

517.412  
3-172

ИВР © МБП

---

В. Е. Заика

**Удельная  
продукция  
водных  
беспозвоночных**

АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
СОВЕТСКИЙ НАЦИОНАЛЬНЫЙ КОМИТЕТ ПО  
МЕЖДУНАРОДНОЙ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ПРОГРАММЕ  
АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР  
ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ  
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ  
ИМ. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

●  
Academy of Sciences of the USSR  
The Soviet National Committee on International  
Biological Programme  
Academy of Sciences of the Ukrainian SSR  
The A. O. Kovalevsky Order of the Labour Red  
Banner Institute of Biology of Southern Seas

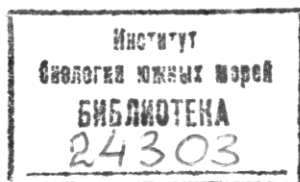
V. E. ZAIKA

SPECIFIC PRODUCTION OF AQUATIC  
INVERTEBRATES

NAUKOVA DUMKA PUBLISHERS  
KIEV — 1972

В. Е. ЗАЙКА

УДЕЛЬНАЯ  
ПРОДУКЦИЯ  
ВОДНЫХ  
БЕСПОЗВОНОЧНЫХ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКОВА ДУМКА»  
КИЕВ — 1972

Настоящая монография — первое широкое обобщение материалов по изучению продуктивности водных беспозвоночных, полученных в ходе исследований по Международной биологической программе.

На основе анализа общих представлений о продукционном процессе в живых системах рассмотрены различные методы расчета продукции. Обсуждены некоторые вопросы теории роста животных, имеющие прямое отношение к проблеме продуктивности. Представлены сведения об удельной продукции ряда видов инфузорий и более 100 видов многоклеточных животных. Произведены описание и анализ ряда количественных закономерностей, определяющих уровень продуктивности видовых популяций; при этом широко использован метод математического моделирования биологических процессов.

Книга рассчитана на широкий круг гидробиологов, экологов, зоологов.

Ответственный редактор  
чл.-кор. АН УССР *В. Н. Грезе*

Рецензенты:

докт. биол. наук *М. Е. Виноградов*,  
докт. биол. наук *Л. М. Суценья*

The monograph deals with generalization of the data on productivity of population of aquatic invertebrates obtained as a result of investigations according to the International biological programme, the analysis is presented of different methods for calculating production, some problems are discussed of the theory of animal growth directly connected with the problem of productivity, the data are given on specific productivity of different infusoria and more than 100 species of multicellular animals.

Description and analysis are presented of a number of quantitative regulations, determining the productivity level of species population; the method of mathematical simulation of the biological processes being widely applied.

*V. N. Greze*, Corr. Member of the Academy of Sciences, the Ukrainian SSR, editor-in-chief

*M. E. Vinogradov*, Doctor of Biol. Sc.,  
*L. M. Sushchenya*,  
Doctor of Biol. Sc., reviewers.

## ВВЕДЕНИЕ

Проблема продуктивности животных, которая развивалась до сих пор преимущественно усилиями гидробиологов, далеко не нова. Достаточно отметить, что продукцию планктона оценивал еще Гензен (Hensen, 1887). Бойсен-Иенсен (Boysen-Yensen, 1919) дал достаточно строгое определение термина «продукция» и метод расчета продукции. Однако в дальнейшем высказывания о продуктивности популяций и сообществ нередко отличались расширенным и неопределенным толкованием понятий «продукция» и «продуктивность», что вызвало значительную путаницу и определенное недоверие к работам на эту тему. Предлагалось отказаться от терминов «продукция» и «продуктивность», от исследований в данном направлении. 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).

Дискуссии и обсуждения проблемы продуктивности возникали в течение нескольких десятилетий, были опубликованы многочисленные обзоры высказанных биологами соображений (Карзинкин, 1952; Водяницкий, 1954; Макфедьен, 1965; Davis, 1963, и др.). При этом широко использовались материалы по изучению численности и биомассе животных, но собственно продукция и  $P/B$ -коэффициенты различных организмов оставались почти не исследованными.

Постепенно период преимущественно теоретического развития проблемы при слабой обеспеченности фактическим материалом отдельных положений сменился периодом конкретных и все более точных производственных расчетов, что характерно для последнего десятилетия. Переход к расчетным оценкам продукции сопровождался широким поиском схем расчета. При этом допускались и ошибки, но к настоящему времени есть несколько хорошо обоснованных и обладающих необходимой точностью методов расчета продукции («Методы определения продукции водных животных», 1968). Характерно, что конкретная работа, связанная с измерением или расчетом определенных показателей, быстро ликвидировала разнообразие и неопределенные толкования основных понятий: гораздо легче понять смысл изучаемой величины, показав, как именно она определяется

практически. Продукция, которую сейчас рассчитывают, точно соответствует содержанию, вложенному в этот термин Бойсен-Иенсеном (1919).

Происходит быстрое накопление данных по продукции различных представителей водной фауны (главным образом, ракообразных). С появлением детального и глубокого методического руководства, упомянутого выше, эта работа будет продолжаться. Но параллельно возрастает необходимость теоретического обобщения получаемых величин, выбора основных направлений дальнейших исследований.

Изучение продуктивности, естественно, не может быть сведено к расчету продукции различных популяций и сообществ. Накапливаемые материалы должны явиться базой для обобщений и установления закономерных количественных соотношений между продуктивностью биологических систем и другими их признаками. Знание законов, определяющих продуктивность биологических систем, вероятно, позволит предсказывать ее уровень в конкретных условиях по тем или иным особенностям самой системы и внешней среды. Это весьма важно в связи с растущим вмешательством человека в процессы, происходящие в природе. В узком смысле изучение продуктивности включает анализ продукции, удельной продукции и, в определенной мере, биомассы системы. Но обычно проблеме продуктивности придается гораздо более широкое значение как одной из центральных экологических проблем, охватывающих широкий круг вопросов. Соответственно повышается роль теоретического анализа взаимоотношений между различными проблемами экологии.

Избрав основной задачей анализ закономерностей, определяющих уровень продуктивности популяций водных беспозвоночных, мы столкнулись с необходимостью изучения многих вопросов. Потребовалось произвести анализ имеющихся представлений о продукционном процессе в биологических системах и на этой основе избрать наиболее эффективный сравнительный показатель продуктивности (таким явилась удельная продукция). Необходимо было собрать и систематизировать данные по удельной продукции различных водных беспозвоночных. Для этого понадобилось произвести критический анализ используемых методов расчета продукционных показателей, рассмотреть некоторые малоисследованные методические вопросы. Используя имеющиеся в литературе сведения о росте и возрастной структуре популяций различных животных, мы впервые произвели оценку удельной продукции многих видов. Для ряда черноморских беспозвоночных были получены необходимые для оценки удельной продукции биологические сведения.

Фактической основой для исследования закономерных количественных связей между удельной продукцией популяции и такими показателями, как возрастная структура популяции, скорость роста, продолжительность жизни особей, температура среды стали данные об удельной продукции различных животных. При анализе этих вопросов большая роль была отведена математическому моделированию.

Поскольку главная цель работы — анализ величин удельной продукции популяций и выявление закономерностей, определяющих эти величины, результаты, полученные в области продукционной биологии другими исследователями, приводятся лишь в той мере, в какой это необходимо для достижения поставленной цели. Наличие обстоятельных сводок (Ивлев, 1945, 1964; Зенкевич, 1947; Карзинкин, 1952; Водяницкий, 1954; Винберг, 1965) избавляет автора от необходимости обзора истории изучения биологической продуктивности. Не затрагиваются также вопросы бонитировки водоемов по уровню продуктивности (Богоров, 1966, 1967 а, в, и др.). Полезно указать, что книга «Методы определения продукции водных животных» (1968) может рассматриваться (не по времени появления, а по существу) отправной точкой настоящей работы.

В процессе подготовки работы к печати автор получил ценные указания и замечания от Г. Г. Винберга, В. А. Водяницкого, В. Н. Грезе, Т. С. Петипа, М. Е. Виноградова, Л. М. Сушени, Е. В. Павловой и З. З. Финенко, которым выражает глубокую признательность.

ОБЩИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О ПРОДУКЦИОННОМ ПРОЦЕССЕ  
В БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМАХ

Материалы, содержащиеся в данной главе, служат кратким введением в проблему биологической продуктивности. Глава содержит теоретические представления о биологической продуктивности, которых автор придерживается в исследовательской работе. Сделана попытка суммировать основные теоретические заключения разных исследователей, касающиеся общих вопросов продуктивности: постановки проблемы, определения понятий, соотношения показателей, на которых базируется разработка методов определения продукционных характеристик и вся работа, связанная с получением фактических материалов.

Различные вопросы излагаются в виде внутренне непротиворечивой системы представлений. Однажды установленное содержание отдельных понятий последовательно выдерживается при использовании в разных ситуациях. Одна из серьезных бед в некоторых областях биологии, в частности в продукционной биологии, — произвольное, многозначное использование терминов, в связи с чем математизация изложения представляется единственно возможным способом преодоления разноречий и разночтений. Опираясь на сложившиеся к настоящему времени представления, автор обсуждает и некоторые вопросы, не освещенные в литературе.

## 1. Основные понятия и показатели

Биологическая система любого уровня организации, рассматриваемая как объект изучения, представляет собой источник большого числа научных проблем. С проблемой продуктивности исследователь сталкивается в тот момент, когда он задается вопросом: с какой скоростью данная биологическая система воспроизводит (или может воспроизводить) подобное себе органическое вещество, используя для этого ассимилированные соединения и энергию? При ответе результат можно выражать в единицах массы или эквивалентных им единицах энергии, а также, с определенными оговорками, в числе особей.

**Продуктивность** биологической или экологической системы — это способность производить органическое вещество. Системы одного типа различаются по **уровню продуктивности**, о котором судят по величинам **продукционных показателей** (характеристик). К основным продукционным показателям отнесем продукцию  $P$  и удельную продукцию  $C$ . Оба показателя рассчитываются на единицу времени (сутки, месяц, год). **Продукцией** называют все произведенное данной системой органическое вещество, независимо от того, находится ли оно в конце исследуемого периода в системе, либо частично или полностью элиминировано. Продукция популяций состоит из **продукции за счет роста** особей и **продукции за счет размножения** (суммарный вес яиц или личинок). Можно также называть эти компоненты продукцией за счет соматического и генеративного роста.

**Удельной продукцией** мы называем продукцию за единицу времени в расчете на единицу биомассы. С некоторыми оговорками удельную продукцию можно считать синонимом так называемого коэффициента  $P/B$ .

Одна из центральных задач продукционной биологии — сравнение продуктивности биологических систем. Сравняться могут, естественно, только системы одного типа (нелепо ставить вопрос: что продуктивнее — данная популяция или данное сообщество). Сопоставляться может продуктивность как целых систем, взятых в их естественных границах, так и в расчете на единицу пространства (объема или площади), занимаемого системой. При сравнении продуктивности систем необходимо основываться на конкретных продукционных показателях. Важнейшим из них является продукция. Но следует учесть, что величина продукции — функция удельной продукции и биомассы системы. Знание динамики биомассы и характера изменений удельной продукции данной системы позволяет легко оценить продукцию. Поскольку исследование динамики биомассы системы должно производиться в любой количественной гидробиологической работе данного направления (и таких материалов накоплено довольно много), в центре внимания исследователя продуктивности неизбежно оказывается удельная продукция. С нашей точки зрения, в настоящее время изучение закономерностей, определяющих ту или иную удельную продукцию системы, является ключом к решению многих вопросов продуктивности. Этой позицией объясняется и тема настоящей работы, все содержание которой подчинено задаче оценки удельной продукции различных популяций и поискам закономерностей, управляющих величиной удельной продукции.

Мы предпочитаем избегать термин «коэффициент  $P/B$ », заменяя его (особенно при отнесении к суткам) термином «удельная продукция». Поскольку это не общепринято, уместно дать соответствующие разъяснения. Термин «коэффициент  $P/B$ » был введен (Зенкевич, 1931)<sup>1</sup> в период, когда возможны были лишь грубо ориентировочные

<sup>1</sup> Такой же по написанию показатель  $P/B$  использовал Демол (Demoll, 1927), но в ином смысле: как отношение продукции животных  $P$  к биомассе  $B$  пищевых организмов; т. е. этот показатель близок к коэффициенту  $F/B$  (Alm, 1924).

оценки годовой продукции крупных сообществ (планктона, бентоса, рыб). Этот показатель помог четко выявить различия между биомассой и продукцией и установить направление изменений продуктивности в ряду последовательных трофических уровней морских сообществ. Обозначение показателя отражало способ его вычисления, поскольку сначала оценивали продукцию за год, а затем делили ее на биомассу, получая годовой  $P/B$ -коэффициент. Однако, оперируя большими промежутками времени, многие исследователи стали относить продукцию то к средней, то к начальной, то к минимальной биомассе, что привело к путанице, так как величины при этом оказывались несравнимыми. Сейчас рекомендуется вычислять  $P/B$  для возможно более кратких отрезков времени и при этом относить продукцию к средней биомассе («Методы определения продукции водных животных», 1968).

Детализация исследований позволила установить, что суточная величина  $P/B$  популяции представляет собой, в сущности, средне-взвешенную величину удельных весовых суточных приростов всех особей популяции. Следовательно, о величине  $P/B$  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 большой промежуток времени — вычисление коэффициента  $P/B$  делением продукции на биомассу, то теперь ясно, что гораздо эффективнее такой путь: биомасса — расчет коэффициента  $P/B$  для суток по данным о скорости роста особей и возрастной структуре — оценка продукции по  $B$  и  $C = P/B$ . Следует отметить, что математически оперировать с выражением  $P/B$  неудобно, поэтому мы использовали для обсуждаемого показателя термин «удельная продукция» и обозначили его одной буквой  $C$ . Напомним, что этот показатель называли удельной продукцией В. А. Водяницкий (1954) и М. М. Камшилов (1958).

## 2. Математическое выражение основных величин и соотношения между ними

Собственно продукционные исследования, т. е. расчеты показателей по исходным биологическим данным, сводятся к чисто математическим операциям, математическое выражение понятий и показателей приобретает важное значение. В области продукционной биологии есть много примеров, когда ошибки, допущенные при составлении алгоритма расчета того или иного показателя, снижали ценность всей проделанной работы. Наряду с ошибками в схемах расчетов встречаются случаи, когда из-за недостаточности четкого определения понятий искажается первоначально вложенный в них смысл. Так, оценивая продукцию популяций планктонных животных, А. К. Гейн-

рих (1956) рассчитывала величину, не являющуюся продукцией, а М. В. Иванов (1955) предложил метод расчета продукции бактерий, который приводит к получению иной величины. Этим методом пользовались многие микробиологи, не замечая несоответствия. Поэтому мы сочли необходимым произвести некоторую «математизацию» изложения основных представлений о продукционном процессе с использованием ранее опубликованных работ (Charke a. oth., 1946; Тен, Заика, 1967). Обсуждаемые здесь соотношения широко используются в последующих разделах.

### Основные обозначения и определения

- $t^{\circ}$  — температура по шкале Цельсия,  
 $t$  — время. Этот символ используется для обозначения момента времени и периода времени  $t = t_2 - t_1$ , что всегда понятно из контекста,  
 $\tau$  — возраст особи,  
 $w$  — вес особи возраста  $\tau$ ,  
 $w_0$  — начальный вес особи в постэмбриональном периоде жизни,  
 $w_{\infty}$  — предельный вес, теоретически достигаемый при  $\tau \rightarrow \infty$  (используется в связи с уравнением роста Бераланфи),  
 $w_m$  — фактический предельный вес особи,  
 $R$  — скорость потребления пищи особью (или популяцией),  
 $A$  — скорость ассимиляции пищи,  
 $T$  — скорость трат на энергетический обмен,  
 $\tau_m$  — максимальная продолжительность жизни особи,  
 $\frac{dw}{dt}$  — скорость весового роста,  
 $q_w$  — удельная скорость весового роста,  $q_w = \frac{dw}{dt} \cdot \frac{1}{w}$ ,  
 $q_l$  — удельная скорость линейного роста,  
 $K_1$  — коэффициент использования на рост потребленной пищи,  $K_1 = \frac{dw}{dt} \cdot \frac{1}{R}$ ,  
 $K_2$  — коэффициент использования на рост ассимилированной пищи,  $K_2 = \frac{dw}{dt} \cdot \frac{1}{A}$ ,  
 $N$  — численность особей,  
 $n$  — плотность распределения численности по возрастам,  $n = \frac{dN}{d\tau}$ ,  
 $E$  — скорость элиминации особей,  
 $B$  — биомасса популяции ( $B_t$  — биомасса в момент  $t$ ),  
 $B'_e$  — биомасса элиминированных особей,  
 $B''_e$  — биомасса прижизненно отчужденного органического вещества (при линьках, в виде секретов желез и т. п., но не в виде половых продуктов),  
 $B_e$  — суммарная элиминация биомассы,  $B_e = B'_e + B''_e$ ,  
 $P$  — продукция (скорость продукции),  
 $P_t$  — продукция за период  $t = t_2 - t_1$ ,  
 $P_1$  — продукция за счет размножения (суммарный вес яиц или личинок),  
 $P_2$  — продукция за счет роста особей,  
 $C$  — удельная продукция (удельная скорость продукции).

В данный список мы включили только наиболее широко используемые в работе символы, встречающиеся во многих разделах. Прочие обозначения, сохраняющие однозначный смысл в пределах отдельных разделов, объяснены непосредственно в тексте.

Приводим выражения для продукции и удельной продукции, на которые будем ссылаться как на определения соответствующих понятий, выраженные математически:

$$P_t = B_t - B_0 + B_e, \quad (1)$$

$$C = \frac{P}{B}. \quad (2)$$

Как вскоре увидим, эти показатели можно выразить иными способами, поэтому одно из выражений полезно принять в качестве определения данной величины.

Большинство перечисленных выше показателей отражают скорости процессов в момент  $t$  (что не всегда, по установившейся прак-

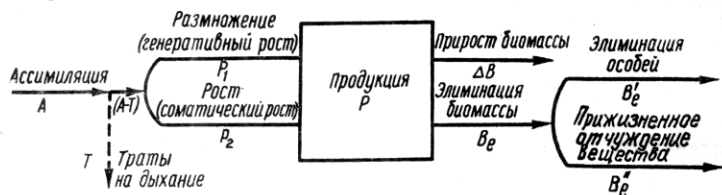


Рис. 1. Схема, иллюстрирующая превращения вещества и энергии, ассимилированных популяцией.

тике, отражено в их названии). Более строгой была бы, по-видимому, запись типа:  $R(\omega, t)$  — скорость потребления пищи особью веса  $\omega$  в момент  $t$ , или  $P(\omega_m, t)$  — скорость продукции особей, имеющих вес от  $\omega_0$  до  $\omega_m$  в момент  $t$  (это дает возможность рассматривать также часть популяции, например запись  $P(\omega, t)$  означает, что речь идет только об особях весом от  $\omega_0$  до  $\omega$ ).

От скоростей легко перейти к величинам за период  $t = t_2 - t_1$ . В частности,

$$P_t = \int_{t_1}^{t_2} P(t) dt. \quad (3)$$

Как указывалось, не всегда необходимо  $P$  именовать «скоростью продукции»; но в уравнении (3)  $P$  — именно скорость продукции, а  $P_t$  — продукция за время  $t = t_2 - t_1$ .

В качестве математического определения продукции мы приняли уравнение (1), соответствующее смыслу, вложенному в понятие «продукция», в частности, Бойсен-Иенсенем (1919). Однако используются и другие способы выражения этой величины. Поскольку их соответствие определению продукции не всегда очевидно, полезно разобрать соотношение различных формул. Такой анализ поможет, кроме того, увязать продукцию с развивающимися в экологии представлениями о росте численности популяции.

Представим себе популяцию в виде системы, входом которой является скорость образования биомассы, присущая данной системе, а выходами — скорость изменения наличной биомассы и скорость элиминации биомассы (рис. 1).

1. В соответствии с определением, продукция оценивается по выходу системы. Рассматривая единичный отрезок времени  $\Delta t = t_2 - t_1$ , уравнение (1) можно записать в виде

$$P = \Delta B + B_e, \quad (4)$$

где  $\Delta B = B_2 - B_1$ . При  $\Delta t \rightarrow 0$  получаем

$$\frac{dP}{dt} = \frac{dB}{dt} + \frac{dB_e}{dt}. \quad (5)$$

Если наличная биомасса не изменяется в течение времени, то имеем

$$\left. \begin{aligned} \Delta B &= 0, \\ P &= B_e. \end{aligned} \right\} \begin{array}{l} \text{в основном} \\ \text{взращивание} \\ \text{всего тела} \end{array} \quad (6)$$

В связи с оценкой продукции по выходу системы необходимо иметь в виду, что прирост биомассы  $\Delta B$  рассчитывается как изменение общего веса живых организмов, а элиминация биомассы  $B_e$  включает в себя два слагаемых: во-первых, элиминацию особей  $B'_e$ , во-вторых, прижизненное отчуждение (выход из системы) органических веществ, образованных в рассматриваемой системе  $B''_e$ , т. е.

$$B_e = B'_e + B''_e. \quad (7)$$

Таким образом, элиминация биомассы не обязательно означает гибель организмов. Поскольку в продукцию включается не только прирост «живой биомассы» —  $\Delta B$ , но и элиминированные в результате выедания или естественной смертности особи  $B'_e$ , то включение в продукцию также личинок, шкурок, слизистых выделений и т. п. —  $B''_e$  основано на последовательном применении определения продукции и давно практикуется (Thienemann, 1931; Боруцкий, 1939а, б).

2. В последние годы отечественные гидробиологи оценивают продукцию популяций преимущественно по входу системы (см. рис. 1):

$$P = P_1 + P_2. \quad (8)$$

При расчете продукции по уравнению (8) за основу берется средняя для периода  $\Delta t$  численность различных возрастных групп, поэтому изменения наличной численности и биомассы, происходящие в течение этого времени, отражены в средних величинах. В итоге расчеты продукции по «входу» (уравнение 8) и «выходу» (уравнение 1) приводят к одинаковым результатам.

3. Подходя к проблеме продукции с физиологических позиций, легко обнаружить, что в соответствии с законом сохранения энергии продукция должна представлять разность между ассимилированной энергией  $A$  и тратами на обмен  $T$ ; отсюда еще один способ выражения и расчета продукции по входу системы (см. рис. 1):

$$P = A - T. \quad (9)$$

4. Переписав уравнение (2) в виде

$$P = CB, \quad (10)$$

мы получим опять-таки вполне правильное выражение для продукции, которое будет широко использовано в последующих разделах работы.

5. Наконец, к расчету продукции по входу системы можно подойти, не принимая во внимание рост особей и основываясь только на динамике численности популяции. Такой подход возможен в отношении любых организмов и неизбежен в случае микроорганизмов. При этом всем особям приписывается некоторый средний вес  $\bar{w}$  и появляется возможность оперировать величинами численности без учета возрастной структуры популяции (поскольку все особи условно взаимозаменяемы, равноценны). От численности легко перейти к биомассе, воспользовавшись средним весом. В этом случае на «входе» системы будем иметь скорость размножения популяции (увеличение биомассы за счет увеличения численности).

Описанное выше условие равносильно отсутствию роста особей ( $P_2 = 0$ ); тогда по уравнению (8) имеем

$$P = P_1.$$

В работах по динамике численности организмов принято исходить из экспоненциальной модели роста популяции (вместо численности мы будем использовать биомассу). Согласно этой модели, скорость увеличения популяции  $\frac{dB}{dt}$  пропорциональна наличной биомассе:

$$\begin{aligned} \frac{dB}{dt} &= rB, \\ r &= b - m, \end{aligned} \tag{11}$$

где  $r$  — коэффициент увеличения популяции («intrinsic rate of increase» англо-американских авторов),  $b$  — коэффициент размножения,  $m$  — коэффициент элиминации.

Когда элиминация отсутствует, то по уравнениям (5) и (11) имеем

$$\frac{dP}{dt} = \frac{dB}{dt} = bB. \tag{12}$$

Таким образом, если увеличение биомассы идет только за счет размножения и элиминация отсутствует, скорость продукции равна приросту наличной биомассы.

Из уравнения (12) соответственно определению удельной продукции по уравнению (2) получаем

$$C = b, \tag{13}$$

т. е. удельная продукция равна коэффициенту размножения. Покажем, что уравнение (13) справедливо не только при отсутствии элиминации. Для этого перепишем уравнение (11) в виде

$$\frac{dB}{dt} = bB - mB. \tag{14}$$

Здесь  $mB$  — скорость элиминации биомассы; в уравнении (5) этот же показатель выражен в виде  $\frac{dB_e}{dt}$ :

$$\frac{dB_e}{dt} = mB. \quad (15)$$

Сопоставив уравнения (5), (14) и (15), получим

$$\frac{dP}{dt} = bB.$$

Это уже известное уравнение (12), из которого  $C = b$ . Таким образом, выражение (13) справедливо в любых условиях.

### 3. Понятие «продукция» применительно к биологическим системам различных типов

«... В работах советских авторов укрепился термин «продуктивность» для обозначения характерной особенности данной популяции, сообщества или водоема, выражающейся в определенной — малой или большой — величине продукции...» (Методы определения продукции водных животных, 1968). Из цитаты следует, что продукцию оценивают для таких биологических систем, как популяция и сообщество. Кроме того, речь идет и о продукции водоема, т. е. крупной экосистемы.

Применительно к особи вопросы продуктивности входят в физиологические проблемы роста и энергетического баланса. Однако целесообразно рассмотреть, какое содержание можно вложить в понятие продукционной биологии на уровне особи. При этом представляется возможным также проследить, как меняется конкретное выражение продукционных понятий при переходе от особи ко все более сложным биологическим системам и, наконец, к экосистемам разной сложности.

#### ПРОДУКЦИЯ ОСОБИ

В последние годы продукционные исследования заметно сближаются с эколого-физиологическими. «Продукционисты» получают при этом возможность опереться на богатый арсенал физиологических фактов и зависимостей, физиологи приобретают интересную и важную цель, 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), что облегчает сопоставление этих показателей со скоростями физиологических процессов. Одновременно физиологи заинтересовались ходом энергетических процессов не только в отдельные периоды жизни организма, но и на всем протяжении онтогенеза, что позволяет более полно оценить продукционную роль особи — элемента популяции.

Обнаружилось, что некоторые физиологические соотношения требуют уточнения. В частности, нуждаются в детализации широко используемые балансовые равенства, основанные на законах сохранения вещества и энергии (Винберг, 1956, 1962):

$$R = \frac{dw}{dt} + T + D, \quad (16)$$

$$A = \frac{dw}{dt} + T,$$

где  $D$  — неусвоенная часть рациона.

Если величины, входящие в уравнение (16), измерять в кратковременных опытах, то результаты удовлетворительно согласуются с балансовым равенством. Но если определяются те же элементы баланса, скажем, за период всей жизни животного, то равенства не получится, если не учесть  $P_1$  и  $B_e''$ . Это оговаривается в «Методах определения продукции...» (1968) и в работе Н. Н. Хмелевой (1968).

Следовательно, вместо уравнений (16) точнее написать

$$A = \frac{dw}{dt} + P_1 + B_e'' + T. \quad (17)$$

Обнаруживается двойственный смысл термина «прирост»: он используется для обозначения скорости приращения веса  $\left(\frac{dw}{dt}\right)'$  и, с другой стороны, для обозначения величины  $A - T$ . В первом случае величины  $P_1$  и  $B_e''$  относят к «потерям», во втором показателем скорости роста будет  $\frac{dw}{dt} + P_1 + B_e''$ . Налицо два процесса, которые желательно называть различными терминами. В отличие от скорости роста в общепринятом смысле, измеряемой величиной  $\frac{dw}{dt}$ , уместно использовать понятие «продукция особи» — эта величина измеряется показателем  $A - T$  или  $\frac{dw}{dt} + P_1 + B_e''$  и вполне соответствует продукции на уровне популяции. Кстати, в случае популяции прирост наличной биомассы также не всегда равен продукции (Петрусевич, 1967).

При продукционных исследованиях в общем случае необходимо исходить из продукции особи в указанном выше смысле. Но если исследование всех трех компонентов скорости продукции  $\frac{dw}{dt}$ ,  $P_1$ ,  $B_e''$  по каким-либо причинам затруднено, то скорость продукции особи можно оценивать приближенно по  $\frac{dw}{dt}$  или  $\frac{dw}{dt} + P_1$ . Такое сознательное упрощение основывается на предположении, что  $\frac{dw}{dt} + P_1 \gg B_e''$  или  $\frac{dw}{dt} \gg P_1 + B_e''$ ; соответственно  $A - T \approx \frac{dw}{dt} + P_1$  или  $A - T \approx \frac{dw}{dt}$ . Чтобы ответить на вопрос, насколько ве-

лики возникающие при таком упрощении ошибки в оценке продукции, необходимо исследовать в этом плане представителей различных групп. Вероятно, величины  $P_1$  и  $B_e''$  не всегда можно игнорировать, считая их ничтожно малыми. В частности, при оценке продукции микроорганизмов следует учитывать, что прижизненное отчуждение органических веществ может составлять у них довольно большую долю общей продукции (Хайлов, 1969).

#### ПРОДУКЦИЯ ПОПУЛЯЦИИ

В биологических системах этого уровня основные понятия сохраняют тот же смысл, что и в случае особи, но оцениваются по несколько иным элементам. Для особи откладка яиц равносильна убыли биомассы из системы. Теперь же (в случае популяции) потомство увеличивает численность, оставаясь в системе. Гибель особи в популяции уже не означает разрушения системы, а рассматривается как убыль биомассы. Продукция популяций — наиболее разработанный вопрос. Все, что говорилось о продукции в разделах 1 и 2, касается прежде всего популяций.

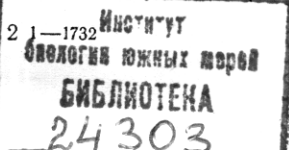
Упомянем здесь об одном моменте, имеющем скорее теоретическое, нежели практическое значение. При наличии каннибализма, при питании детенышей млекопитающих материнским молоком и в других подобных ситуациях, строго говоря, продукцию популяции неверно рассчитывать как сумму продукции всех особей. Точно такое же положение возникает при оценке продукции сообщества, состоящего из представителей двух трофических уровней. Как мы увидим, продукция такой системы не равна сумме продукции всех популяций (Винберг, 1936).

#### ПРОДУКЦИЯ НАДПОПУЛЯЦИОННЫХ СИСТЕМ

Экологи рассматривают 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 затрудняется. В литературе можно найти много общих высказываний о продуктивности сообществ и экосистем, основанных на оценке биомассы, но очень мало конкретных расчетов собственно продукции. Некоторые вопросы продуктивности крупных систем мы обсуждали в связи с анализом имеющихся классификаций сообществ и экосистем (Зайка, 1967а). В данном разделе коснемся некоторых возможных подходов к оценке 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

$$P = P' + P'' - R'', \quad (18)$$

где  $P$  — общая продукция системы,  $P'$  — продукция нижнего трофического звена,  $P''$  и  $R''$  — продукция и рацион высшего трофического звена. Э. А. Шушкина при этом оговаривает, что уравнение дает возможность рассчитать продукцию зоопланктона, которая может стать пищей для рыб.

Действительно, уравнение (18) справедливо только с указанной оговоркой, поскольку оно не совсем соответствует понятию «продукция». Чтобы яснее показать это обстоятельство, обратимся к рис. 2,

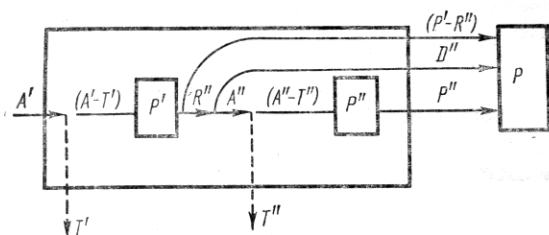


Рис. 2. Схема, иллюстрирующая превращения вещества и энергии в системе из представителей двух трофических уровней (обозначения — в тексте).

на котором отражены элементы производственного процесса в системе из двух трофических уровней. Очевидно, к каждому из трофических звеньев и к системе в целом приложимо уравнение (9), причем для всей системы имеем

$$P = A' - T' - T'', \quad (19)$$

так как извне в систему поступает количество вещества, равное  $A'$ , а траты должны оцениваться суммарно ( $T' + T''$ ). С учетом того, что  $P' = A' - T'$  и  $P'' = A'' - T''$ , уравнение (19) можно преобразовать следующим образом:

$$\begin{aligned} P &= (P' + T') - T' - (A'' - P''), \\ P &= P' + P'' - A''. \end{aligned} \quad (20)$$

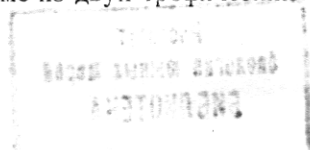
Сравнивая уравнения (20) и (18), можно видеть, что «внутренние потери» в системе составляют  $A''$ , а не  $R''$ . Таким образом, Э. А. Шушкина (1966) игнорирует то обстоятельство, что  $D''$  (неусвоенная часть от  $R''$ ) также является компонентом продукции данной системы.

Можно этот же результат получить иначе. Пользуясь рис. 2, оценим продукцию системы «на выходе»:

$$P = (P' - R'') + D'' + P''. \quad (21)$$

Отсюда легко перейти к уравнению (20).

Нам пришлось столкнуться с тем, что приведенная выше интерпретация продукции применительно к системе из двух трофических



уровней вызывает возражения. Поэтому позволительно сделать некоторые дополнительные разъяснения. Основное возражение сводится к тому, что согласно уравнению (20) 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, усматривается отход от оценки продукции в виде живого органического вещества.

С нашей точки зрения, все возражения не выдерживают критики по следующим причинам:

1. В любом случае следует исходить из того, что в систему входит извне количество вещества, равное ассимиляции. Естественно, в популяции неусвоенная пища не является частью  $A$  и не должна учитываться при расчете продукции. В системе из двух трофических уровней неусвоенная часть пищи первого звена также не должна учитываться. Но второе трофическое звено получает пищу, по условию, не извне, а внутри системы, потребляя продукцию первого трофического звена. Теряется только часть рациона второго звена, равная тратам этого звена на обмен. Остальная часть рациона ( $P''$  и  $D''$ ) — компонент общей продукции системы.

2. Определение продукции не предусматривает необходимость оценки только «живого» вещества. По определению, органическое вещество, созданное в системе, является продукцией независимо от дальнейшей его судьбы. Действительно, при расчете продукции популяции учитываются экзувии и т. п. образования, не являющиеся «живым» веществом (Thienemann, 1931; Боруцкий, 1939 а, б).

3. Поскольку величина продукции не связана с характером ее дальнейшего использования, то при расчете продукции, доступной **рыбам, человеку и бактериям**, мы каждый раз будем получать разные величины для одной и той же системы, поскольку отходим от общего определения продукции. Подобные расчеты необходимо производить, так как они преследуют важные конкретные цели, но при этом рассчитывается только **часть продукции системы**.

Таким образом, последовательно применяя понятие «продукция» к системе из двух трофических уровней, получаем уравнение (19). При наличии  $n$  уровней продукция системы может быть выражена аналогичным образом, с учетом трат всех уровней.

Г. Г. Винберг (1936) предложил рассматривать продуктивность водоема в свете соотношения двух противоположно направленных процессов: первичной продукции и деструкции (последнюю можно оценивать как суммарное потребление энергии населением водоема). Рассматривая возможные ситуации, Г. Г. Винберг пишет: «...Очевидно, что баланс органических веществ может иметь положительное, нулевое и отрицательное значение. Нулевой баланс как итог годового цикла возможен только в водоеме со вполне обратимым метаболизмом, мыслимым лишь как теоретическая абстракция. Однако конкретно существующие водоемы могут в большей или меньшей мере приближаться к этому предельному состоянию...» (Винберг, 1936).

Таким образом, по Г. Г. Винбергу, при нулевом балансе первичная продукция равна сумме трат всех организмов на дыхание. Это можно выразить следующим соотношением:

$$A' = T' + T'' + \dots + T^n, \quad (22)$$

где  $A'$  — ассимиляция первичных продуцентов (так называемая валовая первичная продукция),  $T'$ ,  $T''$ , ...,  $T^n$  — траты последовательных трофических уровней от 1 до  $n$ . Точно так же этот вопрос освещают Э. Макфедьен (Macfadyen, 1964) и Е. Одум (1968).

Выше мы упоминали, что применительно к системе из  $n$  трофических уровней уравнение (19) примет вид

$$P = A' - T' - T'' - \dots - T^n. \quad (23)$$

Следовательно, для идеализированной ситуации, которая характеризуется нулевым балансом органических веществ, по уравнению (23) с учетом выражения (22) получаем, 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 (23), 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 продуцентов (Винберг, 1936).

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

### 1. Связь между ростом и продуктивностью животных

Продукционный процесс в популяции — это прирост биомассы, который включает весовой рост особей и увеличение числа растущих особей за счет размножения. В предыдущей главе было показано несколько способов оценки продукции популяции. Различие между ними заключается в том, что расчет продукции основывается, в одних случаях, на соотношении общей ассимиляции и трат на обмен, в других — на динамике численности или росте особей и т. д.

Показателен, в частности, характер различий между подходами, основанными на динамике численности и индивидуальном весовом росте. В первом случае не рассматривается рост, а продукционный процесс сводится к увеличению численности условно одинаковых особей, во втором — в основу кладется рост, а размножение считается продолжением роста особи. Хотя подходы принципиально равноправны, оценка продукции на основе анализа весового роста имеет сейчас ведущее значение. Это объясняется тем, что изучение весового роста и возрастной структуры популяции требует меньшей затраты сил и времени и дает обычно более надежные исходные данные для продукционных расчетов, чем сопряженное со многими трудностями составление «таблиц жизни» и оценка на их основе скорости увеличения популяции. Отечественные исследователи разработали точные варианты расчета продукции по данным о росте (см. гл. III). Этот подход позволяет также основываться на достижениях, связанных с разработкой проблемы роста животных.

«...Продукция видовой популяции складывается из индивидуальных приростов особей, входящих в состав популяции, включая прирост половых продуктов и других органических образований, которые за рассматриваемое время отделились от тела особи. Поэтому для определения величин продукции нужны количественные данные по росту, продолжительности развития отдельных стадий, плодовитости, а также сведения о зависимости этих величин от условий среды. При этом следует руководствоваться общими представлениями о типах роста...» («Методы определения продукции ...», 1968).

Сопоставив цитируемые положения с изложенным в первой главе о соотношении роста и продукции особи, можно заключить, что «индивидуальные приросты», о которых здесь идет речь, есть продукция

особей. Часть этой продукции составляет собственно весовой рост, находящийся отражение в кривых роста особей. Имеющиеся 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

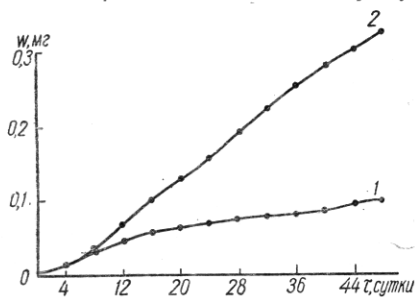


Рис. 3. Рост и продукция самки *Daphnia pulex*:

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

продукции» может иногда значительно отличаться от кривой весового роста. На рис. 3 воспроизведены кривые роста и продукции дафнии. Следует учесть, что кривая продукции фактически должна располагаться еще выше, так как здесь не отражены другие виды прижизненных потерь органических веществ.

Знание кривой роста дает возможность оценивать суточные абсолютные и удельные приросты особей различного возраста (веса), эти данные используются при расчетах «про-

дукции 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, взятыми из работ Г. Г. Винберга (1966, 1968а, б).

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

$$q_w = \frac{\ln w_2 - \ln w_1}{t_2 - t_1}, \quad (24)$$

где  $w_1$  и  $w_2$  — вес в момент  $t_1$  и  $t_2$  соответственно. Уравнение (24) справедливо при любом типе роста, но, пользуясь им, мы остаемся на эмпирическом уровне, будучи не в состоянии предсказать поведение  $q_w$  в зависимости от достигнутого веса. Выход из положения дает математическое описание роста.

При экспоненциальном росте имеем

$$\frac{dw}{dt} = q_w w \quad (25)$$

и

$$q_w = \frac{dw}{dt} \cdot \frac{1}{w} = \text{const}, \quad (26)$$

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

При параболическом типе роста

$$\frac{dw}{dt} = aw^b, \quad (27)$$

где  $a$  и  $b$  — коэффициенты, получаем:

$$q_w = aw^{1-b}. \quad (28)$$

Можно видеть, что здесь  $q_w$  снижается пропорционально  $w^{1-b}$ . Если кривая роста описана математически, то мы знаем  $a$  и  $b$  и легко рассчитаем  $q_w$  для любого  $w$ .

Таким образом, возможность опереться на глубокий анализ роста при оценке продукции весьма заманчива и должна широко использоваться. Но при этом оценивается только продукция за счет роста  $P_2$  и остаются вне поля зрения  $P_1$  и  $B_e$ . Величиной  $B_e$  нередко можно пренебречь,  $P_1$  рекомендуется учесть отдельно и затем прибавить к продукции за счет роста (уравнение (8)). В. Н. Грезе и Э. П. Балдина (1964) предложили при продукционных расчетах строить кривые продукции особей по типу кривой, изображенной на рис. 3. Этот способ допустим, но он затрудняет возможности использования математических соотношений, касающихся роста. В частности, нужно иметь в виду, что уравнение (24) применительно к кривой продукции дает величину  $\frac{\Delta P}{\Delta t} \cdot \frac{1}{P}$ , которая нередко много меньше, чем  $\frac{\Delta P}{\Delta t} \times \frac{1}{w}$  и, следовательно, не может быть использована для оценки удельной продукции популяции. Поэтому при расчетах продукции по методу Грезе мы раздельно оценивали  $P_2$  и  $P_1$  (Заика, 1969а).

Действительно, если по рис. 3 рассчитать величину  $q_w = \frac{\ln w_2 - \ln w_1}{t_2 - t_1}$ , пользуясь кривой продукции, для дафнии в возрасте 30 суток, мы получим  $q \approx 0,04$ . Этот показатель отражает отношение скорости продукции к продукции дафнии, произведенной за 30 суток, 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 весу дафнии, который в этом возрасте равен 0,07 мг. Поэтому удельная продукция составляет 0,11 в сутки, а не 0,04.

Рассмотрев вопрос о соотношении роста и продукции особи, мы пришли к выводу, что при расчете продукции популяции целесообразнее оценивать  $P_2$ , пользуясь кривой роста, а затем прибавлять к этой величине  $P_1$ , рассчитанное отдельно (разумеется, когда можно, следует оценивать также  $B_e$ ). Построение кривой продукции особи может дать много ценной информации при продукционных исследованиях. Поэтому анализ кривых роста и кривых продукции особи — взаимосвязанные, но самостоятельные вопросы, заслуживающие глубокого исследования.

В данной главе излагаются результаты наших исследований, полученные при анализе роста животных, которые являются продолжением теоретических исследований Г. Г. Винберга (1966, 1968а, б),

сделавшего ряд серьезных обобщений и пробудившего интерес биологов к этой старой проблеме.

Как показал Г. Г. Винберг (1966), наилучшим математическим выражением процесса увеличения веса особи является уравнение весового роста, в его обосновании и исследовании принимали участие различные авторы, из которых сошлемся на Пюттера (Pütter, 1920), Берталанфи (Bertalanffy, 1938), Тейлора (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:

$$\frac{dw}{dt} = a_1 w^{b_1} - a_2 w^{b_2}, \quad (29)$$

где  $w$  — вес особи,  $\frac{dw}{dt}$  — скорость весового роста (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 весу тела  $b_2 = 1$ . Таким образом, уравнение Берталанфи обычно используется в виде

$$\frac{dw}{dt} = a_1 w^{2/3} - a_2 w, \quad (30)$$

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

Важнейшим недостатком уравнений (29) и (30) 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. Мы присоединяемся к мнению Г. Г. Винберга, что по сравнению с уравнением Берталанфи другие предложенные до сих пор способы математического выражения роста не дают никаких преимуществ, но часто характеризуются серьезными недостатками.

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 (30) 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. Дей-

ствительно, для описания параболического роста приходится принять условие  $a_2\omega = 0$ . Но это условие 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 рассуждения о том, что анаболизм пропорционален поверхности тела, т. е. весу в степени  $\frac{2}{3}$ .

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

В данную главу вынесены результаты исследования количественной зависимости между удельными скоростями роста новорожденных животных в связи с их весом и обоснование нового, более конкретного содержания, которое мы предлагаем для параметров уравнения Бергаланфи. Эти вопросы относятся к проблеме роста, хотя имеют важные следствия для проблемы продуктивности.

Следует отметить, что теплокровные животные не являются объектом наших основных интересов, но материалы по их росту положены в основу анализа зависимости между удельной скоростью роста новорожденных животных и весом. Это объясняется тем, что для выявления четкой количественной связи указанных величин пойкилотермные животные относительно мало пригодны. Во-первых, они резко разнородны филогенетически; во-вторых, для них нужно собрать материалы, полученные при одинаковой или близкой температуре среды; в-третьих, точные измерения кратковременных изменений в весе новорожденных беспозвоночных затруднены их малыми размерами и потому немногочисленны. Поэтому материалы по росту пойкилотермных организмов использованы нами в незначительном объеме.

## 2. Соотношение максимальных удельных скоростей роста животных

К настоящему времени накоплены довольно многочисленные материалы по весовому росту многих животных. Неоднократно производилось сопоставление скоростей роста в пределах тех или иных

групп организмов. Поскольку животные резко различаются по весу и продолжительности периода роста, важное значение приобретает выбор подходящего сравнительного показателя, характеризующего скорость роста. Одним из наилучших показателей считается удельная скорость роста  $q_w$ , вычисляемая по уравнению (24). Пользуясь ею, можно сравнивать рост любых животных. Известно, что удельная скорость роста обычно снижается в ходе роста. Поэтому, сравнивая удельные скорости роста новорожденных животных, можно надеяться выявить максимальные удельные скорости роста  $q_m$  для

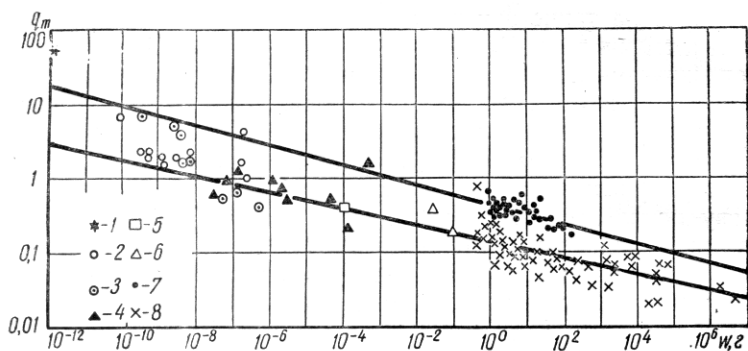


Рис. 4. Соотношение максимальных удельных скоростей роста  $q_m$  организмов различного веса ( $w$ ):

1 — бактерии, 2 — одноклеточные водоросли, 3 — инфузории, 4 — членистоногие, 5 — черви, 6 — земноводные, 7 — птенцовые птицы, 8 — млекопитающие. Линии для птенцовых птиц и млекопитающих (по Заика и Макаровой, 1971б).

постэмбрионального периода развития. Рассмотрев под этим углом зрения обширные фактические материалы по росту теплокровных животных, мы показали, что выявляется достаточно четкая количественная связь между весом новорожденных и  $q_m$  (Заика, 1970 г.). При этом исследованные животные образуют 4 группы, для каждой из которых характерны свои значения констант в общем для всех уравнений:

$$q_m = p w^n, \quad (31)$$

где  $p$  и  $n$  — коэффициенты:

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

Анализ этих данных позволяет прийти к выводу, что расхождение между выделенными группами теплокровных объясняется рождением животных из этих групп на различных стадиях развития; чем более развитыми рождаются животные, тем меньше у них  $q_m$  при тех же значениях  $w$ . Поэтому можно предположить, что «истинные по-

тенции» роста наилучшим образом выявляются у организмов, которые рождаются менее зрелыми — у птенцовых птиц и млекопитающих (без приматов). Нужно также учесть, что эти две группы лучше исследованы в отношении  $q_m$ . Мы предположили, что если линии, связывающие  $q_m$  и  $w$  в соответствии с уравнением (31) для этих двух групп, продлить влево, в сторону меньших весов, то точки по удельной скорости роста новорожденных пойкилотермных организмов, в частности водных беспозвоночных, расположатся в области этих линий, поскольку потенции роста у всех организмов должны быть достаточно близкими. Найдя необходимые данные по беспозвоночным и микроорганизмам, мы убедились, что это предположение оправдывается (Заика, Макарова, 1971) (рис. 4). Не вдаваясь здесь в обсуждение вопросов, имеющих значение только для проблемы роста, укажем, что установленная зависимость позволяет примерно оценить верхний предел удельной продукции популяции в зависимости от размеров и веса входящих в нее особей. Действительно, популяция любого вида будет иметь максимальную удельную продукцию в том случае, если вся она состоит из новорожденных особей, так как каждая особь будет характеризоваться максимально возможной удельной скоростью роста. Разумеется, обычно популяции имеют довольно сложную возрастную и размерную структуру, что необходимо учитывать при оценке удельной продукции. Но полезно иметь в виду при расчетах удельных скоростей роста и удельной продукции, что животные не могут иметь  $q_w$  более высокие, чем те, которые можно определить для животных данного веса по уравнению (31) при константах, характерных, скажем, для птенцовых птиц:

$$q_m = 0,435 w^{-0,139}.$$

### 3. Биологический смысл параметров, входящих в уравнение роста Бергаланфи

Во вводной части данной главы мы указали, по каким причинам уравнение Бергаланфи следует считать скорее удобным эмпирическим выражением для описания роста, нежели теоретически обоснованной формулой, базирующейся на конкретных и доказанных исходных предпосылках.

Отметим одно из направлений, в котором ведутся попытки улучшить смысловое содержание входящих в уравнение величин: Палохеймо и Дики (Paloheimo, Dickie, 1965) исходят из уравнения энергетического баланса, приведенного Г. Г. Винбергом (1956)

$$\frac{dw}{dt} = A - T, \quad (32)$$

согласно которому прирост равен разности между ассимилированной пищей и тратами на обмен. Известно, что траты находятся в параболической зависимости от веса особи:

$$T = c_1 w^{1,3} \quad (33)$$

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

$$\frac{dw}{dt} = A - a_2 w^{b_2}. \quad (32')$$

Чтобы найти функциональную связь между приростом и достигнутым весом, достаточно в уравнении (32') выразить  $A$  в виде определенной функции от  $w$ , чего Палохеймо и Дики сделать не смогли.

Независимо от них Г. Г. Винберг (1966, 1968а, б) также использовал уравнения (32) и (33) для поиска связи между ростом и обменом: если отношение  $v$  между  $\frac{dw}{dt}$  и  $T$  постоянно в ходе роста, то получится уравнение параболического роста:

$$\frac{dw}{dt} = vT = va_2 w^{b_2}. \quad (34)$$

Чтобы распространить этот подход на случаи затухающего роста, Г. Г. Винберг допускает, что в онтогенезе значение  $v$  может снижаться, и подбирает такую функцию  $v = f(w)$ , которая приводит к S-образной кривой Берталанфи.

Недавно опубликованы работы (Ипoue, 1964; Сушня, Хмелева, 1967; Аболмасова, 1969), в которых показано на целом ряде видов ракообразных, что рацион  $R$  находится в параболической зависимости от веса тела:

$$R = a_3 w^{b_1}. \quad (35)$$

Мы предполагаем, что это позволяет сделать шаг вперед в придании параметрам уравнения роста ясного биологического смысла (Зайка, Макарова, 1971а). Действительно, допустив, что в ходе роста сохраняется некоторый средний уровень усвояемости пищи, получим

$$A = Ru = ua_3 w^{b_1}, \quad (36)$$

где  $u$  — коэффициент усвояемости ( $u < 1$ ). Обозначим  $ua_3$  через  $a_1$ , тогда по уравнениям (32) и (36)

$$\frac{dw}{dt} = a_1 w^{b_1} - a_2 w^{b_2}. \quad (37)$$

Итак, получено уравнение, идентичное (29), но с иным толкованием входящих в него параметров и значением степеней при  $w$ . В основу уравнения (37) легли следующие предпосылки: 1) балансовое равенство (уравнение (32)); 2) уравнение (33), связывающее траты на обмен с весом особи; 3) уравнение (35), связывающее рацион с весом особи; 4) допущение о постоянстве коэффициента усвояемости пищи в ходе роста животного. Справедливость балансового равенства неоспорима; общий вид уравнений (33) и (35) установлен, по-видимому, достаточно надежно; значение коэффициентов при  $w$ , как и зависимость усвоения пищи от веса тела, поддаются экспериментальному изучению. Уравнение (37) более гибкое, чем (30), следовательно, пригодно для описания большего числа типов роста.

Но если  $a_2\omega^{b_2}$  показывает только траты на обмен, то уравнение (37) 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 и т. п.) могут быть также выражены в форме  $a_2\omega^{b_2}$  (но с иными значениями  $a_2$  и  $b_2$ ).

Следует иметь в виду, что величина  $\omega_\infty$ , которую ниже, при исследовании уравнения (37) мы называем дефинитивным весом, будет

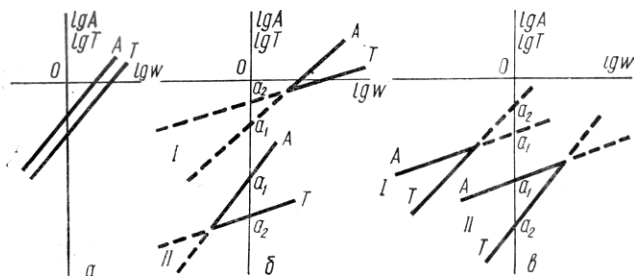


Рис. 5. Возможные отношения между ассимиляцией  $A$  и тратами  $T$  в ходе роста животных:

$a - e_1 = e_2$ ;  $б - e_1 > e_2$ ;  $I - a_1 < a_2$ ;  $II - a_1 > a_2$ ;  $e - e_1 < e_2$ ;  $I - a < a_2$ ;  $II - a_1 > a_2$  (координаты логарифмические). Объяснения в тексте (см. уравнение (40)).

иметь иной смысл, если рассматривать кривую продукции, а не роста особи.

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

Эмпирически установлено, что величины  $A$  и  $T$  возрастают с увеличением веса животного. Изобразим функции уравнений (33) и (36) на одном графике в логарифмических координатах, где эти функции дают прямые линии (рис. 5), и рассмотрим три случая:

1.  $b_1 = b_2$ . Физический смысл имеет только при  $a_1 > a_2$ . Линии  $A$  и  $T$  параллельны; согласно уравнению (34)

$$\frac{d\omega}{dt} = (a_1 - a_2)\omega^{b_1}. \quad (38)$$

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

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

$$\omega = \left(\frac{a_1}{a_2}\right)^{\frac{1}{b_2 - b_1}}, \quad (39)$$

поскольку при этом  $A = T$  и  $\frac{d\omega}{dt} = 0$ . Реальный смысл имеет только участок правее этой точки. Следовательно, исходный вес особи

$\omega_0$  не может быть меньше, чем  $\omega$  в уравнении (39), например, при  $a_1 < a_2$  обязательно  $\omega_0 > 1$  (см. рис. 5). Как и в предыдущем случае, рост здесь не имеет предела. Отметим, что при этом отношение прироста к тратам  $v$  может быть выражено в виде

$$v = \frac{a_1}{a_2} \omega^{b_1 - b_2} - 1, \quad (40)$$

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

3.  $b_1 < b_2$ . Реальный смысл имеет участок левее точки пересечения, заданной уравнением (39). В этом случае имеем S-образный рост, причём по уравнению (39) определяется дефинитивный вес  $\omega_\infty$ . Легко доказать, что  $\omega_\infty < 1$  при  $a_1 < a_2$  и  $\omega_\infty > 1$  при  $a_1 > a_2$  (см. рис. 5). Точку перегиба кривой роста можно определить по уравнению

$$\omega_n = \left( \frac{a_1 b_1}{a_2 b_2} \right)^{\frac{1}{b_2 - b_1}}, \quad (41)$$

и, в соответствии с уравнением (39)

$$\omega_n = \omega_\infty \left( \frac{b_1}{b_2} \right)^{\frac{1}{b_2 - b_1}}. \quad (41')$$

Форма кривых, получающихся во всех трех случаях, проверена нами на числовых примерах. Уравнение (37) представляет собой биномиальный дифференциал, который можно записать в виде

$$\omega^{-b_1} (a_1 - a_2 \omega^{b_2 - b_1})^{-1} d\omega = dt. \quad (37')$$

Интегрирование уравнения (37') затруднительно, но возможно при любых реальных значениях коэффициентов, что позволяет строить кривые  $\omega = f(t)$ .

Еще раз подчеркнем, что если использовать в уравнении (37) значения коэффициентов  $a_2$  и  $b_2$ , рассчитанные по потреблению кислорода животными, особенно при пониженной активности последних, то решение уравнения не дает кривой весового роста. Согласно балансовому равенству уравнения (32) можно получить по уравнению (37) 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 веса тела, дает более гибкое уравнение, в котором все параметры можно исследовать экспериментально; это уравнение может отражать как продукцию, так и рост особи. Предложенный способ описания роста и объяснения параметров уравнения является естественным развитием представлений о росте на основе новых сведений о закономерностях питания. Основные результаты, полу-

ченные нами при анализе роста, не противоречат главному, что было достигнуто при исследовании роста другими авторами.

Изложенные выше соображения о возможности нового толкования параметров, входящих в уравнение роста Берталанфи, были доложены нами на симпозиуме в Минске (июнь 1969 г.). В ходе обсуждения Г. Г. Винберг отметил, что в случае  $b_1 > b_2$  удельная скорость увеличивается в ходе роста, достигая максимума при

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

Встает вопрос о реальности подобной ситуации, поскольку увеличение удельной скорости роста в ходе роста — явление необычное.

Рассмотрим теоретически, каково положение максимума удельной скорости роста по отношению к критическому значению  $\omega$ , ограничивающему реальную область для случая  $b_1 > b_2$  (напомним, что реальный смысл может иметь участок, где  $a_1 \omega^{b_1} \geq a_2 \omega^{b_2}$ ).

При  $b_1 > b_2 > 1$  максимум удельной скорости роста будет левее критической точки, заданной уравнением (39). Следовательно, в этой ситуации удельная скорость роста в реальной области **только снижается** с увеличением  $\omega$ . Но условие  $b_1 > b_2 > 1$  биологически мало вероятно. При  $1 > b_1 > b_2$  в реальной области удельная скорость роста сначала увеличивается до максимума, затем снижается. Таким образом, большое значение приобретает соотношение исход-

ного веса животных  $\omega_0$  и  $\omega = \left( \frac{a_1}{a_2} \cdot \frac{b_1 - 1}{b_2 - 1} \right)^{\frac{1}{b_2 - b_1}}$ ; в зависимости от

этого увеличение удельной скорости роста либо будет наблюдаться в постэмбриональный период, либо нет. Эти выводы чисто теоретические, нуждающиеся в фактической проверке.

Недавно нам удалось ознакомиться со статьей Крюгера (Krüger, 1968), посвященной анализу роста медузы *Rhizostoma octopus*, где подчеркивается именно то обстоятельство, что удельная скорость роста увеличивается с возрастом, и на этом основании обосновывается особый тип роста. Использованное Крюгером уравнение роста  $\omega = m^{t^f}$  вполне удовлетворительно описывает рост данной медузы, но не может иметь общего значения, оставаясь частным математическим выражением, пригодным для конкретного случая роста. В то же время данные по росту *R. octopus* показывают, что выделенный нами тип роста, при котором на раннем этапе жизни удельная скорость роста может возрастать, встречается в природе.

К сожалению, детальных данных о росте других медуз мы не нашли. Г. Н. Миронов (1967) построил кривую роста *Aurelia aurita* по неполным данным. Показательно, что на вогнутом участке этой кривой также можно обнаружить увеличение удельной скорости роста с возрастом.

В настоящее время мы не можем использовать уравнение (37) непосредственно для описания **кривой роста** какого-либо животного,

так как не нашли работ, в которых величина  $A - \frac{dw}{dt}$  была бы описана как функция веса  $\left( A - \frac{dw}{dt} \right)$  — это траты на дыхание вместе с прижизненными потерями вещества). Для некоторых ракообразных есть данные, позволяющие построить **кривую продукции** особи по уравнению (37). Для иллюстрации воспользуемся сведениями об элементах энергетического баланса *Artemia salina* (Сущеня, Хмелева, 1967; Хмелева, 1968). Все необходимые для расчетов величины мы выразили в граммах сухого веса и привели к температуре 25° С. Для этого использованы следующие переходные коэффициенты: отношение сухого веса к сырому у артемий 0,2; у кормовых организмов (водоросли *Dunaliella*) — 0,13; рацион, указанный для 20° С (при больших концентрациях пищи) привели к 25° С, пользуясь кривой Крота (Винберг, 1956); усвояемость приняли равной 0,8 (Хмелева, 1968, принимает усвояемость равной 0,5).

Производя указанные преобразования, уравнение (37) для артемий получаем со следующими числовыми значениями констант

$$\frac{dP}{dt} = 0,031w^{0,705} - 0,012w^{0,688}. \quad (42)$$

При интегрировании этого уравнения нужно обязательно учитывать обстоятельство, которое мы подчеркивали в начале главы: при расчете кривой продукции величины  $\Delta P$  зависят от  $w$ , но не от достигнутого значения  $P$ . Следовательно, вычислив  $\Delta P$  за некоторый период  $\Delta t$ , мы не можем принимать, что вес также изменился на  $\Delta P$ . Из-за того, что часть вещества прижизненно отчуждается, изменение веса с возрастом подчиняется иному закону, который в данном случае требуется заранее знать.

По Н. Н. Хмелевой (1968), весовой рост артемий удовлетворительно описывается выражением

$$w_t = (0,090 - 0,076e^{-0,063t})^3 \quad (43)$$

(вес выражен в граммах сухого вещества, температура 25° С). Это уравнение справедливо вплоть до возраста 30 суток, когда рост прекращается при фактическом дефинитивном весе 0,00045 г.

В связи со сказанным выше при интегрировании уравнения (42) нужно  $w$  выразить в виде функции времени (возраста) согласно уравнению (43). Так мы нашли кривую продукции артемий до месячного возраста. Поскольку далее вес животного не изменяется, то  $\frac{dP}{dt}$  сохраняет постоянную величину (что следует из уравнения (42)). Поэтому для артемий в возрасте более месяца мы приняли линейное увеличение продукции, причем  $\frac{dP}{dt}$  соответствует весу 0,00045 г.

Кривая продукции и роста артемий изображены на рис. 6. Характер соотношения между кривыми весьма напоминает подобные кривые, приведенные выше для дафний по фактическим данным

(см. рис. 3). По расчетам Н. Н. Хмелевой (1968), за 130 суток жизни самка артемии производит потомство, общий сухой вес которого равен 0,0033 г, а все личинные шкурки весят 0,00058 г. Суммировав эти величины и дефинитивный вес самки (0,00045 г), получим 0,00433 г — это оценка продукции особи за 130 суток по выходу системы. По кривой продукции для 130 суток получим 0,008 г. Можно видеть, что теоретический расчет продукции дает вдвое большую величину. По имеющимся материалам нельзя определенно решить вопрос о том, какая из величин ближе к истинной. С одной стороны, расчет кривой продукции не очень точный, так как величина коэффициента усвояемости была принята ориентировочно; кроме того, уравнения, связывающие рацион и траты на обмен с весом тела, также не являются в численном выражении абсолютно надежными (в частности, уравнение для рациона приводили к другой температуре). Нужно учесть, что науплиусы, по Н. Н. Хмелевой, первые 3—4 дня жизни не потребляют оформленной пищи. Достаточно небольших изменений в константах уравнения (42), чтобы кривая продукции пошла иначе. С другой стороны, можно предполагать, что суммирование дефинитивного веса, веса шкурок и потомства оставляет неучтенной определенную часть продукции особи, состоящую из жидких прижизненных выделений.

В общем имеющиеся фактические данные пока недостаточны для эффективного использования уравнения (37). Но при углубленных исследованиях энергетического баланса это уравнение может служить полезным средством сравнения таких величин, как потребление пищи, ассимиляция, траты на обмен, рост и продукция особи.

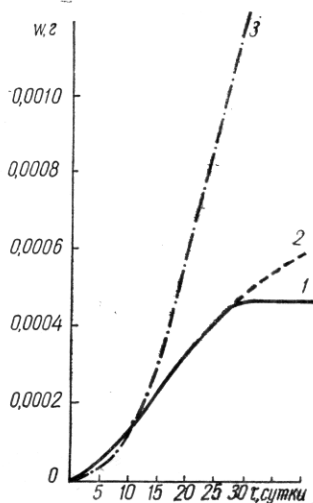


Рис. 6. Рост и продукция особи *Artemia salina*:

1 — весовой рост по экспериментальным данным, 2 — весовой рост по уравнению (43) (1, 2 — по Хмелевой, 1968), 3 — продукция особи по уравнению (42) (все величины в граммах сухого веса).

### 1. «Расчетный» и «прямой» методы изучения продукции

Сопоставив работы по биологической продуктивности (включая работы по первичной продукции и продукции бактерий), можно 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 **исходными данными**, основываясь на которых, **рассчитывают** продукцию с помощью различных **схем расчета**. Этот метод исследования продукции назовем **расчетным методом**.

Во-вторых, изыскиваются 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 бегло охарактеризовать различия как самих методов, так и получаемых с их помощью результатов.

Если исследователей интересует какая-то 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 изучения продукции видны на примере работ по первичной продукции. Разработка относительно простых и быстрых прямых методов измерения продукции фотосинтезирующих растений (особенно радиоуглеродного метода) привела к быстрому накоплению огромного количества данных по первичной продукции. Эти методы позволили оценивать продукцию фито-

планктона в целом, т. е. продукцию целого трофического уровня, состоящего из большого числа популяций. Характерно, что для оценки продукции этим путем не требуется знать ни видовой состав, ни соотношение 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. Параллельно усиливаются лабораторные исследования по физиологии водорослей: изучается темп размножения и скорость фотосинтеза отдельных популяций в различных условиях температуры, освещения, снабжения биогенными элементами. Наконец, в Институте биологии южных морей АН УССР разработан расчетный метод изучения первичной продукции в море (Тен, 1964; Кондратьева, 1965, 1968, и др.), который используется параллельно с прямым методом, несмотря на то что расчетный гораздо более трудоемок.

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. Важно также, что продукционные исследования, основанные на расчетных методах, требуют знания многих параметров и потому оказывают большое стимулирующее и направляющее воздействие на эколого-физиологические исследования.

По-разному сложилось к настоящему времени изучение продуктивности фито-, бактерио- и зоопланктона. В области первичной продукции, как уже указывалось, преобладают прямые методы исследования продукции всего трофического уровня продуцентов в целом, но появляются тенденции изучения продуктивности отдельных видовых популяций (прямым и расчетным методом). Эти тенденции, очевидно, в дальнейшем усилятся.

Продуктивность бактерий в большинстве работ оценивается также в целом, для всего бактериопланктона, преимущественно расчетными методами. Сейчас разрабатываются методы прямого изучения продукции бактерий, используемые опять-таки для оценки тотальной продукции бактериопланктона (радиоуглеродный метод).

Продуктивность зоопланктона исследуют пока только расчетным методом и только 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. Разумеется, начавшиеся поиски прямых методов изучения продукции животных очень своевременны (Чмыр, 1967; Шушкина, Сорокин, 1969), но расчетные методы имеют свои преимущества, их нельзя полностью заменять 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.

## 2. Основные схемы расчета продукционных показателей

Обращаясь к расчетным методам исследования продуктивности, отметим, что оценка продукционных показателей при использовании этих методов производится по совокупности физиологических и экологических данных, которые в отдельности не пригодны для полной характеристики продуктивности. Строго говоря, получение этих исходных данных не относится к области собственно продукционных исследований. Например, при расчете продукции широко используют материалы по росту животных, но исследуют рост обычно вне связи с оценкой продуктивности: «... изучение тех основных физиологических особенностей отдельных организмов, без учета которых невозможно понимание закономерностей продуктивности, само по себе не является изучением продуктивности...» (Винберг, 1936, стр. 598).

Таким образом, изучение продуктивности в узком смысле сводится к расчету продукционных показателей по комплексу исходных данных или к прямому измерению этих показателей. Однако при изучении продуктивности обычно исследователь сталкивается с недостатком или полным отсутствием необходимых исходных данных по изучаемой популяции и начинает работу со сбора соответствующих материалов. Поэтому к исследованию продуктивности в широком смысле относят процесс получения не только продукционных характеристик, но и исходных данных. Этот подход нашел отражение в «Методах определения продукции...» (1968), где излагаются методы взвешивания животных, определения калорийности, закономерности роста и т. д., что занимает около 40% объема руководства. Это оправдано и весьма полезно, так как, используя сведения из одной книги, можно приступить к изучению продукции по-

пуляций, по которым нет никаких данных. Ниже, при обсуждении методов расчета продукции предполагается, что необходимые исходные данные есть и получены они достаточно надежными методами.

При разработке конкретных вариантов производственных расчетов большое значение приобретают следующие вопросы: а) наличие исходных данных по данной популяции; б) производственные показатели, подлежащие оценке; в) необходимая степень точности оценок.

Многообразие возможных ответов приводит к такому же количеству используемых вариантов расчета производственных показателей. Большинство предложенных до сих пор вариантов расчета продукции изложено в «Методах определения продукции...» (1968). Попробуем сгруппировать эти варианты, выделив основные типы, или **схемы расчета**.

В зависимости от желаемой степени обобщения, от выбора принципов, которые будут положены в основу классификации вариантов расчета продукции, можно наметить различное число общих схем, так что приведенная ниже классификация не является единственно возможной. При обосновании схем расчета продукции мы считаем целесообразным опираться на различия в характере исходных данных, используемых при расчетах, и на принципы, которые обсуждались в гл. I.

Прежде всего можно разграничить расчеты продукции «по входу» и по «выходу» системы (см. рис. 1). 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 (первая схема).

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

В последнем случае различия в расчетах появляются в зависимости от того, каким путем производится переход от численности к биомассе. Для этого может быть использована связь между возрастом особи и ее весом. Так достигаются наиболее детальные оценки биомассы, но неизбежно в расчет вовлекаются сведения о возрастной структуре популяции, о зависимости скорости роста особи от ее веса (третья схема). В других случаях биомасса может оцениваться только по численности и среднему весу особи. Для этого вводятся усредненные показатели, призванные характеризовать популяцию в целом: средний вес особи и средняя скорость размножения в расчете на одну особь. Здесь возможны смещенные оценки, поскольку вычисленные для некоторого состояния популяции средние показатели могут не совпадать со средними фактическими из-за различий в возрастной структуре, наблюдающихся в течение периода времени, для которого определяется продукция. Возможное

смещение оценок тем незначительнее, чем меньше продолжительность жизни особи и чем меньше различие между минимальным и максимальным весом особи. Ниже на этот путь оценки продукции будем ссылаться как на способ, основанный на динамике численности (четвертая схема).

**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 (1):

$$P_t = B_t - B_0 + B_e.$$

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.** 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 (см. гл. I и II).

**Третья схема расчета продукции.** К этой схеме мы относим все способы расчета, основанные на использовании данных по росту особей и возрастной структуре популяции. Она сейчас получила наибольшее применение. А. С. Константинов (1960) предложил считать продукцию по скорости прироста веса у всех особей популяции. В более поздних вариантах 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) весовые приросты особей разного возраста, 2) возрастная структура популяции, 3) вес отрожденного потомства (если он не учтен как часть весового прироста самок), 4) средняя биомасса популяции.

**Четвертая схема расчета продукции.** В основе расчета лежат данные по динамике численности популяции. Во избежание анализа роста особей и возрастной структуры всем особям приписывают некоторый средний вес. 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) средний вес особи.

Мы произвели классификацию основных методов расчета продукции популяций, чтобы облегчить ориентировку во многочисленных вариантах, большая часть которых детально описана в «Методах определения продукции ...» (1968). Следующие разделы данной главы содержат результаты методических исследований, выполненных нами.

### 3. О «физиологическом способе» расчета продукции

Под этим названием 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 веса, 4) калорийность животных, 5) величина  $K_2$  ( $K_2 = \frac{dw}{dt} \cdot \frac{1}{A}$  — отношение прироста к ассимилированной пище).

Разработаны уравнения, позволяющие по этим данным оценить величины приростов для животных различного веса и на основе их рассчитать продукцию. Указывается, что уравнения применимы для животных, рост которых близок к параболическому. Метод основан на установленной Г. Г. Винбергом (1966) связи между ростом и обменом животных и был применен в ряде случаев для конкретных расчетов («Методы определения продукции...», 1968; Шушкина, 1968). Полученные этим методом величины приблизительно соответствуют априорно предполагаемым для соответствующих видов, но некоторые исходные предпосылки метода требуют детализации и дальнейшего анализа.

Г. Г. Винберг (1966) исходит из хорошо установленной зависимости трат на дыхание от веса тела:

$$T = a_2 w^{b_2}. \quad (44)$$

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

$$\frac{dw}{dt} \cdot \frac{1}{T} = v = \text{const}, \quad (45)$$

то имеем  $\frac{dw}{dt} = vT$  и в соответствии с уравнением (44)

$$\frac{dw}{dt} = v a_2 w^{b_2}. \quad (46)$$

Таким путем Г. Г. Винберг (1966) получил уравнение параболического роста в дифференциальной форме.

Введем обозначение  $n = 1 - b_2$  и положим  $w_0 = 0$ . Тогда из уравнения (46) можно представить вес особи как функцию возраста  $\tau$ :

$$w = (va_2n\tau)^{\frac{1}{n}}. \quad (47)$$

Исходя из того, что условие  $v = \text{const}$  дает уравнение параболического роста, делаем 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 заключении, что у таких животных  $v = \text{const}$ ,  $K_2 = \text{const}$ .

Мы рассмотрели этот вопрос с математической точки зрения (Зайка, Макарова, 1969). Из того, что условие  $v = \text{const}$  приводит к параболическому росту, не следует с необходимостью 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  $\tau$ :

$$v = u\tau^{m-1}, \quad (48)$$

где  $u$  и  $m$  — константы.

Из уравнений (47) и (48) получаем  $w = (ua_2n\tau^{m-1}\tau)^{\frac{1}{n}}$ . Или, обозначив  $z = ua_2n$ :

$$w = z\tau^{\frac{m}{n}}. \quad (49)$$

Согласно уравнению (48) при  $\frac{m}{n} > 1$  имеем параболический рост, причем  $v$  снижается с увеличением  $\tau$ . Удельная скорость весового роста в этом случае

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

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 копепода *Calanus helgolandicus* и *Acartia clausi* близок к параболическому, но  $K_2$  у первого вида растет в науплиальной фазе, а далее закономерно снижается, в то время как у второго вида величину  $K_2$  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 широкие и надежные данные.

Это снижает возможности использования физиологического способа расчета продукции. Действительно, пусть мы хотим оценить продукцию животного, для которого предполагается параболиче-

ский тип роста. Выяснив значение  $K_2$  для какой-либо одной весовой категории, мы не в состоянии 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 оценивать 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.

#### 4. Методы расчета продукции микроорганизмов

Термин «микроорганизмы» используется нами здесь в широком смысле: сюда относятся бактерии, одноклеточные водоросли, простейшие. Этот комплекс организмов в составе планктона Е. Вуд (Wood, 1965) именуется «протопланктоном».

Прежде всего необходимо указать, что для таких групп, как радиолярии, фораминиферы, мелкие гетеротрофные жгутиковые и инфузории, вопросы продуктивности практически не обсуждались; исключение составляют работы А. П. Щербакова (1963), Э. А. Шушкиной (1966) и некоторые другие, в которых при оценке продукции зоопланктона озер условно принимаются провизорные величины удельной продукции для инфузорий. С другой стороны, весьма обширная литература посвящена исследованию продуктивности фотосинтезирующих водорослей, т. е. первичной продукции. Но это — самостоятельная проблема, выходящая за рамки обсуждаемой темы.

Понятие «продукция», разработанное для многоклеточных животных, полностью сохраняет свое содержание и для микроорганизмов. Но расчет продукции здесь не может строиться на таких показателях, как весовой рост особи и размерная (возрастная) структура популяции, поскольку размеры микроорганизмов и индивидуальная продолжительность жизни их слишком малы. Гораздо проще принять, что все клетки имеют некоторый одинаковый средний вес и оценивать прирост не каждой особи, а массы всей продукции за счет размножения. Это не значит, однако, что продукция микроорганизмов может быть рассчитана только по четвертой схеме (см. гл. III); для ее оценки с успехом можно использовать уравнение (1).

Чтобы сделать более ясным дальнейшее изложение, приведем идеализированную схему образования микроколонии за счет размножения одной бактериальной клетки (рис. 7). Условимся, что каждая клетка имеет единичную биомассу, деление клеток происходит синхронно через час после их образования, т. е. время генерации  $g = 1$ . Элиминированные клетки на схеме заключены в круги. Определим теперь продукцию за  $t = 5$  час. Из схемы видно, что  $B_0 = 1$ ,  $B_1 = 22$ ,  $B_2 = 2$ . Согласно уравнению (1) имеем:  $P_t = 22 - 1 + 2 = 23$ . Определив тем же способом продукцию микроколонии за каждый час, можно убедиться, что она возрастает неравномерно. Это вызвано

постепенным увеличением общей массы колонии при сохранении постоянной скорости размножения особей. Действительно, выразим продукцию в виде  $P = CB$ . Удельная продукция  $C$  в нашей модели постоянна, так как она определяется скоростью размножения. Однако с ростом биомассы увеличивается и получаемая в каждый последующий отрезок времени продукция. Разделив продукцию за любой час на исходную для этого часа биомассу, убедимся, что во всех случаях  $C = 1$  (здесь мы несколько упрощаем дело: фактически, как мы увидим далее,  $C = 0,693$ , поскольку делить продукцию нужно на среднюю биомассу). Но

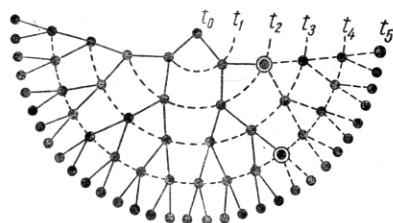


Рис. 7. Схема образования микроколонии бактерий.

В круги заключены элиминированные особи;  $t_0 \rightarrow t_5$  — последовательные моменты времени, разделенные часовым промежутком.

нельзя определять часовую удельную продукцию, относя продукцию за несколько часов к исходной для всего периода биомассе, разделив результат на время, т. е. в виде

$$C = \frac{P_t}{B_0 t}.$$

В этом случае совершенно очевидно, что исходная биомасса не может служить для расчета средней удельной продукции. Действительно, при разных  $t$  мы полу-

чим по этому уравнению различные результаты.

М. В. Иванов (1955) предложил метод расчета продукции бактерий, которым воспользовались в дальнейшем многие авторы (Новожилова, 1955, 1957; Салманов, 1959; Крашенинникова, 1960; Гамбарян, 1965; Драбкова, 1965). Метод этот описан также в методических руководствах (Кузнецов, Романенко, 1963; Родина, 1965). Ход рассуждений М. В. Иванова 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  $t$  час 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  $t$  час 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

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

$$B_e = \frac{b(B_0 e^{bt} - B_t)}{e^{bt} - 1}, \quad (50)$$

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

Не зная работы О. М. Кожовой (1964), мы также подробно разобрали источники ошибок метода М. В. Иванова (1955) и указали, что необходимо исходить из уравнения (1), в котором величина часового выедания может быть задана уравнением (50), если условия опытов не вызывают сомнения в справедливости соответствующих допущений о характере элиминации (Заика, 1967б). 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 основывается на величине средней удельной скорости продукции, которая для периода  $t$  задается уравнением

$$\bar{C} = \frac{1}{t} \ln \frac{B_t}{B_0}, \text{ или } \bar{C} = \frac{2,3}{t} \lg \frac{B_t}{B_0}. \quad (51)$$

Это действительно величина  $C$ , о которой говорилось выше, ибо

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

откуда и получено уравнение (51) для средней удельной скорости продукции. 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 элиминация отличается от нуля, тем более заниженную удельную скорость продукции дает уравнение (51). Чтобы получить удельную скорость продукции при наличии элиминации, нужно к правой части уравнения (51) прибавить удельную элиминацию  $\frac{B_e}{B}$ :

$$C = \frac{1}{t} \ln \frac{B_t}{B_0} + \frac{B_e}{B}. \quad (52)$$

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 за время  $t$  биомасса. При  $B_e \neq 0$  за время  $t$

$$P_t = \bar{B} \ln \frac{B_t}{B_0} + B_e t, \quad (53)$$

где величина  $B_e$  задана уравнением (50).

Есть два исправленных варианта расчета продукции: уравнения (1) в виде  $P_t = B_t - B_0 + B_e t$  и (53). В обоих случаях для определения  $B_e$  может быть использовано уравнение (50). Проверка на конкретных данных показывает, что оба метода расчета дают практически одинаковые результаты (Заика, 1967б).

Если в опыте поставить бактерии в условия, исключаяющие выедание, считает О. М. Кожова (1964), то разница между конечным и начальным количеством бактерий даст продукцию. 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, чем в склянке. 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.

Таким образом, на примере бактерий мы обсудили некоторые из возможных вариантов расчета продукции микроорганизмов. В уточненном виде такие, казалось бы, различные методы, как Иванова и Иерусалимского, дают одинаковые результаты. Все изложенное справедливо не только для бактерий, но и для других микроорганизмов. В частности, необходимо указать, что В. С. Тен (1964) разработал для одноклеточных водорослей метод расчета продукции по результатам размножения и элиминации клеток при экспозиции в склянках. Он очень близок к методу Иванова (разумеется, в уточненном виде).

Перечисленные варианты расчета продукции предусматривают анализ изменения наличной биомассы организмов и их элиминации, т. е. относятся к первой схеме расчета (см. гл. II). Изучение соотношения между приростом биомассы и элиминацией может представлять определенный интерес. Но если исследователя интересует только величина продукции, то лучше всего использовать четвертую схему расчета. В этом случае требуется минимальная исходная информация.

В гл. I мы показали, что, независимо от наличия или отсутствия элиминации, удельная продукция популяции  $C$  равна коэффициенту размножения  $b$ . Смысл этого коэффициента объясним более подробно с помощью модели экспоненциального увеличения численности микроорганизмов.

При рассмотрении видовой популяции микроорганизмов для упрощения принимают что все клетки делятся с одинаковой (средней)

скоростью. Это означает, что без элиминации скорость увеличения биомассы пропорциональна наличной биомассе, причем коэффициент пропорциональности и есть коэффициент размножения  $b$ . Следовательно, без элиминации

$$\frac{dB}{dt} = bB,$$

$$B_t = B_0 e^{bt}.$$

Из уравнения (51) без элиминации можно заключить, что  $C = b$ :

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

Известно, что у организмов, размножающихся делением пополам, коэффициент размножения определенным образом связан с временем между делениями (временем генерации,  $g$ ):

$$b = \frac{\ln 2}{g}.$$

Следовательно, получаем весьма простой способ для расчета удельной продукции:

$$C = \frac{\ln 2}{g} = \frac{0,693}{g}. \quad (54)$$

Очевидно, для определения  $C$  необходимо знать только время генерации. Чтобы оценить продукцию, нужно знать биомассу популяции.

При обосновании этого метода (Заика, Макарова, 1970), мы большое внимание уделили анализу влияния величины элиминации на оценку удельной продукции по уравнению

$$C = e^b - 1. \quad (55)$$

Его получим, если удельную продукцию выразим в виде:

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

где  $P = B_t - B_0 = B_0(e^{bt} - 1)$  и  $t = 1$ . Уравнение (55) приводит В. С. Тен (1964), получено оно без элиминации. Если теперь принять, что элиминация не равна нулю, то окажется, что она влияет на величину удельной продукции, т. е. уравнение (55) при наличии элиминации дает завышенную величину  $C$ . В упомянутой статье мы пытались показать, что игнорирование элиминации приводит к незначительным ошибкам. К сожалению, при этом было упущено из виду, что если делить продукцию не на исходную для данного часа, а на среднюю биомассу (что и является верным), то необходимость во всех проделанных выкладках исчезает.

Другими словами: мы вывели разными способами два уравнения для удельной продукции микроорганизмов — (54) и (55) и сочли их равноценными. Это — ошибка. Верным является уравнение (54), при расчете удельной продукции этим способом не нужно учитывать элиминацию.

## 5. Методы расчета продукции многоклеточных животных, основанные на данных по динамике численности

Возможность применения четвертой схемы для расчета продукции популяций была в общих чертах рассмотрена в I и II главах, а на примере микроорганизмов — в гл. III. Исследователи использовали эту схему по отношению к многоклеточным организмам в разнотипных вариантах, родство которых не всегда очевидно. Мы уже упоминали, что из-за изменений в возрастной структуре популяции, которые в данном случае не учитываются, расчет продукции по динамике численности может приводить к несколько смещенным оценкам. По этой причине соответствующие методы лишь бегло описаны в «Методах определения продукции...» (1968), а работы Г. И. Шпета (1962, 1964, 1965) и М. Л. Пидгайко (1965) по так называемой потенциальной продукции совсем не упоминаются.

Использование вариантов четвертой схемы для оценки продукции многоклеточных связано с именами зарубежных, главным образом американских, исследователей. В относительно ранних работах (Juday, 1940, 1943; Lindeman, 1942, и др.) для определения продукции зоопланктона среднюю годовую биомассу умножали на число ее «оборотов» в год, которое вычисляли в виде  $\frac{365}{T}$ , где  $T$  — «время оборота» (в сутках), считавшееся равным средней продолжительности жизни рассматриваемых животных. Величина, обратная «времени оборота», есть «скорость оборота»  $\left(\frac{1}{T}\right)$ . Скорость оборота является приближенной оценкой удельной скорости продукции:

$$C \approx \frac{1}{T} . \quad (56)$$

Позднее скорость оборота стали оценивать исходя из более детального анализа динамики численности популяции, а не просто по средней продолжительности жизни. Работы этого направления (Edmondson, 1960; Stross, Nees, Hasler, 1961; Hall, 1964; Wright, 1965) анализируются в «Методах определения продукции...» (1968), причем соответствующему способу расчета продукции дается следующая оценка: «Рассмотренный способ расчета продукции верен только для стационарной популяции и тогда, когда имеет место равномерная смертность по возрастам, т. е. сохраняется постоянный возрастной состав популяции. В противном случае время оборота численности животных будет отличаться от времени оборота их биомассы, и такой на первый взгляд простой способ расчета окажется непригодным» (там же).

Поскольку для любой популяции трудно предположить постоянство возрастной структуры в течение сколько-нибудь длительного времени, приведенная выше оценка равносильна отрицанию возможности использовать четвертую схему для расчетов продукции много-

клеточных животных. Такое заключение представляется нам неоправданно суровым. Разумеется, изменения возрастной структуры приводят к изменению среднего веса особи, меняется и средняя скорость размножения, а это, в свою очередь, отражается на скорости оборота. Но использование расчетов продукции по динамике численности должно производиться по показателям, рассчитанным для достаточно типичной ситуации, для некоторого среднего состояния данной популяции. Скорость оборота, вычисленная с учетом этих условий, может вполне удовлетворительно отражать среднюю удельную продукцию популяции. Практически следует исходить из того, что средняя величина скорости оборота должна вычисляться для периода, в несколько раз превышающего время оборота. Как мы ранее указывали, продукционные расчеты по динамике численности будут тем точнее, чем меньше различие между исходным и конечным весом животных. Уместно заметить, что предложенные в «Методах определения продукции водных животных» (1968) варианты расчета продукции коловраток относятся именно к четвертой схеме, что не снижает их ценности.

Схема расчета продукции по динамике численности с теоретической точки зрения представляет интерес в том отношении, что она позволяет вскрыть взаимную связь между проблемой продуктивности и проблемой динамики численности популяций. Некоторое использование при оценках продуктивности могут иметь работы по определению так называемого коэффициента естественного увеличения популяции  $r$  («intrinsic rate of increase»), развивающиеся за рубежом. Эта возможность заключается в следующем: в первой главе мы показали, что

$$r = b - m \quad (11)$$

и

$$C = b, \quad (13)$$

где  $b$  — коэффициент размножения,  $m$  — коэффициент элиминации. Если элиминация относительно мала, то можно принять:  $b \gg m$ ,  $C \approx r$ . Таким образом, в определенных условиях величина  $r$  представляет минимальную оценку средней удельной скорости продукции (этот вопрос затрагивается также в гл. VI).

#### 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  $y_1$ :

$$y_1 = \frac{F}{ND_1}, \quad (57)$$

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

$$P_t = y_1 \bar{N} t, \quad (58)$$

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 (58) вместо  $y_1$  берется показатель

$$y_2 = \frac{1}{T'}, \quad (59)$$

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  $\Delta t = 1$

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

а при  $\Delta t \rightarrow 0$

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

Следовательно,

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

(с оговоркой, что расчеты основаны на материалах, выраженных в единицах численности).

Что касается второго варианта, то можно указать на близость его к описанному в гл. III методу расчета продукции микроорганизмов. Непосредственно из уравнения (58) можно заключить, что показатель  $y_1$  (или  $y_2$ ) должен отражать удельную продукцию. Иного смысла искать нельзя. Следовательно, согласно уравнению (59) заключаем, что Г. А. Галковская считает удельной продукцией реципроку времени удвоения. Время генерации  $g$  микроорганизмов также можно толковать как время удвоения их численности. Но мы знаем, что удельная продукция популяции связана с этим показателем соотношением

$$C = \frac{0,693}{g}. \quad (54)$$

Таким образом, и в случае с коловратками необходимо в уравнении (58) использовать  $C = \frac{0,693}{T'}$ , а не  $C = \frac{1}{T'}$ . Можно показать, что Г. А. Галковская, как и М. В. Иванов (1955), основывалась на модели линейного роста популяции, хотя более верна экспоненциальная модель, приводящая к уравнению (54) для удельной продукции.

#### О «ПОТЕНЦИАЛЬНОЙ ПРОДУКЦИИ» ЖИВОТНЫХ

Наконец, в связи со всем изложенным о расчетах продукции, основанных на данных по динамике численности, полезно рассмотреть исследования так называемой «потенциальной продукции» животных (Шпет, 1968; Пидгайло, 1968, а также ранее упомянутые работы тех же авторов). Эти продукционные исследования стоят особняком от общего руслу, до сих пор не было показано, в каком отношении они находятся к обычным расчетам продукции (мы имеем в виду теоретический анализ вопроса: производились эмпирические сопоставления величин продукции и потенциальной продукции). Г. И. Шпет и М. Л. Пидгайко 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». Но скорость размножения и продолжительность жизни особей принимаются из конкретных сведений, полученных в экспериментальных или полевых условиях. Следовательно, если увеличение численности получается абстрактное, то скорость размножения довольно правдоподобно отражает реальные величины, наблюдаемые в благоприятных условиях.

В качестве показателя продуктивности авторы используют биомассу, достигаемую через некоторый промежуток времени, истекший с момента существования одной особи или пары. Это не совсем удачно, поскольку получаемые абсолютные величины по разным животным не поддаются сопоставлению, тем более, что анализируемый период времени ограничивается произвольно, по-разному для различных групп животных. Но, 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. Для этой цели можно воспользоваться уравнением

$$C = \frac{\ln B_2 - \ln B_1}{t_2 - t_1},$$

применяя его для поздних участков прогрессии размножения, где «возрастная структура» достаточно сложна. К сожалению, Г. И. Шпет (1968) приводит полностью прогрессии размножения лишь для некоторых видов, обычно же указывает лишь конечную биомассу. В частности, в табл. 7 цитируемой работы (Шпет, 1968) есть вес одной особи и биомасса, достигаемая различными планктонными животными через 36 суток. Поэтому мы поступим так: вес особи будем считать исходной биомассой  $B_0$  и используем приведенное выше уравнение

$$C = \frac{\ln B_t - \ln B_0}{36},$$

где  $B_t$  — биомасса через 36 суток.

Описанным способом мы получили следующие величины  $C$  для некоторых видов из числа приведенных в указанной табл. 7.

Вид	$C$ (суточная)
<i>Daphnia magna</i> . . . . .	0,5
<i>Moina</i> sp. . . . .	0,51
<i>Daphnia longispina</i> . . . . .	0,3
<i>Ceriodaphnia reticulata</i> . . . . .	0,27
<i>Acanthocyclops viridis</i> . . . . .	0,14
<i>Mesocyclops leuckarti</i> . . . . .	0,17
<i>Brachionus rubens</i> . . . . .	0,33

Сопоставляя эти величины с рассчитанными для тех же видов другими способами, можно видеть (см. гл. V), что оценки удельной продукции получены в данном случае достаточно удовлетворительные. (Подчеркнем, что Г. И. Шпет использовал иные исходные материалы; кроме того, в качестве  $B_0$  мы вынужденно избрали вес одной особи, а не биомассу в тот период, когда популяция достаточно сложна по возрастному составу). Таким образом, даже в столь своеобразном варианте четвертая схема расчета продукции приводит к оценкам, вполне приемлемым для ориентировочных продукционных расчетов.

Исследования по продуктивности гетеротрофных микроорганизмов только начинаются. В главе III были обсуждены связанные с этим методические вопросы и описан простой способ оценки продукции микроорганизмов по данным о биомассе и скорости размножения. Однако дело осложняется тем, что мы располагаем весьма скромными, рассеянными и не всегда надежными исходными данными, необходимыми для продукционных расчетов. В настоящей главе суммируются основные материалы по численности и скорости размножения разных видов инфузорий. На этой основе производится приблизительная оценка продукционных возможностей инфузорий — важной группы гетеротрофного микропланктона — в условиях некоторых биотопов.

### 1. Численность инфузорий в планктоне водоемов

Количественные исследования по инфузориям немногочисленны, хотя еще в начале века Ломанн (Lohmann, 1908) показал, что в Кильском фиорде инфузории составляют 10—20% от Metazoa. Недостаточная изученность инфузорий объясняется, по-видимому, существовавшей недооценкой роли микроорганизмов в водных сообществах и отсутствием простых и надежных методов сбора количественных проб микропланктона. Стандартные методы сбора планктона и бентоса не дают возможности получить полное представление о численности инфузорий.

В последнее время значительно усилилась тенденция к изучению крупных экосистем как функционально целых единиц с учетом роли всех основных звеньев, что привело к появлению оценок численности инфузорий в водоемах. В пресных водах инфузорий изучали А. П. Щербаков (1963, 1969), Э. Д. Мордухай-Болтовская (1965), М. Б. Эггерт (1967, 1968). По морским планктонным инфузориям опубликовали статьи Маргалев (Margalef, 1963b, 1968), Бирс и Стюарт (Beers, Stewart, 1967), Грентвед (Grøntved, 1962). По бентосным морским инфузориям упомянем давнюю работу Лаки (Lackey, 1936) и обширные исследования Фенчел (Fenchel, 1967, 1968, и др.). Есть

некоторые сведения о численности инфузорий в сточных водах и псаммоне. Поскольку надежные методики в этой области еще не разработаны, наблюдаются широкие методические поиски: авторы применяют различные методы сбора, фиксации и обработки проб.

Необходимо учитывать, что наряду с прочими микроорганизмами инфузории реагируют существенными изменениями численности на кратковременные, относительно небольшие изменения условий

Т а б л и ц а 1

Численность инфузорий в некоторых морских акваториях

Акватория	Численность инфузорий, экз/л	Автор
Тихий океан, р-н Калифорнии . . . . .	10—80	Beers, Stewart, 1967
Ионическое и Лигурийское моря (открытые районы) . . . . .	2—80	Заика, 1969
Неретическая зона Черного моря . . . . .	более 5—20	Заика, 1970д
Прибрежные районы Средиземного моря . . . . .	50—1000	Margalef, 1963б, 1968
Севастопольская бухта Черного моря	2000—4000	Заика, Аверина, 1968

среды. Поэтому количество инфузорий в любом биотопе подвержено значительным колебаниям, что и отмечают обычно исследователи. Тем не менее обнаруживается закономерное нарастание среднего числа инфузорий в планктоне морей с приближением к берегам, что можно иллюстрировать усредненными данными, приведенными в табл. 1. Указанные величины далеки от предельных. Так, Маргалеф (1963б, 1968) в отдельных пробах установил концентрацию инфузорий до 13 тыс. экз/л. Подобные плотности объясняются существованием резких локальных вспышек размножения, в частности, как мы показали (Заика, 1969б), в местах обильного скопления «свежего» детрита. Очень высокие концентрации инфузорий наблюдаются иногда в мелководных участках морей: в поверхностном планктоне приливной зоны в Дании (Wadden Sea) среднегодовая численность инфузорий составляет около 10—15 тыс. экз/л (Gr Øntved, 1962). В крупных лужах, отделенных от бухты Омега (район Севастополя), при высокой солености воды И. В. Ивлева обнаружила густую «монокультуру» инфузории, которая, по нашему определению, оказалась видом *Fabrea salina*. Высокая концентрация этой инфузории (по нашим подсчетам, около 90 тыс. экз/л) наблюдалась здесь, по крайней мере, в течение всего июня 1969 г. Форе-Фремье (Faure-Fremiet, 1948а) в приливных лужах в районе Конкарно в периоды их кратковременной изоляции зарегистрировал резкие вспышки размножения *Strombidium oculatum*, приводившие к концентрации 200—250 тыс. экз/л.

Типичной и основной группой морских инфузорий долгое время считали тинтиннид. Такое убеждение возникло на основе анализа сетных ловов, так как в сетных пробах встречаются только эти, от-

носителем крупные, обладающие раковинной инфузории. Но авторы работ последнего десятилетия единодушно утверждают, что основную роль среди морских инфузорий играют мелкие *Oligotricha*, главным образом из рода *Strombidium*. На долю тинтиннид в прибрежных районах моря приходится не более 5—10% общего числа инфузорий (Маргалев, 1963б, 1968; Заика, Аверина, 1968). С удалением от берегов доля тинтиннид несколько возрастает, но редко превышает 20% по численности (Beers, Stewart, 1967; Заика, 1969б). Численность инфузорий обычно максимальна в приповерхностном слое и довольно быстро убывает с глубиной.

В пресных водах число инфузорий, по-видимому, в среднем выше, чем в прибрежных участках морей. В Рыбинском водохранилище, например, концентрация инфузорий летом у поверхности составляет 77—276 тыс. экз/л; в прибрежной зоне водохранилища один только вид *Tintinnidium fluviatile* может достигать плотности до 378 тыс. экз/л (Мордухай-Болтовская, 1965). Даже в условиях Байкала возникают довольно массовые скопления инфузорий. По данным М. Б. Эггерта (1968), максимальная численность *Marituja pelagica* в Селенгинском районе озера на глубине 25 м составила 260 тыс. экз/л.

Приведенные нами случаи исключительно высоких концентраций, значительно превышающих средний уровень, иллюстрируют важное положение: для инфузорий и других микроорганизмов с высоким потенциалом размножения и резкими колебаниями численности усредненные величины концентрации дают неполное представление об их роли в сообществах. Ориентация исследователя только на средние концентрации может привести к недооценке способности инфузорий перерабатывать подходящий пищевой субстрат. В местах повышенной концентрации пищи численность микроорганизмов быстро нарастает и поток вещества через это звено сообщества может быть весьма большим. При истощении источника пищи численность микроорганизмов столь же быстро возвращается к обычному, относительно небольшому уровню.

## 2. Скорость размножения инфузорий

В. И. Вернадский (1965), обсуждая роль различных групп организмов в биогеохимических процессах, протекающих в биосфере, большое значение придавал получению и обобщению информации о темпах размножения различных видов. К его удивлению соответствующие данные оказались весьма скудными. Нужно, однако, указать, что сведения о скорости деления целого ряда видов, например инфузорий, появились еще в первой трети нашего века; рассеянные по многочисленным журналам, эти материалы не были обобщены и остались в большой мере неизвестными тем исследователям, которых интересуют сведения о скоростях передачи вещества и энергии в сложных биологических и экологических системах.

Как было показано при обсуждении методов расчета продукции микроорганизмов, скорость деления клеток является одним из важнейших параметров при исследовании продуктивности простейших и бактерий, при оценке их функциональной роли в сообществах. Естественно, идея В. И. Вернадского о необходимости сбора и систематизации данных о скоростях размножения организмов близка экологам, работающим в области продуктивности.

В целях накопления фактических материалов по скоростям размножения морских инфузорий мы исследовали ряд видов из Севастопольской бухты Черного моря и два вида из Красного моря (Зайка, Аверина, в печати). Хотя условия опытов строго не контролировались в отношении физико-химического состава среды и условий питания, мы стремились к тому, чтобы они были по возможности близки к естественным. Поэтому полученные результаты позволяют в определенной мере судить о возможных темпах размножения изученных видов инфузорий в море. В частности, длительными непрерывными микроскопическими наблюдениями удалось зарегистрировать скорость размножения инфузории *Uronema marinum* в трех последовательных поколениях. Установлено, что деление происходило через 111—121 мин (в среднем 116 мин) при температуре 23—25° С и изобилии бактериальной пищи. Из всех до сих пор исследованных инфузорий этот вид размножается наиболее быстро.

Была составлена сводка материалов по максимальным темпам деления инфузорий (Зайка, 1970а). Сведения по скоростям размножения изученных нами инфузорий и материалы, почерпнутые из всех известных нам литературных источников, изложены в табл. 2.

Следует учесть, что помещенные в табл. 2 данные зачастую получены в ходе исследований, целью которых не являлось изучение скорости размножения. Поэтому авторы далеко не всегда описывают условия питания, температуру и т. д., при которых получен тот или иной темп деления инфузорий. Известно также, что в природных условиях у инфузорий обнаруживаются определенные жизненные циклы, так что периоды интенсивного деления сменяются массовой конъюгацией или образованием цист покоя.

Скорость размножения инфузорий — величина изменчивая, с ухудшением условий жизни она может падать до нуля. Поэтому приведенные материалы отражают наибольшие скорости размножения, наблюдавшиеся у данного вида в период активного деления в определенных условиях среды. Мы намеренно отобрали максимальные из указанных авторами темпы размножения, ибо эти данные в определенной мере характеризуют потенциальные возможности видов в оптимальных условиях. В табл. 2 виды указаны в алфавитном порядке. Несмотря на разнообразие условий опытов, многие виды обнаружили сопоставимые максимальные скорости размножения, причем эти скорости весьма велики. В списке помещены инфузории морские и пресноводные, подвижные и прикрепленные, даже паразитические (*Ophryoscolecidae*).

## Максимальные скорости размножения инфузорий (простое деление)

Вид	°C	Время между делениями, час	Число делений в сутки	Автор
<i>Aspidisca angulata</i> Bock	20	5	4,8	Fenchel, 1968
<i>Blepharisma undulans</i> Stein	30	8—12	2—3	Stolte, 1924
То же . . . . .	?	13,2	1,81	Richards, 1929
<i>Chilomonas paramecium</i> . . . . .	24	7	3,5	Richards, 1941
» . . . . .	26—30,5	7,1	3,36	То же
<i>Chlamydomon</i> <i>triquetrus</i> O. F. M. . . . .	20—22	10	2,4	Павловская, 1969
<i>Colpidium colpoda</i> (Ehrb.)	23—25	7,9	3,1	Hetherington, 1934
<i>Colpoda steini</i> Maupas	30	3	8	Proper, Garver, 1966
<i>C. sp.</i> . . . . .	19,3	24	1	Adolph, 1929
То же . . . . .	21,6	18,4	1,3	То же
» . . . . .	26,5	13,3	1,8	» »
<i>Condylostoma patulum</i> Clap. et Lachm. . . . .	20	46	0,5	Fenchel, 1968
<i>Didinium nasutum</i> (O. F. M.)	21	4,9	4,9	Beers, 1929
<i>Diophrys appendiculatum</i> Ehr.	23—25	16	1,5	Заика, 1970а
<i>D. scutum</i> Duj. . . . .	23—25	13—14	1,8	То же
То же . . . . .	27	12	2	Fenchel, 1968
<i>Epiclintes ambiguus</i> O. F. M.	23—25	10	2,4	Заика, 1970а
То же . . . . .	20—22	13,4	1,8	Заика, Павловская, 1970
<i>Euplotes neapolitanus</i> Wich.	?	13,7	1,75	Wicherman, 1964
<i>E. patella</i> . . . . .	?	21	1,1	Cohen, 1934
<i>E. trisulcatus</i> . . . . .	23—25	6—9	2,7—4	Заика, 1970а
<i>E. vannus</i> O. F. M. . . . .	23—25	12	2	То же
<i>E. vannus</i> O. F. M. . . . .	?	8	3	Вогго, 1963
<i>Euplotes sp. 1.</i> . . . . .	23—25	24	1	Заика, 1970а
<i>Euplotes sp. 2.</i> . . . . .	23—25	12	2	То же
<i>Frontonia marina</i> Fabre-Dom. . . . .	13	34	0,7	Oberthür, 1937
<i>Gastrostyla steinii</i> Engelm.	6—8	120	—	Weyer, 1930
То же . . . . .	16	19,5	1,2	То же
» . . . . .	21	13,7	1,8	» »
» . . . . .	26	11	2,2	» »
<i>Glaucoma ficaria</i> Kahl.	?	8	3	Johnson, 1936
<i>Histrio complanatus</i> Stokes	?	7,3	3,3	Richards, 1929
<i>Holosticha diademata</i> (Rees)	23—25	10	2,4	Заика, 1970а
<i>Keronopsis rubra</i> (Ehrb.)	22—26	16—17	1,4—1,5	Заика, Павловская, 1970
То же . . . . .	20	32	0,7	Fenchel, 1968
<i>Lacrymaria marina</i> Dragesco . . . . .	15	40	0,6	То же
<i>Litonotus lamella</i> (Fhrb.)	23	12	2	» »
<i>Paramecium aurelia</i> Ehrb.	21	34	0,7	Woodruff, Baitsell, 1911
То же . . . . .	28	10	2,4	Mitchell, 1929
» . . . . .	28	13,7	1,7	Woodruff, 1932
» . . . . .	27	6	4	Whitson, 1914
<i>P. bursaria</i> (Ehrb.) . . . . .	?	60	0,4	Loefer, 1936
<i>P. calkinsi</i> Woodruff	?	30	0,8	Parker, 1927
<i>P. caudatum</i> Ehrb. . . . .	25 (?)	11,4	2,1	Richards, 1941

Вид	°C	Время между делениями, час	Число делений в сутки	Автор
<i>P. caudatum</i> (Ehrb.) . . . . .	25—28	13,3	1,8	Richards, 1941
То же . . . . .	26	10,4	2,3	То же
<i>P. lanceolata</i> . . . . .	?	15	1,6	Greenleaf, 1926
<i>P. multimicronucleatum</i> Pow. et Mitchell . . . . .	27	21,8	1,1	Stranghöner, 1932
<i>Pleurotricha</i> . . . . . <i>lanceolata</i> (Ehrb.) . . . . .	?	6	4	Baitsell, 1914
<i>Spathidium spathula</i> O. F. M.	?	12	2	Woodruff, Spencer, 1924
То же . . . . .	?	10	2,4	Woodruff, Moore, 1924
<i>Stentor coeruleus</i> Ehrb.	18—20	30	0,8	Hetherington, 1932
То же	25—28	24	1	Schuberg, 1891
<i>Stylonychia mytilus</i> Ehrb.	?	48	0,5	Machemer, 1964
<i>S. pustulata</i> Ehrb. . . . .	?	10	2,4	Parker, 1927
То же . . . . .	?	9,6	2,5	Baitsell, 1912
» » . . . . .	?	8,8	2,7	Greenleaf, 1926
» » . . . . .	25,2	6,4	3,7	Richards, 1941
» » . . . . .	25(?)	4,8	5	То же
<i>Tetrahymena pyriformis</i> (Ehrb.) . . . . .	24—25	2,8	8,7	Hetherington, 1936
То же . . . . .	?	2,3	10,3	Scherbaum, Rasch, 1957
<i>Uroleptus mobilis</i> Engelm.	?	14	1,7	Calkins, 1919
<i>Uronema acutum</i> Buddenbrock . . . . .	23—25	3—4	6—8	Зайка, 1970a
<i>U. marinum</i> Duj. . . . .	23—25	1,9	12,6	То же
То же . . . . .	20	2,5	9,6	Fenchel, 1968
<i>Uronychia transfuga</i> O. F. M.	23—25	8—10	2,4—3	Зайка, 1970a
<i>Vorticella nebulifera</i> O. F. M.	23—25	13—16	1,7	То же
<i>Zoothamnium altarnans</i> (Clap. et L.) . . . . .	21	8—12	2—3	Faure-Fremiet, 1930
<i>Ophryoscolecidae</i> sp. sp. . . . .	39	10—14	1,7—2,4	Westphal, 1934
<i>Oxytricha fallax</i> Stein	?	12	2	Baitsell, 1914

При анализе материалов табл. 2 мы обнаруживаем, что при температуре 20—30° С около 14% инфузорий, исследованных в данных температурных пределах, делятся со скоростью менее одного раза в сутки, 36% — одно-два деления, 26% — два-три деления, 24% — свыше трех делений в сутки. Если взять более близкие температурные данные (20—25° С), то в общих чертах можно видеть подтверждение правила, установленного на одноклеточных водорослях — быстрее размножаются мелкие формы. Действительно, скорости размножения более 3,5 делений в сутки зарегистрированы в основном у инфузорий, имеющих объем тела до  $25 \cdot 10^{-6} \text{ мм}^3$  (*Uronema acutum*, *U. marinum*, *Tetrahymena pyriformis*, *Didinium nasutum*, *Stylonychia pustulata*). У большинства прочих инфузорий объем тела составляет свыше  $70 \cdot 10^{-6} \text{ мм}^3$ . Более детальный анализ зависимости между

скоростью размножения и объемом тела инфузорий провел Фенчел (Fenchel, 1968).

Сравнивая инфузории с одноклеточными водорослями, можно убедиться, что в отношении максимальных скоростей размножения первые не уступают вторым. Мало того, скорость размножения мелких форм, таких как *Uronema*, вполне сравнима со скоростью деления бактерий (некоторые виды размножаются через 20—30 мин). Скорость размножения инфузорий исследована пока у видов, довольно хорошо развивающихся в лабораторных условиях. Почти неисследованными остаются формы, типичные для пелагиали морей, а также крупные интерстициальные инфузории. Тем не менее суммированные в данном разделе материалы дают возможность достаточно уверенно оценивать продукционные возможности инфузорий. Сведения о высоких скоростях размножения мелких инфузорий, питающихся преимущественно бактериями, являются убедительными аргументами в пользу вывода о крайне высоких продукционных возможностях бактерий (зачастую более высоких, чем можно думать, основываясь на имеющихся у микробиологов материалах по средним скоростям размножения бактерий и продукции бактерий).

### 3. О продуктивности инфузорий и бактерий

В гл. III мы описали весьма простой способ расчета удельной продукции микроорганизмов, размножающихся делением пополам. Величину  $C$  легко определить по соотношению  $C = \frac{0,693}{g}$ , для чего требуется знать только время генерации  $g$ . Приведем значения точных величин  $C$ , соответствующие некоторым  $g$ :

$g$ (час)	1	2	4	8	12	20	40	50	80
$C$ . . .	16,6	8,3	4,1	2,1	1,4	0,83	0,41	0,34	0,22

Пользуясь приведенными в предыдущем разделе сведениями о скорости размножения инфузорий, легко представить себе продукционные возможности различных видов в благоприятных условиях. Наибольшей удельной продукцией характеризуется (из числа исследованных видов) *Uronema marinum*. У этой инфузории при температуре 20—25° С и большой концентрации бактериальной пищи в среде  $C = 8,3$ . Величины  $C$  больше четырех характерны для *Tetrahymena pyriformis*, *Colpoda steinii*, *Uronema acutum*. Около половины всех исследованных инфузорий имеют  $C > 1$ . Таким образом, продукционные возможности инфузорий крайне высоки, но реализуются лишь в оптимальных условиях.

В тех случаях, когда известны биомасса инфузорий и темп их размножения, можно оценить продукцию. В частности, в планктоне Севастопольской бухты Черного моря в летний период биомасса инфузорий составляет, по нашим данным, 76 мг/м<sup>3</sup> (в горле бухты) и 242,5 мг/м<sup>3</sup> (у берега). Учитывая видовой состав инфузорий, летние

температуры и условия питания, можно принять суточную удельную продукцию их равной 1 (это соответствует  $g = 17$  час). При  $C = 1$  продукция инфузорий за четыре месяца лета (май — август) составит  $9,1 \text{ г/м}^3$  в горле бухты и  $29,1 \text{ г/м}^3$  — у берега. Для сравнения укажем, что годовая продукция всех видов копепод в неретической зоне Черного моря составляет  $1,67 \text{ г/м}^3$  (Грезе И. И., Грезе В. Н., 1969).

Для открытых акваторий океанов и морей мы не можем точно указать средние скорости размножения инфузорий. Очевидно, в локальных скоплениях детрита инфузории имеют высокие темпы деления, близкие к потенциально возможным при данных температурах. В то же время при недостатке пищи инфузории делятся очень редко или вообще прекращают размножение (Павловская, 1969; Заика, Павловская, 1970). В какой-то мере численность инфузорий отражает условия их жизни и темп деления в данном биотопе. Поскольку численность инфузорий в открытых морях довольно низка (не превышает  $100 \text{ экз/л}$  у поверхности и резко убывает с глубиной), можно ожидать, что средний темп размножения в этих условиях также низок и величины  $C$  не превышают в среднем 0,5. Для ориентировочных оценок примем для поверхностных вод океанов такие величины: численность инфузорий  $50 \text{ экз/л}$ , суточная величина  $C = 0,5$  (т. е.  $g = 30$  час), средний сырой вес особи  $1 \cdot 10^{-5} \text{ мг}$ . Тогда продукция будет  $0,25 \text{ мг/м}^3$  в сутки и около  $90 \text{ мг/м}^3$  в год.

В богатых органическим веществом прибрежных водах морей, а также в пресных водоемах численность инфузорий может измеряться десятками и сотнями тысяч на литр. В этих условиях темп их деления, очевидно, выше, чем в открытых зонах морей. Примем, как мы это делали для Севастопольской бухты, что  $C = 1$ . Тогда при среднем весе особи  $1 \cdot 10^{-5} \text{ мг}$  получаем, что в поверхностном планктоне Wadden Sea среднегодовая биомасса инфузорий составляет около  $100\text{—}150 \text{ мг/м}^3$  и годовая продукция  $36\text{—}55 \text{ г/м}^3$ . В Рыбинском водохранилище летом у поверхности численность инфузорий равна  $77\text{—}276$  тыс.  $\text{экз/л}$ , следовательно, при биомассе около  $1 \text{ г/м}^3$  продукция инфузорий за сутки составляет также  $1 \text{ г/м}^3$  и за месяц  $30 \text{ г/м}^3$ .

Мы исследовали развитие инфузорий *Zoothamnium* на планктонных рачках в Черном море. По данным от 3.III 1967 г., средняя численность инфузорий была 16 экз. в расчете на каждую особь *Acartia clausi*. Это, по нашим расчетам, составляет около 0,5% сырого веса биомассы *A. clausi*. Если время между делениями у *Zoothamnium* sp. составляет в этот период, как мы предполагаем, около 5 суток, то удельная продукция инфузорий равна 0,14. Для *A. clausi* в этот период и в этом районе характерны следующие величины: биомасса  $2,3 \text{ мг/м}^3$  и удельная продукция 0,044 (Грезе И. И., Грезе В. Н., 1969). Легко рассчитать теперь, что суточная продукция рачков равна  $0,1 \text{ мг/м}^3$ , а у инфузорий  $0,014 \text{ мг/м}^3$ . Суточная продукция инфузорий-эпибионтов составляет в период их массового развития около 14% суточной продукции рачков-хозяев.

Сопоставление всех материалов по инфузориям позволяет прийти к выводу, что численность инфузорий в морях ограничивается прежде всего пищевым фактором. Действительно, данные по питанию планктонных животных в Средиземном море (Заика, Павлова, Ковалев, 1969) позволяют заключить, что влияние хищников вряд ли служит лимитирующим фактором, по крайней мере для тинтиннид.

Материалы по скорости размножения инфузорий свидетельствуют о том, что при летних температурах концентрация инфузорий может нарастать весьма быстро. Наконец, данные по зависимости темпа размножения от концентрации пищи и установленные для ряда видов величины рационов, наблюдаемые при максимальных скоростях деления, показывают, что инфузориям для размножения с максимально возможной скоростью (при данных температурах) в море не хватает именно пищи. С точки зрения круговорота вещества в морских экосистемах следует полагать, что инфузории обычно выедают всю доступную им пищу (это, конечно, не означает, что пищевые организмы полностью уничтожаются), ограничивая численность бактерий и мелких водорослей.

Следует отметить, что материалы по продуктивности инфузорий позволяют косвенно судить о продуктивности других микроорганизмов, в частности одноклеточных водорослей и бактерий. По темпу деления и удельной продукции инфузории не уступают планктонным водорослям, по делению которых есть ряд работ (Myers, 1951; Морозова-Водяницкая, Ланская, 1959; Ланская, 1961; Williams, 1964; Jitts and oth., 1964). Следовательно, водоросли и инфузории в планктоне не могут длительное время существовать при равных биомассах. В этих условиях продукция инфузорий была бы равна первичной продукции, а поскольку отношение прироста к потребленной пище  $K_1$  оценивается у инфузорий величинами 0,3—0,5, то первичная продукция не могла бы обеспечить пищевые потребности инфузорий. Другими словами, удельная скорость потребления инфузориями органического вещества выше удельной скорости производства его водорослями. Средняя биомасса инфузорий должна быть гораздо меньше биомассы водорослей (если нет иных источников поступления органического вещества в систему, кроме продукции водорослей). Это обычно и наблюдается. В горле Севастопольской бухты летом биомасса инфузорий составляет  $0,08 \text{ г/м}^3$ , а биомасса фитопланктона оценивается величинами  $1—2 \text{ г/м}^3$  (Заика, Андрущенко, 1969). Суточная первичная продукция в бухте равна  $0,7—1,4 \text{ г/м}^3$  (Финенко, 1965), следовательно, удельная продукция водорослей в этих условиях несколько меньше 1 (для инфузорий мы приняли  $C = 1$ ). Значит, в летнее время в бухте инфузории потребляют количество корма, равное 10—20% величины первичной продукции планктонных водорослей.

Сопоставляя темпы деления инфузорий с имеющимися данными по скорости размножения бактерий в водоемах, приходим к некоторому противоречию. Ю. И. Сорокин (1967), анализируя данные разных авторов по среднему времени генерации для всех бактерий в

целом, делает вывод, что в летний период в эвтрофных водах  $g = 10-15$  час, в мезотрофных  $g = 20-30$  час, в олиготрофных —  $g = 50-100$  час. Для понимания динамики численности инфузорий и их участия в пищевых цепях водоемов пользоваться этими усредненными величинами для бактерий практически невозможно. Инфузории *Uronema* в трупах планктонных животных делятся через каждые 2—3 час и поедают за период жизни не менее 1 тыс. бактерий (Finenko, Zaika, 1968). Совершенно очевидно, что бактерии, развивающиеся в трупах, имеют более высокий темп размножения, чем поедающие их инфузории.

Во многих работах показано, что сапрофитные бактерии делятся с большой скоростью. По М. В. Иванову (1955), в полоях рыбхоза эти бактерии делились через 1,3—5,3 час, в прибрежных районах Рыбинского водохранилища — через 2—4 час (Новожилова, 1957). Рассчитывая средний темп размножения для всех бактерий, микробиологи ссылаются на то, что сапрофитные бактерии составляют незначительную долю общей численности (часто менее 1%).

Зная среднюю скорость деления и общую численность бактерий, можно рассчитать общую их продукцию. Эти обобщенные величины вполне приемлемы, если в соответствии с задачами исследования бактерии всех видов принять условно равноценными (например, при оценке кормовой базы организмов — потребителей бактерий).

В других случаях бывает необходимо исследовать отдельно численность, скорость деления и продукцию функционально различных групп бактерий. Такая необходимость возникает всякий раз, когда исследователь пытается оценить скорость переработки бактериями субстрата определенного биохимического состава, скорость образования определенных продуктов жизнедеятельности бактерий или скорость поступления вещества из какого-либо субстрата через бактерий к их потребителям. В подобных ситуациях средние характеристики (средний темп деления, средняя удельная продукция) могут привести к неверным заключениям.

УДЕЛЬНАЯ ПРОДУКЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ВОДНЫХ  
БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

Многие исследователи разрабатывали методы определения продукции и использовали их для оценки продукции разных животных, главным образом ракообразных. Сейчас не только разработаны основные схемы расчета продукционных показателей, но и получены оценки величин продукции и удельной продукции для многих видовых популяций. Особенно «повезло», как мы упоминали, пресноводным ракообразным: планктонным веслоногим, ветвистоусым, донным бокоплавам, а также хирономидам — именно на представителях этих групп большинство продукционистов проверяли методы расчета продукции. В итоге по этим группам есть довольно точные и детальные оценки продукционных показателей.

Выбор объектов исследования определялся ролью тех или иных видов в питании промысловых рыб. Но величины продукции и удельной продукции составляют фактическую основу для поиска закономерностей, определяющих уровень продуктивности популяций животных. Поэтому желательно получить оценки величин продукции и удельной продукции для животных, представляющих филогенетически, экологически и (или) физиологически различные группы, а также углубленно исследовать на отдельных популяциях характер изменчивости продукции и удельной продукции в связи с изменениями различных факторов популяции и внешней среды.

Таким образом, необходимо развитие продукционных исследований вглубь и вширь. Эти два подхода предъявляют несколько различные требования к точности оценок продукции. Дело в том, что удельная продукция видов, принадлежащих к разным таксономическим или экологическим группам разного ранга, может отличаться весьма значительно. Для установления закономерностей в первом приближении зачастую достаточны ориентировочные оценки продукционных показателей, не претендующие на высокую точность. Мало того, точные оценки характеризуют лишь конкретные, частные ситуации, так как они получены для определенной температуры, конкретных условий питания, роста и размножения, специфической возрастной структуры, сложившейся в данный период. В то же время очевидно, что для сравнения продуктивности, например рыб и инфузорий, желательно знать средние величины, характерные для данной группы

в целом, вернее — пределы изменчивости показателей у разных представителей группы при разнообразных реальных сочетаниях условий.

Удельная продукция одной популяции изменяется обычно в небольших пределах (Заика, Маловицкая, 1967; Грезе и др., 1968). Следовательно, при работах, имеющих целью выяснение изменчивости продукции у одной популяции (т. е. при исследовании продуктивности «вглубь»), желательно использовать наиболее точные варианты расчета продукционных характеристик. Изложенное выше объясняет, почему исследователи иногда критикуют методы расчета, содержащие, казалось бы, незначительные погрешности, и в то же время производят явно ориентировочные расчеты продукции. При использовании продукционных оценок всегда должно быть ясно, каким методом они получены — приблизительным или относительно точным, поскольку оба эти метода дают ценную информацию, используемую для решения разных вопросов.

Неравномерность исследования разных групп водных беспозвоночных в отношении продуктивности находит отражение в настоящей главе. Мы производили ориентировочные оценки удельной продукции для отдельных видов из малоисследованных групп. Для хорошо изученных групп ракообразных указаны лишь наиболее надежные величины удельной продукции.

В данной главе излагаются фактические материалы по продуктивности водных беспозвоночных, важнейшим сравнительным показателем которой считаем удельную продукцию. Поэтому зачастую ограничиваемся тем, что приводим для вида суточную величину  $C$  и краткие сведения об особенностях популяции в период исследования и методе расчета удельной продукции. Во всех случаях, где размерность величин не оговаривается, указаны суточные величины удельной продукции и удельной скорости весового роста. Следует сказать также о приведенных величинах продолжительности жизни. Поскольку эти величины широко используются в гл. VI, мы указываем продолжительность жизни во всех случаях, где это оказалось возможным. Речь идет о максимальной продолжительности жизни, причем мы стремимся основываться на возрасте, до которого доживает 5—10% исходной численности поколения. К сожалению, в большинстве случаев оценить величину продолжительности жизни в соответствии с указанными условиями оказалось невозможным. Поэтому следует учесть, что приведенные ниже величины продолжительности жизни лишь приблизительно отражают максимальный возраст, до которого доживает некоторая часть поколения животных.

### 1. Удельная продукция коловраток

Большую работу по оценке продуктивности ряда видов пресноводных коловраток проделала Г. А. Галковская (1963, 1968). Используемые ее методы продукционных расчетов обсуждены в гл. III. Показано, что с некоторыми поправками эти методы вполне прием-

лемы. Однако конкретные расчеты Г. А. Галковской вызывают ряд вопросов. Во-первых, в работах 1963 и 1968 гг. Г. А. Галковская приводит разные величины скорости воспроизводства одних и тех же видов коловраток по тем же исходным данным. (Напомним, что «скоростью воспроизводства» Г. А. Галковская называет показатель  $y_2$  — реципроку времени удвоения численности  $T'$ .) Различия в величине  $y_2$  в работах 1963 и 1968 гг. таковы: *Anuraeopsis fissa* — 0,85 и 0,33; *Euchlanis dilatata* — 0,49—0,82 и 0,25—0,27; *Epiphanes senta* — 0,40 и 0,25. Остается неясным, какие из величин верные. Во-вторых, величина  $y_2$  в уравнении  $P_t = y_2 \cdot \bar{N} \cdot t$ , которое использует Г. А. Галковская, должна соответствовать удельной продукции (см. гл. III). Г. А. Галковская вычисляет продукцию, используя  $y_2$ , а затем рассчитывает «коэффициент  $P/B$ ». При этом мы должны получить опять-таки  $y_2$ . Но для *Asplanchna priodonta* приводится величина  $y_2 = 0,33$  (Галковская, 1968), а  $P/B$  для летних месяцев (оз. Нарочь) составляет от 0,11 до 0,26, в среднем 0,16. Почему  $P/B$  вдвое ниже, чем  $y_2$  для одного и того же вида и для тех же температур, понять невозможно. Для всех других видов коловраток указаны также очень низкие величины удельной продукции, ниже соответствующих  $y_2$ , хотя и последние вызывают сомнение.

Общее впечатление такое, что Г. А. Галковская допустила значительные ошибки в конкретных расчетах и получила неправдоподобно низкие величины  $C$ . Показательно, что Ю. Э. Брегман (1968), который рассчитал удельную продукцию *A. priodonta* из оз. Дривяты с использованием кривой роста и возрастной структуры популяции, указывает  $C = 0,21—1,32$  (в среднем примерно 0,5). Это втрое превышает величину, полученную для того же вида Г. А. Галковской. В связи с изложенным считаем невозможным основываться на расчетах, произведенных Г. А. Галковской.

*Asplanchna priodonta* G o s s e, оз. Дривяты (Белоруссия). Ю. Э. Брегман (1968) указывает для этого вида суточные  $C$ , средние для периодов продолжительностью 5—10 суток. Наблюдения проводились в течение лета (температура воды 19,8—22,0° С). В популяции большей частью преобладали особи самых старших возрастных групп. Большинство величин  $C$  колебалось в пределах 0,21—0,60, для двух периодов в августе и сентябре получено  $C = 1,32$ . Средняя для лета суточная величина  $C = 0,5$ .

*Brachionus rubens* E h r b g. (в бассейнах). Г. Л. Васильева (1968) выращивала этих коловраток в открытых бассейнах, используя в качестве корма водоросли (хлореллу, сценедесмус). Получена весьма интенсивная культура коловраток. При 21—24° С самки живут 4—7 суток (в среднем 5), откладывают за это время 12—27 яиц (в среднем 15).

Удельную продукцию рассчитаем по уравнению  $C = \frac{0,693}{T'}$ .  
 Время удвоения численности определим как отношение продолжительности жизни самок к числу произведенных ими потомков. При этом возьмем два случая: выживает 60 и 100% яиц. Этим методом по

приведенным выше исходным данным получаем  $C = 1,26-2,1$ .

Г. Л. Васильева (1968) приводит кривые увеличения наличной биомассы коловраток в бассейнах при различных условиях питания и температуры. По уравнению  $\frac{dB}{dt} \cdot \frac{1}{B} = \frac{\ln B_2 - \ln B_1}{t_2 - t_1}$  мы рассчитали суточную удельную скорость прироста наличной биомассы. Эта величина достигает 0,4. Поскольку при этом не учтена элиминация биомассы, то приведенный расчет лишь свидетельствует о том, что суточная  $C$  должна быть больше, чем 0,4.

*Brachionus calyciflorus* P a l l. (в культурах). Л. П. Максимова (1968) приводит результаты разведения этих коловраток в интенсивных культурах. В качестве примера наиболее высокой скорости нарастания коловраток приводится увеличение биомассы от 4 до 200 мг/л за 2—3 суток (температура 20—24° С). По нашим расчетам, удельная скорость прироста наличной биомассы в этих условиях не ниже 1,3. Следовательно, суточная  $C$  выше 1,3.

Л. П. Максимова (1968) называет «продукцией» прирост наличной биомассы, деленный на время опыта в сутках, т. е.  $\frac{\Delta B}{\Delta t}$ . Приводятся соответствующие величины для различных вариантов опыта, одновременно указывается биомасса. Относя  $\frac{\Delta B}{\Delta t}$  к соответствующим  $B$ , мы получили оценки для  $C$ . В периоды оптимального развития коловраток в различных вариантах опытов эта величина близка к 0,5. Напомним, что фактически  $C$  выше, поскольку здесь не учтена элиминация биомассы, а расчет произведен «по выходу» системы, когда элиминация должна учитываться обязательно.

*Synchaeta baltica* E h r b g., Севастопольская бухта Черного моря. Эта коловратка обычна в зимнем планктоне Черного моря. В условиях Севастопольской бухты максимального развития достигает обычно в январе (при температуре воды 10° С). Для характеристики количественного развития вида в планктоне бухты воспользуемся данными за 1952—1953 гг., которые нам любезно предоставила Т. С. Петипа:

Дата	Экз/м <sup>3</sup>	Дата	Экз/м <sup>3</sup>
24.XI . . . . .	310	14.I . . . . .	1250
8.XII . . . . .	300	9.II . . . . .	25
26.XII . . . . .	1278	7.III . . . . .	66
6.I . . . . .	34 875		

В начале 1965 г. мы исследовали пребы планктона из 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 составляли 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.

	12. II	14. II	18. II	19. II	20. II	21. II
Личинки и самки						
без яиц . . . . .	90,3	74,7	60,3	69,0	71,0	73,4
Самки с 1 яйцом . . . . .	6,5	20,0	15,9	28,5	25,5	17,4
Самки с 2 яйцами . . . . .	3,2	5,0	23,6	1,8	3,5	7,3
Самки с 3 яйцами . . . . .	0	0,5	0	0,7	0	1,9

Экспериментально было установлено время эмбрионального развития, которое при температуре 10—13° С составляло около 40 час (1,7 суток). Приведенные данные не полны, 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. III). 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.  $C = 0,08—0,32$  (в среднем 0,19).

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 слабо исследована продуктивность.

## 2. Удельная продукция кольчатых червей и моногенетических сосальщиков

Такие группы червей, как нематоды, полихеты, олигохеты, турбеллярии весьма многочисленны в разнообразных донных биотопах, поэтому необходимо выяснить их продуктивность. Но сведений о весовом росте и возрастной структуре популяций червей в литературе почти нет. Расчеты продукции некоторых видов червей имеются, насколько нам известно, только в работах Е. В. Боруцкого (1939б), Т. Л. Поддубной (1963), С. И. Гаврилова (1969), С. Ричардса и Г. Райли (Richards, Riley, 1967).

Собрав сведения о росте некоторых видов полихет и олигохет, мы использовали их для приблизительной оценки удельной продукции.

Поскольку во всех этих случаях данные о размерной структуре популяций отсутствовали или были недостаточно подробными, исходили из того, что удельная продукция популяции не может выходить за пределы изменений удельной скорости весового роста  $q_w$  особи. Когда в популяции представлены различные возрастные группы, естественно ожидать, что величина  $C$  превышает минимальные  $q_w$  и не достигает максимальных  $q_w$ . Следовательно, оценив характер и пределы изменений удельной скорости весового роста в ходе онтогенеза, можно судить о возможных пределах изменений  $C$  популяции, такие оценки на первых порах дают полезную информацию о продукционных возможностях популяций.

*Ampharete acutifrons* (Лонг Айленд). С. Ричардс и Г. Райли (1967) рассчитали годовую продукцию этого вида и годовую величину удельной продукции. Температура в исследованном районе в течение года изменяется от 0,6 до 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). Есть два пика размножения: весенний (основной) и осенний. Годовое  $C = 4,58$ , откуда суточное, среднее для года,  $C = 0,012$ .

*Nereis diversicolor* О. Ф. М. (побережье Дании). Е. Шмидт (Smidt, 1951) приводит кривую линейного роста этой полихеты по материалам 1947 г., построенную по данным об изменении среднего размера особи в популяции. Поскольку основной пик размножения приходится на конец апреля — начало мая и довольно краток, размерная структура популяции упрощена: средние размеры особи возрастают от июня к сентябрю, однако пределы размеров довольно велики. Состав популяции (пределы размеров в мм) изменялся в 1947 г. следующим образом:

18.VI	22.VII	29.VIII	10.X
0,5—10	3—17	7—42	19—38

По кривой линейного роста мы рассчитали удельные скорости весового роста при допущении, что  $q_w = 3q_l$ . В ранге размеров 3,2—26 мм получены следующие величины  $q_w$ :

Длина, мм . . . . .	3,2—7,2	7,2—21,6	21,6—26
$\bar{q}_w$ . . . . .	0,033	0,09	0,012

Сопоставляя пределы размеров особей в популяции с величинами  $q_w$ , можно сделать вывод, что в летний период суточная удельная продукция популяции находится в пределах  $C = 0,03—0,07$ .

*Scoloplos armiger* О. Ф. М. (побережье Дании). Е. Шмидт (1951) тем же способом, что и в предыдущем случае, построил кривую линейного роста этой полихеты по материалам 1946 г. Мы описанным выше способом получили следующие величины  $q_w$  для особей разной длины:

Длина, мм . . . . .	2—6	6—14	14—18
$\bar{q}_w$ . . . . .	0,09	0,045	0,009

Естественно принять, что летом суточное  $C = 0,01-0,09$ .

*Harmathoë imbricata* L. (Баренцево море, Мурман). В. Е. Стрельцов (1966) дает кривую весового роста этой полихеты. Средняя годовая температура воды в районе наблюдений составляет  $4,3^{\circ}\text{C}$  (летом до  $7,5^{\circ}\text{C}$ ). Пользуясь данными о весовом росте, мы рассчитали величины  $q_w$ . Удельная скорость весового роста снижается от 0,05 (среднее  $q_w$  для первого года жизни) до 0,001 (среднее  $q_w$  для четвертого года жизни). Возрастная структура популяции не исследована. Вероятные пределы, в которых заключено значение  $C$  популяции, мы оцениваем величинами 0,005—0,010 (суточная удельная продукция, средняя для года).

*Limnodrilus newaensis* Mich. (Рыбинское водохранилище). Т. Л. Поддубная (1963) оценивает продукцию этого вида олигохет за три месяца (с середины июня по середину сентября) как сумму прироста биомассы популяции и биомассы убывших особей. Однако расчет произведен только для поколения текущего года, хотя в популяции особи поколения прошлого года вплоть до августа составляют 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 весовые приросты  $q_w$ :

Вес, мг . . . . .	до 20	20—60	60—80	80—96
$q_w$ . . . . .	1,1	0,04	0,02	0,004

С учетом соотношения особей, родившихся в прошлом году, и сеголетков средняя для лета суточная продукция составляет около 0,01—0,04.

*Enchytraeus albidus* Neple (в культуре). И. В. Ивлева (1953) в экспериментальных условиях получила детальные данные о весовом росте особей этой олигохеты при обильном питании и температуре  $18-20^{\circ}\text{C}$ . Усреднив данные по скорости весового роста, мы рассчитали, что удельная скорость весового роста с возрастом снижается от 0,25 до 0,01. В природных популяциях рост этих червей не столь интенсивен: по И. В. Ивлевой, максимальная длина червей в опытах равна 4,1 см, тогда как в природе 1,2 см. Поэтому удельная продукция природных популяций этого вида, вероятно, ближе к нижнему из указанных пределов  $q_w$ .

**Олигохеты (озера Белоруссии, оз. Белое).** С. И. Гаврилов (1969) рассчитал продукцию олигохет по убыли биомассы. В оз. Дривяты среднее для летнего периода  $C = 0,038$ ; в оз. Мястро и оз. Баторин средние для года суточные  $C = 0,014-0,015$ ; в озерах Витебского рыбзавода  $C = 0,04-0,011$ .

Е. В. Боруцкий (1939б) 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 различных видов кольчатых червей, предположим, что фактически  $C$  должно быть выше.

Моногенетические сосальщики — паразиты рыб. Б. Е. Быховский (1957) обсуждает вопрос о динамике численности моногенетических сосальщиков на примере яйцекладущего *Dactylogyrus vastator* Nebelin и живородящего *Gyrodactylus elegans* Nordmann (оба вида паразитируют на карпе). Биологические особенности этих червей своеобразны, оба вида значительно 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, сутки	Численность	
	<i>D. vastator</i>	<i>C. elegans</i>
1	1	1
10	6	8
15	31	34
20	130	142
25	760	590
30	2320	2452

Пользуясь этими данными, легко рассчитать удельную продукцию в виде  $C = \frac{\ln N_2 - \ln N_1}{t_2 - t_1}$  для любой пятидневки (см. гл. III). Следует производить 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  $C$ : *D. vastator* — 0,28, 0,36, 0,22; *C. 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 суток, у *C. elegans* 13—14 суток.

### 3. УДЕЛЬНАЯ ПРОДУКЦИЯ РАКООБРАЗНЫХ

Эта группа водных животных наиболее полно исследована по продуктивности. Большинство опубликованных работ по продукции водных беспозвоночных посвящено либо планктонным (*Cladocera*, *Soropoda*), либо бентосным (*Amphipoda*) ракообразным. Впервые приводятся величины удельной продукции, рассчитанные нами для ряда видов, относящихся к разным отрядам.

Мы не ставили своей задачей перечисление всех опубликованных для ракообразных величин удельной продукции. Для представителей наиболее изученных отрядов приводятся результаты надежных, детальных расчетов, ориентировочные или вызывающие сомнения

оценки опущены. С другой стороны, для малоисследованных групп, по которым нет точных данных, приводятся все имеющиеся материалы.

*Daphnia pulex* Straus (пруды Европейской части СССР). Г. А. Галковская и В. П. Ляхнович (1966) произвели детальное исследование продуктивности дафний в прудах. Кривая роста получена в экспериментах при 22° С. Средняя для летнего периода суточная удельная продукция колебалась в пределах 0,21—0,45. Указывается, что продуктивность дафний в озерах в три-четыре раза ниже этого уровня. Живут дафнии менее одного месяца.

*Daphnia cucullata* Sars (озера Белоруссии). Исследования произведены в озерах со средними летними температурами 18—20° С. Г. А. Печень (1965) для августа приводит  $C = 0,10$ —23. Г. Г. Винберг и др. (1965) для пяти летних месяцев в тех же озерах получили среднее  $C = 0,09$ —0,095 (мезотрофные и эвтрофные озера). В этих работах, как и в случае предыдущего вида, продукция рассчитывалась по первому варианту графического метода.

*Daphnia longispina* O. F. M. (Горьковское водохранилище). М. А. Петрова (1967) экспериментально определила продолжительность развития рачков при температуре 16,6—22,4° С: эмбриональное развитие 2—4 суток, постэмбриональное — 5—14 суток, интервал между яйцекладками 2—4 суток, продолжительность жизни в опытах около 24 суток. С учетом роста отдельных стадий построена кривая роста. Для всех месяцев безледного периода (май — ноябрь) построены кривые роста с учетом температуры воды (полученные экспериментальные данные о сроках развития пересчитывались для нужной температуры с помощью кривой Крога). Продукцию считали с помощью первого варианта графического метода (гл. III). Среднее суточное  $C$  для периода май — ноябрь равно 0,12.

В Учинском водохранилище продукцию этого вида исследовала Л. И. Лебедева (1963). Среднее для лета суточное  $C = 0,5$ . Вероятно, эта величина — завышенная, но краткое изложение данных не позволяет проверить расчеты.

*Bosmina coregoni* Baird (озера Белоруссии, Горьковское и Киевское водохранилища). В озерах Белоруссии в летний период (средняя температура 18—20° С) среднесуточная удельная продукция вида равна 0,14—0,15 (Печень, 1965). М. А. Петрова (1967) для периода май — ноябрь в Горьковском водохранилище получила  $C = 0,09$ . Г. А. Жданова (1969) в условиях Киевского водохранилища получила среднее для пяти летних месяцев суточное  $C = 0,10$ —0,15. По ее данным, продолжительность жизни особей в лабораторных условиях 27—36 суток. По материалам Г. А. Печень (1965), при 17° С для этого вида характерны следующие показатели: эмбриональный период 2,7, от вылупления до половозрелости 5,9, от вылупления до появления нового поколения 8,6, период между кладками 2,7 суток.

*Bosmina longirostris* O. F. M. (Киевское водохранилище). Г. А. Жданова (1969) исследовала рост вида в экспериментальных

условиях (судя по приведенным данным, температура воды была 11—19° С, хотя специально для опытов по росту температура не указана). Получены следующие результаты (величина в сутках): эмбриональное развитие — 2—3, период полового созревания — 3—4, интервал между яйцекладками — 2—3, продолжительность жизни — 20—25. 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 температуре 17—19° С. Продукция рассчитана первым вариантом графического метода. Среднее для пяти летних месяцев  $C = 0,14-0,15$ . В мае получено  $C = 0,22$ .

*Chydorus sphaericus* О. Ф. М. (озера Белоруссии, Горьковское водохранилище). По Г. А. Печень, при 17° С для вида характерны следующие показатели скорости роста и развития: эмбриональный период — 2,3 суток, от вылупления до половозрелости 5, 8, от вылупления до появления нового поколения 8,1, период между кладками 2,4 суток. Средняя для лета суточная удельная продукция равна 0,13—0,20 (в условиях Белорусских озер).

М. А. Петрова (1967) установила, что продолжительность жизни рачков в опытах при 18—23° С равна приблизительно 22 суткам. В Горьковском водохранилище вид достигает максимальной численности и биомассы в августе. Максимальная суточная удельная продукция наблюдается в сентябре:  $C = 0,33$ . Средняя для семи летних месяцев (май — ноябрь) величина  $C = 0,19$ .

*Moina rectirostris* Le y d i g. (очистные пруды, Белоруссия). Н. М. Крючкова (1967) провела наблюдения по росту мoin при температуре 19—21° С. Средняя плодовитость самки составляет 42,6 яйца. Продолжительность жизни рачков в эксперименте — до 20 суток. Удельная продукция рассчитана для популяций из очистных прудов, не указано время сбора исходных данных. По-видимому, материал собран летом, при температуре воды около 20° С. Средняя суточная удельная продукция  $C = 0,25$ .

*Diaphanosoma brachyurum* (озера Белоруссии). Г. А. Печень (1965) рассчитала суточную удельную продукцию рачка по материалам, полученным в ряде озер в августе (при температуре воды 17—23° С).  $C = 0,13-0,21$ .

*Ceriodaphnia reticulata* (J и г.) (озера Белоруссии). Г. А. Печень (1965) приводит следующие показатели роста и развития вида, полученные при 16° С: эмбриональный период — 4 суток, от рождения до достижения половозрелости — 9, от рождения до появления нового поколения — 13, период между кладками — 4 суток. У взрослых рачков длина 0,3 мм, вес 0,014 мг. Удельная продукция в августе при температуре 17—23° С составляет 0,08.

*Penilia avirostris* Д а п а (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/м<sup>3</sup>) при температуре воды 19—22° С. В конце сентября количество рачков в планкто-

не значительно уменьшается (до  $20 \text{ экз/м}^2$ ), в октябре пенилии исчезают из планктона. В период максимального развития популяция на 40—60% состоит из молоди (длина 0,49—0,56 мм). Партеногенетические самки достигают размеров 0,91—0,98 мм и дают в этот период в среднем по восемь яиц. К осени количество яиц в выводковых камерах рачков снижается до трех-четырех. Таким образом, пенилии развиваются в планктоне только в течение трех-четырех месяцев в году, в остальное время встречаются покоящиеся яйца. Максимальная продолжительность жизни около 20—25 суток.

Удельную продукцию пенилий рассчитал В. Н. Грезе (1967б),  $C = 0,188$ . Для расчетов использован второй вариант графического метода (см. гл. III).

*Cyclops* sp. (оз. Дривяты, Белоруссия). Г. А. Печень («Методы определения продукции...», раздел 5, 2, 1, 1968) приводит расчет удельной продукции этого вида по материалам, собранным в августе (температура воды  $18^\circ \text{C}$ ). Продолжительность эмбрионального развития 2,6 суток, продолжительность науплиальной стадии 10,2, копепоditной — 12,8 суток. Живут рачки около месяца. Среднее для августа суточное  $C = 0,12$ .

*Cyclops kolensis* L i l l. (оз. Байкал). Среднюю для года суточную удельную продукцию рассчитал для этого вида В. Н. Грезе (1967а),  $C = 0,023$ . Среднегодовая температура в зоне обитания рачков равна  $4^\circ \text{C}$ . В этих условиях время развития науплиальных и копепоditных стадий весьма велико — около 160 суток. Самка продуцирует в среднем 400 яиц. Соотношение полов 1 : 1. Максимальная продолжительность жизни — около 10 мес. В среднем за год в  $1 \text{ м}^3$  воды насчитывается 750 науплиусов, 1200 копепоdit и 240 взрослых рачков этого вида.

Данные были использованы для расчета удельной продукции с помощью второго варианта графического метода.

*Epischura baicalensis* S a g s. (оз. Байкал). Средняя для года суточная удельная продукция, по расчетам В. Н. Грезе (1967а), сделавшего ряд допущений для построения кривых весового роста и продукции особи, равна  $C = 0,027$ .

По данным Э. Л. Афанасьевой (1968), развитие рачков зимнего поколения происходит при средней температуре  $2,61^\circ \text{C}$ , летнего — при температуре  $4,97^\circ \text{C}$ . В этих условиях науплиусы развиваются в течение 90 суток, продолжительность копепоditной стадии — 90, взрослые рачки живут 180 суток. Среднее число яиц в яйцевом мешке самки — 22, интервал между кладками — 20 суток, продолжительность эмбрионального развития — 20 суток. Максимальная продолжительность жизни — около 7 месяцев. По расчетам Э. Л. Афанасьевой (1968), произведенным разными способами, среднее для года суточное значение  $C = 0,022—0,031$ .

*Mormonilla minor* G i e s b r., *Haloptilus longicronis* C l a u s (Средиземное море). В. Н. Грезе (1967б) рассчитал удельную продукцию этих видов, построив кривую роста особи по смещению пиков на графиках возрастной структуры. Эти рачки обитают на глубинах

до 300—500 м при температурах 13—17° С и имеют продолжительность жизни более года. Другие данные не приводятся. Суточная удельная продукция  $C = 0,004—0,005$ .

*Calanus finmarchicus* G u p p e r (Баренцево море, Восточный Мурман). М. М. Камшилов (1958) рассчитал продукцию этого вида по убыли биомассы. Температура воды в зоне обитания рачков не превышает 5—8° С. Массовое размножение наблюдается весной, пик численности популяции приходится на середину мая. Далее происходит увеличение среднего веса рачков за счет роста и падение численности популяции в результате элиминации. Такая упрощенная структура популяции позволяет оценить годовую продукцию по убыли биомассы. Максимальная продолжительность жизни рачков около 10—12 месяцев. Средняя для года суточная удельная продукция  $C = 0,019$ .

*Calanus helgolandicus* C l a u s (Черное море). По данным Т. С. Петипа (1967), этот вид в Черном море обитает в слое воды от 5—20 до 60—150 м, обладает четко выраженными вертикальными суточными миграциями. Температура воды в зоне обитания рачков 6—15° С. Рост близок к параболическому. Т. С. Петипа рассчитала удельную продукцию этого вида в летний период как отношение суммарного суточного прироста популяции к биомассе, выразив все величины в калориях.  $C = 0,14$ .

*Limnocalanus johanseni* (озеро на Аляске). По материалам Комита (Comita, 1956), рачки живут полгода, зимой погибают. Зимуют только яйца. Вылупление происходит при таянии льда (в июле). Через 16 суток самки достигают половозрелости. Максимальная температура воды (в августе) 10,5° С. Размножение рачков начинается в первой половине сентября и продолжается полтора месяца.

В. Н. Грезе (1967а) рассчитал удельную продукцию этого вида, среднюю для 2,5 месяца. По его расчетам,  $C = 0,03$ . По материалам, приведенным в работе Комита (1956), мы построили кривую весового роста рачка. Поскольку возрастная структура популяции упрощена, продукцию легко можно рассчитать по убыли биомассы, пользуясь кривой роста и кривой выживания. Для 5,5 месяца, в течение которых живут рачки, мы получили продукцию 1930 мг/м<sup>3</sup> (в сыром весе) при средней биомассе 600 мг/м<sup>3</sup>. Средняя для этого периода суточная удельная продукция  $C = 0,019$ .

*Centropages kroyeri* G i e s b g. (Черное море, неретическая зона). Теплолюбивый вид. 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 — 10 суток, копепоидного — 27, взрослой стадии — 58 суток. Этим стадиям соответствуют средние веса: 0,0006, 0,008 и 0,05 мг. В. Н. Грезе 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 (средняя темпера-

тура 21° С) суточная удельная продукция в разные годы не выходит за пределы  $C = 0,09—0,115$ .

*Paracalanus parvus* (C l a u s) (Черное море, неретическая зона). Круглогодичный вид. Встречается до глубины 150—175 м, но предпочитает поверхностные слои. Наиболее интенсивное размножение наблюдается ранней весной и в начале лета. Анализ многолетних данных позволяет оценить среднюю суточную удельную продукцию для летнего периода величинами  $C = 0,08—0,09$  (Грезе и др., 1968).

*Pseudocalanus elongatus* (B o e s k) (Черное море, неретическая зона). Холодолюбивый вид (обитает при температуре 6—15° С). Совершает суточные вертикальные миграции. Размножается в течение всего года, наиболее интенсивно зимой и весной. Дает пять-шесть генераций в год. В. Н. Грезе и др. (1968) по средним многолетним данным для лета указывают  $C = 0,14—0,17$ .

*Oithona minuta* (K r i c z.) (Черное море, неретическая зона). Массовая круглогодичная форма. Рачки мелкие (длина взрослых 0,4—0,7 мм). Играют большую роль в питании личинок пелагических рыб. По расчетам В. Н. Грезе и др. (1968), средняя для лета суточная величина  $C = 0,11—0,14$ .

*Oithona similis* C l a u s (Черное море, неретическая зона). Холодолюбивый вид. В. Н. Грезе и др. (1968) приводят для лета  $C = 0,07—0,13$ .

*Acartia clausi* G i e s b r. (Черное море, неретическая зона). В Черном море 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 суток (температура воды 23,5° С). Имеющиеся экспериментальные данные по развитию, полученные при 20° С, были использованы для построения кривых весового роста в разные сезоны (температурные поправки введены по кривой Крога). Самка дает 15 кладок по 16 яиц. Гидрологическое лето (его длительность 127 суток) характеризуется средней температурой 21° С. Средняя для этого периода численность различных стадий в 1960—1961 гг. была: науплиусы — 730 экз/м<sup>3</sup>, копеподиты — 406, взрослые — 173. По В. Н. Грезе и др. (1968), многолетние колебания удельной продукции в летний период ограничиваются пределами  $C 0,12—0,17$ . Т. С. Петипа (1967) для западной галистазы моря (июнь) указывает  $C = 0,22$ .

**Копеподы Азовского моря.** Л. М. Маловицкая рассчитала продукционные характеристики для основных видов копепод Азовского моря. Полученные ею данные были опубликованы лишь частично, в связи с анализом изменчивости удельной продукции (Зайка, Маловицкая, 1967). По этим расчетам, средние величины  $C$  для лета таковы: *Centropages kroyeri* — 0,09—0,15, *Calanipeda aquae-dulcis* — 0,10—0,20, *Acartia clausi* — 0,05—0,08.

Однако выяснилось, что при построении кривых роста черноморских и азовских копепод была допущена одна и та же погрешность: дефинитивный вес откладывался против середины (а не начала)

отрезка времени, соответствующего продолжительности жизни взрослых рачков. Исправление этого недочета в случае черноморских видов привело к получению величин  $C$ , примерно вдвое превышающих первоначальные: *A. clausi* — 0,044, *C. ponticus* — 0,077 (данные для лета, Грезе и Балдина, 1964). Более верные величины для тех же видов соответственно:  $C = 0,12$ — $0,17$  и  $C = 0,09$ — $0,11$  (лето, Грезе и др., 1968). Можно предположить, что величины  $C$  для копепод Азовского моря также примерно вдвое выше указанных, но исходными данными, необходимыми для пересчетов, мы не располагаем.

Здесь необходимо отметить следующее: в гл. VI при анализе связи между удельной продукцией популяции и средним весом особи использованы результаты расчетов удельной продукции для копепод Азовского моря. Как мы указали, эти величины занижены. Но поскольку при прочих равных условиях удельная продукция популяции прямо пропорциональна скорости роста, пересчет величин должен привести к тому, что все точки на графиках сместятся выше, не изменив взаимного расположения. Следовательно, заключение о характере количественной связи между удельной продукцией и средним весом особи остается верным. Укажем, что при обсуждении этого вопроса привлекаются данные по ряду других видов беспозвоночных.

**Гарпактиды Черного моря.** Учитывая важность гарпактид в различных донных сообществах, мы сделали попытку оценить их удельную продукцию применительно к видам, обитающим в зарослях цистозиры (*Cystoseira barbata* A g.). По материалам Е. Б. Маккавеевой (1959а, 1961), среди населения цистозиры наряду с червями большую роль играют гарпактиды, численность которых на 1 кг сырого веса водоросли достигает 200 тыс. Зарегистрировано здесь 13 видов гарпактид, но обычно 70—80% численности приходится на два-три вида. Питаются гарпактиды главным образом диатомовыми водорослями («микробиоброт»).

Р. Е. Грига (1960) описала развитие черноморских гарпактид *Nitocra spinipes* (B o e s k) и *Tisbe furcata* (B a i r d) в лабораторных условиях. При этом основное внимание было уделено морфологии различных стадий развития. Вместе с тем указаны сроки появления отдельных стадий и их размеры, что дает возможность построить кривые роста вплоть до I копеподитной стадии. Развитие *T. furcata* исследовали ранее Джонсон и Ольсон (Johnson, Olson, 1948), их данные близки к результатам, полученным Р. Е. Грига (1960), которая содержала гарпактид при температуре 21—24° С. Пищей служила «мука» из высушенных и толченных макрофитов.

Для получения более полных сведений о ходе линейного роста гарпактид мы поставили опыты по выращиванию двух видов (*T. furcata* и *Dactylopodia* sp.) при температуре 19—20° С. Кормом служили диатомовые водоросли. Растущих рачков периодически отлавливали и измеряли. Для построения кривых роста использованы размеры самых крупных рачков в каждом помете, так как воз-

раст отсчитывался с момента вылупления первых науплиусов в каждом опыте. В конце опытов у *T. furcata* получены яйценосные самки. Кривые линейного роста гарпактицид, по нашим материалам и данным Р. Е. Грига, приведены на рис. 8. Отдельные точки отражают результаты параллельных опытов. Р. Е. Грига получила также данные по росту *Nitocra spinipes*. У этого вида рост идет приблизительно так, как у изученного нами *Dactylopodia* sp.

Имея сведения по линейному росту трех видов гарпактицид, мы использовали их для обобщенной и приблизительной оценки продуктивности гарпактицид. По

уравнению  $q_l = \frac{\ln l_2 - \ln l_1}{\Delta t}$  мы

рассчитали удельные скорости линейного роста для основных стадий развития, затем по уравнению  $q_w = 3q_l$  получили удельные скорости весового роста  $q_w$ . Объединив материалы по изученным видам, получаем: науплиусы —  $q_w = 0,85-1,0$ ; копепоидиты —  $q_w = 0,4-0,9$ ; взрослые  $q_w = 0,10-0,15$ .

На цистозире летом доминируют виды *Dactylopodia thiboides*, *Heterolaophonte stromi*, *Harpacticus gracilis* (Маккавеева, 1961). Мы предполагаем, что приведенные выше пределы  $q_w$  в какой-то мере характеризуют всю смешанную популяцию гарпактицид на цистозире. Для оценки возрастной структуры смешанной популяции установили соотношение стадий в двух пробах (13 июля 1967 г. и 5 июня 1969 г.), собранных в районе Севастополя. Для этих проб получены следующие отношения численности отдельных стадий в процентах): науплиусы — 12—22, копепоидиты — 46—52, взрослые — 32—36. Сопоставляя величины  $q_w$  с этими данными по возрастной структуре, получаем приблизительную оценку удельной продукции гарпактицид (за счет роста особей) — в сообществе цистозиры летом  $C = 0,2-0,4$ .

*Gammarus lacustris* S a r s (оз. Севан, озера Прибайкалья). По материалам А. К. Маркосьян (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 имеет яйца. В первой половине июня начинается выход молоди из выводковых камер. Количество яиц колеблется от 2 до 19 шт. За весь период размножения основная масса гаммарусов дает

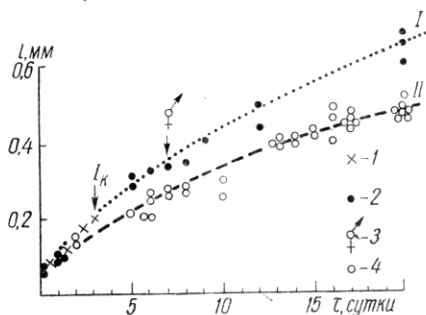


Рис. 8. Линейный рост черноморских гарпактицид:

I — *Tisbe furcata* (1 — данные Р. Е. Грига, 1960; 2 — наши данные; указан возраст, в котором наступает первая копепоидитная стадия (Iκ) и возраст наступления половозрелости (3), по данным Р. Е. Грига, 1960); II — *Dactylopodia* sp., по нашим данным. 4 — экспериментальные точки.

до четырех генераций. В популяции гаммаруса постоянно преобладают молодые особи. В среднем за год половозрелые особи составляют 33,6% общего числа особей. Биомасса гаммарусов в течение года очень колеблется, максимум наблюдается в апреле, минимум — в июле. Максимальная продолжительность жизни 2 года. А. К. Маркосян (1948) исследовал также рост гаммаруса и произвел расчет продукции за год. Согласно его данным, средняя для года суточная удельная продукция  $C = 0,0055$ .

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. Развитие яиц продолжается месяц. В июне самки откладывают яйца второго помета, в августе — сентябре основная их часть погибает. Таким образом, продолжительность жизни не превышает 14—15 месяцев (очень редки особи возраста 2 лет). В оз. Старом средняя для года суточная удельная продукция гаммаруса  $C = 0,0082$ .

*Gammarus locusta* L. (Черное море). И. И. Грезе и В. Н. Грезе (1969) рассчитали удельную продукцию для этого вида. При весе взрослой особи 50 мг общий вес производимых самкой яиц составляет около 170% веса тела. Средняя суточная удельная продукция зимой оценивается величиной  $C = 0,017$ , летом  $C = 0,048$ .

*Gammarellus carinatus* (R a t h k e) (Черное море). Удельная продукция рассчитана И. И. Грезе и В. Н. Грезе (1969). Неполовозрелые рачки появляются у берега в ноябре, при температуре воды 14—15° С. В декабре, при 12° С, появляются первые яйценосные самки. Максимум размножения в январе — феврале. Наибольшее количество яиц у самки — 134. Инкубационный период при температуре 9—10° С длится 40—45 суток. Половозрелость наступает у самцов на седьмом-восьмом месяцах жизни, у самок — на один-два месяца позже. Наибольший вес самки с яйцами достигает 103 мг. Основная масса рачков в феврале — марте имеет длину 2—4 мм (возраст две — четыре недели). В мае при 12—14° С рачки мигрируют на глубину. При этом 70% популяции имеет возраст два-три месяца. С мая по ноябрь рачки держатся на глубине 20—50 м (температура обычно 7—8° С). Живут рачки немногим больше года. Средняя для года суточная величина  $C = 0,008$ .

*Dexamine spinosa* (M o n t.) (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). После 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 двое — четверо суток после рождения, затем, вплоть

до половозрелости, через каждые четыре — пять суток (летом) и через восемь — десять суток (зимой). Половозрелые рачки линяют через семь — девять суток. 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 летом  $C = 0,020$ , зимой  $C = 0,017$ .

*Amphithoe vaillanti* Lucas (Черное море). По расчетам И. И. Грезе и В. Н. Грезе (1969), суточная удельная продукция этого вида зимой 0,024, летом  $C = 0,050$ . Максимальная продолжительность жизни рачков — около 10 месяцев.

*Pontoporeia affinis* Lindstr. (низовья Енисея, Карское море, оз. Красное, Карельский перешеек). В. Н. Грезе (1951) дал анализ продуктивности этого рачка в Енисее, где продолжительность жизни его достигает 14 месяцев, и в озере Таймырском, где при более низких температурах рачки живут до 27 месяцев. В Енисее летом температура не поднимается выше 20,5° С. В обоих случаях популяция имеет простейшую структуру, поскольку есть только один краткий период размножения (весной). В этих условиях В. Н. Грезе с успехом использовал метод расчета продукции по убыли биомассы. Для популяции, обитающей в Енисее (р-н Дудинки),  $C = 0,0094$ , для популяции из Таймырского озера  $C = 0,0052$ . Для Карского моря —  $C = 0,01$  (Грезе, 1967б). По-видимому, это опечатка, следует читать  $C = 0,001$ .

К. Н. Кузьменко (1969) рассчитал продукцию рачка в оз. Красном. Здесь температура воды выше, чем в низовьях Енисея, составляет 7,5—7,7° С (средняя для года). Рачки отличаются более быстрым ростом, ранним половым созреванием и высокой плодовитостью.  $C = 0,010—0,012$ .

*Micrurus 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.  $C = 0,0068$ .

*Micrurus possolskii* Sow. (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, которые у берегов весной исчисляются тысячами экземпляров на квадратный метр. Яйценозные 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. Среднее для года  $C = 0,010$ .

*Gleminoides fasciatus* Stebb. (оз. Байкал). М. Ю. Бекман (1962) рассчитала продукцию этого вида для популяции, обитающей в открытом Байкале и в прогреваемом Посольским соре (заливе). В открытом озере в начале июня еще нет яйценозных особей. Из яиц,

отложенных здесь в июне, молодь появляется только в конце июля. Половозрелость достигается лишь после двух сезонов роста, поскольку средняя температура наиболее теплого месяца составляет  $12,4^{\circ}\text{C}$ .  $C = 0,0044$ .

В условиях Посольского сора жизненный цикл похож на таковой у предыдущего вида. Рачок вблизи берегов весной и летом образует скопления, нередко превышающие  $10\text{--}20$  тыс. экз/м<sup>2</sup>. Ускорение развития рачков в условиях повышенной температуры находит отражение и в величине удельной продукции:  $C = 0,0080$ . Продолжительность жизни здесь немногим более года.

*Hyalella azteca* (оз. Сугарлоф, США, Мичиган). Купер (Cooper, 1965) на основе еженедельных наблюдений установил численность различных стадий в популяции рачка. Зная продолжительность существования (развития) каждой стадии, Купер рассчитывает ожидаемое пополнение численности каждой возрастной группы к следующей дате наблюдения. Поскольку наличие элиминации не позволяет возрастным группам пополняться в соответствии с ожидаемым, то разность между ожидаемой величиной численности группы и фактической численностью по данным очередного наблюдения составляет величину смертности. Биомасса элиминированных особей составляет, по Куперу, продукцию. В период исследования суточная удельная продукция оценена величиной  $C = 0,032$ .

*Corophium nobile* S a r s (Каспийское море). В. Ф. Осадчих и Е. А. Яблонская (1968) указывают, что рачок дает в Северном Каспии одну генерацию в год. Период размножения краток, взрослые рачки после размножения в мае гибнут. Таким образом, пик численности в мае дает молодь, а далее происходит ее рост, сопровождаемый падением численности. Популяция имеет простейшую структуру. Продукция была рассчитана на основе анализа убыли биомассы. Продолжительность жизни рачков не превышает года. Средняя для года суточная удельная продукция  $C = 0,080$ .

*Byblis veleronis* V e r n a r d (Тихий океан, США, Вашингтон). В работе Ли (Lie, 1968) дана кривая линейного роста, построенная по смещению пиков на графиках возрастной структуры. Приведено также соотношение между длиной и весом тела. Для различных сезонов указана возрастная структура популяции. По этим исходным данным мы построили кривую весового роста, а затем вычислили  $C$  для двух периодов (в соответствии с указанной для этих периодов возрастной структурой). Используются данные для января — февраля и апреля — мая. По нашим расчетам,  $C = 0,011\text{--}0,012$ .

*Orchestia bottae* M.-E d w. (Черное море). Исследование биологии и продукционные расчеты произведены Л. М. Суценой (1967). Рачки, изученные в районе Севастополя, обитают в выброшенных на берег макрофитах. С мая по октябрь включительно среднемесячная температура колебалась в пределах  $18\text{--}25,3^{\circ}\text{C}$ . Средние температуры в период декабрь — февраль составляли  $1,9\text{--}2,7^{\circ}\text{C}$ . Исследован рост при  $20^{\circ}\text{C}$ . Кривые роста для других температур получены расчетным способом с помощью кривой Крога. Период размножения

охватывает более четырех месяцев. За это время самки дают семь-восемь пометов. Период инкубации при 20° С составляет 12 суток. Максимальная удельная продукция наблюдается в периоды массового размножения и активного роста. Среднее для периода июль — сентябрь  $C = 0,053$ . Средняя годовичная суточная величина  $C = 0,023$ .

*Acanthogammarus grewingki* (D y b) (оз. Байкал). А. Я. Базикалова (1954) описала некоторые черты биологии этого вида — одного из наиболее типичных глубоководных байкальских бокоплавов. Максимальные скопления рачек образует на глубинах 250—300 м, где температура воды постоянно держится на уровне 3—4° С. Особи длиной 86 мм достигают веса 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 явно выраженные пики, смещающиеся во времени в сторону больших размеров. По смещению пиков мы нашли некоторые параметры уравнения роста Бергаланфи, пользуясь методом, описанным в работе по продукции аппендикулярий и сагитт Черного моря (Занка, 1969а). Метод заключался в следующем: при S-образном росте линейный рост передается, по Бергаланфи, уравнением

$$l_{\tau} = l_{\infty} (1 - e^{-\alpha t}), \quad (60)$$

где  $l_{\tau}$  — длина особи возраста  $\tau$ ,  $l_{\infty}$  — теоретический предел длины (при возрасте  $\tau \rightarrow \infty$ ),  $\alpha$  — показатель, сохраняющий постоянное значение для особей популяции, если не изменяются условия роста. При рассмотрении отрезка времени  $\Delta t$ , в течение которого длина особи изменяется от  $l_1$  до  $l_2$ , из уравнения (60) можно получить выражение

$$\alpha = -\frac{1}{\Delta t} \ln \left( \frac{l_{\infty} - l_2}{l_{\infty} - l_1} \right), \quad (61)$$

которое позволяет найти значение  $\alpha$ . Если известна величина  $l_{\infty}$ , то можно полностью восстановить кривую роста, пользуясь отрывочными сведениями об отдельных этапах роста<sup>1</sup>.

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  $\alpha$  по уравнению (61). После соответствующих вычислений следует обратить внимание на общность всех полученных значений  $\alpha$ . Чем меньше разброс значений  $\alpha$ , тем больше уверенности в правильности результата. Вычисленное

<sup>1</sup> В книге «Методы определения продукции водных животных» приведена аналогичная формула (стр. 52), только не для линейного роста, как уравнение (61), а для весового. При использовании указанной формулы необходимо знать величину еще одного параметра.

среднее арифметическое значение  $\alpha$  используется для построения кривой роста по уравнению (60).

Анализируя данные А. Я. Базикаловой, мы рассчитали ряд значений  $\alpha$ , которые находились в пределах 0,0003—0,0007. Среднее значение ( $\alpha = 0,0005$ ) использовали для построения кривой роста. Принято значение  $l_{\infty} = 87$  мм. Кривая линейного роста, построенная по этим параметрам (рис. 9), согласуется со сведениями о росте рачков, приведенными А. Я. Базикаловой. Мы привели материалы по соотношению длины и веса, что позволяет построить кривую весового роста. Используя данные по размерной структуре популяции в июле, получили среднее для этого месяца  $C = 0,0004$ .

*Asellus aquaticus* L. (озера Белоруссии). По данным И. П. Арабиной (1968), средняя для года суточная удельная продукция этого вида  $C = 0,012$ .

*Pontogammarus robustoides* (G r i m m.) (низовья Дона). Ц. И. Иоффе и Л. П. Максимова (1968) приводят материалы по изменению возрастной структуры популяции от весны к осени. Пользуясь этими данными, мы построили кривую линейного роста рачков первого (майского) поколения, материалами по соотношению длины и веса — кривую весового роста рачков. В табличном виде рост выражается следующими цифрами:

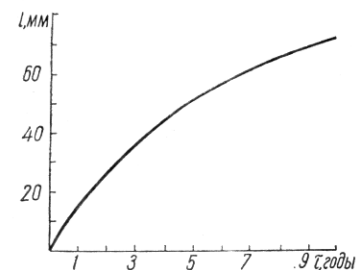


Рис. 9. Кривая линейного роста байкальского бокоплава *Acanthogammarus grewingki*, построенная по уравнению (60). (Объяснения в тексте).

Возраст, сутки 20 30 40 50 60 70 80 120 150  
 Вес, мг . . . . . 0,4 2,1 8 15 27 38 46 71 85

Максимальная продолжительность жизни 14 месяцев. По данным за 15 мая, популяция состояла только из взрослых особей длиной 14—19 мм, соответствующее  $C = 0,005—0,007$ . 9 июня в популяции преобладали особи длиной 2—4 мм, но было много особей годичного возраста. При данной структуре популяции  $C = 0,008$ . К 8 июля исчезли особи годичного возраста, в это время  $C = 0,056$ . При возрастной структуре, зарегистрированной 8 сентября,  $C = 0,03$ . Средняя для года суточная удельная продукция  $C = 0,018—0,020$ .

*Balanus balanoides* L. (Port Erin, Isle of Man). Мур (Moore, 1934) привел данные о росте баянусов, выраженные в единицах объема. Имеются также сведения о возрастной структуре популяции. Сравниваются три района: Port Erin (54° с. ш.), St. Malo (49° с. ш.), Herdla (60° с. ш.), причем показано, что скорость роста баянусов в районе Port Erin является промежуточной (наиболее быстрый рост происходит севернее, в районе Herdla).

Если удельный вес особи мало изменяется с возрастом, то при расчете удельной продукции можно пользоваться величинами объемов, считая их пропорциональными весу. Наши расчеты основаны на допущении об относительном постоянстве удельного веса.

Удельная продукция рассчитана для баянусов из самой верхней части зоны обитания, для возрастной структуры, наблюдавшейся 2 июня 1932 г. (особи длиной более 7 мм составляли 73% общей численности). При расчетах интервалы размерных классов были укрупнены против оригинала. Получено  $C = 0,0022$ .

Продолжительность жизни Мур не указывает, хотя очевидно, 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 лет (хотя встречаются особи возраста 18—25 лет), в Бельгии — 7—13 лет, а в Норвегии только 2 года. При сопоставлении удельной продукции баянуса с максимальной продолжительностью жизни (гл. VI) мы принимаем, что они живут в этом районе около 8 лет.

**Креветки сем. Pandalidae** Тихий океан, р-он оз. Ванкувер). Батлер (Butler, 1964) привел кривые линейного роста, соотношение между длиной и весом, а также сведения о размерной структуре популяции для ряда видов креветок. Кривые роста построены начиная с возраста пяти месяцев, но более молодые креветки не учтены и при анализе возрастной структуры (отсутствовали в уловах). Приводится много гистограмм возрастной структуры по ряду участков исследованного района и для разных сезонов.

Мы рассчитали суточную удельную продукцию для шести видов креветок по данным, приведенным для ноября 1960 г. В работе Батлера размерная структура дана по классам с интервалом 0,2 мм. Мы при расчетах брали более крупные интервалы. Самки взвешивались вместе с яйцами, поэтому можно считать, что продукция за счет размножения учтена. Впрочем, учитывая, что анализируется только часть популяции старше пяти месяцев, можно ожидать несколько заниженные значения полученных величин по сравнению с фактическими.

*Pandalopsis dispar* R a t h b u n (English Bay). Продолжительность жизни — несколько более трех лет,  $C = 0,0020$ . *Pandalus jordani* R a t h b u n (o. Vancouver). Продолжительность жизни — три года,  $C = 0,0013$ . *Pandalus borealis* К г о у е r (Indian Arm.). Продолжительность жизни — три года,  $C = 0,0010$ . *P. platyceros* В г а n d t (o. Vancouver). Продолжительность жизни — несколько более четырех лет,  $C = 0,0017$ . *P. hypsinotus* В г а n d t (Vancouver). Продолжительность жизни — три года,  $C = 0,0014$ . *P. danae* S t i m p s o n (Buzzard Inlet). Продолжительность жизни два с половиной года,  $C = 0,0020$ .

*Neomysis americana* S m i t h (Лонг Айленд). Продукцию рассчитали Ричардс и Райли (Richards, Riley, 1967). В исследованном районе температура воды составляет: в июне — сентябре 14—21° С, в апреле 5° С, в мае 10° С. Этот вид весьма обилен в период с поздней осени и до начала лета, но почти не встречается летом и ранней осенью. Весной мизиды имеют длину 4,0—8,9 мм (в среднем 6,5 мм), осенью 3,5—10,4 (средняя 7,0), зимой и ранней весной — 3,5—12,7 мм (средняя 8,5 мм). Размножается круглый год. Средняя для года суточная удельная продукция  $C = 0,010$ .

*Crangon septemspinosa* (Лонг Айленд). Вид исследован Ричардсом и Райли (1967). К концу первого года жизни креветки достигают средней длины 12 мм, к концу второго — 24 мм. Трехлетние особи встречаются редко. Яйценозные самки встречаются почти весь год, за исключением января и ноября. Годовики размножаются с августа по октябрь, старшие размножаются до конца года. Средняя для года суточная удельная продукция  $C = 0,010$ .

*Pinnixa schmitti* R a t h b u n (Тихий океан, США, Вашингтон). В работе Ли (Lie, 1968) дана кривая линейного роста этого краба, построенная по смещению пиков на графиках изменения размерной структуры популяции. Приведено соотношение между длиной и весом особи. Мы рассчитали по этим исходным данным  $C$  для двух месяцев, наиболее различающихся по размерной структуре популяции. В январе 1963 г.  $C = 0,0034$ , в августе  $C = 0,0036$ .

#### 4. Удельная продукция водных личинок насекомых

Личинки насекомых зачастую играют значительную роль в бентосе рек и озер. Поэтому оценке их продуктивности посвящено много работ. Расчет продукции гетеротрофных животных имеет некоторые особенности, связанные с необходимостью учета вылета имаго.

Расчетов удельной продукции для личинок насекомых мы не производили: все приведенные ниже величины заимствованы из работ отечественных исследователей. Они характеризуют продуктивность хирономид и хаборин в условиях водоемов европейской части СССР.

Вид	$C$	Автор
<i>Chironomus plumosus</i> L. . . . .	0,007	Борущкий, 1939а, в
» » » . . . . .	0,007—0,009	Кирпиченко, 1940
» » » . . . . .	0,007—0,008	Яблонская, 1968
» » » . . . . .	0,019—0,024	Соколова, 1968
<i>Chironomus anthracinus</i> Zett. . . . .	0,008—0,012	То же
<i>Procladius</i> sp. . . . .	0,05—0,07	» »
<i>Tanytarsus</i> sp. . . . .	0,09—0,10	» »
<i>Polypedium nubeculosum</i> Meig. . . . .	0,017—0,027	» »
<i>Polypedium bicrenatum</i> Schrnk. . . . .	0,046—0,048	» »
<i>Microtendipes pedellus</i> Deg. . . . .	0,03—0,04	» »
<i>Limnochironomus pulsus</i> Wal k. . . . .	0,044—0,07	» »
<i>Psitolanypus imicola</i> K i e f f. . . . .	0,013—0,016	» »
<i>Lauterborniella brachylabis</i> E d. . . . .	0,03—0,04	» »
<i>Einfeldia</i> gr. <i>carbonaria</i> . . . . .	0,037	Гаврилов, 1969
<i>Chaoborus crystallinus</i> . . . . .	0,033	То же

#### 5. Удельная продукция моллюсков

В последние годы опубликовано несколько работ по изучению продукции моллюсков (Negus, 1966; Грезе, 1967б; Арабина, 1968; Осадчих и Яблонская, 1968). Сведения о продукции моллюсков содержат

ся также в некоторых более ранних работах (Кузнецов, 1948а, б; Воробьев, 1949). Воспользовавшись литературными данными по росту и возрастному составу популяций моллюсков, мы рассчитали удельную продукцию еще для ряда видов (Заика, 1970б; Zaika, 1970в).

В качестве показателя, как и в предыдущих разделах, использована средняя суточная величина  $C$ . Здесь  $C$  — средняя для года. В тех случаях, когда для моллюсков была известна величина годовой продукции, определенная тем или иным способом, мы делили ее на среднюю для года биомассу и на 365 (независимо от того, сколько месяцев в году продолжается рост моллюсков). В остальных случаях применяли следующий алгоритм расчета  $C$ :

1. Пользуясь данными о весовом росте моллюсков, вычисляли для каждого года их жизни ( $i$ -го возраста) величину средней удельной скорости весового роста

$$q_i = \frac{2,3 (\lg w_{\tau+1} - \lg w_{\tau})}{365}, \quad (62)$$

где  $w_{\tau}$  — вес моллюска в возрасте  $\tau$  лет,  $w_{\tau+1}$  — вес в возрасте  $\tau + 1$  лет. У моллюсков, живущих менее года, вычисляли  $q$  также для небольших отрезков времени.

2. Зная для определенного момента или периода возрастную структуру популяции, вычисляли скорость продукции (т. е. суточную продукцию  $P$ ):

$$P = \sum q_i B_i, \quad (63)$$

где  $B_i$  — биомасса  $i$ -й возрастной группы.

3. Затем вычисляли  $C$ :

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

где  $B = \sum B_i$ .

Таким образом, в этих случаях учтена только продукция за счет роста особей. Обозначение  $q_1$  принято для удельной скорости весового роста моллюсков первого года жизни, этот показатель характеризует в определенной мере верхний предел удельной продукции данного вида (в такой крайней ситуации, когда популяция представлена только особями первого года жизни).

Ниже приводятся величины  $C$  для 23 видов моллюсков (для половины видов мы впервые произвели расчеты  $C$ ).

*Mytilus galloprovincialis* L а т. (Черное море). Расчеты основаны на данных, выраженных в единицах сырого веса. Для вычисления  $q_1$  в качестве исходного веса мидий принят вес зрелых икринок диаметром 0,05—0,07 мм (Воробьев, 1938), откуда получаем их вес  $1,2 \cdot 10^{-4}$  мг. Использованы данные по весовому росту мидий на Одесской банке (Иванов, 1967). Данные по возрастной структуре популяции имеются в работах А. И. Иванова (1965, 1968). Основную долю (по весу) в популяции составляют двухлетки — 40—45%. Данные по биомассе молоди отсутствуют. Известно, что в датских водах

у *M. edulis* особи первого года жизни немногочисленны (Smidt, 1951). По нашим расчетам,  $C = 0,0025$ .

Данные по весовому росту мидий в первые три года их жизни содержатся также в работах О. Я. Славиной (1965). Рассчитанные по ее материалам  $q_i$  выше у моллюсков первого года жизни, но ниже в группах  $1^+$  и  $2^+$ , чем по Иванову. Поскольку группа  $0^+$  в биомассе составляет ничтожно малую долю,  $C$ , по материалам О. Я. Славиной, должно быть ниже  $0,0025$ . Данные А. Л. Драголи (1966) показывают, что мидии живут обычно семь — девять лет, редко до 12 лет, и что в ряде биотопов Черного моря рост мидий идет с заметно меньшей скоростью, чем по использованным нами материалам. Таким образом, вычисленная нами величина  $C$ , по-видимому, близка к верхнему пределу  $C$  для черноморских мидий.

*Actaea testudinalis* (M ü l l.) (Баренцево море). Биология этого вида в районе Восточного Мурмана изучена Т. А. Матвеевой (1955). Приведены сырые веса моллюсков по возрастам, биомасса и возрастная структура популяции для четырех биотопов. Мы использовали данные по губе Ярнышной (где отмечен наиболее быстрый рост моллюсков) и по губе Дальне-Зеленецкой (мыс Поворотный, самый медленный рост моллюсков). Получены следующие результаты: в губе Ярнышной —  $B = 36 \text{ г/м}^2$ ,  $C = 0,0011$ ,  $P_{\text{год}} = 14,4 \text{ г/м}^2$ , у мыса Поворотного —  $B = 15,4 \text{ г/м}^2$ ,  $C = 0,0013$ ,  $P_{\text{год}} = 7,2 \text{ г/м}^2$ . Удельная скорость продукции несколько выше у мыса Поворотного, где моллюски растут медленнее. Объясняется это тем, что здесь моллюски имеют меньшую величину  $q$  в первый год жизни, но большие  $q$  в старших возрастах, чем моллюски из губы Ярнышной. В то же время молодь при расчете  $C$  не учитывалась (ее биомасса не указана, будучи, очевидно, очень низкой). Наибольший отмеченный возраст моллюсков — шесть-семь лет.

*Actaea digitalis* E s c h s c h o l t z (Тихий океан, США, Орегон). Данные по биологии приводит Франк (Frank, 1965). Моллюски живут шесть — восемь лет и достигают той же длины (24—25 мм), что и *A. testudinalis*, но растут быстрее. По *A. digitalis* нет весовых данных, но есть измерение объема моллюсков разных размеров. Допустив, что удельный вес моллюсков с возрастом мало меняется (по данным Славиной, 1965, удельный вес черноморской мидии возрастает лишь на 13% при изменении веса от 15 до 70 г), мы оперировали при расчете  $C$  величинами объема, считая их пропорциональными весу. Учитывая приведенный для августа возрастной состав популяции, получаем суточную удельную продукцию  $C = 0,0035$ .

*Mytilaster lineatus* (G m e l.) (Азовское море). Биология этого и двух следующих видов изучена В. П. Воробьевым (1949). Весовые данные выражены в единицах сырого веса. В. П. Воробьев рассчитал продукцию этого и двух следующих видов за семь месяцев, сопоставляя прирост и элиминацию особей, и вычислил коэффициенты  $P/B$ , относя продукцию за семь месяцев к минимальной (весенней) биомассе. В. Н. Грезе (19676) по данным Воробьева рассчитал величины  $C$ . Мы произвели расчеты еще раз, по следующей схеме:

пользуясь данными по росту, вычислили  $q_1$ . В. П. Воробьев приводит возрастную структуру популяции для весны и осени. Соответственно вычислено два значения  $C$ , среднее из них принято в качестве среднего для года. Полученные по всем трем видам моллюсков значения  $C$  практически совпадают с результатами расчетов В. Н. Грезе.

Максимальная продолжительность жизни *M. lineatus* в Азовском море три года. Результаты вычислений:  $q_1 = 0,025-0,034$ , для весны  $C = 0,005$ , для осени  $C = 0,014$ , в среднем для года  $C = 0,0095$ . По В. Н. Грезе,  $C = 0,0089$ . По В. П. Воробьеву, продукция за семь месяцев равна  $901 \text{ г/м}^2$ . Если отношение этой величины к средней биомассе ( $440 \text{ г/м}^2$ ) разделить на время (в сутках), получим  $C = 0,010$ . Таким образом, в этом случае разные методы расчета  $C$  дают очень близкие результаты.

*Cardium edule* L. (Азовское море). Продолжительность жизни моллюсков пять лет,  $q_1 = 0,033-0,040$ . Для весны  $C = 0,0018$ , для осени  $C = 0,0064$ . В среднем для года  $C = 0,0041$ . По В. Н. Грезе,  $C = 0,0046$ . По В. П. Воробьеву, продукция за семь месяцев равна  $1148 \text{ г/м}^2$  при средней биомассе  $512 \text{ г/м}^2$ . Отсюда получаем  $C = 0,010$ . Если исходить из величины продукции, рассчитанной В. П. Воробьевым, получим  $C$  вдвое большее, чем при вычислении другими способами.

*Abra(-Syndesmia) ovata* (P h i l.) (Азовское море). Максимальная продолжительность жизни моллюсков четыре года,  $q_1 = 0,032-0,039$ . Для весны  $C = 0,0018$ , для осени  $C = 0,0080$ , в среднем для года  $C = 0,0049$ . По В. Н. Грезе,  $C = 0,0058$ . По В. П. Воробьеву, продукция за семь месяцев равна  $377 \text{ г/м}^2$  при средней биомассе  $235 \text{ г/м}^2$ . Отсюда получаем  $C = 0,0080$ .

*Rissoa splendida* E i s h w. (Азовское море). Для этого вида В. Н. Грезе (1967б) указывает  $C = 0,0106$ , без ссылки на источник исходных данных. По Е. Б. Маккавеевой (1959б), в Черном море вид имеет годичный жизненный цикл; по ее данным мы вычислили  $q_1 = 0,032$ .

*Unionidae* (Темза). Биология и продукция трех видов унионид изучена Негус (Negus, 1966). Биомасса и продукция выражены в единицах сухого веса мягких тканей (без раковины). По этим данным, у *Unio pictorum* L.  $C = 0,00038$ ,  $q_1 = 0,02-0,03$ . Максимальная продолжительность жизни 13 лет. *Unio tumidus* R e t z.—  $C = 0,00035$ ,  $q_1 = 0,02-0,03$ . Максимальная продолжительность жизни 11 лет.

*Anodonta anatina* L.—  $C = 0,00054$ ,  $q_1 = 0,02-0,03$ . Максимальная продолжительность жизни 10 лет.

При расчете  $q_1$  в качестве исходного веса для всех трех видов мы приняли вес зрелых гложидиев *A. anatina* ( $0,066 \text{ мг}$ ).

*Dreissena polymorpha* P a l l. (Куйбышевское водохранилище). Материалы, необходимые для расчета продукции, имеются в работе С. М. Ляхова и В. П. Михеева (1964). Рост выражен в единицах сырого веса. Для расчета  $q_1$  в качестве исходного веса мы приняли вес поствелигеров ( $2,5 \cdot 10^{-3} \text{ мг}$ ), вычисленный по их размерам

(Кирпиченко, 1964). По нашим расчетам,  $q_1 = 0,035$ . С. М. Ляхов и В. П. Михеев приводят размерную структуру популяции для большого числа различных участков водоема. Мы рассчитали  $C$  для 12 участков и получили близкие величины:  $C = 0,0011—0,0017$  (в среднем  $0,0014$ ). Моллюски в возрасте до года составляют по весу, очевидно, ничтожно малую долю популяции. Это подтверждается данными по численности молоди (Кирпиченко, 1964). Материал был собран на седьмом году существования водохранилища, поэтому максимальный отмеченный возраст — шесть лет. Средняя биомасса дрейссены на затопленной лесной площади составила  $1,8 \text{ кг/м}^2$ , отсюда при  $C = 0,0014$  получаем  $P_{\text{год}} = 920 \text{ г/м}^2$ .

*Sphaerium corneum* L. (озера Белоруссии). Продукция этого вида изучена И. П. Арабиной (1968). По ее данным,  $C = 0,0044$ . Моллюски живут менее года.

*Bithynia tentaculata* L. (озера Белоруссии). По И. П. Арабиной,  $C = 0,0049$ . Моллюски живут до двух лет.

*Anisus vortex* (L.), *Gyraulus albus* (Müll.), *Valvata pulchella* St u d. (Рыбинское водохранилище). Е. А. Цихон-Луканина (1965а, б) приводит кривые роста и данные об изменении биомассы популяции и среднего веса особи для периода с мая по сентябрь по трем перечисленным видам. Моллюски живут не более года. Вычисления показывают, что моллюски этих видов при весе  $2—4 \text{ мг}$  имеют  $q_w = 0,07—0,11$ , при весе  $8—10 \text{ мг}$   $q_w = 0,014—0,037$ . Поскольку летом средний вес особи почти не бывает выше  $10 \text{ мг}$ , можно ожидать, что удельная продукция велика: в период май — сентябрь  $C = 0,02—0,04$ , в среднем для года  $C = 0,01—0,02$  (примерные расчеты).

*Adacna vitrea* (Ost r.) (Каспийское море). Суммировав прирост наличной биомассы и убыль биомассы за период с апреля по октябрь, В. Ф. Осадчих и Е. А. Яблонская (1968) оценивают продукцию вида за этот период  $137 \text{ кг/га}$  при средней биомассе  $23,6 \text{ кг/га}$ . Допустив, что в остальное время года моллюски не растут, получаем  $C = 0,016$ . Максимальная продолжительность жизни моллюсков один год.

*Lacuna pallidula* D a C o s t a (Баренцево море). Расчет годовой продукции этого и следующего вида произвел В. В. Кузнецов (1948а, б), сопоставляя приросты и убыль биомассы в районе Дальних Зеленцов. В. В. Кузнецов вычислял  $P/B$ , относя продукцию к исходной биомассе. При расчете  $C$  мы делили продукцию на среднюю биомассу.

Продукция *L. pallidula* в губе Дальне-Зеленецкой за год равна  $289 \text{ г/м}^2$ . Средняя за год биомасса составляет  $25 \text{ г/м}^2$ , отсюда  $C = 0,03$ . Живут моллюски здесь менее года.

*Margarita helicina* (P h i r.) (Баренцево море). Продукция рассчитана В. В. Кузнецовым (1948б) для нескольких участков в районе Дальних Зеленцов. Продолжительность жизни до 20 месяцев. Для популяции из Дальне-Зеленецкой губы получаем  $C = 0,008$ , для популяции из Ярнышной губы  $C = 0,020$ .

*Spisula elliptica* W g o w n (Плимут). Расчеты основаны на данных, выраженных в единицах общего сухого веса (Ford, 1925). Моллюски

живут не более года, возрастная структура популяции закономерно меняется в течение года: популяция «стареет» от лета к зиме. Соответственно уменьшается величина  $C$ . По нашим расчетам, 5 июля  $C = 0,080$ , 25 июля  $C = 0,036$ , 19 сентября  $C = 0,016$ , 4 октября  $C = 0,011$ , в декабре — феврале  $C = 0,05$ . Средняя для года суточная величина  $C = 0,020$ .

*Modiolus demissus* Dillw у п (Атлантическое побережье США, Джоргия). При средней биомассе  $4110 \text{ мг/м}^2$  годовой прирост массы оценивается  $445 \text{ мг/м}^2$  (в единицах сухого веса мягких тканей) (Kuenzler, 1961). Однако указывается, что прирост может оказаться вдвое заниженным. Приблизительное значение  $C = 0,0003$ — $0,0006$ . Продолжительность жизни не указана, но, очевидно, моллюски живут не менее семи-восьми лет.

*Psephidia lordi* Baird (Тихий океан, США, Вашингтон). В работе Ли (Lie, 1968) приведена кривая линейного роста, построенная по смещению пиков на графиках возрастной структуры. Приведено также соотношение размеров и веса. Пользуясь этими материалами, мы построили кривую весового роста и рассчитали значения  $q_w$ . Среди приведенных графиков возрастной структуры избрали наиболее различающиеся — для февраля и июля 1963 г.

Соответствующие  $C$  равны  $0,003$  и  $0,009$ . Продолжительность жизни до полутора лет.

*Axinopsida sericata* Carpenter (Тихий океан, США, Вашингтон). Исходные данные взяты нами из той же работы, что и для предыдущего вида. В январе 1963 г.  $C = 0,006$ , в августе 1964 г.  $C = 0,004$ .

Сопоставляя приведенные выше материалы по удельной продукции различных моллюсков, можно предположить, что величина  $C$

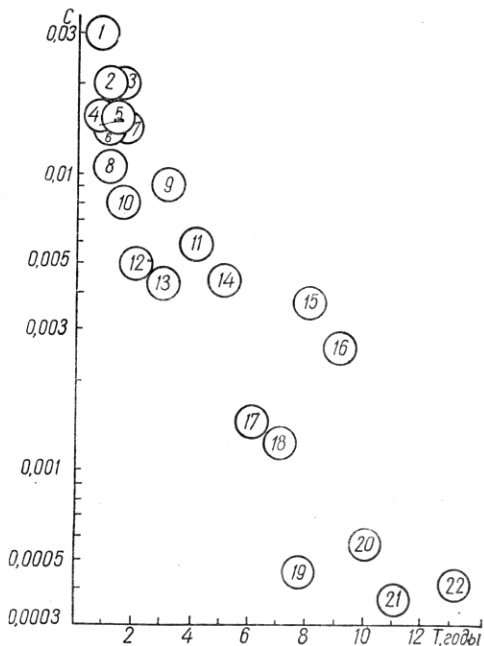


Рис. 10. Зависимость удельной продукции  $C$  водных моллюсков от продолжительности жизни  $T$ :

1 — *Lacuna pallidula*, 2 — *Spisula elliptica*, 3 — *Margarita helicina* (губа Ярнышная), 4—6 — *Anisus vortex*, *Gyraulus albus*, *Valvata pulchella*, 7 — *Adacna vitrea*, 8 — *Rissoa splendida*, 9 — *Mytilaster lineatus*, 10 — *Margarita helicina* (г. Дальне-Зеленецкая), 11 — *Abra ovata*, 12 — *Bitynthia tentaculata*, 13 — *Sphaerium corneum*, 14 — *Cardium edule*, 15 — *Acmaea digitalis*, 16 — *Mytilus galloprovincialis*, 17 — *Dreissena polymorpha*, 18 — *Acmaea testudinalis*, 19 — *Modiolus demissus*, 20 — *Anodonta anatina*, 21 — *Unio tumidus*, 22 — *Unio pictorum*.

уменьшается с увеличением продолжительности жизни особей. Анализ соответствующих данных показывает, что такая связь отчетливо видна (рис. 10). Мы далее предположили, что с помощью математических моделей можно предсказать характер зависимости  $C$  от продолжительности жизни моллюсков (Зайка, 1970б). Такие модели удалось создать, они находятся в определенном соответствии с эмпирически установленной зависимостью двух показателей (см. гл. VI).

У изученных моллюсков величина  $C$  находится в пределах 0,0003—0,03. Продукция за счет размножения — суммарный вес отложенных яиц и прирост моллюсков до оседания их на грунт — представляется относительно небольшой долей общей продукции. По оценке Негус (Negus, 1966), продукция глохидиев унионид составляет около 10% продукции за счет роста моллюсков, если не учитывать раковину. Понятно, что при оперировании общим сырым весом доля продукции глохидиев будет значительно меньше. Кроме того, если при расчете величины  $q_1$  исходным весом считается вес яйца, то фактически учитывается вся продукция, поскольку вес потомства отражен в весе нерастущих моллюсков.

## 6. Удельная продукция иглокожих

Иглокожие до сих пор не были исследованы в отношении продуктивности. Лишь недавно опубликованы расчеты Ричардса и Райли (Richards, Riley, 1967) по продукции звезды *Asterias forbesi*. Необходимые для оценки удельной продукции данные нам удалось найти еще для трех видов иглокожих.

*Asterias forbesi* (D e s o r) (Лонг Айленд). Удельная продукция рассчитана Ричардсом и Райли (Richards, Riley, 1967). После метаморфоза личинка имеет длину до 3 мм. В первый год жизни звезды достигают длины 65 мм, годовики имеют длину 66—125 мм. Зимой весовой рост прекращается. Наблюдается даже некоторое уменьшение веса из-за ухудшения условий питания. Удельная продукция  $C = 0,023$ .

*Asterias rubens* L. (Плимут). По данным Веверс (Vevers, 1949) мы построили кривую линейного роста для этого вида (показателем размеров служила длина от ануса до конца самого большого луча). На этой основе рассчитаны величины  $q_1$ , а затем  $q_w$  (при допущении, что  $q_w = 3q_1$ ). Веверс приводит материалы по средним размерам звезд в разные сезоны. Поскольку средние размеры колеблются обычно в пределах 8,5—12 см, с учетом соответствующих  $q_w$ , мы оцениваем удельную продукцию величинами  $C = 0,01—0,02$ . Расчет этот, конечно, грубо ориентировочный.

*Amphoidia urtica* (L y n a n) (Тихий океан, США, Вашингтон). Для этой офиуры в работе Ли (Lie, 1968) приведена кривая линейного роста, построенная по смещению пиков на кривых размерной

структуры. Приведено также соотношение размеров и веса. Пользуясь этими данными, мы построили кривую весового роста (в единицах сырого веса), сняли с нее значения удельных весовых приростов  $q_w$  и вычислили  $C$  для возрастной структуры, указанной для мая и июля 1963 г. (в эти месяцы популяции наиболее различалась по возрастной структуре). Соответственно получили  $C = 0,0022$  и  $C = 0,0017$ . Максимальная продолжительность жизни около пяти лет.

*Cucumaria elongata* (Нортумберленд). Биология этой голотуррии изучена Фиш (Fish, 1967). Приведенные в работе данные позволили нам рассчитать  $q_w$  для особей различного веса и вычислить  $C$  для приведенной автором возрастной структуры. Удельная продукция  $C = 0,0007$ . Максимальная продолжительность жизни не менее 10 лет.

### 7. Биология и удельная продукция аппендикулярий *Oikopleura dioica* в Черном море

В Черном море обитает один вид аппендикулярии *Oikopleura dioica* F o l. Мы исследовали некоторые черты биологии этого вида, анализировали сезонные изменения численности и рассчитали продукционные характеристики (Заика, 1966, 1969а). Анализ многолетних

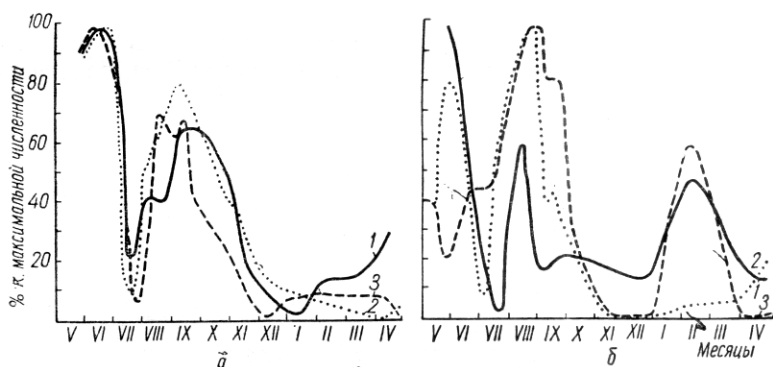


Рис. 11. Сезонные изменения относительной численности *Oikopleura dioica* в р-не Севастополя:

1 — 2,5 мили, 2 — 7,5 мили, 3 — 10 мили (Исходные материалы обработаны методом взвешенной скользящей средней по пяти точкам.); а — 1960—1961 гг., б — 1961—1962 гг.

3

материалов ИнБЮМ по численности и распределению аппендикулярий в Черном море показал, что они достигают довольно большой плотности преимущественно в неретической зоне моря. Используемые данные по сезонному ходу численности аппендикулярий в разных точках 10-мильного разреза в районе Камышовой бухты, после их обработки методом взвешенной скользящей средней, позволили выявить основные черты сезонных изменений численности аппендикулярий. Обнаружено (рис. 11), что в разные годы кривые

численности остаются в основных чертах похожими — есть три пика (в феврале, июне и августе).

Основные периоды размножения — май — июнь и август — сентябрь. Летом в связи с ускорением роста и созревания особи не достигают больших размеров: с мая по сентябрь не встречаются особи с длиной туловища более 0,7 мм. Зимой самцы достигают 0,83 мм

Т а б л и ц а 3

Соотношение численности черноморских аппендикулярий различных размеров в летних пробах 1961 г.

Группа	Длина, мм	Дата								
		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	
	Вместе	94	157	160	67	150	150	150	87	

в длину, самки — до 1 мм. Крупные самки, как показали наши исследования, содержат в гонаде до 100 яиц. Летом самки приступают к размножению при длине тела не менее 0,65 мм, весной — не менее 0,8 мм. По имеющимся сведениям, самки гибнут сразу после размножения.

В питании аппендикулярий в Черном море большую роль играют *Pontosphaera huxley* и мелкие жгутиковые. С помощью Т. М. Ковалевой мы установили, что в желудках аппендикулярий встречаются водоросли *Euxwiaella*, *Cyclotella*, *Peridinium*, *Glenodinium*, *Gymnodinium*, *Dictyocha*, *Thalassiosira*, *Distephanus*. Максимальный размер заглатываемых частиц около 40 мк.

Аппендикулярии нередко достигают больших концентраций и могут быть значительными потребителями фитопланктона (Lohmann, 1899) и пищей для молоди рыб (Shelbourne, 1962). Поэтому изучение их продуктивности представляет большой интерес. Но экспериментальные данные по росту аппендикулярий отсутствуют, поэтому мы построили ориентировочную кривую роста на основании анализа размерного состава популяции.

Размерный состав популяции установлен по пробам, собранным в 1961 г. (табл. 3). Сопоставив эти данные с ходом общей численности аппендикулярий в тот же период, мы построили кривые изменения численности по отдельным размерным группам. При этом взяты группы более крупные, чем в табл. 3 (9 групп таблицы сгруппированы 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 данным размерным группам представлены на рис. 12.

Попытаемся по рис. 12 оценить время, необходимое для того, чтобы особи длиной 0,2 мм достигли длины 0,4 мм, а затем и 0,6 мм. (Разумеется, эти оценки весьма приблизительные). В апреле численность группы V—IX несколько возросла, затем падала до середины мая, хотя численность группы I—II возрастала. Снижение численности группы V—IX в этот период, по-видимому, объясняется усиленным размножением, которое сопровождается гибелью самок (Фепаух, 1963). В мае группа V—IX стала расти в числе. Поколение, достигшее 24 мая длины тела 0,6 мм и имевшее численность 230 экз/м<sup>3</sup>, имело длину 0,2 мм не ранее 1 мая, судя по характеру изменения численности группы I—II. Следовательно, можно предположить, что рост особей от 0,2 до 0,6 мм в этот период продолжался не более 15—17 дней, соответственно рост от 0,4 до 0,6 мм занял около восьми-девяти дней.

В течение июня — июля ежегодно резко падает общая численность, поэтому в этот период нельзя оценить скорость роста по изменению численности возрастных групп. В августе пик численности группы V—IV находится в таком отношении к кривым численности групп I—II и III—IV, что, повторяя анализ описанным выше способом, можно заключить — развитие от 0,4 до 0,6 мм шло пять — семь дней, а от 0,2 до 0,6 мм 10—12 дней.

На основании сказанного мы ориентировочно принимаем следующие сроки развития аппендикулярий: рост тела от 0,2 до 0,6 мм в мае продолжается 15—17 суток, в августе — 10—12. Соотношение этих величин кажется правдоподобным, если учесть, что в мае температура воды 14,8° С, в августе 24,6° С.

Для построения кривой роста по этим данным мы использовали метод, описанный в гл. V на примере бокоплава *Acanthogammarus*.

По имеющимся данным (Вагу, 1960) и по нашим измерениям, максимальная длина туловища *O. dioica* приблизительно равна 1 мм. Поэтому мы приняли  $l_{\infty} = 1$  мм. Используя приведенные выше результаты анализа роста аппендикулярий в августе, по уравнению (61) наши, что  $\alpha = 0,064$ . Это позволяет полностью описать линейный рост.

Т. С. Петипа (1956) взвешиванием определила, что вес аппендикулярий при длине тела 0,586 мм равен 0,014 мг. По уравнению весового роста

$$w_t = w_{\infty} (1 - e^{-\alpha t})^3, \quad (64)$$

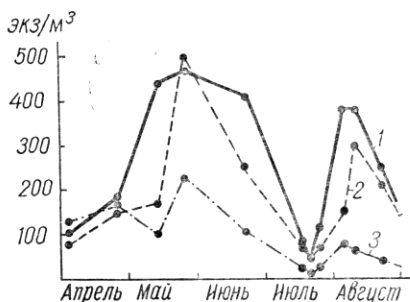


Рис. 12. Сезонные изменения численности *Oikopleura dioica* в неретической зоне Черного моря (1961 г.) по размерным группам: 1 — I—II; 2 — III—IV; 3 — V—IX.

зная  $w_t = 0,014$ ,  $\alpha = 0,064$  и  $t$ , можно найти  $w_\infty$ . Для этого необходимо определить  $t$ , соответствующее весу  $0,014$  мг, т. е. длине  $0,586$  мм. Это можно установить по уравнению (60) —  $t = 13,8$  суток. Тогда  $w_\infty = 0,07$  мг. Теперь кривая весового роста строится по уравнению (64).

Для расчета продукции аппендикулярий был использован метод В. Н. Грезе (второй вариант графического метода). Гоната у

Таблица 4  
Показатели продукционного процесса черноморской аппендикулярии *O. dioica* летом 1960 г.

Период	$P$ , мг/м <sup>3</sup>	$B$ , мг/м <sup>3</sup>	Средний вес особи, мг	$C$ су- точное	
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
Вместе . . . . .	43,16	—	—	—	
Среднее . . . . .	—	1,03	—	0,35	

аппендикулярий составляет заднюю часть туловища, от ее размеров зависит общая длина тела. Это обстоятельство, а также то, что самки гибнут при размножении, исключают необходимость определения продукции за счет размножения: она уже учтена. Весовые приросты определили по уравнению

$$\frac{dw}{dt} = 3\alpha (w_\infty^{1/3} w^{2/3} - w). \quad (65)$$

Для летнего периода 1960 г. расчет вели по периодам в 15 суток, для лета 1961 г. — подекадно. Приведем данные о продукции аппендикулярий в летний период 1960 г. (табл. 4).

Основные показатели продукционного процесса аппендикулярий для летних периодов двух лет следующие:

	1960 г.	1961 г.
Средняя биомасса, мг/м <sup>3</sup> . . . .	1,08	1,21
Продукция за сезон, мг/м <sup>3</sup> . . . .	43,16	41,0
Суточная удельная продукция (средняя для лета) . . . . .	0,35	0,32

Необходимо отметить следующее: продукционные расчеты по аппендикуляриям основаны на грубо приближительной оценке скорости роста, но размерная структура популяции изучена достаточно хорошо. Поэтому мы широко использовали результаты расчетов  $C$  по аппендикуляриям при анализе зависимости удельной продукции от возрастной структуры популяции. Расчеты показывают, что если мы ошиблись в оценке величины  $\alpha$ , то это отражается на абсолютных величинах  $C$  и  $P$ , но не на взаимном соотношении значений  $C$ , вычисленных для разных возрастных структур. Таким образом, независимо от величины  $\alpha$ , основные положения, рассмотренные в гл. VI на примере аппендикулярий, полностью сохраняют значение. Это же справедливо и для сагитт.

### 8. Рост и удельная продукция сагитты *Sagitta setosa* в Черном море

Параллельно с исследованием продуктивности аппендикулярии мы произвели подобный анализ и по сагитте, пользуясь материалами из того же района (Камышовский разрез). Проведя изучение размерного состава сагитт в пробах, анализировали смещение пиков на графиках размерной структуры популяции. Таким путем были получены пары значений  $l_1$ ,  $l_2$  и соответствующие  $\Delta t$ , по которым, используя уравнение (61), вычислили значение  $\alpha$ . Получен следующий ряд значений:

$l_1$ , мм	$l_2$ , мм	$\Delta t$ , сутки	$\alpha$
3,5	5,5	4	0,026
2,5	3,5	2	0,025
4,5	5,5	2	0,025
3,5	5,5	2	0,055
1,5	2,5	2	0,024

Все эти случаи относятся к летнему периоду (средняя температура воды  $22^\circ \text{C}$ ). Предпоследнее значение отбросили, поскольку оно резко выпадает из общего ряда, и приняли среднее для летнего периода  $\alpha = 0,025$ . По имеющимся для черноморских сагитт данным было принято  $l_\infty = 23 \text{ мм}$ . Поскольку концентрация сагитт в  $1 \text{ м}^3$  весьма мала, расчет суточной и удельной продукций вели на 100 экз. с учетом фактической возрастной структуры популяции для каждого 15 суток летнего периода. Затем переходили к продукции в  $1 \text{ м}^3$ . Получены следующие показатели:

	Лето 1960 г.	Лето 1961 г.
Продукция за сезон, $\text{мг/м}^3$ . . . . .	269	264
Суточная удельная продукция (средняя для лета) . . . . .	0,21	0,31

Мы рассчитали продукцию только за счет роста особей. Хотя сагитты—крупные хищники, у них оказалась весьма высокая продукция. Поскольку наши расчеты основаны на приблизительной оценке скорости роста, возникла настоятельная необходимость проверки полученных данных на базе экспериментального исследования роста сагитт.

Несмотря на значительные трудности, Г. Н. Миронову (1970) удалось получить 11 положительных результатов в опытах по содержанию сагитт. В итоге получены значения  $l_1$ ,  $l_2$  и  $\Delta t$ , т. е. материалы, по которым можно восстановить полностью кривую роста сагитт (см. выше):

Опыт		5	15	27	6	8	2	9	2	6	7	2
$\Delta t$ , сутки												
$l_1$ , 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	12,5	6,7	7,0	4,8	6,1	4,4	5,7	6,6	6,8

Средняя температура в период постановки опытов была  $14,7^\circ \text{C}$ . Расчет  $\alpha$  по уравнению (61) применительно к этим данным дал значения, довольно равномерно распределенные в интервале  $\alpha = 0,009—0,021$ , лишь в последнем опыте  $\alpha = 0,030$ . Исключив результаты последнего опыта, получаем среднее  $\alpha = 0,014$  (с учетом последнего опыта  $\alpha = 0,015$ ).

Сравним кривую линейного роста сагитты, построенную по данным Г. Н. Миронова (1970), с ранее полученной нами кривой (рис. 13). Различие в характере кривых значительное, ибо одна кривая построена для температуры  $14,7^\circ \text{C}$ , другая для  $22^\circ \text{C}$ . Единственный имеющийся в нашем распоряжении метод сопоставления двух полученных кривых (не очень надежный) — это пересчет по «нормальной кривой»

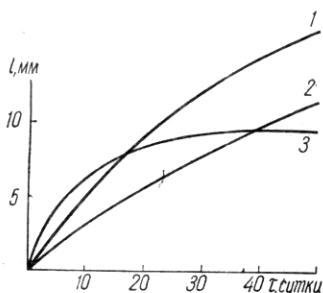


Рис. 13. Кривые линейного роста сагитт:

1 — *Sagitta setosa* (при  $22^\circ \text{C}$ ), по данным автора; 2 — *S. setosa* (при  $14,7^\circ \text{C}$ ), по данным Г. Н. Миронова (1970); 3 — *S. hispida*, по Reeve (1968).

Крога (Винберг, 1956). Такой пересчет применяют при исследовании роста исходя из предположения об изменении скорости роста в зависимости от температуры по тому же закону, что и для скорости потребления кислорода на дыхание. В соответствии с уравнением (65), описывающим скорость весового роста, для перехода от кривой роста, полученной при  $22^\circ \text{C}$ , к температуре  $15^\circ \text{C}$  достаточно умножить  $\alpha = 0,025$  на соответствующий коэффициент, так как при этом скорость роста в любом возрасте изменится на величину, подчиняющуюся правилу пересчета по кривой Крога. Для  $15^\circ \text{C}$  этим способом получаем  $\alpha = 0,013$ . Как мы ранее видели, данные Г. Н. Миронова также приводят к очень близкой величине ( $\alpha = 0,014$ ). Следовательно, есть основания считать, что экспериментальные данные Г. Н. Миронова (1970) практически совпадают с полученной нами

косвенным путем кривой роста с поправкой на температуру. Это является существенным подтверждением наших продукционных расчетов по сагитте.

Наконец, интересно сопоставить приведенные материалы с результатами опытов по выращиванию *Sagitta hispida* (Reeve, 1968). Несколько особей этого вида удалось вырастить от 5,5 до 9 мм при температуре 21° С. Полученные при этом точки роста, по нашим расчетам, удовлетворительно описываются уравнением Берталанфи при  $l_{\infty} = 9,7$  мм и  $\alpha = 0,010$ . Это означает, что у *S. hispida* дефинитивные размеры намного меньше, но скорость роста существенно выше, чем у *S. setosa* (см. рис. 13).

Как можно видеть из приведенных в данной главе материалов, в настоящее время есть оценки величин удельной продукции более чем для 100 видов пресноводных и морских беспозвоночных из разных групп. Для решения некоторых вопросов теоретического и прикладного аспектов для многих видов необходимы более точные оценки, но и уже полученные данные представляют довольно солидную фактическую основу для поиска количественных закономерных связей между удельной продукцией популяции и иными показателями. Эти материалы позволяют также составить надежное общее представление об уровне продуктивности ряда групп водных животных.

## ЗАКОНОМЕРНОСТИ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ВЕЛИЧИНУ УДЕЛЬНОЙ ПРОДУКЦИИ ПОПУЛЯЦИЙ

В гл. IV и V приведены величины удельной продукции для многих видов водных организмов начиная с инфузорий (и, отчасти, бактерий) и кончая высокоорганизованными животными. Но для ряда видов соответствующие величины должны быть уточнены и исследованы в изменении (сезонные и многолетние изменения  $C$  и т. п.), а некоторые большие таксономические и экологические группы еще совершенно не изучены.

Однако исследование продуктивности, в частности удельной продукции, не может сводиться только к регистрации величин  $C$  у все большего числа видов. Важнейшее значение имеет поиск и анализ закономерностей, определяющих уровень продуктивности различных видов, развитие теории продуктивности. Нужно отметить, что качественная сторона связей между продуктивностью и некоторыми чертами биологии популяций и слагающих их особей раскрыта довольно давно. Известно, что продукция популяции тем выше, чем быстрее растут особи данного вида, в этом плане вполне понятно и направление, в котором влияют изменения температуры среды на продуктивность пойкилотермных животных. Основную задачу при анализе фактических материалов мы видим в поисках и установлении количественных закономерных связей между продуктивностью и различными факторами популяции и среды. Материалов сейчас накоплено достаточно много, чтобы успешно решать вопросы подобного рода.

В данной главе излагаются результаты наших поисков в этом направлении. Обычно мы использовали такой путь исследования: сопоставляя полученные фактические материалы, искали количественные связи между удельной продукцией и интересующими нас параметрами. Если прослеживалась закономерная количественная связь, такое эмпирическое обобщение было основой для поиска объяснений наблюдаемому явлению. Большая роль при этом принадлежит математическому моделированию. Поскольку удельная продукция — расчетная величина, можно без особого труда вычислять величины  $C$  для любых теоретических ситуаций, основываясь на известных биологических закономерностях, касающихся исходных для расчетов величин, и на правдоподобных допущениях. Так стро-

ится модель, количественно связывающая исследуемые показатели. Сопоставление с фактическими данными ведет к уточнению модели и выводов, полученных при ее анализе. Моделирование, таким образом, способствует объяснению зависимостей и «внутреннего механизма» их образования, а также оказывает организующее влияние на биологические исследования, подсказывая узловые вопросы, а иногда и пути их изучения.

### 1. Удельная продукция и возрастная структура популяции

С увеличением возраста животного удельная скорость весового роста, 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 полезно найти достаточно простой показатель, который характеризовал бы возрастную структуру популяции.

Предположив, что показателем возрастной структуры популяции в ряде случаев может служить средний вес особи  $\bar{w}$ , мы на материалах по нескольким представителям зоопланктона Черного и Азовского морей сопоставили суточную удельную продукцию, среднюю для периода 10—15 суток, с соответствующим средним весом особи (Зайка, Маловицкая, 1967). Были отобраны данные для периодов с одинаковой средней температурой воды. Результаты приведены на рис. 14—17. Координаты логарифмические, линии проведены приблизительно. Обнаружилось, что зависимость  $C$  от  $\bar{w}$  вполне определенная, она близка к виду:

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

где  $a$  и  $b$  — коэффициенты.

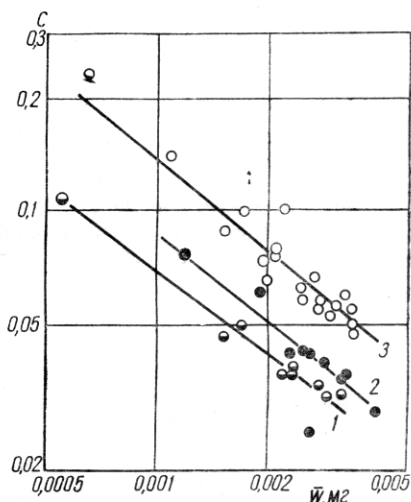


Рис. 14. Соотношение удельной продукции  $C$  и среднего веса особи  $\bar{w}$  у *Acartia clausi* при разных температурах  $^{\circ}\text{C}$ :

1 — 16, 2 — 19, 3 — 23 (координаты логарифмические).

Для *Acartia clausi* (Азовское море) нанесены точки отдельно для трех температур. Можно видеть, что положение линии закономерно меняется с изменением температуры. Это объясняется тем, что с

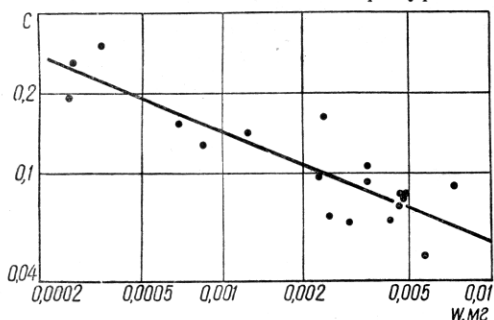


Рис. 15. Соотношение удельной продукции  $C$  и среднего веса особи  $\bar{w}$  у *Gentropages kröyeri* (координаты логарифмические).

ростом температуры увеличивается скорость роста особей.

Таким образом выявлена достаточно простая количественная связь между  $C$  и  $\bar{w}$ . Так как средний вес особи вычисляется крайне просто (делением биомассы на численность), то желательнее дальнейшее изучение возможности использовать  $\bar{w}$  в качестве показателя возрастной струк-

туры и параметра, определенным образом связанного с величиной удельной продукции.

Для объяснения обнаруженного вида 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 достаточно 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); вслед за этими авторами назовем их «популяциями простейшей структуры».

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

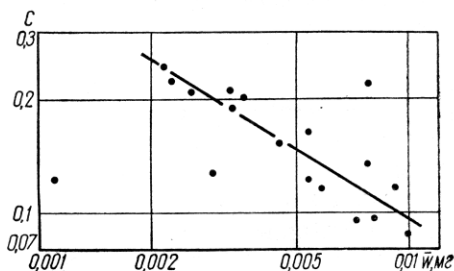


Рис. 16. Соотношение удельной продукции  $C$  и среднего веса особи  $\bar{w}$  у *Calanipeda aquaedulcis* (координаты логарифмические).

растных групп. Можно выделить основные ситуации: 1) преобладание младших возрастов, 2) преобладание старших возрастов.

Рассмотрим сначала удельную продукцию в популяциях простейшей структуры. Поскольку в любой момент такую популяцию можно считать состоящей из одновозрастных особей, то удельная продукция ее совпадает по величине с удельной скоростью роста

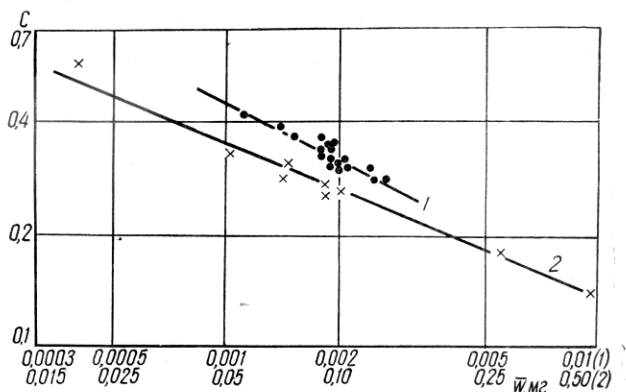


Рис. 17. Соотношение удельной продукции  $C$  и среднего веса особи  $\bar{w}$  у *Oikopleura dioica* (1) и *Sagitta setosa* (2) (координаты логарифмические).

особи данного веса. Если ограничить анализ теми видами, рост которых удовлетворительно описывается теорией роста Берталанфи, то скорость роста особи можно задать уравнением

$$\frac{dw}{dt} = K (w_{\infty}^{1-\alpha} w^{\alpha} - w), \quad (66)$$

где  $w_{\infty}$  — теоретический предел веса при росте в данных условиях,  $\alpha$  и  $K$  — коэффициенты.

Удельная скорость весового роста

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

или, с учетом уравнения (66):

$$q_w = K \left( \frac{w_{\infty}^{1-\alpha}}{w^{1-\alpha}} - 1 \right). \quad (67)$$

Как уже упоминалось, удельная продукция популяции простейшей структуры связана с изменением веса особи такой же зависимостью. По уравнению (67) построена линия, связывающая  $C$  и  $w$  (рис. 18, а), 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 (веса) особей популяции, максимально возможное

значение  $C_0$  достигается при минимальном  $\omega$ . 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.

Если удельная скорость роста особи и равная ей удельная продукция популяции простейшей структуры (при постоянной температуре) являются функцией только веса особи, то в более сложных по структуре популяциях  $C$

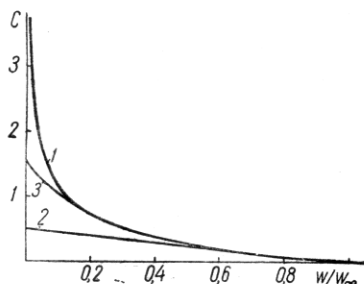


Рис. 18. Зависимость удельной продукции популяции  $C$  от среднего веса особи (выраженного в долях  $w/w_\infty$ ):

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

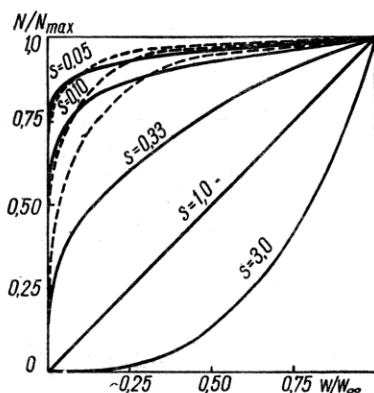


Рис. 19. Функции распределения численности по весам (накопленные численности) для *Oikopleura dioica*.

Сплошные линии — теоретические, пунктирные — фактические.

связано также с функцией распределения численности по весам  $N_{(w)}$  ( $N_{(w)}$  — численность особей, имеющих вес от  $w_0$  до  $w$ ).

Возрастная структура популяций планктонных животных 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 весам можно приближенно передать простой функцией вида

$$N_{(w)} = N \left( \frac{w}{w_{\max}} \right)^s, \quad (68)$$

где  $N$  — общая численность популяции,  $w_{\max}$  — наибольший вес особи в популяции в данный момент (в отличие от  $w_\infty$  — теоретически максимального возможного веса особи для этой популяции).

Перепишем уравнение (68) в виде

$$\frac{N_{(w)}}{N} = \left( \frac{w}{w_{\max}} \right)^s. \quad (68')$$

Очевидно,  $\frac{N(\omega)}{N}$  отражает долю общей численности, приходящуюся на особей весом от  $\omega_0$  до  $\omega$  (или от 0 до  $\omega$ , если начальный вес ничтожно мал по сравнению с весом взрослых животных). В обеих частях уравнения (68') имеем безразмерные величины; появляется возможность сравнения функций распределения численности по весам у разных видов или при различном состоянии одной популяции, независимо от абсолютных значений численностей и весов.

Придавая  $s$  значения от 0 до  $\infty$ , получим семейство кривых, отдельные примеры которых даны на рис. 19.

Значению  $s = 1$  соответствует случай, когда на разные веса приходится одинаковое число особей, при  $s < 1$  в популяции преобладают особи малых весов; при  $s > 1$  — особи больших весов. Естественно, фактические функции распределения численности по весам могут отличаться от модельных, особенно если в популяции отсутствует несколько средних возрастных групп. Но обычно при оценке функции распределения численности по весам планктонологи пользуются весьма обобщенными возрастными группами (например, науплиусы, копепоиды, взрослые). При этом кривые получаются сглаженными и часто близкими к параболам. Для примера приводим кривые распределения численности по весам для черноморской популяции *Oikopleura dioica* в различные периоды лета (см. рис. 19, пунктирные линии). Отметим, что расчет  $C$  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

$$P = \int_0^{\omega_{\max}} \frac{d\omega}{dt} n d\omega, \quad (69)$$

где  $n$  — плотность распределения численности по весам, причем в соответствии с уравнением (68) имеем

$$n = \frac{dN}{d\omega} = \frac{sN}{\omega_{\max}} \left( \frac{\omega}{\omega_{\max}} \right)^{s-1}. \quad (70)$$

Заменяв в уравнении (69)  $\frac{d\omega}{dt}$  и  $n$  в соответствии с уравнениями (66) и (70), получаем после интегрирования

$$P = KN \left( \frac{s}{s+\alpha} \omega_{\infty}^{1-\alpha} \omega_{\max}^{\alpha} - \frac{s}{s+1} \omega_{\max} \right). \quad (69')$$

Биомасса популяции задается выражением

$$B = \int_0^{\omega_{\max}} \omega n d\omega = \frac{s}{s+1} N \omega_{\max}. \quad (71)$$

Тогда

$$C = \frac{P}{B} = K \left[ \frac{s+1}{s+\alpha} \left( \frac{\omega_{\infty}}{\omega_{\max}} \right)^{1-\alpha} - 1 \right]. \quad (72)$$

Средний вес особи популяции  $\bar{\omega}$  в этом случае также можно выразить через  $s$ :

$$\bar{\omega} = \frac{B}{N} = \frac{s}{s+1} \omega_{\max}. \quad (73)$$

Очевидно, что  $0 < \bar{\omega} < \omega_{\max}$  при  $0 < s < \infty$ . Уравнение (72) связывает  $C$  и  $s$ . С помощью уравнения (73) можно  $C$  выразить как функцию от  $\bar{\omega}$  — легко доступного показателя:

$$C = K \left[ \frac{\omega_{\max}}{\alpha \omega_{\max} + (1-\alpha) \bar{\omega}} \left( \frac{\omega_{\infty}}{\omega_{\max}} \right)^{1-\alpha} - 1 \right]. \quad (74)$$

Наконец, для сравнения с поведением  $C_0$  (см. рис. 18) выразим  $\bar{\omega}$  в уравнении (74) в долях  $\omega_{\infty}$ :

$$C = K \left[ \frac{1}{\frac{\alpha \omega_{\max}}{\omega_{\infty}} + (1-\alpha) \frac{\bar{\omega}}{\omega_{\infty}}} \left( \frac{\omega_{\infty}}{\omega_{\max}} \right)^{-\alpha} - 1 \right]. \quad (75)$$

Уравнение (75) дает возможность построить кривые  $C$  по  $\frac{\bar{\omega}}{\omega_{\infty}}$  (см. рис. 18, 2, 3). Здесь, как и для особи (рис. 18, 1), принято  $\alpha = \frac{2}{3}$ .

Кривая 2 рис. 18 построена для случая, когда  $\frac{\omega_{\infty}}{\omega_{\max}} = 1$ , т. е. в популяции представлены особи всех весов от 0 до  $\omega_{\infty}$ . Можно видеть, что кривая  $C$  проходит ниже кривой  $C_0$ , т. е.  $C$  популяции со средним весом особи  $\omega$  всегда ниже, чем для особи веса  $\omega$ ; с уменьшением  $\omega$  удельная продукция  $C$  возрастает медленнее чем  $C_0$ .

Кривая 3 рис. 18 отражает случай, когда  $\frac{\omega_{\infty}}{\omega_{\max}} > 1$ . В таких ситуациях при  $\bar{\omega} = \omega_{\max}$  удельная продукция  $C$  совпадает с  $C_0$  при  $\omega = \omega_{\max}$ . Если популяция в разные периоды имеет возрастную структуру, характеризующуюся не только разными  $s$ , но и разными  $\frac{\omega_{\infty}}{\omega_{\max}}$ , то значения  $C$  должны располагаться в пространстве между кривыми  $C$  (для  $\frac{\omega_{\infty}}{\omega_{\max}} = 1$ ) и  $C_0$ . Разумеется, эти ограничения справедливы при условии сохранения постоянной температуры и выполнения уравнения (68).

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. Подобранные соответствующие материалы по нескольким видам, мы сопоставили их с теоре-

тическими 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  $a_1 \div a_3$  соответствуют кривые  $b_1 \div b_3$ , описывающие изменения  $C$  популяции при условии  $\frac{w_\infty}{w_{\max}} = 1$ . Поскольку фактически в исследованные периоды *O. dioica* и *S. setosa* имели некоторые определенные значения показателей

$\frac{w_\infty}{w_{\max}} > 1$ , то проведены дополнительные кривые ( $b'_1, b'_2 \div b''_2$ ) для соответствующих значений  $\frac{w_\infty}{w_{\max}}$ . Мож-

но видеть на примере этих видов, что вычисленные по фактическим данным значения  $C$ , отложенные по  $w$ , располагаются выше соответствующих теоретических кривых  $C$ , но ниже кривых  $C_0$ . Это объясняется, как показала проверка, отклонением фактических кривых распределения численности по весам от парабол. Можно предположить, что кривые  $C$  при  $\frac{w_\infty}{w_{\max}} = 1$  отражают нижний предел значений  $C$ , особенно при малых значениях  $w$ . На примере *S. setosa* видно, что уменьшение величины  $w$  сопровождается возрастанием отношения  $\frac{w_\infty}{w_{\max}}$ .

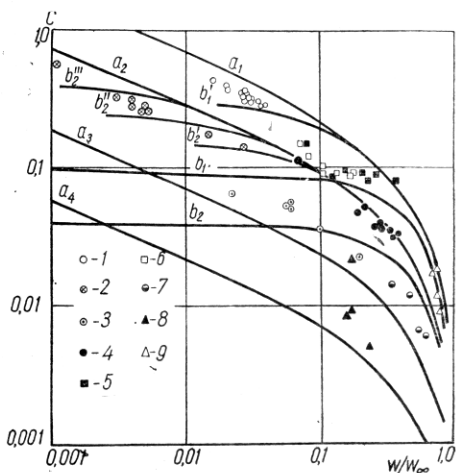


Рис. 20. Зависимость удельной продукции  $C$  от возрастной структуры популяции, выраженной в виде отношения  $w/w_\infty$ :

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

$= 1$ ; линии  $b'_1, b'_2 \div b''_2$  — для случаев  $\frac{w_\infty}{w_{\max}} > 1$ ;

1 — *Oikopleura dioica*, 2 — *Sagitta setosa*, 3 — *Orchestia boitae*, 4 — *Acartia clausi* (Азовское море), 5 — *A. clausi* (Черное море), 6 — *Centropages kroyeri*, 7 — *Arctodiaptomus bacillifer*, 8 — *Acanthodiaptomus denticornis*, 9 — *Daphnia longispina* (Z a i k a, 1968).

Таким образом, зависимость между  $C$  и  $\bar{w}$ , хотя и может быть в некоторых пределах значений  $\bar{w}$  передана уравнением  $\log C = a - b \log \bar{w}$ , в общем случае имеет иной вид, предложенная модель позволяет описать общий вид связи между  $C$  и  $\bar{w}$ . 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 весам 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  $\bar{w}$ . Определив в каждом случае значения  $\frac{w_{\infty}}{w_{\max}}$ , можно было бы попытаться описать рост особей

этих видов и распределение их по весам, подобрав подходящие значения  $K$  и  $s$ , основываясь на расположении точек  $C$  на графике рис. 20.

Анализ предложенной модели, связывающей удельную продукцию популяции со средним весом особи, отражающим 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  $\frac{\bar{w}}{w_{\infty}}$  от 0,1 до 0,001 величина  $C_0$  изменяется менее чем в 10 раз. Независимо от вида функции распределения численности по весам можно предположить, что чем больше представлено в популяции возрастных групп, тем меньше будут колебания величины  $C$  в зависимости от значения  $\bar{w}$ .

В частной ситуации, при выполнении уравнения (68) и при наличии всех возрастных групп  $\left(\frac{w_{\infty}}{w_{\max}} = 1\right)$ , при  $0,001 \leq \frac{\bar{w}}{w_{\infty}} \leq 0,1$  удельная продукция популяции остается практически неизменной.

При увеличении отношения  $\frac{w_{\infty}}{w_{\max}}$  и вообще при упрощениях 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  $\bar{w}$ . 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  $\bar{w}$  аппроксимируется простым уравнением:  $\log C = a - b \log \bar{w}$ .

## 2. Удельная продукция популяций и температура воды

Влияние температуры среды на скорость процессов у пойкилотермных животных общеизвестно. По отношению к удельной продукции популяции анализ температурных воздействий осложняется тем, что необходимо учитывать несколько процессов, каждый из которых по-своему связан с температурой. Действительно, сопоставляя состояние популяции, например в разные месяцы года, мы убеждаемся, что изменяются скорости роста и размножения особей и возрастная структура. Все эти изменения воздействуют на величину суточной удельной продукции популяции, последняя оказывается связанной с температурой через упомянутые выше процессы.

Попытка эмпирического поиска количественной зависимости между температурой воды и удельной продукцией популяции была предпринята нами на материале по двум планктонным копеподам Азовского моря (Заика, Маливицкая, 1967). Кривые роста для этих видов при расчете продукции строили не для всего ряда наблюдавшихся температур, а лишь для нескольких наиболее обычных. В результате все полученные значения оказываются сгруппированными в отношении температуры. На рис. 21 нанесены все полученные нами значения  $C$  для *Calanipeda aquae-dulcis*. Очевидна общая тенденция возрастания  $C$  с повышением температуры. Для каждого из использованных при расчетах значений температуры было найдено среднее арифметическое значение  $C$ . Эти средние значения для двух видов (*Acartia clausi*, *Calanipeda aquae-dulcis*) нанесены на рис. 22. Можно видеть, что в этих случаях зависимость  $C$  от температуры воды имеет вид  $\log C = p + q \log t^\circ$ , где  $p$  и  $q$  — коэффициенты.

Как мы уже указывали, подобные эмпирически установленные зависимости  $C$  от  $t^\circ$  не могут иметь простого объяснения, так как являются результирующими ряда функций. В частности, согласно материалам, изложенным в начале главы, удельная продукция популяции определенным образом связана с возрастной структурой. В упрощенном виде эта связь может быть передана выражением  $\log C = a - b \log \bar{w}$ , в котором показателем возрастной структуры служит средний вес особи  $\bar{w}$ . Известно, что в периоды интенсивного размножения средний вес особи в популяции снижается. Если биология животных такова, что время размножения можно связать с сезонными изменениями температуры среды, то уместно ожидать

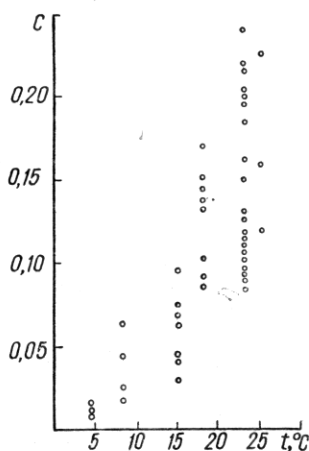


Рис. 21. Связь между удельной продукцией *Calanipeda aquae-dulcis* и температурой воды ( $t$ , °C).

определенного соотношения между средним весом особи и температурой.

На рис. 23 нанесены средние арифметические значения  $\bar{w}$  для *A. clausi* и *C. aquae-dulcis* при различных температурах. Получаем

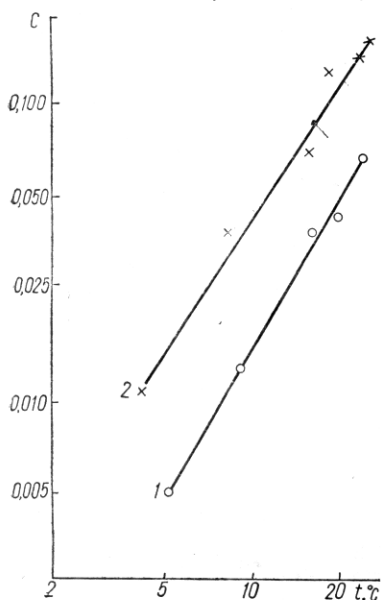


Рис. 22. Связь между средними значениями удельной продукции и температурой воды:

1 — *Acartia*, 2 — *Calanipeda* (координаты логарифмические).

зависимость  $\log \bar{w} = m - n \log t^\circ$ , где  $m$  и  $n$  — коэффициенты. Разумеется, эту зависимость ни в коем случае нельзя считать правилом, но для анализа полученного для данного вида животных соотношения между  $C$  и  $t^\circ$  (см. рис. 22) существенное значение имеет, в частности, конкретная связь между  $\bar{w}$  и  $t^\circ$ .

Величина  $C$  определяется также скоростью роста особей, которая, в свою очередь, зависит от температуры воды. При вычислении  $C$  для обсуждаемых в данном разделе планктонных копепод кривые роста для различных температур получены следующим путем: для *C. aquae-dulcis* было принято, что скорость развития зависит от температуры так, как это наблюдалось в опытах Е. Н. Куделиной (1950), а именно: при  $10^\circ$   $C$  продолжительность развития равна 60 суткам, при  $17^\circ$  — 30, при  $22^\circ$  — 18, при  $26^\circ$  — 12. Приняв, что скорость роста

$\frac{dw}{dt}$  обратно пропорциональна про-

должительности развития, по приведенным данным получим зависимость между  $\frac{dw}{dt}$  и  $t^\circ$ :  $\log \frac{dw}{dt} = d + rt^\circ$ , где  $d$  и  $r$  — коэффициенты.

Для *A. clausi* кривые роста строили с использованием поправочных коэффициентов, полученных по кривой Круга (Винберг, 1956), причем полученные этим путем данные хорошо соответствовали наблюдаемым в Азовском море срокам развития отдельных генераций рачка (Маловицкая, 1967). При этом скорость роста в зависимости от температуры также удовлетворительно описывается уравнением  $\log \frac{dw}{dt} = d + rt^\circ$ .

Ввиду ограниченности материалов мы не пытались построить единую модель, в которую вошли бы частные зависимости отдельных процессов от температуры и которая позволила бы теоретически вывести возможную форму качественной связи  $C$  и  $t^\circ$ . Описанная выше зависимость между  $w$  и  $t^\circ$ , по нашему мнению, не может иметь сколько-нибудь общего значения. Следовательно, необходимы ши-

рокие сведения о характере связи  $\bar{w}$  и  $t^\circ$ , чтобы приступить к построению модели  $C - t^\circ$ . Желательно получить по различным видам материалы, характеризующие изменчивость  $C$  в зависимости от  $t^\circ$ . Это даст возможность проверить, насколько общим является уравнение вида  $\log C = p + q \log t^\circ$ , установленная нами на двух видах копепод. Интересно, что данные Л. М. Сущени (1967) по удель-

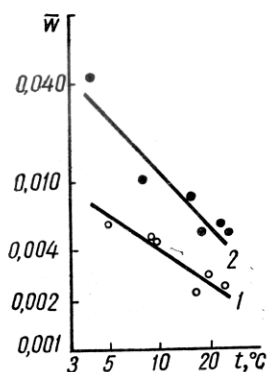


Рис. 23. Связь между средним весом особи  $\bar{w}$  и температурой воды:

1 — *Acartia clausi*, 2 — *Calanipeda aquae-dulcis*.

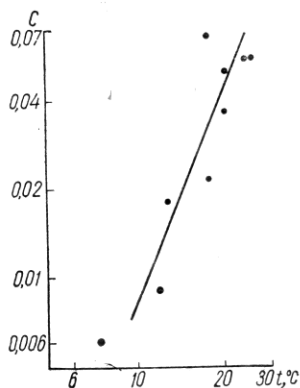


Рис. 24. Связь между удельной продукцией  $C$  *Orchestia bottae* и температурой.

ной продукции популяции амфиподы *Orchestia bottae* показывают тот же вид зависимости  $C$  от  $t^\circ$  (рис. 24).

Изложенное выше свидетельствует о том, что сейчас мы имеем лишь эмпирически установленные для трех видов ракообразных зависимости удельной продукции популяции от температуры среды. Поскольку зависимость скорости роста и скорости развития животных от температуры исследована довольно детально (Винберг, 1968а), основное значение приобретает сбор материалов, которые позволили бы приблизиться к описанию характера изменений возрастной структуры популяций в зависимости от температуры.

### 3. Скорость роста, продолжительность жизни и удельная продукция моллюсков

Анализ продуктивности многих видов водных моллюсков показал, что средняя для года суточная удельная продукция  $C$  тем меньше, чем дольше живут моллюски данной популяции (Заика, 1970б). Соответствующие фактические материалы приведены в гл. V. Настоящий раздел посвящен построению и анализу математической модели,

демонстрирующей, каким образом отношения между скоростью роста особей, максимальной продолжительностью жизни и возрастной структурой популяции определяют величину удельной продукции (Заика, Островская, 1971).

МАТЕМАТИЧЕСКОЕ ВЫРАЖЕНИЕ ВЕЛИЧИН И ПРОЦЕССОВ, ИСПОЛЬЗОВАННЫХ В МОДЕЛИ

**Скорость роста особей.** В литературе есть гораздо больше данных по линейному, чем по весовому росту моллюсков. Поэтому за основу берем линейный рост. Для наших целей нет необходимости анализировать различные возможные способы описания роста. Достаточно выбрать простое уравнение, удовлетворительно описывающее рост моллюсков. Таким является уравнение Берталанфи для линейного затухающего роста:

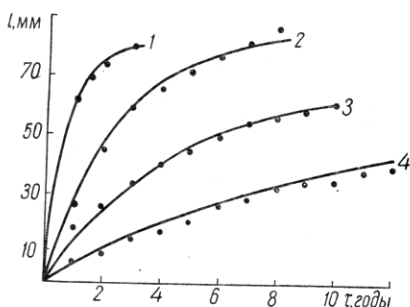


Рис. 25. Линейный рост некоторых моллюсков:

1 — 3 — *Mytilus galloprovincialis* (1 — по О. Я. Славиной, 1965; 2 — по А. И. Иванову, 1967; 3 — по А. Л. Драголи, 1966); 4 — *Mytilus edulis*, по Т. А. Матвеевой, 1948. Точки — фактические данные, линии — теоретические, по уравнению (76).

$$l_{\tau} = l_{\infty}(1 - e^{-\alpha\tau}), \quad (76)$$

где  $l_{\tau}$  — размер (длина, высота и др.) особи в возрасте  $\tau$ ,  $l_{\infty}$  — теоретически предельный размер особи (достигается при  $\tau \rightarrow \infty$ ).

Используя материалы по росту ряда видов водных моллюсков, мы определили приближенно значения параметров уравнения (76). Это дало возможность убедиться, что уравнение (76) пригодно для описания роста в большинстве случаев. Кроме того, были примерно оценены пределы значений различных параметров. Пригодность уравнения (76) иллюстрируется на рис. 25, где изображен рост нескольких видов мидий.

Согласно уравнения (76), кривая роста определяется двумя параметрами:  $\alpha$  и  $l_{\infty}$  (рис. 26).

Удельная скорость линейного роста задается в виде

$$q_l = \frac{dl}{d\tau} \cdot \frac{1}{l}. \quad (77)$$

Сопоставив уравнения (76) и (77), убеждаемся, что  $q_w$  является функцией только одного параметра  $\alpha$ :

$$q_l = \frac{\alpha e^{-\alpha\tau}}{1 - e^{-\alpha\tau}}. \quad (78)$$

Связь линейного и весового роста ясна из соотношения

$$\omega_{\tau} = bl_{\tau}^m, \quad (79)$$

где  $b$  и  $m$  — постоянные, причем значение  $m$  у изученных животных обычно колеблется около 3, для модели примем  $m = 3$ . Тогда по уравнениям (76) и (79) получаем выражение для удельной скорости весового роста ( $q_w$ ):

$$q_w = \frac{dw}{d\tau} \cdot \frac{1}{w} = \frac{3\alpha e^{-\alpha\tau}}{1 - e^{-\alpha\tau}} \quad (80)$$

Очевидно, что  $q_w$ , как и  $q_l$ , однозначно определяется величиной параметра  $\alpha$ . Это обстоятельство имеет важное значение, поскольку при расчетах удельной продукции популяции в уравнения входит только удельная скорость роста, которая, как мы видим, не зависит от абсолютных размеров животных. Заключение довольно неожиданное и нуждается в пояснении. Здесь мы ограничимся указанием, что справедливость сказанного можно проверить, подробно расписав вывод уравнения (88) (см. дальше). Математические выкладки приводят к тому, что  $l_\infty$  сокращается в числителе и знаменателе.

### Продолжительность жизни.

Продолжительность жизни — понятие, употребляемое в разном смысле. Поэтому необходимо конкретно указывать, какое содержание вкладывается в этот термин в том или ином случае. Как и в предыдущих разделах данной работы, имеем в виду максимальную продолжительность жизни особей данной популяции в конкретных условиях существования. Мы исходим из предположения, что максимальный возраст моллюсков, установленный на обширном материале, 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 данного 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».

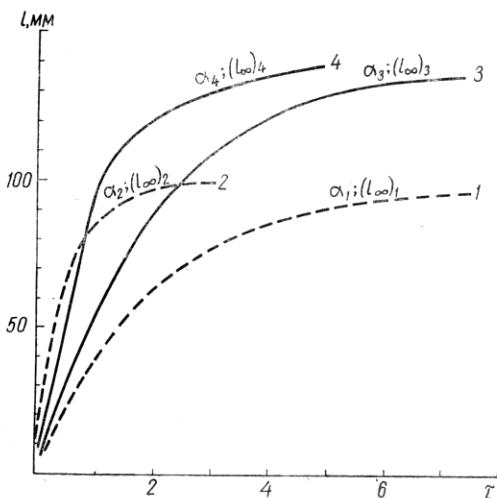


Рис. 26. Кривые линейного роста особи ( $l$  — длина,  $\tau$  — возраст в условных единицах при различных значениях  $\alpha$  и  $l_\infty$ ):

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:  $\alpha_2 > \alpha_4$ ;  $(l_\infty)_2 < (l_\infty)_4$ .

Пусть  $l_m$  — наибольшая фактическая длина особи в популяции,  $T$  — возраст этой особи (максимальная продолжительность жизни). Тогда по уравнению (76)

$$T = -\frac{1}{\alpha} \ln \left( 1 - \frac{l_m}{l_\infty} \right). \quad (81).$$

Для удобства дальнейшего изложения введем обозначение  $\lambda = \frac{l_m}{l_\infty}$ .

Величина  $\lambda$  отражает некоторый «уровень доживания», довольно условный, поскольку имеется в виду отношение фактической максимальной длины к теоретическому пределу, достигаемому лишь при бесконечном времени. Однако, как мы указывали,  $l_\infty$  — один из двух параметров, определяющих вид кривой роста.

Величина  $\lambda$  у разных видов животных совершенно не исследована. Если  $\lambda$  для популяции в данном биотопе является постоянной величиной, тогда, согласно уравнению (81), максимальная продол-

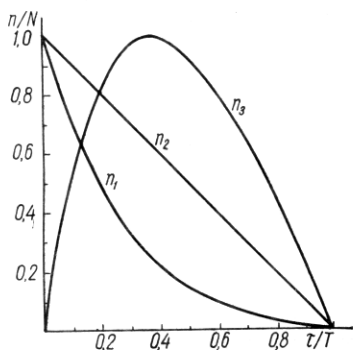


Рис. 27. Кривые распределения численности по возрастам, использованные в модели (объяснение в тексте).

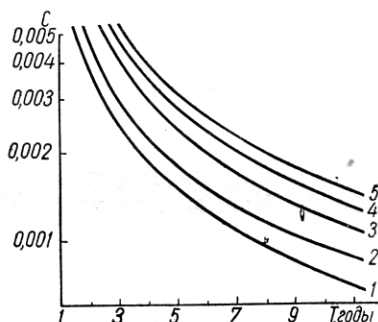


Рис. 28. Теоретический вид зависимости удельной продукции  $C$  моллюсков от их максимальной продолжительности жизни  $T$ :  
 1 —  $n_3$ ;  $\lambda = 0,95$ ; 2 —  $n_2$ ;  $\lambda = 0,95$ ; 3 —  $n_2$ ;  $\lambda = 0,60$ ; 4 —  $n_1$ ;  $\lambda = 0,95$ ; 5 —  $n_1$ ;  $\lambda = 0,60$ .

жительность жизни  $T$  и константа скорости роста  $\alpha$  связаны обратно пропорциональной зависимостью. С другой стороны, сопоставление характера роста и продолжительности жизни разных видов мидий позволяет допустить существование связи между  $\lambda$  и  $\alpha$ : моллюски с более высоким  $\alpha$ , возможно, к концу жизни характеризуются более высокими значениями  $\lambda$ . В этом случае, согласно уравнению (81), продолжительность жизни снижалась бы с увеличением  $\alpha$  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 в природных популяциях моллюсков обычно преобладающими по численности являются не самые младшие возрастные группы. В большинстве кривые распределения численности по возрастам имеют куполообразную форму с куполом в левой части кривой. Следовательно, такие популяции исследователь наблюдает в переходном, а не стационарном режиме. Вероятно, в какой-то мере описанная картина объясняется и недоловом мелких особей.

Для использования в модели были выбраны три гипотетических типа возрастной структуры, описываемые относительно простыми функциями и являющиеся достаточно представительными для множества известных возрастных структур популяций моллюсков. Эти кривые изображены на рис. 27, им соответствуют уравнения:

$$n_1 = N \left( 1 - \frac{\tau}{T} \right) e^{-b \frac{\tau}{T}}, \quad (82)$$

$$n_2 = N \left( 1 - \frac{\tau}{T} \right), \quad (83)$$

$$n_3 = N \left( 1 - \frac{\tau}{T} \right) \left( 1 - e^{-b \frac{\tau}{T}} \right), \quad (84)$$

где  $\frac{\tau}{T}$  — относительный возраст (в долях максимального),  $n$  — численность особей данного относительно 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:

$$C(t) = \frac{P(t)}{B(t)}, \quad (85)$$

$$P(t) = \int_0^T \omega(\tau, t) q_w(\tau, t) n(\tau, t) d\tau, \quad (86)$$

$$B(t) = \int_0^T n(\tau, t) \omega(\tau, t) d\tau. \quad (87)$$

Используя уравнения (76), (79), (80) и (85) — (87), получаем

$$C = \frac{3\alpha \int_0^T e^{-\alpha\tau} (1 - e^{-\alpha\tau})^2 n d\tau}{\int_0^T (1 - e^{-\alpha\tau})^3 n d\tau}. \quad (88)$$

Теперь построение модели окончено. Обратимся к результатам, полученным при решении уравнения (88) для различных  $\alpha$  и избранных нами видах функции  $n(\tau, t)$ . Не выписывая здесь громоздких

формул, полученных из уравнения (88) подстановкой  $n$  согласно уравнениям (82) — (84), укажем, что во всех случаях  $C$  является функцией отношения  $\frac{\alpha}{T}$  (пропорциональна  $\frac{\alpha}{T}$ ). Величина коэффициента пропорциональности зависит от вида функции  $n$  (решения получены при условии  $\lambda = \text{const}$ ).

Поскольку  $C$  обратно пропорциональна  $T$ , то при  $\lambda = \text{const}$  и  $n = \text{const}$ , изменяя  $\alpha$ , получим гиперболу.

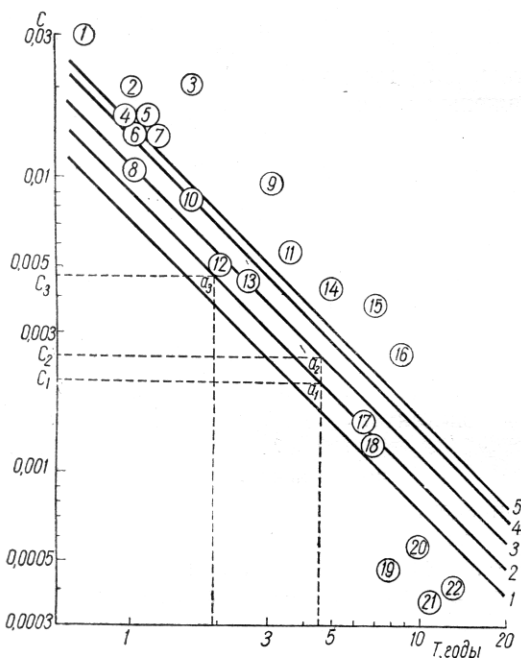


Рис. 29. Теоретические линии зависимости удельной продукции  $C$  от продолжительности жизни  $T$  моллюсков в сопоставлении с фактическими данными (координаты логарифмические, обозначения см. на рис. 28 и рис. 10).

Для различных  $\lambda$  и  $n$  получим семейство гипербол. На рис. 28 изображены кривые  $C$  как функции  $T$  для трех видов  $n$  (уравнения (82) — (84)) и значений  $\alpha$ , равных 0,955; 0,85 и 0,6.

Можно видеть, что при данном значении  $\lambda$  кривая  $C$  располагается выше всего при возрастной структуре типа I (уравнение (82)), ниже — при структуре типа II (уравнение (84)). 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  $\lambda$  при заданной возрастной структуре: линия  $C$  располагается тем выше, чем меньше  $\lambda$  (уменьшение  $\lambda$  приводит к определенному «омоложению» популяции).

Поскольку  $C$  гиперболически связаны с  $T$ , в двойных логарифмических координатах линия  $C$  по  $T$  есть прямая, лежащая под углом  $45^\circ$  к осям (рис. 29). Пользуясь этим графиком, покажем, как связаны величины  $C$ ,  $\alpha$ ,  $T$  и  $\lambda$  при фиксированной возрастной структуре:

1) при  $\lambda = \text{const}$  рост  $\alpha$  приводит к увеличению  $C$  (на рис. 29  $\alpha_3 > \alpha_1$  и  $C_3 > C_1$ ); 2) при  $T = \text{const}$  рост  $\lambda$  приводит к увеличению  $\alpha$ , но при этом  $C$  уменьшается (на рис. 29  $\lambda_2 < \lambda_1$  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 с фактическими данными также полученную в модели теоретическую зависимость  $C$  от  $T$ . На рис. 29 кружками нанесены значения  $C$  против соответствующих  $T$  для 21 вида моллюсков (Заика, 1970б; см. рис. 10). Можно видеть, что как по характеру взаимного расположения, так и по высоте точки достаточно удовлетворительно ложатся в области проверенных нами теоретических кривых. Следовательно, модель правдоподобно описывает фактические данные и объясняет поведение  $C$  в зависимости от  $T$ . Конечно, трудно ожидать, что значения  $C$  для разных видов будут лежать на одной кривой или располагаться строго в полосе, ограниченной проведенными теоретическими линиями, поскольку в природе встречаются больше разновидностей возрастной структуры популяции, да и пределы  $\lambda$ , возможно, в природе шире использованных нами.

#### 4. Пределы удельной продукции популяций различных животных в связи с продолжительностью жизни

При анализе модели, объясняющей эмпирически установленный вид зависимости удельной продукции моллюсков от максимальной продолжительности жизни было установлено, что величина  $C$  при прочих равных условиях гиперболически связана с  $T$ . Кроме того, использованная нами формула для расчета удельной продукции микроорганизмов  $C = \frac{\ln 2}{g}$  также приводит к выводу о гиперболической связи между  $C$  и  $T$ , поскольку время между делениями  $g$  и есть продолжительность жизни особи у микроорганизмов.

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, нанесенные на один график (рис. 30) точки расположились в полосе, общее направление которой отвечает предполагаемой гиперболической зависимости  $C$  от  $T$ . Фактические данные, приведенные на рис. 30 и в табл. 5, представляют собой выборку из материалов, изложенных в гл. V. В соответствии с материалами из гл. IV, на

рис. 30 изображены жирной полосой наиболее обычные значения  $C$  для бактерий и инфузорий. К сожалению, большую часть материалов главы мы использовать не могли, потому что для многих видов не известны величины  $T$ . Помимо материалов по водным беспозвоночным, привлекли также данные по рыбам (Грезе, 1965б). При оценке величины  $T$  для крупных животных (моллюски, рыбы) старались использовать возраст, до которого доживает примерно 5—10% особей одного поколения. Для мелких планктонных животных прихо-

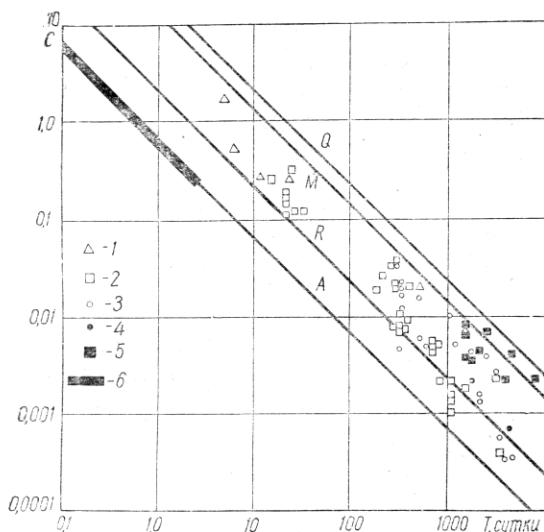


Рис. 30. Пределы возможных значений удельной продукции  $C$  различных животных в зависимости от их максимальной продолжительности жизни  $T$ :

1 — колдоватки, черви; 2 — ракообразные; 3 — моллюски; 4 — иглокожные; 5 — рыбы; 6 — полоса наиболее обычных значений  $C$  и  $T$  для инфузорий.

дилось использовать скудные сведения о максимальной либо средней продолжительности жизни, полученные нередко в лабораторных условиях.

Не только величина  $T$ , но и  $C$  во многих случаях определена довольно приблизительно или для наибольших 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). Впрочем, нам представляется, что для сезонных организмов в целях сравнения нужно использовать именно средние  $C$  для периода их наибольшего развития в биотопе.

В связи с тем, что отдельные точки заслуживают проверки и уточнения, мы обращаем внимание прежде всего на общие тенденции в расположении точек на графике.

Таблица 5

Соотношение суточной удельной продукции и продолжительности жизни у некоторых водных животных

Вид	С	Т
<b>Коловратки и черви</b>		
<i>Asplanchna priodonta</i> . . . . .	0,5	6,5 суток
<i>Brachionus rubens</i> . . . . .	1,5	5 »
<i>Dactylogyrus vastator</i> . . . . .	0,2—0,3	20—25 »
<i>Gyrodactylus elegans</i> . . . . .	0,28	13—14 »
<i>Limnodrilus newaensis</i> . . . . .	0,01—0,04	1,5 года
<i>Harmathoe imbricata</i> . . . . .	0,005—0,01	4 »
<b>Ракообразные</b>		
<i>Daphnia pulex</i> . . . . .	0,21—0,45	20—30 суток
<i>D. longispina</i> . . . . .	0,12	20—25 »
<i>Bosmina coregoni</i> . . . . .	0,10—0,15	27—36 »
<i>B. longirostris</i> . . . . .	0,14—0,15	20—25 »
<i>Chydorus sphaericus</i> . . . . .	0,13—0,20	22 »
<i>Moina rectirostris</i> . . . . .	0,25	15 »
<i>Penilia avirostris</i> . . . . .	0,19	20—25 »
<i>Cyclops</i> sp. . . . .	0,12	25—30 »
<i>C. kolensis</i> . . . . .	0,023	300 »
<i>Epischura baicalensis</i> . . . . .	0,022—0,031	200—250 »
<i>Calanus finmarchicus</i> . . . . .	0,019	300—360 »
<i>Limnocalanus johanseni</i> . . . . .	0,019	180 »
<i>Gammarus lacustris</i> . . . . .	0,0082	1 год
» . . . . .	0,0055	2 года
<i>G. locusta</i> . . . . .	0,017—0,048	250—300 суток
<i>Gammarelus carinatus</i> . . . . .	0,008	370—400 »
<i>Dexamine spinosa</i> . . . . .	0,017—0,020	1 год
<i>Amphithoe vaillanti</i> . . . . .	0,024—0,050	300 суток
<i>Pontoporeia affinis</i> . . . . .	0,0094	400—450 »
» . . . . .	0,0052	800—850 »
<i>Micruropus kluki</i> . . . . .	0,0068	1 год
<i>M. possolskii</i> . . . . .	0,010	1 »
<i>Gmelinoides fasciatus</i> . . . . .	0,0080	1 »
» . . . . .	0,0044	2 года
<i>Pontogammarus robustoides</i> . . . . .	0,018—0,020	400—450 суток
<i>Acanthogammarus grewingki</i> . . . . .	0,0004	10 лет
<i>Balanus balanoides</i> . . . . .	0,0022	8 »
<i>Pandalopsis dispar</i> . . . . .	0,0020	3 года
<i>Pandalus jordani</i> . . . . .	0,0013	3 »
<i>P. borealis</i> . . . . .	0,0010	3 »
<i>P. platyceros</i> . . . . .	0,0017	4 »
<i>P. hypsinotus</i> . . . . .	0,0014	3 »
<i>P. danae</i> . . . . .	0,0020	2,5 »
<b>Моллюски</b>		
<i>Mytilus galloprovincialis</i> . . . . .	0,0025	7—9 лет
<i>Acmaea testudinalis</i> . . . . .	0,0011—0,0013	6—7 »
<i>A. digitalis</i> . . . . .	0,0035	6—8 »
<i>Mytilaster lineatus</i> . . . . .	0,0095	3 года
<i>Cardium edule</i> . . . . .	0,0041	5 лет

Вид	$C$	$T$
<i>Abra ovata</i> . . . . .	0,0049	3—4 года
<i>Rissoa splendida</i> . . . . .	0,011	1 год
<i>Unio picturum</i> . . . . .	0,00035	13 лет
<i>U. tumidus</i> . . . . .	0,00035	11 »
<i>Anodonta anatina</i> . . . . .	0,00054	10 »
<i>Dreissena polymorpha</i> . . . . .	0,0014	6 »
<i>Sphaerium corneum</i> . . . . .	0,0044	300—350 суток
<i>Bithynia tentaculata</i> . . . . .	0,0049	2 года
<i>Adacna vitrea</i> . . . . .	0,016	1 год
<i>Lacuna pallidula</i> . . . . .	0,03	300—350 суток
<i>Margarita helicina</i> . . . . .	0,008—0,020	500—600 »
<i>Spisula elliptica</i> . . . . .	0,020	300—350 »
<i>Psephidia lordi</i> . . . . .	0,003—0,009	1,5 года
Иглокожие		
<i>Amphiodia urtica</i> . . . . .	0,0017—0,0022	5 лет
<i>Cucumaria elongata</i> . . . . .	0,0007	10 »
Рыбы		
Тюлька . . . . .	0,0063	4 года
Хамса . . . . .	0,0037	5 лет
Снеток . . . . .	0,0039	4—5 »
Бычок-кругляк . . . . .	0,0080	4—5 »
Сельдь . . . . .	0,0043	5—7 »
Ряпушка . . . . .	0,0021	11 »
Омуль . . . . .	0,0040	11—14 »
Лещ . . . . .	0,0071	6—8 »
Стерлядь . . . . .	0,0022	20—25 »

Полоса, в которой расположились фактические точки на рис. 30, довольно широка, и можно было бы предположить, что накопление новых материалов приведет к ее расширению, так что в конце концов будет невозможно говорить о гиперболической зависимости  $C$  от  $T$ . Однако ряд теоретических соображений заставляет отказаться от такого предположения. Основываясь на разных исходных предположениях, можно подойти к оценке как верхнего, так и нижнего пределов возможной изменчивости величины  $C$  у животных при любых значениях  $T$ . Оказывается, что эти пределы получаются такими, при которых ширина полученного теоретическим путем канала возможных значений  $C$  (при разных  $T$ ) приблизительно совпадает с шириной канала, в котором располагаются фактические точки, использованные нами.

Ниже последовательно опишем модели, основанные на различных исходных предположениях. При количественной оценке пределов  $C$  старались проявлять максимальную осторожность, так что установленные нами теоретические пределы возможных значений  $C$  скорее всего шире фактических пределов (при данном значении  $T$ ). Это, вероятно, справедливо для всех организмов вообще и заведомо

справедливо 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**

Эта модель, естественно, грубая, поскольку экспоненциальный рост для организмов не характерен. Однако она очень проста и наглядна, что позволяет в дальнейшем ввести поправки, связанные с отличием фактически наблюдаемых типов роста от экспоненциального.

При экспоненциальном росте удельная продукция популяции  $C$  равна удельной скорости весового роста  $q_w$ , которая постоянна, одинакова у всех особей популяции. Следовательно, возрастная структура популяции не имеет никакого значения. Эта модель позволяет охватить все организмы, в частности микроорганизмы. У последних при простом делении надвое вес удваивается за время жизни. Большинство многоклеточных животных за время жизни во много раз увеличивают свой вес против исходного. В общем случае можно конечный вес животного ( $w_m$  — вес, соответствующий продолжительности жизни  $T$ ) выразить в виде произведения начального веса  $w_0$  на множитель  $n$ , показывающий, во сколько раз увеличился вес за время жизни:

$$w_m = n w_0. \quad (89)$$

Поскольку при экспоненциальном росте

$$w_m = w_0 e^{CT}, \quad (90)$$

то уравнения (89) и (90) дают следующее выражение для удельной продукции:

$$C = \frac{\ln n}{T}. \quad (91)$$

Согласно уравнению (90), при любом значении  $n$  величины  $C$  и  $T$  связаны гиперболически. Используя разные значения  $n$ , получим семейство линий, которые отличаются между собой на величину  $\ln n$ . Линия  $C-T$  для микроорганизмов (при  $n = 2$ ), вероятно, представляет собой множество точек, каждая из которых есть нижний предел  $C$  при данном  $T$ , поскольку нам не известны организмы, у которых  $n$  было бы меньше 2 (если они существуют, то можно утверждать, что ситуация  $n < 2$  не характерна).

Таким образом, мы установили нижние предельные значения  $C$  при каждом  $T$ . Соответствующая линия  $A$  изображена на графике (см. рис. 30). Левая часть этой линии характеризует действительные значения  $C$  для микроорганизмов; выделена область значений  $T$  (а следовательно, и  $C$ ), наиболее характерных для бактерий, одноклеточных водорослей и инфузорий. За правой частью линии сохраняется лишь значение теоретического предела, поскольку для

микроорганизмов не характерны очень большие значения  $T$  (порядка 100 суток 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 при этом 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 мы рассчитали как отношение максимального веса особи к весу икринки, исходные для расчетов данные можно найти в сводках и учебниках. Возможно, встречаются и несколько большие величины  $n$ , чем приведенные выше. Мы принимаем, что наибольшие возможные значения  $n$  близки к  $n = 1 \cdot 10^9$ , это сразу же дает нам для каждого  $T$  верхний предел  $C$  по уравнению (91).

Соответствующая линия  $Q$  проведена на рис. 30. 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  $n$  вероятнее ожидать при больших  $T$ , малые  $n$  (соответственно малые  $C$ ) — при малых  $T$ . Последнее утверждение основывается на общих соображениях: для значительного увеличения веса за время жизни требуется, при прочих равных условиях, больше времени.

#### МОДЕЛЬ, ОСНОВАННАЯ НА ДОПУЩЕНИИ О S-ОБРАЗНОМ РОСТЕ ЖИВОТНЫХ

Очевидно, частными моделями этого класса являются использованные нами в предыдущем разделе, при анализе продуктивности моллюсков. Все линии рис. 29 попадают в полосу между линиями  $R$  и  $M$  (см. рис. 30), причем эта область занимает центральную часть канала, очерченного на основе экспоненциальной модели. Линии рис. 29 касаются довольно частных случаев и не позволяют подойти к оценке предельных ситуаций.

Модель, основанная на S-образном росте особей, не дает возможности установить нижний предел значений  $C$  для каждого  $T$ . При S-образном 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 при полевых исследованиях в некоторый момент у многих видов можно столкнуться с ситуацией, когда вся популяция представлена только взрослыми особями, теоретический нижний предел  $C$  при S-образном росте равен нулю, независимо от  $T$ . Однако описанная ситуация не является типичной — популяция не может постоянно состоять только из взрослых особей. Поэтому желательно основываться на возрастной структуре, усредненной для некоторого периода. По-видимому, мож-

но принять, что этот период должен быть по крайней мере не меньше  $T$ . 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 обсуждаемой модели можно подойти к оценке верхнего предела значений  $C$ . Из уравнения (78) для животных с S-образным ростом при  $\tau \rightarrow 0$  получаем  $q_t = \alpha$  (по модулю). Это означает, что параметр  $\alpha$  отражает удельную скорость линейного роста при  $\tau = 0$ . Поскольку по уравнению (80)  $q_w = 3q_t$ , то при  $\tau = 0$  получаем

$$q_w = 3\alpha. \quad (92)$$

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 (92) отражает практически недостижимый предел  $q_w$ . Чтобы перейти от этого предела  $q_w = 3\alpha$  к верхнему пределу  $C$ , рассмотрим опять-таки крайнюю ситуацию, когда популяция состоит (теоретически) только из особей весом  $w = 0$ . В такой ситуации удельная продукция популяции имела бы максимально возможную удельную продукцию:

$$C = 3\alpha. \quad (93)$$

Чтобы вычислить  $\alpha$  для каждого  $T$  по уравнению (81), нужно принять определенную величину  $\lambda$ , причем при данном  $T$  параметр  $\alpha$  тем больше, чем больше  $\lambda$ . Поэтому, проявляя осторожность, возьмем заведомо высокую величину  $\lambda = 0,99$ . Тогда по уравнению (81) получим  $\alpha = \frac{4,6}{T}$  и по уравнению (93) получим  $C = \frac{13,8}{T}$ . Это и есть верхний предел  $C$  для каждого  $T$  исходя из данного варианта модели. Соответствующая линия проведена на графике (линия  $M$ ). Можно видеть, что почти все фактические точки (за исключением трех точек по рыбам) расположены ниже этой линии. Уместно отметить, что на основании предыдущей модели (экспоненциальный рост) при  $n = 10^6$  получаем также  $C = \frac{13,8}{T}$ , т. е. линию  $M$ .

Продолжим сопоставление двух моделей. Рис. 31 иллюстрирует отношения удельной скорости роста особей при экспоненциальном росте  $q_e$  и при S-образном росте  $q_s$  при одинаковых  $w_0$ ,  $w_m$  и  $T$ . 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. 31 имеем  $C_e = C_s$ , это достигается при некотором  $w_e$ . Если в популяции и преобладают (по биомассе) особи весом менее  $w_e$ , то  $C_s > C_e$ .

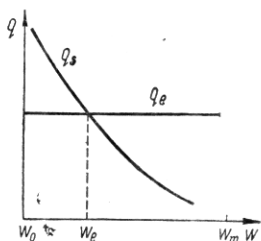


Рис. 31. Схема, иллюстрирующая снижение удельной скорости роста при S-образном росте  $q_s$  и ее постоянство при экспоненциальном росте  $q_e$ .

На рис. 32 приведена кривая, показывающая, какую долю  $w_e$  составляет от  $w_m$  в зависимости от величины  $n$ . (При построении этой кривой принято, что при S-образном росте  $\frac{w_m}{w_\infty} = 0,9$ .) Очевидно, с увеличением  $n$  падает вероятность ситуации  $C_s > C_e$ . Действительно, при  $n = 10^6$  имеем  $C_s > C_e$  только в случае, если основная часть биомассы состоит из особей весом менее  $0,1 w_m$ , что трудно признать типичной ситуацией. Соответственно, при  $n \leq 10$  мала вероятность условия  $C_s < C_e$ .

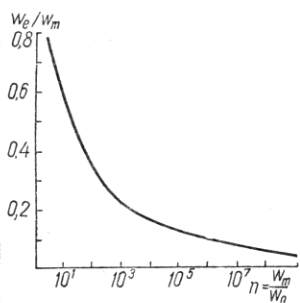


Рис. 32. Кривая, показывающая, как изменяется отношение веса  $w_e$ , при котором  $C_s = C_e$ , к максимальному весу особи в зависимости от величины отношения максимального веса к минимальному  $n$ .

Таким образом, переходя от модели, основанной на экспоненциальном росте особей, к более реальной модели (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  $T$  почти невероятно низкие  $n$ . Аналогичное рассуждение показывает, что 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. III мы показали, что коэффициент естественного увеличения популяции  $r$  может служить минимальной оценкой удельной продукции. Над проблемой естественного увеличения популяции работал ряд зарубежных исследователей. Не станем здесь излагать содержание соответствующих работ, поскольку оно выходит за рамки темы. Кроме того, это направление экологии нашло отражение в ряде сводок (Slobodkin, 1962; Макфедьен, 1965). Суть проблемы сводится к следующему: считается, что численность популяции растет по экспоненциальному закону:

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

где  $r$  — коэффициент естественного увеличения. Задача состоит в определении величины  $r$  у различных популяций, что является весьма трудоемким делом, связано с необходимостью составления «таблиц жизни» популяций, а это невозможно без длительных детальных наблюдений за популяцией.

В этих работах используются также показатели  $R$  (скорость замещения популяции) и  $T'$  (длительность поколения).  $R_0 = 1$  означает, что популяция замещается за время  $T'$ , при этом  $r = 0$ , т. е. популяция не увеличивается в размерах. Для растущей популяции

имеем

$$R_0 = e^{rT'}, \quad (94)$$

отсюда получаем

$$r = \frac{\ln R_0}{T'}. \quad (95)$$

Поскольку скорость замещения  $R_0$  показывает, во сколько раз численность возрастает за время  $T'$ , легко обнаружить, что уравнение

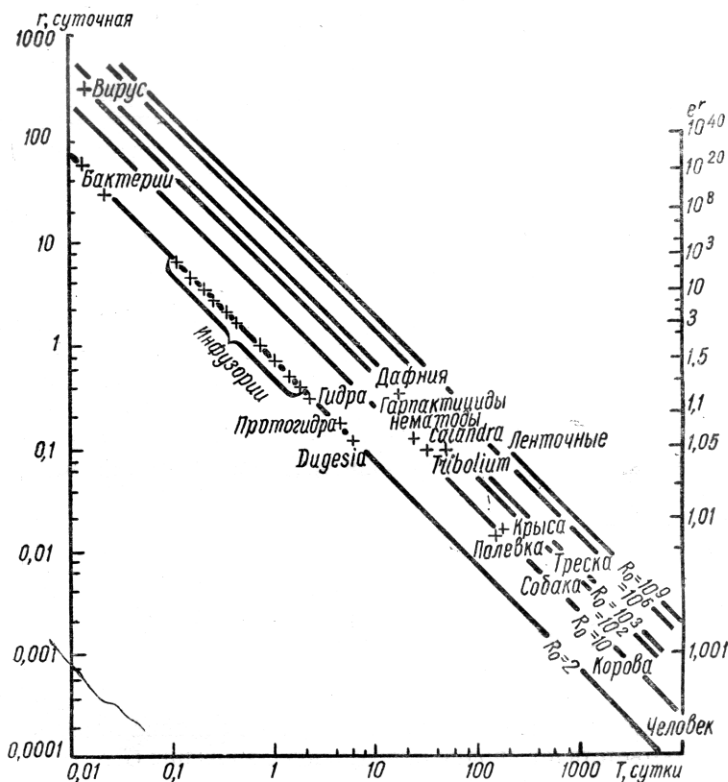


Рис. 33. Взаимосвязь скорости увеличения популяции  $r$ , времени генерации  $T$  и показателя  $R_0 = e^{rT}$  (из Fenchel, 1968):  $r = \frac{\ln R_0}{R_0 e^{rT}}$ .

(95) близко по смыслу к уравнению (91). Различие состоит в том, что вместо экспоненциального роста веса особей здесь анализируется экспоненциальный рост их числа. Но, как мы знаем, такой подход возможен при оценке продуктивности (см. гл. I и III), хотя авторы работ по естественному увеличению популяций о продуктивности не упоминают. Если от численности перейти к биомассе, то  $R_0 \approx n$  и  $T' \approx T$  (отметим, что применительно к многоклеточным животным величины  $T'$  и  $T$  определяются довольно условно, т. е. практически их трудно различить).

Наконец, можно показать, что  $C \approx r$ , если пренебречь величиной смертности. Действительно, в гл. I мы приводили уравнение  $r = b - m$ , где  $b$  — коэффициент размножения и  $m$  — коэффициент элиминации, а также  $C = b$ . Отсюда  $C = r + m$ , при  $r \gg m$  имеем  $C \approx r$ .

Таким образом, величина  $r$  является весьма приблизительной оценкой для  $C$ , но мы считаем необходимым обратить внимание на данную модель, хотя она ничего нового не дает для определения пределов  $C$  по сравнению с первой моделью. В данном случае важно, что совершенно различные, на первый взгляд, области экологии популяций приводят к одинаковым выводам, если результаты, полученные в этих областях, привести к сравнимому виду. Достаточно посмотреть на график, чтобы убедиться, что он практически совпадает с нашим графическим анализом зависимости  $C$  от  $T$ . Этот график впервые дал Смит (Smith, 1954), а затем его воспроизвели в нескольких сводках. Мы взяли рис. 33 из работы Фенчел (Fenchel, 1968), который дополнил данные, собранные Смитом, своими материалами по инфузориям.

Описанные выше модели позволяют прийти к заключению, что вероятными пределами удельной продукции при различных  $T$  являются линии  $A$  и  $Q$ , многие виды, а может быть и большинство их, имеют удельную продукцию в пределах, ограниченных линиями  $R$  и  $M$ . Эти предельные значения  $C$  (по линиям  $A$  и  $Q$ ), а также среднее значение  $\bar{C}$ , ожидаемое при данном  $T$ , приводятся ниже:

$T$ , суток . . . . .	5	15	30	60	100
$\bar{C}$ , пределы . . . . .	0,15—4,0	0,05—1,4	0,025—0,6	0,01—0,3	0,007—0,2
$\bar{C}$ . . . . .	0,8	0,3	0,15	0,07	0,04
$T$ , лет . . . . .	1	3	5	10	
$\bar{C}$ , пределы . . . . .	0,002—0,05	0,0006—0,02	0,0004—0,01	0,0002—0,0001	
$\bar{C}$ . . . . .	0,01	0,003	0,002	0,001	

Для микроорганизмов, размножающихся делением надвое, каждому  $T$  соответствует вполне определенное значение  $C$ , в частности:

$T$ , час . . . . .	1	2	4	8	12	20	40	50	80
$C$ , суточное . . . . .	16,6	8,3	4,1	2,1	1,4	0,83	0,41	0,34	0,22

Характеризуя результаты проведенного анализа зависимости удельной продукции от максимальной продолжительности жизни особей, мы хотим выделить два момента:

1. В теоретическом отношении важно, что к близким результатам относительно пределов  $C$  приводят разные исходные предположения, т. е. различные модели, связывающие  $C$  и  $T$ . 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. Произведенный анализ пределов  $C$  и оценка средних значений  $C$ , ожидаемых при каждом  $T$ , 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.

### 5. Соотношение между удельной продукцией, биомассой популяции и размерами животных

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 необходимой оказывается величина продукции, производимой популяцией на единицу площади или объема биотопа. Мы делаем упор на исследование удельной продукции потому, что считаем это необходимым на данной стадии разработки проблемы продуктивности. Действительно, гидробиологи накопили обширнейшие материалы по биомассам различных видов и групп в самых разнообразных биотопах. Если научимся 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 описываем гипотетические в большинстве своем зависимости. Они не проверены пока специальными исследованиями, но заслуживают обсуждения именно ради того, чтобы в дальнейшем эти вопросы стали 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 было показано, что отношение рациона к весу тела снижается в ходе роста животных разных видов. В последние годы опубликованы исследования по различным видам ракообразных, в которых устанавливается количественная закономерная связь рациона с весом тела (Ипоие, 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. Для исследованных видов получено следующее общее уравнение (для 20° С):

$$R = 0,0746w^{0,80}. \quad (96)$$

Итак, сопоставляя виды, различные по размерам ( $w_1 > w_2$ ), мы можем с достаточным основанием считать, что  $\frac{R_1}{w_1} < \frac{R_2}{w_2}$ .

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:

$$\frac{R_1}{w_1} B_1 = \frac{R_2}{w_2} B_2. \quad (97)$$

Такое положение вполне реально в тех случаях, когда сравниваются достаточно близкие виды, у которых отношение к предлагаемой пище приблизительно одинаковое (виды близки по пищевому спектру).

Но при  $\frac{R_1}{w_1} < \frac{R_2}{w_2}$  согласно уравнению (97) получаем  $B_1 > B_2$ .

Допустим теперь, что у сравниваемых видов одинаков коэффициент усвоения пищи. В описанной выше ситуации это будет означать, что виды ассимилируют одинаковое количество пищи  $A$ . Мы знаем (см. гл. I), что продукция популяции может быть выражена, в частности, следующими уравнениями:

$$P = A - T,$$

$$P = BC,$$

где  $A$  — ассимиляция,  $T$  — траты на обмен,  $C$  — удельная продукция. Следовательно,

$$A = BC + T,$$

а поскольку  $A_1 = A_2$ , то

$$B_1 C_1 + T_1 = B_2 C_2 + T_2. \quad (98)$$

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 (98) нарушается.

Можно допустить, что у крупных животных удельная продукция ниже ( $C_1 < C_2$ ). В частности, если крупные животные в нашем примере живут дольше, то их удельная продукция будет ниже (см. гл. VI). Если при этом допустить, что  $B_1 \leq B_2$ , то равенство (98) нарушается, так как не может быть  $T_1 > T_2$ . Следовательно, при  $C_1 < C_2$  биомасса выше также у крупных животных.

Поскольку основным предметом нашего обсуждения является отношение биомассы и удельной продукции, уместно обратить внимание на некоторые следствия только что 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, поскольку  $P = BC$ . 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. Например, 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. Подчеркнем, что 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 удельной 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 представлению, прекращением роста биомассы при сохранении высокого значения  $C$ .

Таким образом, мы предполагаем, что 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, например, что биомасса планктонных ракообразных изменяется в десять раз, но удельная продукция при этом изменяется лишь в 1,2—2 раза (Заика, Маловицкая, 1967). Приводим таблицу, в которой указаны среднегодовые величины  $B$ ,  $P$  и  $P/B$  (годовая удельная продукция) для трех представителей зоопланктона Азовского моря (табл. 6).

Таблица 6

Изменчивость величин биомассы ( $B$ ,  $мг/м^3$ ), продукции ( $P$ ,  $мг/м^3$ ) и удельной продукции ( $P/B$ ) для трех популяций из Азовского моря (1963—1965 гг.)

<i>Acartia clausi</i>			<i>Calanipeda aquae-dulcis</i>			<i>Centropages kröyeri</i>		
$B$	$P$	$P/B$	$B$	$P$	$P/B$	$B$	$P$	$P/B$
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	17953	31,2	40,9	671,8	16,4
219	3676	16,8	686	14696	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
----	----	-----	----	----	-----	----	----	-----

В табл. 6 величины  $B$  расположены сверху вниз в порядке возрастания. Цифры нижней строки таблицы показывают, во сколько раз максимальное значение данного показателя превышает минимальное. Можно видеть, что биомасса гораздо более изменчива, нежели удельная продукция. В. Н. Грезе и др. (1968) на основе многолетних исследований продуктивности копепоид Черного моря также делают вывод об относительном постоянстве удельной продукции по сравнению с биомассой.

Следует отметить, что в цитированных работах при расчетах  $P$  и  $C$  не учтено возможное влияние условий питания на скорость роста особей. Однако трудно поверить, что под влиянием изменений в кормовой базе удельная продукция этих популяций в исследованные годы могла изменяться в десятки раз.

Таким образом, на изменения условия существования беспозвоночные реагируют прежде всего относительно большими изменениями в биомассе и малыми изменениями в удельной продукции. С другой стороны, у микроорганизмов «механизм управления» ростом биомассы и удельной продукцией таков, что эти величины изменяются приблизительно параллельно (при изменении темпа деления клеток). Поэтому при достижении возможного предела выедания пищи замедление роста биомассы происходит параллельно со сниже-

нием удельной продукции (разумеется, это справедливо только в тех случаях, когда величина биомассы микроорганизмов не регулируется ее потреблением).

Подобное же явление (существенное изменение удельной продукции) может наблюдаться и у одноклеточных, если популяция имеет «простейшую структуру», т. е. состоит из особей одного возраста. Броксен и др. (Brocksen and oth., 1968), приводят материалы по развитию молоди нерки в озерах: при лимитирующем значении пищевого фактора скорость прироста веса рыб тем меньше, чем больше их биомасса. Своеобразие такой популяции очевидно — она не может регулировать нарастание биомассы за счет изменения скорости размножения (вся популяция состоит только из молоди). Растущие особи истощают свою кормовую базу, в результате снижается скорость их роста и удельная продукция.

Следует подчеркнуть, что важное значение имеет пресс хищников как регуляторов биомассы. В тех случаях, когда воздействие хищников сдерживает нарастание биомассы, ослабляется лимитирующее значение пищи. Следовательно, снимаются причины, приводящие к снижению удельной продукции. Пресс хищников, таким образом, приводит к сохранению высокой удельной продукции популяций.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Разработка проблемы продуктивности имеет большую историю, исследования развиваются широким фронтом и охватывают гидробиологические работы различных направлений. Проблема продуктивности разрабатывается применительно к системам различной сложности: исследуется продуктивность видовых популяций, сообществ (фито-, бактерио- и зоопланктон, бентос), биоценозов и экосистем. Подобной же структурой характеризуются исследования продуктивности наземных организмов.

Перечисленные системы находятся в иерархическом подчинении: биоценоз состоит из зависимых сообществ, последние — из видовых популяций. Однако не наблюдается строгой последовательности в изучении продуктивности систем различной сложности, т. е. продуктивность сообществ исследуется параллельно с изучением продуктивности популяций, а не после того, как последние досконально изучены. В то же время очевидно, что состояние знаний о продуктивности популяций непосредственно отражается на уровне представлений о продуктивности более сложных систем. В свою очередь, прогресс в понимании продуктивности популяций определяется развитием исследований, касающихся таких «фундаментальных параметров», как рост особи, плодовитость, возрастная структура популяции и т. д.

Таким образом, проблема продуктивности может быть разделена в соответствии с **объектами исследования**, причем наблюдается определенное своеобразие в постановке и разработке проблемы применительно к биологическим системам разной сложности, что объясняется качественными различиями таких систем. В то же время при исследовании продуктивности разных систем необходимо пройти ряд одинаковых этапов: от логического анализа общих представлений к выбору количественных показателей продуктивности, к выработке методических приемов, экспериментальным или полевым исследованиям, обобщению фактических данных, поискам и объяснению закономерных связей между продуктивностью и различными факторами, наконец, к практическому использованию накопленных сведений. Наличие таких **этапов исследования** позволяет произвести подразделение проблемы в новой плоскости. Легко убе-

даться, что последовательность перечисленных этапов скорее логическая, чем временная, так как нет этапов, принадлежащих всецело прошлому или будущему. Но основные типы систем значительно различаются по глубине разработки тех или иных аспектов проблемы. Есть много весьма приблизительных оценок продуктивности больших сообществ, в то же время имеются довольно точные оценки продукционных показателей для ряда видовых популяций.

Вначале показателями продуктивности считали преимущественно общий уровень развития жизни в биотопе или полуинтуитивные оценки скорости оборота органических веществ. Позже усилилось стремление к точному расчету конкретно очерченных показателей. Показатели общего уровня развития жизни (численность, биомасса и др.) теперь меньше используются для характеристики продуктивности систем, за ними остается роль «исходных данных», служащих основой для оценки собственно продукционных показателей (продукция, удельная продукция, валовая, потенциальная и т. п.).

Накопление материалов по продуктивности различных популяций создало условия для поиска и объяснения закономерных количественных связей между продукционными показателями и «фундаментальными параметрами» популяций.

Проблема продуктивности животных развивается сейчас главным образом на уровне видовых популяций и в меньшей степени затрагивает сообщества. Возможны разные подходы к оценке продукции популяций, причем различия между ними заключаются в характере используемых исходных биологических данных. Избирается такой способ расчета продукции, для которого имеются наиболее надежные исходные данные. Но какой бы способ ни избирался для оценки продукции, всегда есть возможность представить продукцию в виде произведения удельной продукции на биомассу системы. Поскольку исследование биомассы производится почти при любых гидробиологических работах, накоплены весьма обширные данные, которые можно использовать при оценках продукции, если известна удельная продукция. Поэтому изучение удельной продукции приобретает в настоящее время первостепенную важность.

Удельная продукция — гораздо более устойчивый показатель, чем биомасса видовой популяции, она складывается из удельных скоростей весового роста особей. Значит, исследование удельной продукции теснейшим образом связано с исследованиями роста животных и структуры популяций. Мы показали некоторые направления сравнительных исследований скорости весового роста и удельной продукции популяций. Обнаруживается генеральная количественная закономерность, связывающая размеры организмов, их ростовые потенции и продукционные возможности. Удастся установить также наличие зависимости между удельной продукцией и продолжительностью жизни особей. Дальнейшие исследования, более детальные и более точные, позволят уточнить многие детали подобных связей между удельной продукцией и основными морфо-физиологическими показателями животных. Помимо этого

намечается еще одно интересное направление дальнейших исследований: при прочих равных условиях удельную продукцию и биомассу нельзя считать полностью независимыми.

Можно сделать заключение, что для популяций характерна тенденция к сохранению возможно более высокой удельной продукции при сложившемся комплексе условий, а биомасса устанавливается на том уровне, который возможен при данном сочетании удельной продукции и кормовой базы. Таким образом, перспективны исследования связи между удельной продукцией и биомассой, примыкающие к проблеме пищевой обеспеченности популяций.

Следует отметить, что в настоящей работе оценивался уровень продуктивности популяций преимущественно в естественных природных условиях. Переход к прикладному, хозяйственному аспекту проблемы продуктивности ставит ряд иных вопросов, в значительной мере выходящих за рамки экологии. Среди таких вопросов упомянем два: 1) в какой мере искусственное изменение условий жизни животных и направленная селекция способны повлиять на повышение удельной продукции; 2) какова оптимальная стратегия выбора животных для добычи и разведения исходя из соотношения между их размерами, биомассой и удельной продукцией. Эти вопросы, в сущности, далеко не новы, но можно указать на некоторые стороны, имеющие несомненный теоретический интерес.

Сельскохозяйственная практика давно показала, что благоприятные условия для растений и животных, а также селекция существенно повышают урожайность и «хозяйственную» продуктивность. Мы обращаем внимание на вопрос, касающийся соотношения между уровнем продуктивности, достигнутым при культивировании животных, и теоретическими предельными возможностями скорости роста и удельной продукции, обсуждаемыми в данной работе. Поскольку теоретические верхние пределы удельной скорости роста (и удельной продукции) организмов разных размеров и различной продолжительности жизни получены главным образом на материалах естественных популяций, весьма полезно выяснить, какие поправки в эту зависимость вносит деятельность человека. Вполне очевидно, что направленные изменения возрастной структуры стада и улучшение условий роста резко приближают удельную продукцию к потенциально возможной для данного вида. Но выход за теоретический верхний предел, установленный для естественных популяций, возможен лишь при коренной ломке физиологических свойств организмов (скорости роста — для многоклеточных, скорости деления особей — для одноклеточных). Специальная обработка подобных данных и сопоставление их с материалами по естественным популяциям позволят оценить, насколько существенно сумел человек к настоящему времени изменить природу культивируемых организмов и действительно ли перекрыты естественные потенции роста и удельной продукции соответствующих видов.

По-видимому, наибольшие успехи в этом отношении достигнуты при культивировании микроорганизмов.

Второй из упомянутых нами вопросов также не нов, но, возможно, приобретет вскоре большее значение, поскольку человечество в поисках новых пищевых и сырьевых ресурсов заметно расширяет промысел и разведение нетрадиционных видов организмов.

При выборе новых объектов для промысла и разведения из числа возможных, наряду с другими критериями (особенности биохимического состава, вкусовые качества, легкость промысла и т. п.), определенное значение должен приобрести анализ соотношения между удельной продукцией популяции, размерами особей и биомассой, достигаемой на единицу объема или площади биотопа. Очевидно, при этом придется решать задачи оптимального сочетания перечисленных показателей, поскольку направления их изменений у различных видов в известной мере противоположны.

Наконец, необходимо отметить, что использование в производственных работах величин общего прироста веса оправдано лишь на первых этапах, при широких сравнительных исследованиях. При более углубленном анализе продуктивности промысловых и хозяйственно ценных видов используются многочисленные дополнительные показатели, характеризующие продукцию определенных, наиболее важных веществ — мяса, молока, шерсти и т. п.

Подобные прикладные производственные исследования имеют очевидные перспективы развития, но важная роль принадлежит также общей теории продуктивности, которую предстоит разработать в тесной связи с рядом разделов экологии и физиологии животных.

## ЛИТЕРАТУРА

- Аболмасова Г. И. О зависимости величины рациона от веса тела у высших ракообразных.— В кн.: Вопросы морской биологии. «Наукова думка», К., 1969.
- Арабина И. П. Сезонная, годовая динамика и продукция зообентоса озер Нарочь, Мясстро и Баторин. Автореф. канд. дисс. Минск, 1968.
- Афанасьева Э. Л. Сравнение величины продукции *Epischura baicalensis* Sars из озера Байкал, полученной разными методами.— В кн.: Методы определения продукции водных животных. «Высшая школа», Минск, 1968.
- Базикалова А. Я. Некоторые данные по биологии *Acanthogammarus grewingki* (Dyb).— Тр. Байкальск. лимнолог. ст., 14, 1954.
- Бекман М. Ю. Биология *Gammarus lacustris* Sars прибайкальских водоемов.— Тр. Байкальск. лимнолог. ст., 17, 1954.
- Бекман М. Ю. Некоторые закономерности распределения и продуцирования массовых видов зообентоса в Малом море.— Тр. Байкальск. лимнолог. ст., 17, 1959.
- Бекман М. Ю. Экология и продукция *Micrurus possolskii* Sow. и *Gmelinoides fasciatus* Stebb.— Тр. Лимнолог. ин-та СО АН СССР, 2(22), 1, 1962.
- Бекман М. Ю., Меншуткин В. В. Анализ процесса продуцирования у популяций простейшей структуры.— Журн. общ. биол., 25, 3, 1964.
- Богоров В. Г. Первичная продукция океана и ее использование.— Вестн. АН СССР, 9, 1966.
- Богоров В. Г. Продуктивные районы океана.— Природа, 10, 1967а.
- Богоров В. Г. Биологическая трансформация и обмен энергии и вещества в океане.— Океанология, 5, 1967б.
- Богоров В. Г. Вопросы продуктивности океана.— Гидробиол. журн., 3, 5, 1967в.
- Боруцкий Е. В. Динамика биомассы *Chironomus plumosus* профундали Белого озера.— Тр. лимнолог. ст. в Косино, 22, 1939а.
- Боруцкий Е. В. Динамика общей биомассы профундали Белого озера.— Там же. 1939б.
- Брегман Ю. Э. Рост и продукция коловратки *Asplanchna priodonta* в эвтрофном озере Дривяты.— В кн.: Методы определения продукции водных животных. «Высшая школа», Минск, 1968.
- Броцкая В. А., Зенкевич Л. А. Биологическая продуктивность морских водоемов.— Зоол. журн., 15, 1936.
- Быховский Б. Е. Моногенетические сосальщики, их система и филогения. Изд-во АН СССР, М.— Л., 1957.
- Васильева Г. Л. Выращивание *Brachionus rubens* Ehrbg. как корма для личинок рыб.— Гидробиол. журн., 4, 5, 1968.
- Вернадский В. И. Химическое строение биосферы Земли и ее окружения. «Наука», М., 1965.
- Винберг Г. Г. Некоторые общие вопросы продуктивности озер.— Зоол. журн., 15, 4, 1936.

- Винберг Г. Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск, 1956.
- Винберг Г. Г. Энергетический принцип изучения трофических связей и продуктивности экологических систем.— Зоолог. журн., 41, 11, 1962.
- Винберг Г. Г. Биотический баланс вещества и энергии и биологическая продуктивность водоемов.— Гидробиол. журн., 1, 1, 1965.
- Винберг Г. Г. Скорость роста и интенсивность обмена у животных.— Успехи соврем. биол., 6, 1966.
- Винберг Г. Г. Общие закономерности роста животных.— В кн.: Методы определения продукции водных животных. «Высшая школа», Минск, 1968а.
- Винберг Г. Г. Взаимосвязь интенсивности обмена и скорости роста у животных.— В кн.: Биология моря, 15. «Наукова думка», К., 1968б.
- Винберг Г. Г., Печень Г. А., Шушкина Э. А. Продукция планктонных ракообразных в трех озерах разного типа.— Зоолог. журн., 44, 5, 1965.
- Водяницкий В. А. О проблеме биологической продуктивности водоемов в частности Черного моря.— Тр. Севаст. бюст., 8, 1954.
- Воробьев В. П. Мидии Черного моря.— Тр. АзЧерНИРО, 11, 1938.
- Воробьев В. П. Бентос Азовского моря.— Тр. АзЧерНИРО, 13, 1949.
- Гаврилов С. И. Продуктивность зообентоса некоторых промысловых озер Белоруссии. Автореф. канд. дисс. Минск, 1969.
- Галковская Г. А. О продукционных возможностях планктонных коловраток.— Научн. докл. высш. шк., биол. науки, 3, 1963.
- Галковская Г. А. Продукция планктонных коловраток.— В кн.: Методы определения продукции водных животных. Минск, 1968.
- Галковская Г. А., Ляхнович В. П. Продукция прудового зоопланктона.— Гидробиол. журн., 2, 4, 1966.
- Гамбарян М. Е. К методике определения времени генерации микроорганизмов в донных отложениях.— Микробиология, 34, 6, 1965.
- Гейнрих А. К. К продукции копепод в Беринговом море.— ДАН СССР, 111, 1, 1956.
- Грезе В. Н. Продукция *Pontoporeia affinis* и метод ее определения.— Тр. Всесоюз. гидробиол. об-ва, 3, 1951.
- Грезе В. Н. Темп роста и продукционные возможности популяций рыб.— Гидробиол. журн., 1, 2, 1965б.
- Грезе В. Н. Темпы продукции в популяциях пелагических Сорерода Байкала.— В кн.: Круговорот вещества и энергии в озерных водоемах. «Наука» М., 1967а.
- Грезе В. Н. Темп продукции в популяциях гетеротрофных морских организмов.— Вопр. биоокеанограф. «Наукова думка», К., 1967б.
- Грезе В. Н., Балдина Э. П. Динамика популяций и годовая продукция *Acartia clausi* Giesbr. и *Centropages kroyeri* C. в неретической зоне Черного моря.— Тр. Севастоп. биол. ст., 17, 1964.
- Грезе В. Н., Балдина Э. М., Билева О. К. Продукция планктонных копепод в неретической зоне Черного моря.— Океанология, 8, 6, 1968.
- Грезе И. И., Грезе В. Н. Относительная продукция популяций и некоторых амфипод Черного моря.— Зоолог. журн., 48, 3, 1969.
- Грига Р. Е. Развитие некоторых Naupacticoida Черного моря.— Тр. Севаст. биол. ст., 13, 1960.
- Драбкова В. Г. Динамика численности бактерий, время генерации и продукция бактерий в воде оз. Красного (Пуннус-Ярви).— Микробиология, 34, 6, 1965.
- Драголи А. Л. К вопросу о взаимосвязи между вариациями черноморской мидии (*Mytilus galloprovincialis* L a m.).— В кн.: Распределение донных животных в южных морях. «Наукова думка», К., 1966.
- Жданова Г. А. Сравнительная характеристика жизненного цикла и продуктивности *Bosmina longirostris* и *B. coregoni* Vaigd в Киевском водохранилище.— Гидробиол. журн., 5, 1, 1969.

Зайка В. Е. О биологии и продукции аппендикулярий в Черном море.— В кн.: Вопросы морской биологии. «Наукова думка», К., 1966.

Зайка В. Е. Объекты исследования и границы применимости некоторых концепций в синэкологии.— В сб.: Структура и динамика водных сообществ и популяций. «Наукова думка», К., 1967а.

Зайка В. Е. О методах расчета продукции бактерий.— Океанология, 7, 3, 1967б.

[Зайка В. Е.] Zайка V. E. Age-structure dependence of the «specific production» in zooplankton populations.— Mar. biology, 1, 311, 1968.

Зайка В. Е. О продукции аппендикулярий и сагитт в неретической зоне Черного моря.— В кн.: Продукционно-биологические процессы в планктоне южных морей. «Наукова думка», К., 1969а.

Зайка В. Е. Результаты изучения планктонных инфузорий Средиземного моря.— В кн.: Экспедиционные исследования в Средиземном море в 1968 г. «Наукова думка», К., 1969б.

Зайка В. Е. Скорости размножения инфузорий.— В кн.: Продукция и пищевые связи в сообществах планктонных организмов. «Наукова думка», К., 1970а.

Зайка В. Е. Зависимость продуктивности водных моллюсков от продолжительности жизни.— Океанология, 10, 4, 1970б.

[Зайка В. Е.] Zайка V. E. Rapports entre la productivité des *Mollusques aquatiques* et la durée de leur vie.— Cahiers de Biologie marine, 11, 99, 1970в.

Зайка В. Е. Соотношение максимальных удельных скоростей роста теплокровных животных.— Зоолог. журн., 49, 2, 1970г.

Зайка В. Е. Удельная продукция водных беспозвоночных животных.— Докт. дисс. М., 1970д.

Зайка В. Е., Аверина Т. Ю. Численность инфузорий в планктоне Севастопольской бухты Черного моря.— Океанология, 8, 6, 1968.

Зайка В. Е., Аверина Т. Ю. О темпах деления некоторых видов черноморских инфузорий. В печати.

Зайка В. Е., Андрущенко А. А. Зависимость удельной продукции от возрастной структуры популяции зоопланктона.— Журн. общ. биол., 30, 3, 1969.

Зайка В. Е., Макарова Н. П. «Параболический рост» и коэффициент использования усвоенной пищи на рост.— В кн.: Вопросы морской биологии. «Наукова думка», К., 1969.

Зайка В. Е., Макарова Н. А. Теоретический анализ продукционного процесса в бактериопланктоне.— В кн.: Продукция и пищевые связи в сообществах планктонных организмов. «Наукова думка», К., 1970.

Зайка В. Е., Макарова Н. П. Биологический смысл параметров уравнения роста Бергаланфи.— ДАН СССР, 199, 1971а.

Зайка В. Е., Макарова Н. П. О возможном единстве ростовых потенциалов организмов.— Зоолог. журн., 50, 3, 1971б.

Зайка В. Е., Маловицкая Л. М. Характеристика изменчивости удельной продуктивности у некоторых зоопланктонных популяций.— В кн.: Структура и динамика водных сообществ и популяций. «Наукова думка», К., 1967.

Зайка В. Е., Павлова Е. В., Ковалев А. В. Питание планктонных ракообразных Средиземного моря.— В кн.: Экспедиционные исследования в Средиземном море в 1968 г. «Наукова думка», К., 1969.

Зайка В. Е., Павловская Т. В. Питание морских инфузорий одноклеточными водорослями.— В кн.: Продукция и пищевые связи в сообществах организмов. «Наукова думка», К., 1970.

Зайка В. Е., Островская Н. А. Скорость роста, продолжительность жизни и удельная продукция моллюсков.— Журн. общ. биол., 32, 3, 1971.

Зенкевич Л. А. Материалы по питанию рыб Баренцова моря.— Докл. первой сессии Океаногр. ин-та, 4, 1931.

Зенкевич Л. А. Производительность морских водоемов СССР.— Тр. фаунист. конф. ЗИН, секц. гидробиол. Л., 1934.

Зенкевич Л. А. Фауна и биологическая продуктивность моря, 1, 1947.

- Зенкевич Л. А. Фауна и биологическая продуктивность моря, 2, 1951.
- Иванов А. И. Распределение и запасы мидий в Черном море.— В кн.: Биология, техника промысла и переработка мидий. ВНИРО, ОНТИ, М., 1965.
- Иванов А. И. Рост черноморских мидий (*Mytilus galloprovincialis* Lam.) на Одесской банке.— Гидробиол. журн., 3, 2, 1967.
- Иванов А. И. Мидии (*Mytilus galloprovincialis* Lam.) Черного моря и перспективы их промысла. Автореф. канд. дисс. Одесса, 1968.
- Иванов М. В. Метод определения продукции бактериальной биомассы в водоеме.— Микробиология, 24, 1, 1955.
- Ивлев В. С. Биологическая продуктивность водоемов.— Усп. современ. биол., 19, 1945.
- Ивлев В. С. Гетеротрофная область продукционного процесса.— Тр. Сев.-вост. биол. ст., 15, 1964.
- Ивлева И. В. Рост и размножение горшечного червя (*Enchytraeus albidus* Hopler) — Зоол. журн., 32, 3, 1953.
- Иерусалимский Н. Д. Азотное и витаминное питание микробов. Изд.-во АН СССР, М.—Л., 1949.
- Иерусалимский Н. Д. Вычисление скорости роста водных микроорганизмов на стеклах обрастания.— Микробиология, 33, 5, 1954.
- Иерусалимский Н. Д. Основы физиологии микробов. Изд.-во АН СССР, М., 1963.
- Иоффе Ц. И., Максимова Л. П. Биология некоторых ракообразных, перспективных для акклиматизации в водохранилищах.— Изв. ГосНИОРХ, 67, 1968.
- Камшилов М. М. Продукция *Calanus finmarchicus* (Gunner) в прибрежной зоне Восточного Мурмана.— Тр. Мурман. морск. биол. ст., 4, 1958.
- Карзинкин Г. С. Основы биологической продуктивности водоемов. «Пищепром», М., 1952.
- Кирпиченко М. Я. Фенология, динамика численности и рост личинок дрейссены в Куйбышевском водохранилище.— В кн.: Биология дрейссены и борьба с ней. «Наука», М.—Л., 1964.
- Кожова О. М. Бактериопланктон Иркутского водохранилища в первые после заполнения годы (1957—1960).— Тр. Лимнол. ин-та СО АН СССР, 11(31), 1964.
- Кондратьева Т. М. О продукции фитопланктона в Средиземном море.— В кн.: Основные черты геологического строения, гидрологического режима и биологии Средиземного моря. «Наука», М., 1965.
- Кондратьева Т. М. О суточной продукции фитопланктона в Черном море.— В кн.: Биологические исследования Черного моря и его промысловых ресурсов. «Наука», М., 1968.
- Константинов А. С. К методике определения продукции кормовых для рыб животных.— Научн. докл. высш. шк., серия биол., 4, 1960.
- Крашенинникова С. А. Микробиологическая характеристика Горьковского водохранилища во второй год его существования.— Тр. Ин-та биол. водохранилища, 3(6), 1960.
- Крючкова Н. М. Использование пищи на рост *Moina rectirostris* Leudig.— Зоолог. журн., 46, 7, 1967.
- Куделина Е. Н. Влияние температуры на размножение, развитие и плодовитость калянипеды.— Тр. Касп. филиала ВНИРО, 2, 1950.
- Кузнецов В. В. Биология и биологический цикл *Lacuna pallidula* Da Costa в Баренцовом море.— В кн.: Памяти акад. Зернова. Изд.-во АН СССР, М.—Л., 1948а.
- Кузнецов В. В. Биоэкологическая характеристика массовых видов морских беспозвоночных.— Изв. АН СССР, серия биол., 5, 1948б.
- Кузнецов В. В. Белое море и биологические особенности его фауны и флоры. Изд.-во АН СССР, М.—Л., 1960.
- Кузнецов С. И., Романенко В. И. Микробиологическое изучение внутренних водоемов (лабораторное руководство). Изд.-во АН СССР, М.—Л., 1963.

Кузьменко К. Н. Жизненный цикл и продукция *Pontoporeia affinis* Lindstr. в оз. Красном (Карельский перешеек).— Гидробиол. журн., 5, 4, 1969.

Ланская Л. А. Темп и условия деления морских планктонных водорослей в культурах.— В кн.: Первичная продукция морей и внутренних вод. Минск, 1961.

Лебедева М. Н. Рост, размножение и продукция *Daphnia longispina* в Учинском водохранилище.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 68, 5, 1963.

Ляхов С. М., Михеев В. П. Распределение и количество дрейссены в Куйбышевском водохранилище на седьмом году его существования.— В сб.: Биология дрейссены и борьба с ней. «Наука», М.— Л., 1964.

Макавеева Е. В. Биоценоз *Cystoseira barbata* прибрежного участка Черного моря.— Тр. Севаст. биол. ст., 12, 1959а.

Макавеева Е. В. Динамика численности и биомассы *Rissoa splendida* Eichw. прибрежного участка Крыма.— Тр. Севаст. биол. ст., 11, 1959б.

Макавеева Е. В. Мелкие черви, ракообразные и морские клещи биоценоза цистозир.— Тр. Севаст. биол. ст., 14, 1961.

Максимова Л. П. Биология мюш и коловраток и их разведение в качестве живых кормов для личинок сиговых рыб.— Изв. ГосНИОРХ, 67, 1968.

Макфедьен Э. Экология животных. «Мир», М., 1965.

Маловицкая Л. М. Динамика популяций основных представителей зоопланктона Азовского моря.— В кн.: Биология и распределение планктона южных морей. «Наука», М., 1967.

Маркосян А. К. Биология гаммарусов озера Севан.— Тр. Севанск. гидробиол. ст., 10, 1948.

Матвеева Т. А. Биология *Mytilus edulis* L. Восточного Мурман.— Тр. Мурман. биол. ст., 1, 1948.

Матвеева Т. А. Биология и биологический цикл *Acmaea testudinalis* в районе Восточного Мурман.— Тр. Мурман. биол. ст., 2, 1955.

Методы определения продукции водных животных. Ред. Г. Г. Винберг. «Высшая школа», Минск, 1968.

Мионов Г. Н. Питание планктонных хищников.— В кн.: Биология и распределение планктона южных морей. «Наука», М., 1967.

Мионов Г. Н. О линейном и весовом росте черноморской *Sagitta setosa* Müll.— В кн.: Биология моря, 20. «Наукова думка», К., 1970.

Мордухай-Болтовская Э. Д. Материалы по биологии инфузорий Рыбинского водохранилища.— Тр. Ин-та биол. внутр. вод., 8 (13), 1965.

Морозова-Водяницкая Н. В., Ланская Л. А. Темп и условия деления морских диатомовых водорослей в культурах.— Тр. Севаст. биол. ст., 12, 1959.

Новожилова М. И. Динамика численности и биомассы бактерий в водной толще Рыбинского водохранилища.— Микробиология, 24, 6, 1955.

Новожилова М. И. Время генерации бактерий и продукции бактериальной биомассы в воде Рыбинского водохранилища.— Микробиология, 26, 2, 1957.

Одум Е. Экология. «Просвещение», М., 1968.

Осадчих В. Ф., Яблонская Е. А. О продукции некоторых видов северокаспийского бентоса.— В кн.: Методы определения продукции водных животных. Минск, 1968.

Павлова Е. В. Цикл развития и некоторые данные по росту *Penilia avirostris* Dana в Севастопольской бухте.— Тр. Севаст. биол. ст., 11, 1959.

Павловская Т. В. Экспериментальное исследование питания некоторых видов инфузорий Черного моря.— Успехи протозоол. «Наука», Л., 1969.

Петипа Т. Г. О среднем весе основных форм зоопланктона Черного моря.— Тр. Севаст. биол. ст., 9, 1956.

Петипа Т. Г. Соотношение между приростом, энергетическим обменом и рационами у *Acartia clausi* Giesbrg.— В кн.: Физиология морских животных. «Наука», М., 1966а.

Петипа Т. С. Об энергетическом балансе у *Calanus helgolandicus* (Clas) в Черном море.— Там же, 1966б.

Петипа Т. С. Об эффективности использования энергии в пелагических экосистемах Черного моря.— В кн.: Структура и динамика водных сообществ и популяций. «Наукова думка», К., 1967.

Петрова М. А. Продукция планктонных ракообразных в Горьковском водохранилище.— Гидробиол. журн., 3, 6, 1967.

Петрусевич К. Основные понятия в исследовании вторичной продукции.— Журн. общ. биол., 28, 1, 1967.

Печень Г. А. Продукция ветвистоусых ракообразных озерного зоопланктона.— Гидробиол. журн, 1, 4, 1965.

Печень Г. А., Шушкина Э. А. Продукция планктонных ракообразных в озерах разного типа.— Тр. 10-й конф. по внутр. водоемам Прибалтики. Минск, 1964.

Пидгайко М. Л. Расчет биопродукции некоторых ветвистоусых ракообразных.— В кн.: Вопр. гидробиол. «Наука», М., 1965.

Пидгайко М. Л. Потенциальная продукция.— В кн.: Методы определения продукции водных животных. Минск, 1968.

Поддубная Т. Л. Жизненный цикл и темпы роста неевского лимнодрила (*Limnodrilus newaensis* Mich., Oligochaeta, Tubificidae).— Тр. Ин-та биол. водохранилищ, 5, 8, 1963.

Родина А. Г. Методы водной микробиологии. Практическое руководство. «Наука», М.— Л., 1965.

Романова А. П., Зонов А. И. К определению продукции бактериальной массы в водоемах.— ДАН СССР, 158, 1, 1964.

Салманов М. А. Динамика численности бактерий в водной толще Куйбышевского водохранилища.— Тр. Ин-та биол. водохранилищ, 2(5), 1959.

Славина О. Я. Рост мидий в Севастопольской бухте.— В кн.: Бентос. «Наукова думка», К., 1965.

Соколова Н. Ю. Продукция хирономид Учинского водохранилища.— В кн.: Методы определения продукции водных животных. Минск, 1968.

Сорокин Ю. И. Некоторые итоги изучения трофической роли бактерий в водоемах.— Гидробиол. журн., 3, 5, 1967.

Стрельцов В. Е. Закономерности постэмбрионального роста многощетинкового червя *Harmathoe imbricata* (Polychaeta, Eteimantia) на литорали южной части Баренцова моря.— ДАН СССР, 169, 6, 1966.

Сушения Л. М. Продукция и годовой поток энергии в популяции *Orchestia bottae* M.-Edw. (Amphipoda — Talitroidea).— В кн.: Структура и динамика водных сообществ и популяций. «Наукова думка», К., 1967.

Сушения Л. М., Хмелева Н. Н. Потребление пищи как функция веса тела у ракообразных.— ДАН СССР, 176, 67, 1967.

Тен В. С. Метод расчета продукции фитопланктона.— Тр. Севаст. биол. ст., 15, 1964.

Тен В. С., Зайка В. Е. Основные параметры продукционного процесса в популяциях водных беспозвоночных.— В кн.: Биология и распределение планктона южных морей. «Наука», М., 1967.

Финенко В. З. Первичная продукция в Черном, Азовском морях и тропической части Атлантического океана. Канд. дисс. Минск, 1965.

Хайлов К. М. Элементы экологического метаболизма в прибрежной зоне моря. Автореф. докт. дисс. М., 1969.

Хмелева Н. Н. Затраты энергии на дыхание, рост и размножение у *Artemia salina* L.— В кн.: Биология моря, 15, «Наукова думка», К., 1968.

Цихон-Луканина Е. А. Питание и рост пресноводных брюхоногих моллюсков.— Тр. Ин-та биол. внутр. вод, 9, 1965а.

Цихон-Луканина Е. А. Жизненные циклы, изменение численности и биомассы некоторых брюхоногих моллюсков в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища летом 1962 г.— Тр. Ин-та биол. внутр. вод, 8, 1965б.

Чмыр В. Д. Радиоуглеродный метод определения продукции зоопланктона в естественной популяции.— ДАН СССР, 173, 1967.

Шпет Г. И. О зависимости между размерами, занимаемым пространством и био-

- продуктивностью некоторых водных организмов.— Журн. общ. биол., 23, 4, 1962.
- Шпет Г. И. О методах сравнения продуктивности водных животных.— Тр. 10-й научн. конф. по внутр. водоемам Прибалтики. Минск, 1964.
- Шпет Г. И. К сравнительной продуктивности водных (и других) животных.— Журн. общ. биол. 26, 2 1965.
- Шпет Г. И. Биологическая продуктивность рыб и других животных. «Урожай», К., 1968.
- Шушкина Э. А. Соотношение продукции и биомассы зоопланктона озер.— Гидробиол. журн., 2, 1, 1966.
- Шушкина Э. А. Расчет продукции копепоид на основе закономерностей обмена и коэффициента использования усвоенной пищи на рост.— Океанология, 8, 1, 1968.
- Шушкина Э. А., Сорокин Ю. И. К методике определения продукции зоопланктона радиоуглеродным методом.— Океанология, 9, 4, 1969.
- Щербаков А. П. Продуктивность зоопланктона Глубокого озера 3. Планктонные простейшие.— Тр. Всесоюзн. гидробиол. об-ва, 13, 1963.
- Щербаков А. П. Озеро Глубокое. «Наука», М., 1967.
- Эггерт М. Б. Сезонные изменения фауны инфузорий в планктоне Селенгинского района Байкала.— Гидробиол. журн., 3, 3, 1967.
- Эггерт М. Б. Экология и численность Holotricha и Peritricha Селенгинского района Байкала.— Гидробиол. журн., 3, 3, 1968.
- Яблонская Е. А. Опыт применения метода Е. В. Боруцкого для определения продукции хирономид.— В кн.: Методы определения продукции водных животных. Минск, 1968.
- Adolph E. F. The regulation of adult body size in the Protozoan Colpoda.— J. Exptl. Zool., 53, 2, 1929.
- Alm G. Die quantitative Untersuchung der Bodenfauna und Flora in ihrer Bedeutung für die theor. und angew. Limnologie.— J. Verh. d. Int. Ver. f. Theor. u. angew. Limnol., 1924.
- Baitsell G. A. Experiments on the reproduction of the hypotrichous infusoria.— J. Exptl. Zool., 13, 1, 1912.
- Baitsell G. A. Experiments on the reproduction of the hypotrichous infusoria, 2.— J. Exptl. Zool., 16, 2, 1914.
- Bary B. M. Notes on ecology, distribution and systematics of pelagic Tunicata from New Zealand.— Pacific Sci., 14, 2, 1960.
- Beers Ch. D. On the possibility of indefinite reproduction in the ciliate Didinium without conjugation or endomixes.— Amer. Naturalist, 63, 125, 1929.
- Beers J. R., Stewart G. L. Micro-zooplankton in the euphotic zone at five locations across the California Current.— J. Fish. res. bd. Canada, 24, 10, 1967.
- Bertalanffy L. von. A quantitative theory of organic growth.— Human Biology., 10, 2, 1938.
- Borror A. C. Morphology and ecology of the benthic ciliated Protozoa of Alligator Harbor, Florida.— Arch. Protistenk., 106, 4, 1963.
- Boysen-Yensen P. Valiation of the Limfjord, I.— Rep. Dan. biol. sta., 26, 1919.
- Brocksen R. W., Davis G. E., Warren Ch. E. The analysis of trophic processes on the basis of density-dependent functions.— Symp. mar. food chains, Denmark, contrib., n. 30, 1968.
- Butler T. H. Growth, reproduction and distribution of Pandalid Shrimps in British Columbia.— J. Fish. res. bd. Canada, 21, 6, 1964.
- Calkins G. N. Uroleptus mobilis Engels.— J. Exptl. Zool., 29, 2, 1919.
- Cohen B. M. On the inheritance of body form and of certain other characteristics, in the conjugation of Euplotes patella.— Genetics, 19, 40, 1934.
- Gomita G. W. A study of a calanoid copepod population in an arctic lake.— Ecology, 37, 3, 1956.
- Cooper N. E. Dynamics and production of a natural population of a freshwater amphipod, Hyalella szteca.— Ecol. Monogr., 35, 1965.
- Clarke G. L., Edmondson W. T., Ricker W. E. Mathematical formulation of biological productivity.— Ecol. morogr. 16, (4), 1946.

- Davis C. G. On questions of production and produktivity in ecology.— Arch. Hydrobiol., 52, 2, 1963.
- Demoll R. Betrachtungen über Produktionsberechnungen.— Archiv. f. Hydrobiol., 18, 3, 1927.
- Edmondson W. T. Reproductive rates of rotifers in natural populations.— Mem. Ist. Ital. Hydrobiol., 12, 1960.
- Faure-Fremiet E. Growth and differentiation of the colonies of *Zoothamnium alternans* (Clap. et Lachm.).— Biol. Bull., 58, 28, 1930.
- Faure-Fremiet E. Le rythme de marée du *Strombidium oculatum* Gruber.— Biol. Bull., 82, 3, 1948a.
- Faure-Fremiet E. The ecology of some infusorian communities of intertidal pool.— J. anim. ecol., 17, 2, 1948b.
- Fenaux R. Ecologie et biologie des Appendiculaires méditerranéens.— Vie et Milieu, Suppl., 16, 1963.
- Fenchel T. The ecology of marine microbenthos, 1.— Ophelia, 4, 2, 1967.
- Fenchel T. The ecology of marine microbenthos, 111.— Ophelia, 5, 1, 1968.
- Finenko Z. Z., Zaika V. E. Particulate organic matter and its role in the productivity of the sea.— Symp Mar. Food Chains, Denmark, 1968.
- Fish J. D. The biology of *Cucumaria elongata* (Echinodermata: Holoturi-  
oidea).— J. Mar. Biol. Ass. U. K., 47, 1, 1967.
- Ford E. On the growth of some Lamellibraches in relation to food-supply of fishes.— J. Mar. Biol. Ass. U. K., 13, 3, 1925.
- Frank P. W. The biodemography of an intertidal snail population.— Ecology, 46, 6, 1965.
- Greenleaf W. E. The influence of volume of culture medium and cell proximity on the rate of reproduction of infusoria.— J. Exptl. Zool., 46, 2, 1926.
- Grøntved J. Preliminary report on the productivity of microbenthos and phytoplankton in the Danish Wadden Sea.— Meddel. Danmarks Fisk. Havund. N. S., 3, 12, 1962.
- Hall D. An experimental approach to the dynamics of a natural population of *Daphnia mendotae*.— Ecology, 45, 5, 1964.
- Hensen V. Über die Bestimmung des Plankton's oder des im Meere treibenden Materials an Pflanzen und Tieren.— V. Bericht d. Komm. z. wiss. Unters. d. Deutschen Meere. Kiel., 12—16, 1887.
- Hetherington A. The constant culture of *Stentor coerulesus*.— Arch. Protistenk., 76, 118, 1932.
- Hetherington A. The role of bacteria in the growth of *Colpidium colpoda*.— Physiol. Zool., 7, 4, 1934.
- Hetherington A. The precise control of growth in a pure culture of a ciliate, *Glaucoma pyriformis*.— Biol. Bull., 70, 3, 1936.
- 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., 30, 5, 1964.
- Jitts H. R., Mcallister C. D., Stephens K., Strickland J. D. H. The cell division rates of some marine phytoplankters as a function of light and temperatures.— J. Fish. Res. Bd. Canada, 21 (1), 1964.
- Johnson D. F. Growth of *Glaucoma ficaria* Kahl in cultures with single species of other microorganisms.— Arch. Protistenk., 86, 3, 1936.
- Johnson M., Olson J. The life history and biology of a marine harpacticoid copepod *Tisbe furcatus* (Baird).— Biol. Bull., 95, 3, 1948.
- Juday Ch. The annual energy budget of inland lake.— Ecology, 21, 438, 1940.
- Juday Ch. The utilization of aquatic food resources.— Science, 97, 2525, 1943.
- Kahl A. Ciliata libera et ectocommensalia.— In: Tiervelt Nord und Ostsee, 23, 1933.
- Kruger F. Stoffwechsel und Wachstum bei Scyphomedusen.— Helgoländ. wiss. Meeresunters., 18, 4, 1968.

- Kuenzler E. J. Structure and energy flow of a mussel population in a Georgia salt marsh.— *Limnol. Oceanogr.*, 6, 2, 1961.
- Lackey J. B. Occurrence and distribution of the marine protozoan species in the Woods Hole area.— *Biol. Bull.*, 70, 26, 1936.
- Lie U. A quantitative study of benthic infauna in Puget Sound.— *Fisk. Dir. Skr. ser. Havunders.*, 14, 5, 1968.
- Lindeman R. L. The trophic-dynamic aspect of ecology.— *Ecology*, 23, 399, 1942.
- Loefer J. B. Bacteria-free culture of *Paramecium barsaria* and concentration of the medium as a factor in growth.— *J. Exptl. Zool.*, 72, 3, 1936.
- Lohmann H. Das Gehäuse d. Appendicularien.— *Zool. Anz.*, 22, 1899.
- Lohmann H. Untersuchungen zur Feststellung des vollständigen Gehaltes des Meeres an Plankton.— *Wiss. Meeresunters. Abt. Kiel. N. F.*, 10, 131, 1908.
- Machemer H. Abhängigkeit der Lebensdauer und Teilung bei *Styloynchia mytilus* von ausseren Factoran.— *Zool. Jahrb. Abt.*, 1, 71, 2, 1964.
- Macfadyen A. Energy flow in ecosystems and its exploitation by grazing.— In: *Grazing Terrest. Marin. Environ. Oxford Blackwell sci. Publs.*, 1964.
- Margalef R. Temporal succession and heterogeneity in phytoplankton.— In: *Perspectives in marine biology. Univ. Calif. Press.*, 1960.
- Margalef R. Communication of structure in planktonic populations.— *Limnol. Oceanogr.*, 6, 2, 1961.
- Margalef R. On certain unifying principles in ecology.— *The Amer. Naturalist*, 97, 897, 1963a.
- Margalef R. Role des cilies dans le cycle de la vie pelagique en Mediterranee.— *Rapp. proc.-verb. reun.*, 17, 2, 1963b.
- Margalef R. Nouvelles observations sur la distribution des cilies oligotriches dans le plancton de la Mediterranee Occidentale.— *Rapp.-proc.-verb. reun.*, 19, 3, 1968.
- Moore H. B. The biology of *Balanus balanoides*.— *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 19, 2, 1934.
- Myers I. Physiology of the algae.— *Ann. rev. Microbiol.*, 5, 1951.
- Negus Ch. L. A quantitative study of growth and production of unionid mussels in the river Thames at Reading.— *J. Anim. Ecol.*, 35, 3, 1966.
- Oberthur K. Untersuchungen an *Frontonia marina* Fabre-Dom. aus einer Binnenland-Selzquelle unter besonderer Berücksichtigung der pulsierenden Vakuole.— *Arch. Protistenk.*, 88, 3, 1937.
- Paloheimo J. E., Dickie L. M. Food and growth of fishes, 1.— *J. Fish., Res. Bd. Canada*, 22, 2, 1965.
- Parker R. C. The effect of solution in pedigree lines of infusoria.— *J. Exptl. Zool.*, 49, 2, 1927.
- Pütter A. Pflüges *Arch. ges. Physiol.*, 180, 1920.
- Reeve M. R. The biology of *Chaetognatha*, 1.— *Symp. Mar. Food. Chains, Denmark Contrib.*, 11, 1968.
- Richards O. W. The correlation of the amount of sunlight with the division rates of ciliates.— *Biol. Bull.*, 56, 298, 1929.
- Richards O. W. The growth of Protozoa.— In: *Protozoa in biological research. Columbia Univ. Press, New York*, 1941.
- Richards O. W., Riley G. A. The benthic epifauna of long Island Sound.— *Bull. Bingham. Oceanogr. Coll.*, 19, 2, 1967.
- Scherbaum O., Rasch G. Cell size distribution and single cell growth in *Tetrahymens pyriformis* Gl.— *Acta pathol. microbiol. Scand.*, 41, 3, 1957.
- Schuberg A. Zur Kenntnis des *Stentor coeruleus*.— *Zool. Jahrbüch. Abt. Anat., Ontog. Tiere*, 4, 1891.
- Shelbourne J. E. A predator-prey size distribution for plaice Larvae feeding on *Oikopleura*.— *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 42, 2, 1962.
- Slobodkin L. B. Growth and regulation of animal populations.— *Holt, Rinehart, Winston, New York*, 1962.
- Smidt E. L. B. Animal production in the danish Waddensea.— *Meddel. Kommiss. danmarks fisk. Havund. Ser. fisk.*, 11, 6, 1951.

Smith F. E. Quantitative aspects of population growth.— In: Dynamics of growth processes. Princeton Univ. Press., 1954.

Stolte H.-A. Morphologische und physiologische Untersuchungen an *Blepharisma undulans* Stein.— Arch. Protistenk., 48, 245, 1924.

Stranghoner E. Teilungsrate und Kernreorganisationsprozess bei *Paramecium multimicronucleatum*, Powers und Mitchell.— Arch. Protistenk., 78, 2, 1932.

Stross R. G., Nees J. G., Hasler A. D. Turnover time and production of the planktonic crustacea in lined and reference portion of a bog lake.— Ecology, 42, 237, 1961.

Taylor G. Temperature, growth and mortality — the Pacific Coele.— J. Cons. Explor. Mer., 26, 117, 1960.

Thienemann A. Der Productionsbegriff in der Biologie.— Arch. f. Hydrobiol., 22, 4, 1931.

Vevers H. C. The biology of *Asterias rubens* L.: growth and reproduction.— J. Mar. Biol. Ass. U. K., 28, 1, 1949.

Westphal A. Studien über Ophryoscoleciden in der Kultur.— Zeitschr. Parasitenk., 7, 1, 1934.

Weyer G. Untersuchungen über die Morphologie und Physiologie des Formwechsels der *Gastrostyla steinii* Engelmann.— Arch. Protistenk., 71, 1, 1930.

Whitson G. L. Temperature sensitivity and its relation to changes in growth, control of cell division and stability of morphogenesis in *Paramecium surelia* Syngen Stock 51.— J. Cell. Compar. Physiol., 64, 3, 1964.

Wichterman R. Description and life cycle of *Euplotes neapolitanus* sp. nov. (Protozoa, Giliophora, Hypotrichida) from the Gulf of Naples.— Trans. Amer. Micr. Soc., 83, 3, 1964.

Williams R. B. Division rates of salt marsh diatoms in relations to salinity and cell size.— Ecology, 45, 1, 1964.

Wood E. J. F. Marine microbial ecology.— Reinhold Publ. London — New York, 1965.

Woodruff L. L. *Paramecium aurelia* in pedigree culture for twenty five years.— Trans. Amer. Micr. Soc., 51, 3, 1932.

Woodruff L. L., Baitzell G. A. The temperature coefficient of the rate of reproduction of *Paramecium aurelia*.— Amer. J. Physiol., 29, 2, 1911.

Woodruff L. L., Moore E. L. On the longevity of *Spathidium spathula* without endomixis or conjugation.— Proc. Nat. Acad. sci., 10, 5, 1924.

Woodruff L. L., Spencer H. Studies on *Spathidium spathula*.— J. Exptl. Zool., 39, 2, 1924.

Wright J. C. The population dynamics and production of *Daphnia* in Canyon Ferry Reservoir, Montana.— Limnol. Oceanogr., 10, 4, 1965.

V. E. ZAIKA

SPECIFIC PRODUCTION OF AQUATIC INVERTEBRATES

summary

In the 60's hydrobiologists developed a series of accurate methods for calculating the production of populations, which resulted in a rapid accumulation of data concerning production of various animals. A problem has arisen of generalizing these data, establishing general regularities, which the quantity of the population production depends on.

Chapter I is an introduction into the problem of biological productivity. The author holds the following definitions of the principal notions: productivity of a biological or ecological system is an ability of producing organic matter. Systems of one type differ by the productivity level which is judged by the values of productivity indices. Production  $P$  and specific production  $C$  are referred to principal indices. Production is a total amount of organic matter produced by the given system irrespective of the fact whether it is within the system at the end of the period under study or is eliminated partially or completely. Specific production is an amount of production for a time unit per unit of the system biomass. The mathematical expressions of ratios between the principal values are given. It is shown that production may be expressed by different ways (Equations 4,8—10). The content of the notion «production» is compared in conformity with the biological systems of different complicity (Figs. 1, 2).

Chapter II deals with general theses of the theory of animal weight growth and its connection with the problem of productivity. A quantitative dependence is established between the maximum specific rate of weight growth in organisms  $q_m$  and their weight (Fig. 4). This makes possible to estimate the upper limits of the specific production of populations in dependence on animal weight.

Substitution in the Bertalanffy equation of anabolism and catabolism by assimilation and expenditures expressed as a function of the body weight, enables one to investigate independently all the parameters of the equation, makes the equation more flexible, suitable for a thorough analysis of the elements of the animal energetic balance. Chapter II is concluded with a description of this approach to the study of individual growth and production.

Chapter III systematizes various methods to calculate the production. In particular, a simple method is suggested for calculating the specific production of microorganisms propagating multiplying by dividing into two (Equation 54) to apply which it is necessary to know only the time of generation  $g$ .

Chapter IV deals with estimation of infusoria productivity. A brief information is presented on infusoria quantity in basins, the data are summarized on the propagation rate of different species (Tabl 2). On this basis an estimation is made of

**Infusoria production in some biotopes. Chapter V contains main facts on diurnal specific productivity of more than 100 species of invertebrates; the calculations of specific production are made first for more than 40 species of this number. Many groups from Rotatoria and Annelida to Echinodermata and Appendicularia have been under study by present.**

These data formed a basis for search and explanation to quantitative relations between the specific production and different factors such as animal weight, age structure of the population lifetime, environment temperature (Chapter VI). When explaining the quantitative regulations connecting the specific production with one or another factor, mathematic models of biological processes are widely used. These models make it possible not only to explain satisfactory the empirically established dependences, but also to estimate probable limits of the specific production variability with different combinations of conditions.

In particular according to the data of Table 5 a relation is established between the diurnal specific production and lifetime of organisms from infusoria to fishes (Fig. 30). The mathematical models based on different initial preconditions made it possible to estimate the upper and lower limits of possible  $C$  values with any lifetime. This permits one to determine approximately the specific production from the data on the lifetime of animals. The specific production of a population is shown to change to a considerably less degree than biomass. Possible mechanisms are discussed for regulation of the productivity level in the biological systems of different types as dependent on the degree of the food resource development.

## ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение . . . . .	5
Глава I. Общие представления о продукционном процессе в биологических системах . . . . .	8
1. Основные понятия и показатели . . . . .	8
2. Математическое выражение основных величин и соотношения между ними . . . . .	10
3. Понятие «продукция» применительно к биологическим системам различных типов . . . . .	15
Глава II. Рост животных — основа продукции популяций . . . . .	21
1. Связь между ростом и продуктивностью животных . . . . .	21
2. Соотношение максимальных удельных скоростей роста животных . . . . .	25
3. Биологический смысл параметров, входящих в уравнение роста Берталанфи . . . . .	27
Глава III. О методах расчета продукции популяций животных . . . . .	34
1. «Расчетный» и «прямой» методы изучения продукции . . . . .	34
2. Основные схемы расчета продукционных показателей . . . . .	36
3. О «физиологическом способе» расчета продукции . . . . .	39
4. Методы расчета продукции микроорганизмов . . . . .	41
5. Методы расчета продукции многоклеточных животных, основанные на данных по динамике численности . . . . .	46
Глава IV. Продуктивность инфузорий . . . . .	51
1. Численность инфузорий в планктоне водоемов . . . . .	51
2. Скорость размножения инфузорий . . . . .	53
3. О продуктивности инфузорий и бактерий . . . . .	57
Глава V. Удельная продукция популяций водных беспозвоночных . . . . .	61
1. Удельная продукция коловраток . . . . .	62
2. Удельная продукция кольчатых червей и моногенетических сосальщиков . . . . .	65
3. Удельная продукция ракообразных . . . . .	68
4. Удельная продукция водных личинок насекомых . . . . .	82
5. Удельная продукция моллюсков . . . . .	82
6. Удельная продукция иглокожих . . . . .	88
7. Биология и удельная продукция аппендикулярий <i>Oikopleura dioica</i> в Черном море . . . . .	89
8. Рост и удельная продукция сагитты <i>Sagitta setosa</i> в Черном море . . . . .	93

Глава VI. Закономерности, определяющие величину удельной продукции популяций . . . . .	96
1. Удельная продукция и возрастная структура популяции . . . . .	97
2. Удельная продукция популяций и температура воды . . . . .	105
3. Скорость роста, продолжительность жизни и удельная продукция моллюсков . . . . .	107
4. Пределы удельной продукции популяций различных животных в связи с продолжительностью жизни . . . . .	113
5. Соотношение между удельной продукцией, биомассой популяций и размерами животных . . . . .	123
Заключение . . . . .	128
Литература . . . . .	132

## CONTENTS

Introduction . . . . .	5
Chapter I. General Ideas on Production Process in Biological Systems .	8
1. Principal Nations and Indices . . . . .	8
2. Mathematical Expression of Principal Values and Rati- between Them . . . . .	10
3. Notion «Production» as Applied to Biological Systems of Different Types . . . . .	15
Chapter II. Animal Growth-a Basis of the Production of Populations	21
1. Connection between Growth and Productivity of Animals	21
2. Ratio of Maximum Specific Rates of Animal Growth	25
3. Biological Sense of Parameters Composing the Growth Equation of Bertalanffy . . . . .	27
Chapter III. On Methods for Calculating the Production of Animal Populations . . . . .	34
1. «Estimated» and «Direct» Methods of Studying Production	34
2. Basic Diagrams of Calculating the Production Indices .	36
3. On «Physiological Method» of Calculating Production	39
4. Methods of Calculating Production of Microorganisms . .	41
5. Methods of Calculating Production of Multicellular Ani- mals Based on the Data on Dynamics of Numbers . .	46
Chapter IV. Ecology and Productivity of Infusoria . . . . .	51
1. Quantity of Infusoria in the Plankton of Basins . . . . .	51
2. Propagation Rate of Infusoria . . . . .	53
3. On Productivity of Infusoria . . . . .	57
Chapter V. Specific Production of Aquatic Invertebrate Populations .	61
1. Specific Productivity of Rotatoria . . . . .	62
2. Specific Production of Annelida and Monogenea . . . . .	65
3. Specific Production of Crustacea . . . . .	68
4. Specific Production of Aquatic Larva Insects . . . . .	82
5. Specific Production of Mollusks . . . . .	82
6. Specific Production of Echnidermata . . . . .	88
7. Biology and Specific Production of <i>Oikopleura dioica</i> in the Black Sea . . . . .	89
8. Growth and Specific Production of <i>Sagitta setosa</i> in the Black Sea . . . . .	93
Chapter VI. Regulations Determining the Value of Specific Produc- tion of Populations . . . . .	96

1. Specific Production and Age Structure of Population . . .	97
2. Specific Production of Population and Water Temperature	105
3. Growth Rate, Lifetime and Specific Production of Mollusks	107
4. Limits of Specific Production of Populations of Different Animals in Connection with Lifetime . . . . .	113
5. Ratio between Specific Production, Biomass of Popu- lations and Size of Animals . . . . .	123
Conclusion . . . . .	128
References . . . . .	132

**Виктор Евгеньевич Заика**

**УДЕЛЬНАЯ ПРОДУКЦИЯ  
ВОДНЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ**

*Печатается по постановлению ученого совета  
Ордена Трудового Красного Знамени Института  
биологии южных морей*

Редактор *С. С. Вечерская*. Художественный редактор *Р. И. Калыш*. Оформление художника *В. М. Флакса*. Технический редактор *Б. А. Пиковская*. Корректор *Л. Г. Марченко*.

Сдано в набор 31.III 1971 г. Подписано в печать 15.XII 1971 г. БФ 28657. Зак. № 1-1732. Изд. № 336. Тираж 1000. Бумага 1. 60×90<sup>1/16</sup>. Печати, физ. листов 9,25. Усл. печ. листов 9,25. Учетно-издат. листов 9,51. Цена 1 р. 08 коп.

Издательство «Наукова думка», Киев, Репина, 3.  
Напечатано с матриц Киевского полиграфкомбината в Нестеровской гортитпографии Львовского облуправления по печати, г. Нестеров, ул. Горького, 8. Зак. 1016.