Macrofauna production in an estuarine mudflat.— *Ibid.*, 1975, 55, N 1, p. 1—18.
- Watt W. D.* Measuring the primary production rates of individual phytoplankton species in natural mixed populations.— *Deep-Sea Res.*, 1971, 18, N 3, p. 329—340.
- Weiler C. S., Chisholm S. W.* Phased cell division in natural populations of marine dinoflagellates from shipboard cultures.— *J. Exp. Mar. Biol. and Ecol.*, 1976, 25, N 3, p. 239—247.
- Wright J. C.* The population dynamics and production of *Daphnia* in Canyon Ferry Reservoir, Montana.— *Limnol. and Oceanogr.* 1965, 10, N 4, p. 583—591.
- Wyatt T.* The biology of *Oikopleura dioica* and *Fritillaria borealis* in the southern Bight.— *Mar. Biol.*, 1973, 22, N 2, p. 137—158.

- Zaika V. E.* Age-structure dependence of the «specific production» in zooplankton populations.— *Mar. Biol.*, 1968, **1**, N 3, p. 1346—1342.
- Zaika V. E.* Rapports entre la productivite des Mollusques aquaticus et la duree de leur vie.— *Cahiera biol. mar.*, 1970, **11**, N 99, p. 212—217.
- Zaika V. E.* Some remarks about primary production of benthic diatoms.— In: *Production primaire et secondaire*: Paris, 1980 (Colloq. franco-soviét. / CNEXO, vol. 10).
- Zaika V. E., Makarova N. P.* Specific production of free-living marine nematods.— *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1979, **1**, N 1, p. 153—158.
- Zaika V. E., Makarova N. P.* Specific production of marine meiobenthos.— In: *Production primaire et secondaire*: Paris, 1980, p. 171—180 (Colloq. franco-soviet / CNEXO), vol. 10.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
ЧАСТЬ I. ОБЩАЯ ТЕОРИЯ БИОПРОДУКТИВНОСТИ И ЗАКОНЫ ИЗМЕНЧИВОСТИ УДЕЛЬНОЙ ПРОДУКЦИИ	5
Глава 1. Продукционный процесс в биосистемах	5
Воспроизводство живых ресурсов и проблема биопродуктивности	5
Основные понятия и показатели продуктивности	7
Продукция и эколого-физиологический баланс биосистем	10
Математическое выражение основных продукционных показателей	12
Продукционные показатели применительно к системам разного уровня сложности	21
Глава 2. Рост и продуктивность	27
Рост животных — основа продукции популяций	27
Уравнение Бергаланфи и его приложения	29
Соотношение максимальных удельных скоростей роста животных и удельная продукция	31
Балансовая модель роста животных	34
Кривые роста и индивидуальной продукции	41
Глава 3. Кинетика численности и продуктивность	43
Оценка продукции по «скорости оборота» популяции	43
Скорость оборота, законы роста популяции и удельная продукция	44
«Репродуктивный потенциал» популяции и удельная продукция	47
Глава 4. Теоретические основания расчетных методов определения продукции	51
Расчетный и прямой методы изучения продукции	51
Основные схемы расчета продукционных показателей	53
О «физиологическом способе» расчета продукции	55
Методы расчета продукции микроорганизмов	57
Удельная продукция и скорость размножения микроводорослей	60
О методах расчета удельной продукции коловраток	62
Расчет удельной продукции по прогрессиям размножения	63
Математическое сравнение некоторых методов расчета продукции	64
Глава 5. Метаболизм и продуктивность	66
Соотношение продукции и трат на обмен с позиций баланса	66
Валовая и чистая эффективность роста и продукции	67

Онтогенетические изменения K_2	68
О вероятных верхних пределах K_2 популяций	69
Удельная продукция и K_2	71
Некоторые факторы, влияющие на величину K_2	72
Эмпирические данные о соотношении продукции и метаболизма популяций	73

Глава 6. Удельная продукция в связи с размерами животных, возрастной структурой и биомассой популяции 74

Удельная продукция популяции и средняя масса особи	74
Модель, связывающая удельную продукцию с возрастной структурой популяции	76
Удельная продукция и размеры животных в межвидовом аспекте	82
Удельная продукция, размеры животных и биомасса популяции	82
Популяционные «механизмы регуляции» удельной продукции	86

Глава 7. Удельная продукция и продолжительность жизни особей

Зависимость C от τ_m у микроорганизмов	88
Зависимость C от τ_m у низших и высших червей	89
Зависимость C от τ_m у ракообразных	91
Зависимость C от τ_m у моллюсков, иглокожих и рыб	94
Модель, связывающая C и τ_m моллюсков с учетом типа роста и возрастной структуры	96
Модели предельных зависимостей C от τ_m	101

Глава 8. Удельная продукция пойкилотермных беспозвоночных и температура среды 108

Влияние температуры на удельную продукцию инфузорий	108
Зависимость удельной продукции от температуры для низших и высших червей	109
Удельная продукция членистоногих и температура	111
K моделированию зависимости удельной продукции от температуры	114

Глава 9. Продуктивность популяции и оптимальная эксплуатация 116

Изъятие и продукция	116
Продукция потребителя и жертвы	118
Биомасса, продукция и режим изъятия	120

Часть II. УДЕЛЬНАЯ ПРОДУКЦИЯ ГИДРОБИОНТОВ 122

Глава 10. Удельная продукция одноклеточных организмов 122

Микроводоросли	122
Бактерии	125
Инфузории	127

Глава 11. Удельная продукция кишечнополостных, гребневиков, низших и высших червей 134

Кишечнополостные	134
Гребневики	135
Коловратки	136
Моногенетические сосальщики	139
Нематоды	139
Олигохеты	144
Полихеты	145

Глава 12. Удельная продукция ракообразных 147

Листоногие	147
Жаброноги	150
Веслоногие	151

Усоногие	157
Равноногие	157
Разноногие	158
Десятиногие	164
Глава 13. Удельная продукция водных личинок насекомых	165
Личинки хирономид	165
Другие двукрылые	167
Личинки поденок	167
Личинки стрекоз	168
Глава 14. Удельная продукция моллюсков	168
Двустворчатые	169
Брюхоногие	173
Головоногие	175
Глава 15. Удельная продукция иглокожих, щетинкочелюстных и оболочников	177
Иглокожие	177
Щетинкочелюстные	178
Пелагические оболочники	181
Заключение	187
Список литературы	189

ВИКТОР ЕВГЕНЬЕВИЧ ЗАЙКА

**СРАВНИТЕЛЬНАЯ
ПРОДУКТИВНОСТЬ
ГИДРОБИОНТОВ**

Утверждено к печати ученым советом
Института биологии южных морей
им. А. О. Ковалевского АН УССР

Редактор *Т. Л. Горбань*
Художественный редактор *Р. И. Калыш*
Технические редакторы *Т. С. Березяк, И. Н. Лукашенко*
Корректоры *Э. М. Киянская, Т. Я. Чорная*

Информ. бланк № 5365

Сдано в набор 06.12.82. Подп. в печ. 30.08.83.
БФ 01298. Формат 60×90^{1/16}. Бум. тип. № 1.
Лит. гарн. Выс. печ. Усл. печ. л. 13,0. Усл.
кр.-отт. 13,38. Уч.-изд. л. 14,73. Тираж 1150 экз.
Заказ № 2—2912. Цена 2 р. 40 к.

Издательство «Наукова думка». 252601 Киев, 4,
ул. Реліна, 3.

Изготовлено Нестеровской городской типографией,
г. Нестеров, Львовской обл., ул. Горького, 8,
с матриц Головного предприятия РПО «Полиграфкинг»,
252057, Киев-57, Довженко, 3.
Зак. № 3840.