

Министерство рыбного хозяйства РСФСР Академия наук СССР
Зоологический институт

Государственный
научно-исследовательский институт
озерного и речного рыбного хозяйства
/ГосНИОРХ/

МЕТОДИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ
ПО СБОРУ И ОБРАБОТКЕ МАТЕРИАЛОВ
ПРИ ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ
НА ПРЕСНОВОДНЫХ ВОДОЕМАХ.

ЗООБЕНТОС И ЕГО ПРОДУКЦИЯ

ЛЕНИНГРАД • 1983

1. МЕТОДЫ СБОРА И ПЕРВИЧНОЙ ОБРАБОТКИ

1.1. Выбор станций для взятия проб. Количество и распределение станций по акватории должно соответствовать морфологии водоема. При этом необходимо учитывать характер котловины, изрезанность берегов, расчлененность, типы грунтов, степень распространения того или иного грунта, степень и интенсивность зарастания. При отсутствии батиметрической карты и карты грунтов проводятся соответствующие съемки перед началом гидробиологических работ.

Сетка станций должна охватывать все биотопы в количестве, соответствующем их доле в общей площади водоема и обеспечивающем возможность статистической обработки полученных материалов.

Следует подчеркнуть, что при кадастровых (кратковременных) исследованиях любых водоемов особенно важны выбор местоположения станций и определение их общего числа с таким расчетом, чтобы охватить все биотопы, включая участки, заросшие макрофитами.

В малых озерах (площадью менее 100 га) с преобладанием илистого грунта и блюдцеобразным ложем достаточно 4-5 станций, из которых 2-3 приходится на основную часть водоема. В более крупных водоемах с хорошо выраженной литоралью и наличием крупных заливов или обособленных плесов необходимо:

а) в каждом плесе установить сетку станций по поперечным разрезам, так чтобы на каждом разрезе было не меньше 3-4 точек;

б) в каждом заливе, составляющем не менее 5% площади водоема, установить 3-4 станции таким образом, чтобы охватить прибрежную и центральную зоны, различающиеся по типу грунта.

Количество станций может быть уменьшено или увеличено в зависимости от степени неоднородности водоема и задачи исследования. Например, при изучении литорали, представленной несколькими биотопами или растительными ассоциациями, число станций следует увеличить в соответствии с количеством биотопов (ассоциаций) и долей, занимаемой ими в пределах зоны.

1.1.1. При детальном исследовании зообентоса в течение вегетационного сезона, года или ряда лет, проводимом с целью выяснения видового состава, распределения в пространстве и времени, выя-

вления биоценозов, а также при изучении биологии и продуктивности массовых видов необходимо выбрать постоянные станции, на которых проводить периодические сборы.

1.1.2 При выборе таких точек следует учитывать результаты единовременного обследования водоема и наметить по 1-2 станции на каждом биотопе. Очевидно, для небольшого озера с однообразным характером котловины и грунта будет достаточно 4-5 постоянных станций. В крупных водоемах со сложной конфигурацией, пересеченным рельефом котловины, с большим разнообразием грунтов и развитой зарослевой литоралью количество постоянных станций должно быть соответственно увеличено.

1.2. Периодичность сборов. Сбор проб проводится главным образом в вегетационный период, т.е. с весны (после схода льда) до глубокой осени. При круглогодичных исследованиях пробы собираются, кроме того, в зимний период (январь, март). При детальных исследованиях целесообразен интервал взятия проб 10 суток, в глубоких участках водоема со стабильно низкими температурами, а также ранней весной и поздней осенью пробы можно брать реже (раз в месяц). В прибрежье быстро прогреваемых водоемов (местообитание видов личинок хирономид с коротким жизненным циклом) интервал взятия проб летом желательнее сократить до недели.

1.2.1 Если изучаются изменения состава и количественного развития донной фауны в результате обработки водоема ядохимикатом, применяется следующая периодичность отбора проб: непосредственно перед обработкой, через 1, 3, 5, 10, 15, 20, 30, 45 и 60 суток после обработки. В дальнейшем пробы берутся один раз в месяц. В подледный период пробы собираются в марте-апреле.

Указанная периодичность сборов диктуется неодинаковой скоростью гибели и восстановления различных видов. Только частые сборы позволяют проследить за ходом этого процесса. Последующие изменения мало отличаются от обычных сукцессий, связанных с сезонными факторами, поэтому сборы достаточно проводить один раз в сезон.

Подобные наблюдения следует проводить на одном водоеме и в дальнейшем пользоваться им как эталоном для однотипных водоемов, расположенных в идентичных ландшафтно-климатических

условиях. —

1.2.2. В водохранилищах, являющихся водоемами-охладителями, основное внимание при выборе станций необходимо уделять тепловой зоне (в соответствии с градиентом температуры), где станции должны охватывать все биотопы (по одной-две станции на биотоп). В части водоема с обычным термическим режимом количество станций целесообразно сократить (по одной на каждый из основных биотопов).

Для общего суждения о составе зообентоса водоема-охладителя, его распределении и сезонной динамике в течение вегетационного сезона достаточно иметь данные месячных съемок. Для подробной характеристики зон различного подогрева (в том числе для целей сравнительного анализа) необходимо проводить ежемесячные съемки на протяжении всего года, а зимой, когда влияние подогрева сказывается наиболее резко, съемки следует проводить два раза в месяц.

При продукционных исследованиях частота сбора на выбранных станциях (по одной на каждый биотоп) та же, что и на озерах.

1.3. Методы сбора. Изучение состава, распределения и количественного развития донных организмов проводится различными методами и разными орудиями лова.

Исследование распределения гидробионтов в водоеме, их численности и биомассы производится количественными орудиями лова. 1.3.1. При изучении макрозообентоса ^{ж/} в качестве основного орудия лова следует использовать дночерпатель Экмана-Берджа или Петерсена площадью захвата 0,025 м². При взятии проб на плотных песчаных и галечниковых грунтах необходимо пользоваться штанговыми дночерпателями Заболотного или Мордухай-Болтовского. Площадь захвата этих приборов составляет 0,01 м². На каждой станции берется по две дночерпательных пробы, а при работе со штанговыми дночерпателями по четыре.

На малых водоемах, наряду со стандартными дночерпателями,

ж/ К макрозообентосу относятся все животные длиной более 3 мм, к мейобентосу — размером от 0,1 до 3,0 мм.

с успехом может использоваться малая модель дночерпателя Петерсена площадью захвата $0,01 \text{ м}^2$. На каждой станции этим дночерпателем надо брать по четыре пробы.

1.3.2. Для сбора мейобентоса в мелководных участках используются стандартные почвенные стаканчики, на глубинах до 2-3 м (на плотном грунте) - трубчатый дночерпатель Мордухай-Болтовского. На мягком грунте пробы мейобентоса берут либо коробчатым дночерпателем Экмана-Берджа, либо стратометрами Перфильева или Сорокина "С-1" (площадь захвата последнего $1/800 \text{ м}^2$). В том случае, когда пробы берутся коробчатым дночерпателем, после подъема прибора в лодку открывают верхние крышки и пробиркой диаметром 10 мм берут 5 проб (на глубину 50 мм). Собранную пробу фиксируют 4%-ным формалином.

1.3.3. Для сбора фауны зарослей в литорали применяют рамки площадью 1 м^2 . Для учета населения подводных растений используется драга Бернатовича, в более мелководных участках - зарослечерпатель Зимбалевской.

Население камней учитывают путем смыва животных с нескольких камней с последующим измерением площади проекции камней и пересчетом числа и массы организмов на 1 м^2 .

Для промывки количественных проб макробентоса следует пользоваться газом № 21-23 для евтрофных и мезотрофных озер и газом № 35-38 для олиготрофных озер.

1.4. Методы обработки. Промытый остаток пробы следует разбирать в полевых условиях, так как на разборку материала в фиксированном состоянии тратится намного больше времени, чем на его разборку в живом виде. Разборка производится под биноклем в чашках Петри или, в крайнем случае, в белой эмалированной кювете. Животных отбирают тонким хирургическим пинцетом и помещают в склянку с 4%-ным раствором формалина. Поскольку формалин разрушает створки раковин моллюсков и хитиновый панцирь ракообразных, этих животных помещают в отдельную склянку с 70%-ным спиртом.

Все организмы, обнаруженные в пробе, разбираются по систематическим группам (олигохеты, моллюски, ракообразные, личинки хирономид и т.д.), в каждой группе просчитывается общее число

животных. После этого полученные данные суммируются и тем самым определяется численность всех организмов в пробе. Затем производится пересчет на один квадратный метр площади дна.

Биомасса отдельных групп зообентоса определяется взвешиванием на торсионных весах (крупные организмы взвешиваются на аптекарских или технических весах с точностью до 0,01 г) после обсушивания на фильтровальной бумаге до исчезновения мокрых пятен на бумаге. Личинки ручейников взвешиваются без домиков (домик сохраняется вместе с личинкой).

Общая биомасса организмов, обнаруженных в пробе, определяется суммированием весов каждого биотопа. Полученная величина пересчитывается на квадратный метр площади дна.

I.4.1. Пробы мейобентоса разбираются целиком, без предварительной промывки через мельничное сито. Пробу просматривают под бинокулярюм при увеличении не меньше 25-кратного. Определение организмов и их учет в принципе не отличаются от обработки проб макрозообентоса.

I.4.2. Численность и биомассу донных беспозвоночных необходимо выражать в средних взвешенных величинах (экз/м², г/м²). Эти величины рассчитываются исходя из площадей, занимаемых различными биотопами или зонами водоема (литораль, сублитораль, профундаль). При этом тот биотоп или зона, которая занимает наименьшую площадь, условно принимается за единицу. Затем определяется значение остальных биотопов или зон. Средняя численность и биомасса организмов, вычисленная для каждого биотопа или зоны (как средняя арифметическая), умножается на число единиц, определенное для соответствующего биотопа или зоны. Полученные величины суммируются, и сумма делится на общее количество единиц. Итоговое частное является средней взвешенной численностью или биомассой зообентоса за данную съемку.

Пример расчета. В озере площадью 100 га литораль занимает 30 га, сублитораль - 10 га, профундаль - 60 га (предполагается, что в каждой зоне преобладает один тип грунта). Средние численности и биомассы донных организмов равны соответственно (на 1 м²): 300 экз и 6 г, 200 экз и 3 г, 1000 экз и 15 г. Площадь, занимаемую сублиторалью, принимаем за 1. Тогда площадь литорали составит 3, профундали - 6. Затем перемножаем

средние численности и биомассы, вычисленные для указанных зон, на число единиц, выражающих их относительное значение:

$$\text{литераль} - 300 \text{ экз/м}^2 \times 3 = 900 \text{ экз/м}^2 \text{ и } 6 \text{ г/м}^2 \times 3 = 18 \text{ г/м}^2;$$

$$\text{сублитераль} - 200 \text{ экз/м}^2 \times 1 = 200 \text{ экз/м}^2 \text{ и } 3 \text{ г/м}^2 \times 1 = 3 \text{ г/м}^2;$$

$$\text{профундаль} - 1000 \text{ экз/м}^2 \times 6 = 6000 \text{ экз/м}^2 \text{ и } 15 \text{ г/м}^2 \times 6 = 90 \text{ г/м}^2.$$

Далее суммируем полученные цифры /отдельно для численности и биомассы/ и сумму делим на общее число единиц:

$$900 \text{ экз/м}^2 + 200 \text{ экз/м}^2 + 6000 \text{ экз/м}^2 = 7100 \text{ экз/м}^2 :$$

$$: 10 = \underline{710 \text{ экз/м}^2};$$

$$18 \text{ г/м}^2 + 3 \text{ г/м}^2 + 90 \text{ г/м}^2 = 111 \text{ г/м}^2 : 10 = \underline{11,1 \text{ г/м}^2}.$$

Итоговые цифры /подчеркнуты/ являются средними взвешенными численности и биомассы зообентоса в данном водоеме в момент, соответствующий проведенной съемке.

2. МЕТОДЫ РАСЧЕТА ПРОДУКЦИИ

Для расчета продукции видов зообентоса нужно знать среднюю массу тела особей отдельных возрастных групп, поэтому необходимо производить измерение длины или веса особей массовых видов в каждой пробе, пользуясь живым или свежеефиксированным материалом. Когда известна длина тела животного данного вида, его массу можно рассчитать по уравнению, связывающему эти величины.

Для подавляющего большинства животных самого разного систематического положения связь массы тела W с его длиной l может быть передана в виде степенной функции длины тела

$$W = ql^b, \quad /I/$$

где b - константа, равная 3, если рост идет с сохранением формы тела /изометрический рост/. Когда во время роста форма тела изменяется, $b \neq 3$ /аллометрический рост/. Если в процессе роста отношение длины к ширине и к высоте тела увеличивается и форма тела становится более удлинённой, $b < 3$ /отрицательная аллометрия/, в обратном случае $b > 3$ /положительная аллометрия/.

Когда по измерениям длины тела и его массы /веса/ находят для данного объекта уравнение связи W и l , то используют его логарифмическую форму, в которой оно представляет собой уравнение прямой $y = a + bx$, что облегчает нахождение его параметров одним из принятых способов расчета параметров уравнения прямой

$$\lg W = \lg q + b \lg l \quad /Ia/$$

Примеры уравнений связи W и l приведены в табл. I.

Важно помнить, что q - расчетная величина. Когда действительные размеры, по которым устанавливалось уравнение, значительно больше $l = 1$ /мм/, становится особенно ясно, что рассчитанное значение q сильно зависит от небольших изменений наклона прямой, т.е. от величины углового коэффициента b . Наиболее надежно пользоваться уравнениями зависимости W от l в том интервале значений, которые служили для получения

Т а б л и ц а I
Уравнения связи длины (мм) и массы (мг)
для некоторых видов бентосных животных^{x/}

Вид или группа	Уравнение	Диапазон длины
<i>Oligochaeta</i>		
<i>Stylaria lacustris</i>	$W = 0,0346 \ell^{2,1}$	-
<i>Isochaetides newaensis</i>	$W = 0,05123 \ell^{1,8}$	-
<i>Gammaridae</i>		
<i>Gammarus lacustris</i>	$W = 0,084 \ell^{2,5}$	2,0-15
<i>Bivalvia</i>		
<i>Unioninae</i>		
<i>Unioninae</i>	$W = 0,23 \ell^{2,85}$	10-105
<i>Anodontinae</i>		
<i>Anodontinae</i>	$W = 0,05 \ell^{3,1}$	7-100
<i>Dreissenidae</i>		
<i>Dreissenidae</i>	$W = 0,18 \ell^{2,87}$	1,5-40
<i>Sphaeriidae</i>		
<i>Sphaeriidae</i>	$W = 0,31 \ell^{3,02}$	1,2-14
<i>Margaritiferidae</i>		
<i>Margaritiferidae</i>	$W = 0,13 \ell^3$	15-102
<i>Megaloptera</i>		
<i>Sialis</i>		
<i>Sialis flavilatera</i>	$W = 0,08 \ell^{2,7}$	2,2-16
<i>Ephemeroptera</i>		
<i>Ephemera</i>		
<i>Ephemera vulgata</i>	$W = 0,038 \ell^{2,7}$	3-19
<i>Baetis</i>		
<i>Baetis vernus</i>	$W = 0,011 \ell^3$	2,5-9
<i>Cloeon</i>		
<i>Cloeon inscriptum</i>	$W = 0,031 \ell^3$	2,5-9
<i>Baetidae / Cloeon simile,</i>		
<i>Procloeon ornatum, Baetis</i>		
<i>sp./</i>		
<i>Baetidae / Cloeon simile,</i>	$W = 0,0169 \ell^{2,95}$	2,5-9
<i>Plecoptera</i>		
<i>Plecoptera</i>	$W = 0,0251 \ell^{2,8}$	1,2-14
<i>Trichoptera</i>		
<i>Trichoptera</i>	$W = 0,0156 \ell^{2,992}$	1,2-30
<i>Odonata</i>		
<i>Pyrrosoma</i>		
<i>Pyrrosoma nymphula</i>	$W = 0,0302 \ell^{2,85}$	-
<i>Coenagrion</i>		
<i>Coenagrion hastulatum</i>	$W = 0,0228 \ell^{2,695}$	-
<i>Enallagma</i>		
<i>Enallagma cyathigerum</i>	$W = 0,023 \ell^{2,643}$	2,5-12
<i>Aeschna</i>		
<i>Aeschna grandis</i>	$W = 0,056 \ell^{2,639}$	8-50
<i>Epitheca</i>		
<i>Epitheca bimaculata</i>	$W = 0,102 \ell^{2,714}$	1-14
<i>Cordulia</i>		
<i>Cordulia aeneaturtosa</i>	$W = 0,0934 \ell^{2,731}$	-
<i>Chironomidae</i>		
<i>Chironomidae</i>	$W = 0,0095 \ell^{2,7812}$	-

^{x/} Таблица составлена на основе литературных и наших данных.

уравнения. Массу тела личинок хирономид можно рассчитать также по уравнению зависимости W от ширины головной капсулы D_K /Е.В.Балушкина/

$$W = 23,74 D_K^{3,169},$$

как и по другим аналогичным соотношениям, имеющимся в литературе, когда есть уверенность, что они приложимы к данным конкретным материалам.

Известно много способов определения продуктивности животных бентоса. Ниже изложены наиболее широко и эффективно используемые. При любом способе расчета продукция популяции за определенное время представляет собой сумму приростов массы тела всех особей популяции с учетом общей массы отложенных за то же время яиц, причем в продукцию входят приросты особей, не доживших до конца рассматриваемого периода.

2.1. Расчет продукции по методу Бойсен-Йенсена. С помощью этого метода можно рассчитывать продукцию за достаточно длительные отрезки времени, когда есть возможность различать группы особей одного возраста. Продукция P каждой возрастной группы /когорты/ определяется из равенства

$$P = V_e + V_2 - V_1, \quad /2/$$

где V_e - элиминированная биомасса, V_1 и V_2 - биомасса в начале и в конце периода. Следовательно, продукция равна сумме потребленной биомассы V_e и биомассы в конце исследуемого периода за вычетом начальной биомассы. Потребленную биомассу находят по формуле

$$\begin{aligned} V_e &= (N_1 - N_2) \cdot \frac{1}{2} \left(\frac{V_1}{N_1} + \frac{V_2}{N_2} \right) = (N_1 - N_2) \cdot \frac{1}{2} (\bar{W}_1 + \bar{W}_2) = \\ &= (N_1 - N_2) \bar{W}, \quad /3/ \end{aligned}$$

где N_1 и N_2 - численность, V_1 и V_2 - биомасса, \bar{W}_1 и \bar{W}_2 - средняя масса особей данного поколения в начале и в конце рассматриваемого периода.

Метод Бойсен-Йенсена применим для определения продукции видов с четко различающимися возрастными классами, или когор-

тами. Например, когда мы имеем дело с моноциклическими видами, у которых все особи популяции принадлежат к одному возрастному классу, так как с появлением молодя старшая группа отмирает. В этом случае после краткого периода размножения в течение года происходит только убыль численности при возрастании средней индивидуальной массы тела, а годовая продукция поколения равна элиминации - частный случай уравнения /2/. Этот метод дает хорошие результаты и при расчете продукции видов с многолетним циклом, но с коротким /раз в году/ периодом размножения, когда пополнение происходит в очень сжатый срок, благодаря чему особи разных поколений довольно четко различаются по размерам. В этом случае популяция состоит не из одного возрастного класса, а из нескольких и убыль численности на протяжении года рассматривается отдельно для каждого из них. Продукция популяции равна сумме продукции всех поколений.

2.1.1. Рассмотрим расчет продукции амфиподы *Corophium nobile* - моноциклического вида Северного Каспия, выполненный В.Ф.Осадчих и Е.А.Яблонской. Новое поколение корофиуна появлялось в мае, когда взрослые особи отмирали. В последующие месяцы происходило сокращение численности рачков, и увеличение биомассы шло за счет возрастания средней индивидуальной массы тела /табл.2 и 3/. По данным наблюдений авторы

Т а б л и ц а 2

Размерный состав популяции *Corophium nobile* Северного Каспия в 1958 г. /%/

Месяц	Д л и н а , м м											
	до I	I-2	2-3	3-4	4-5	5-6	6-7	7-8	8-9	9-10	10-11	11-12
Апрель	0	0	0	0	0	0	0	24	29	27	8	2
Май	0	82	15	0	0	0	0	0	<1	<1	2	<1
Июнь	0	0	0	66	34	0	0	0	0	0	0	0
Июль	0	0	0	0	42	58	0	0	0	0	0	0
Август	0	0	0	0	0	2	64	34	0	0	0	0
Сентябрь	0	0	0	0	0	6	67	27	0	0	0	0
Октябрь	0	0	0	0	0	1	79	18	2	0	0	0

Т а б л и ц а 3
 Расчет продукции одного поколения *Corophium nobile*.

Месяц	$N, 2$ экз/м ²	$B, 2$ мг/м ²	$\bar{W},$ мг/экз	$N_2 - N_{12},$ экз/м ² месяц	$\bar{W}_e,$ мг/экз	B мг/м ² месяц	$P, 2$ мг/м ² месяц
Апрель	92	1265	13,75	-	-	-	
Май	482	72,3	0,15				72,3
Июнь	374	589	1,57	108	0,86	92,9	609,6
Июль	296	1313,6	4,44	78	3,01	235	959,6
Август	206	1359,6	6,60	90	5,52	497	543
Сентябрь	138	1311	9,50	68	8,05	547	498,4
Октябрь	87	1137	13,07	51	11,3	576	402

$\Sigma = 1948 \quad \Sigma = 3084,9$

строили кривые изменения численности и средней массы тела особей одного поколения корофиума /рис. 1/^x. Затем с этих кривых снимались значения численности и средней массы в отдельные месяцы. По убыли численности отрожденных в мае рачков вычислялась элиминированная биомасса за период с мая по октябрь, а затем и продукция /см. табл. 3/. Например, в июне продукция составила $92,9 + 589 - 72,3 = 609,6$ мг/м². За весь период с мая по октябрь продукция равнялась 3084,9 мг/м². Убыли популяции за зиму практически не было, поэтому, чтобы получить биомассу половозрелых рачков данного поколения в апреле, достаточно было численность корофиума в октябре умножить на среднюю массу апрельских особей предыдущего поколения /87х13,75=1196,2 мг/м²/. Тогда продукция корофиума за период с октября по апрель равна разности апрельской и октябрьской биомасс /13,75х87-13,07х87=59,16 мг/м²/, а за год - сумме этой величины и продукции за май-октябрь /3084,9+59,16=3144,06 мг/м²/. Продукция данного поколения за год может быть рассчитана и как сумма масс особей, элиминированных с мая по октябрь, и оставшихся взрослых рачков

¹ /x/ Рисунки см. в конце раздела.

/1948+1196,2=3144,2 мг/м²/.

По приведенному способу расчета продукция учитывается не полностью. Из генеративной продукции принимается во внимание только учтенная молодь, а не общая биомасса отложенных яиц, из ростовой продукции - только соматический рост, в то время как продукция таких отторгаемых элементов, как личиночные шкурки /экзувии/, остается не учтенной. Вместе с тем в некоторых случаях экзувиальный рост составляет заметную долю общего роста и, следовательно, продукции. С другой стороны, когда расчет продукции того или иного вида производят только с целью определения его кормового значения для рыб, экзувиальный рост играет меньшую роль. В любом случае расчет продукции необходимо вести на основе глубокого знания особенностей развития и жизненного цикла изучаемого объекта и всегда указывать, как именно расчет производился.

2.1.2. Рассмотрим расчет ростовой продукции личинок *Chironomus plumosus*, сделанный С.В.Боруцким с помощью метода, аналогичного методу Бойсен-Йенсена.

Баланс численности одного поколения за рассматриваемый период, когда нет размножения, можно выразить равенством

$$N_{max} - N_z = N_m + N_i + N_f, \quad 14/$$

где N_{max} - начальное общее число личинок во время максимальной численности молоди; N_z - количество личинок, оставшихся к концу периода наблюдений; N_m - число отмерших за период личинок и куколок; N_i - количество вылетевших имаго; N_f - число потребленных личинок и куколок. Для определения N_m , N_i , N_f применяют специальные методы. Очевидно, что $N_f = N_{max} - (N_m + N_i + N_z)$. Продукцию поколения, зная средние веса личинок $\bar{w}_f, \bar{w}_{max}, \bar{w}_m, \bar{w}_i, \bar{w}_z$ и рассчитав $B = \bar{w} \cdot N$, получают по равенству

$$P = B_m + B_i + B_f + B_d + (B_2 - B_1), \quad 15/$$

где B_m - биомасса отмерших личинок и куколок; B_i - биомасса вылетевших имаго; B_f - биомасса потребленных личинок и ку-

колок; B_d - потеря вещества при метаморфозе; B_2 - конечная и B_1 - начальная биомасса. Очевидно, что $B_m + B_i + B_f + B_d = B_e$.

Таким образом, метод Е.В.Боруцкого отличается от метода Бойсен-Йенсена дифференцированной трактовкой элиминации. Детально этот способ расчета продукции хириноид описан в литературе, в частности в работах Н.Ю.Соколовой, которая рекомендует пользоваться им в тех случаях, когда вид имеет небольшое число хорошо различающихся генераций с кратковременными периодами вылета имаго и отрождения молоди.

2.2. Расчет продукции как суммы приростов особей.

Расчеты по этому методу требуют знания размерно-возрастного состава популяций, величин приростов размеров или массы тела особей каждой размерно-возрастной группы. Данные о скорости роста получают либо в строго контролируемых лабораторных условиях, либо в обстановке, приближенной к природной, например путем наблюдений за ростом животных, выращиваемых в специальных садках, помещенных в водоеме. Кривые роста и скорости роста для многих объектов могут быть достаточно надежно получены в результате анализа динамики численности размерно-возрастного состава популяций. В этом случае о скорости роста судят путем сравнения гистограмм частот распределения размеров или масс особей в популяции, полученных в разное время года или в разные годы для долгоживущих видов.

2.2.1. Одним из возможных способов количественного анализа размерно-возрастного состава популяций по гистограммам может быть графический метод с использованием так называемой „вероятностной“ бумаги (*J. P. Harding*). Метод основан на вполне вероятном предположении, что в пределах каждой размерно-возрастной группы размеры и масса особей имеют нормальное распределение. Тогда количеству размерных групп в популяции соответствует число прямых линий на графике, построенном на „вероятностной“ бумаге. По графику определяют предельные и средние размеры отдельных групп, что позволяет рассчитать ошибки и стандартные отклонения средних значений.

2.2.2. Скорость продуцирования отдельной возрастной

группы за счет соматического роста (P_i) в любой момент времени представляет собой произведение скорости роста особи данной возрастной группы на среднюю численность (\bar{N}) животных этой группы

$$P_i = \frac{dW}{dt} \cdot \bar{N} = (C_w \cdot \bar{W}) \bar{N} \quad /6/$$

Величина P_i выражается в тех же единицах массы, что и \bar{W} , и относится к тому же малому интервалу времени, что и C_w /для животных бентоса это обычно сутки/.

2.2.3. Для определения скорости продуцирования всей популяции (P') необходимо суммировать скорости продуцирования за счет соматического роста отдельных возрастных групп (P_i) и генеративной продукции (P_g). При этом генеративная составляющая продукции обычно учитывается в виде отрожденных за единицу времени животных, которые рассматриваются как прирост первой возрастной группы в популяции. Поэтому

$$P' = \sum_{i=1}^n P_i \quad /7/$$

2.2.4. Продукция за длительный отрезок времени /месяц, сезон, год/ может быть рассчитана как интеграл по времени функции /7/

$$P = \int_{t_1}^{t_n} P'(dt) \cdot t \quad , \quad /8/$$

где P' - продукция популяции за сутки.

На графике эта величина пропорциональна площади, ограниченной осью абсцисс, на которой отложено время, и кривой зависимости от времени скорости продуцирования популяции /рис.2/. Для нахождения этой площади обычно применяют простейшие методы интегрирования, например, рассматривают ее как сумму площадей трапеций /см.рис.2/

$$P = \frac{P'_1 + P'_2}{2} (t_2 - t_1) + \frac{P'_2 + P'_3}{2} (t_3 - t_2) \dots + \frac{P'_n + P'_{n-1}}{2} (t_n - t_{n-1}) \quad /9/$$

или прямоугольников.

$$P = P'_1 \frac{T_1}{2} + P'_2 T_2 + \dots + P'_{n-1} T_{n-1} + P'_n \frac{T_n}{2} \quad , \quad /10/$$

16

где T' - отрезок времени, на котором скорость продуцирования может быть принята одинаковой. Второй простой метод - интегрирование взвешиванием. Определяют площадь S прямоугольника $OABC$, затем вырезают его и взвешиванием на аналитических весах находят вес „ y “ /мг/. Вырезают также фигуру $DEK^*N^*LM^*CO$ и определяют вес „ x “ /мг/. Площадь (S) фигуры $DEK^*N^*LM^*CO$ находят из соотношения

$$S = s \frac{x}{y} \quad //II//$$

Эти приемы численного интегрирования дают удовлетворительные результаты, точность которых возрастает по мере увеличения числа определений P' и уменьшения отрезков $(t_2 - t_1)$, $(t_3 - t_2)$ и т.д. Аналогичным образом могут быть рассчитаны суммарные величины трат на обмен, ассимилированной энергии и рациона популяции за длительный период времени.

П р и м е р. Приведем расчет скорости продуцирования и количества продукции *Cladotanytarsus mancus* в оз.Круглом.

Т а б л и ц а 4

Относительная и абсолютная скорости роста разных возрастных групп личинок *Cladotanytarsus* /оз.Круглое, 1968 г.; $t = 15^\circ C$ /

Номер группы	w , мг/экз	\bar{w} , мг/экз	D , сут-ки	$C_{\bar{w}, -1}$ сутки	$\frac{dw}{dt}$, мг/экз · сутки
I	$6 \cdot 10^{-3} - 3 \cdot 10^{-2}$	$18 \cdot 10^{-3}$	18	$8,9 \cdot 10^{-2}$	$1,33 \cdot 10^{-3}$
II	$1,4 \cdot 10^{-2} - 3 \cdot 10^{-2}$	$8,5 \cdot 10^{-2}$	16	$9,6 \cdot 10^{-2}$	$6,885 \cdot 10^{-3}$
III	$1,4 \cdot 10^{-1} - 4,4 \cdot 10^{-1}$	$2,9 \cdot 10^{-1}$	13	$8,8 \cdot 10^{-2}$	$21,8 \cdot 10^{-3}$
IV	$4,4 \cdot 10^{-1} - 2,5$	1,47	17	$10,2 \cdot 10^{-2}$	$124,95 \cdot 10^{-3}$

П р и м е ч а н и е. \bar{w} - средняя масса возрастной группы; D - длительность развития возрастной группы.

В табл.4 даны значения удельной и абсолютной скоростей роста личинок *C. mancus* разных возрастных групп из

Т а б л и ц а 5

Скорость продуцирования популяции личинок

Cladotanytarsus manicus

/оз.Круглое, 1968 г./

Дата наблюдений	$t, ^\circ\text{C}$	$\bar{N},$ экз/м ²	$\bar{B},$ мг/м ²	$\bar{P},$ мг/м ² ·сутки
2I-30.06	15	260	75,4	5,98
II-20.07	14	175	32,1	1,76
20-30.07	13	30	20,5	1,38
2I-30,08	14,6	20	1,7	0,14
I-10.09	12,7	40	58,8	4,02
10-20.09	6,7	760	112,7	3,69
20-30.09	5,0	160	69,0	1,75

П р и м е ч а н и е. \bar{N} - средняя численность личинок;
 \bar{B} - средняя биомасса личинок; \bar{P} - скорость продуцирования.

оз.Круглого, рассчитанные на основе экспериментально полученной кривой весового роста личинок при температуре 15⁰C /рис.3/.

Количественный учет размерно-возрастной структуры популяции этих личинок в озере в июне-сентябре 1968 г. проводился 7 раз /табл.5 и рис.4/. По этим данным были рассчитаны среднесуточные для каждой декады скорости продуцирования популяции. Зависимость скорости роста личинок от температуры учитывалась путем внесения температурных поправок. Методом трапеций были рассчитаны величины продукции за отдельные месяцы и за все время наблюдений /4 месяца/, которое в условиях субполярного озера практически охватывало весь вегетационный сезон. Продукция популяции личинок данного вида в оз.Круглом за сезон составила 191,7 мг сырого вещества на 1 м², средняя биомасса личинок за это же время - 42 мг/м². Следовательно, P/B-коэффициент популяции равнялся 4,56 за сезон.

Пример. Приведем расчет скорости продуцирования и количества продукции *Sphaecium suecicum* в оз.Круглом. Были выделены три размерные группы /по длине раковины/: 2,4-4,0, 4-6 и 6-7 мм /табл.6/.

Т а б л и ц а 6

Абсолютный (dw/dt) и удельный (\bar{C}_w) приросты, численность (\bar{N}) и скорость продуцирования (P') отдельных возрастных групп популяции *Sphaecium suecicum* /оз.Круглое, июль 1968 г.; $t = 15^\circ\text{C}$ /

Размерная группа	\bar{w} , г	\bar{C}_w , -I сутки	dw/dt , г/сутки	\bar{N} , экз/м ²	P' , г/сутки·м ²
I/2,4-4,0 мм/	0,018	0,0280	0,000504	231	0,1164
II/4-6 мм/	0,063	0,0220	0,001386	203	0,2814
III/6-7 мм/	0,144	0,0021	0,000302	62	0,0187

Кривая весового роста моллюсков рассчитана по данным наблюдений за их линейным ростом /рис.5/ с учетом связи между массой тела (w, g) и длиной раковины $[L, \text{мм}]$: $w = 0,0005 L^{2,94}$.

По кривой весового роста были определены средние удельные и абсолютные приросты особей каждой размерной группы /см.табл.6/. При расчете продукции отдельных возрастных групп учитывалась их численность на каждую дату сбора. Среднесуточная скорость продуцирования популяции моллюска в июле 1968 г. составила 0,4165 г/м² /см.табл.6/. Аналогичным образом, с учетом изменения температуры, была рассчитана продукция за каждый месяц исследований и в целом за вегетационный сезон /табл.7/.

2.3. Способы приближенной оценки продукции животных.

Ориентировочная оценка продукции отдельных популяций или всего донного населения, когда нет возможности проследить рост особи в эксперименте или провести длительные наблюдения на водоеме, может быть получена разными способами.

2.3.1. Продукцию можно приближенно оценить с помощью

Т а б л и ц а 7

Биомасса и продукция популяции
Sphaecium suecicum
в оз.Круглом в разные месяцы 1968 г.

Месяц	\bar{B}	P
	г/м ²	
Июнь	17,2	9,77
Июль	24,0	12,91
Август	13,1	10,69
Сентябрь	8,8	2,64
За июль-сентябрь	15,8	36,01

известных величин удельной продукции (L_B) и средних за исследуемый период значений биомассы животных данного вида. Удельная продукция, понятие которой было предложено В.Е.Запкой, находится в обратной связи с продолжительностью жизни животных и представляет собой, по сути дела, суточный P/B -коэффициент, имеющий размерность сутки⁻¹. По отношению к сезону или году это скорость продуцирования. Количество продукции за определенное время может быть получено как произведение удельной продукции на среднюю за это же время биомассу популяции. Рассчитанные для отдельных отрезков времени величины суммируют и получают продукцию за весь рассматриваемый период, что может быть записано как

$$P = \int_{t_1}^{t_2} L_B (dt) \cdot \bar{B} = \bar{B} \int_{t_1}^{t_2} L_B (t) dt . \quad /12/$$

Величины удельной продукции для отдельных видов животных приведены ниже:

Oligochaeta

<i>Limnodrilus newaensis</i>	0,01-0,04
<i>Stylaria lacustris</i>	0,1
<i>Oligochaeta</i> в среднем	0,03

Amphipoda

<i>Pontoporeia affinis</i>	0,0052-0,0094
<i>Gammarus lacustris</i>	0,0055-0,0082
<i>Pontogammarus robustoides</i>	0,018-0,020

Mollusca

Bithynia tentaculata	0,0049
Unio pictorum	0,00035
U. tumidus	0,00035
Anodonta anatina	0,00054
Dreissena polymorpha	0,0014
Sphaerium corneum	0,0044
S. suecicum	0,0164
Pisidium crassum	0,018
P. nitidum	0,0112
P. liljeborgi	0,0132

Ostracoda

Candona candida	0,027
-----------------	-------

Ephemeroptera

Ephemera vulgata	0,0148-0,010
------------------	--------------

Megaloptera

Sialis fluviaterra	0,0102
--------------------	--------

Trichoptera

Agraylea multiplicata	0,027
Tinodes waeneri	0,028

Chironomidae

Cladotanytarsus manicus	0,039
Procladius nigriventris	0,038
Sergentia coracina	0,024-0,026
Pagastiella orophyla	0,028
Chironomidae в среднем:	
нехищные	0,035
хищные	0,040

Для определения удельной продукции популяций двустворчатых моллюсков может быть использована зависимость ее величины от продолжительности жизни животных:

$$C_b = (0,0362 \pm 0,018) \cdot T^{-1,680 \pm 0,362}$$

где T - продолжительность жизни в годах.

Приведенные величины удельной продукции относятся к условиям вегетационного сезона водоемов зоны умеренного климата. При их использовании для ориентировочных расчетов продукции бентосных организмов неглубоких водоемов без терми-

ческой стратификации не возникает необходимости вносить температурные поправки.

2.3.2. Приближенная оценка продукции может быть получена и так называемым физиологическим методом. Расчет приближенных величин продукции этим методом возможен, когда известны траты на обмен у животных (R) и их соотношение с продукцией, передаваемое коэффициентом эффективности использования ассимилированной пищи на рост (K_2):

$$K_2 = \frac{P}{P+R} \quad , \quad /I4/$$

Откуда

$$P = R \frac{K_2}{1-K_2} \quad . \quad /I4a/$$

Для популяций различных видов донных животных А.А. Умновым и А.Ф. Алимовым было показано, что траты на обмен и продукция за вегетационный сезон или за год находятся между собой в следующей зависимости:

$$R = (2,879 \pm 0,046) P \text{ ккал/м}^2 \text{ за сезон.} /I5/$$

Отсюда

$$P = R/2,879 = 0,347R \text{ ккал/м}^2 \text{ за сезон или}$$

$$P = R/11,996 = 1,446R \text{ кДж/м}^2 \text{ за сезон.} /I5a/$$

Согласно равенству /I5/, $P/R = 0,35$. Отсюда по формуле /I4/ легко рассчитать, что среднее значение $K_2 = 0,26$. В 99% случаев его величина не выходит за пределы 0,22 - 0,30. Таким образом, по известным величинам трат на обмен продукция за год или вегетационный сезон может быть оценена по уравнению /I5/, что соответствует средней величине K_2 популяции, равной 0,26.

Траты на обмен могут быть получены, когда известна зависимость энергетического обмена /обычно понимаемого как скорость потребления кислорода животным в процессе дыхания/ от массы тела. Такая зависимость установлена для многих

представителей зообентоса. Скорость потребления кислорода (Q) выражают в миллилитрах или миллиграммах O , потребленных за час животным с массой тела w , г. Чтобы перейти к тратам на обмен, выраженным в долях энергосодержания массы тела за сутки, надо значение Q умножить на соответствующий оксикалорийный коэффициент - 3,4 кал/мг O , или 4,86 кал/мл O /14,23 Дж/мг O или 20,33 Дж/мл O / - и на 24 и полученную величину разделить на произведение массы тела /г/ и энергосодержания единицы массы /кал/г или Дж/г/. Величины калорийности или энергетического эквивалента сырого вещества тела некоторых групп донных животных приводятся ниже /в кДж на 1 г сырого вещества/:

Oligochaeta	4,18
Gammaridae	3,75
Chironomidae	2,63
Odonata	3,38
Trichoptera	4,13
Ephemeroptera	3,83
Sphaeriidae (с раковинкой)	1,29
Physidae (с раковинкой)	2,17
Dreissenidae (с раковинкой)	1,0

Пример. Рассмотрим расчет продукции популяции *Sphaerium suedicum* из оз.Круглого в 1968 г. Средняя масса одного моллюска в этой популяции за вегетационный сезон близка к 0,05 г. Зависимость скорости обмена от массы тела при 20°C выразилась уравнением $Q = 0,129 w^{0,895}$ мг O /час. Отсюда получаем, что один моллюск массой 0,05 г при 20°C потребит за сутки 0,212 мг O , а при 15°C /средняя за сезон температура в озере/ - 0,212:1,57=0,135 мг O /1,57 - температурная поправка в соответствии с зависимостью потребления кислорода животными от температуры/. Тогда траты на обмен моллюска массой 0,05 г при 15°C составят за сутки 0,135·14,23=1,92 Дж, а за вегетационный сезон /120 суток/ - 1,92·120=230,4 Дж. Средняя за сезон численность *S. suedicum*

в озере равнялась 316 экз/м². Суммарные траты на обмен популяцией моллюска за этот период составляют 230,4·316=72,8 кДж/м². Как уже указывалось, средняя величина коэффициента K₂ для популяции этих животных равна 0,26. Продукция популяции моллюска в озере за вегетационный сезон определяется из равенства /14/: $P = R [K_2 / (1 - K_2)] = 72,8 / [0,26 / (1 - 0,26)] = 25,48 \text{ кДж/м}^2$.

Необходимо помнить, что уравнение /15/ отражает средний уровень соотношения между тратами на обмен и продукцией разных видов донных животных. В то же время для отдельных видов величина этого соотношения, а значит, и величина K₂ может отличаться от среднего значения. Например, величины K₂ для популяций амфипод чаще всего не превышают 0,2, т.е. близки к нижней границе 99%-ного уровня вероятности. Значения K₂ для популяций личинок хирономид, обычно близкие к 0,3, напротив, приближаются к верхнему пределу при данном уровне вероятности.

2.4. Продукция биоценозов /сообществ/ донных животных.

Изучив особенности продуцирования популяций отдельных видов, можно оценить продуктивность биоценозов донных животных. Для выявления границ биоценозов используются разные коэффициенты, в частности:

а/ коэффициент общности видового состава Жаккара

$$K_{ж} = \frac{c}{a + b - c} \quad ; \quad /16/$$

где а - число видов в пробе А; b - число видов в пробе В;
с - число видов, общих для проб А и В;

б/ коэффициент общности удельного обилия Шорыгина

$$K_{ш} = \sum V_i \min \quad ; \quad /17/$$

где V_i - удельное обилие вида i, общего для сравниваемых проб /min означает, что из двух удельных обилий сравниваемых проб избирается меньшее/;

в/ комбинированный коэффициент Вайнштейна /объединение коэффициентов Жаккара и Шорыгина/

$$K = K_{ж} \cdot K_{ш} \quad /18/$$

После подсчета коэффициентов между количественными пробами бентоса матричный материал разбивается на группы /биоценозы/. Границей между группами считается среднее значение коэффициента, т.е. 0,5 /или 50%/ для коэффициентов Жаккара и Шорыгина и 0,25 /или 25%/ для коэффициента Вайнштейна. При недостаточном количестве проб полученные коэффициенты оказываются низкими и выделение биоценозов невозможно.

В сообществе зообентоса можно выделить по крайней мере два трофических уровня - нехищные и хищные животные. Суммарную продукцию сообщества можно понимать как продукцию составляющих его видов, которая может быть использована вне данного биоценоза /например, рыбами/. Очевидно, что часть продукции нехищных животных потребляется внутри биоценоза входящими в него хищниками, поэтому продукцию биоценоза находим из равенства

$$P_{\Sigma} = P_M + P_x - C_x, \quad /19/$$

где P_M - продукция нехищных животных; P_x - продукция хищных животных; C_x - рацион хищников. Учитывая, что $C_x = A_x/\alpha = (P_x + P_x)/\alpha$, где α - усвояемость пищи, для хищных животных принимаемая равной 0,8; A_x - ассимилированная животными пища, получаем

$$P_{\Sigma} = P_M + P_x - A_x/\alpha = P_M + P_x - (P_x + P_x)/\alpha. \quad /20/$$

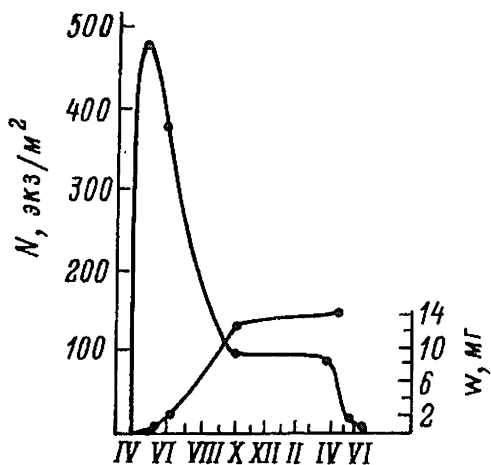


Рис.1. Изменение численности и среднего веса популяции *Socranium novelle* в течение года.

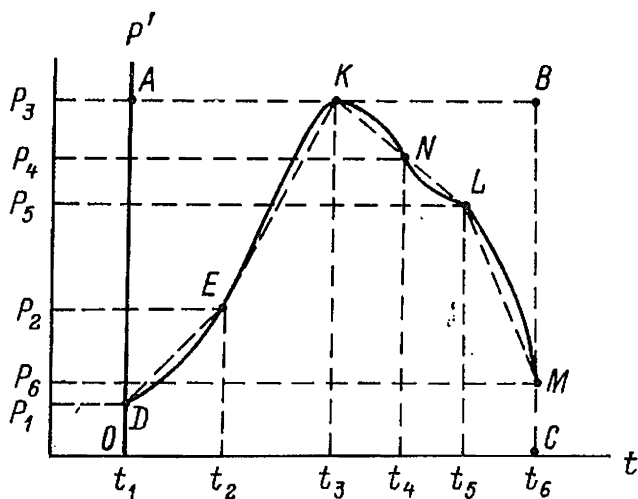


Рис.2. Изменение скорости продуцирования популяции в течение времени наблюдения. На оси абсцисс - время наблюдения, на оси ординат - скорость продуцирования.

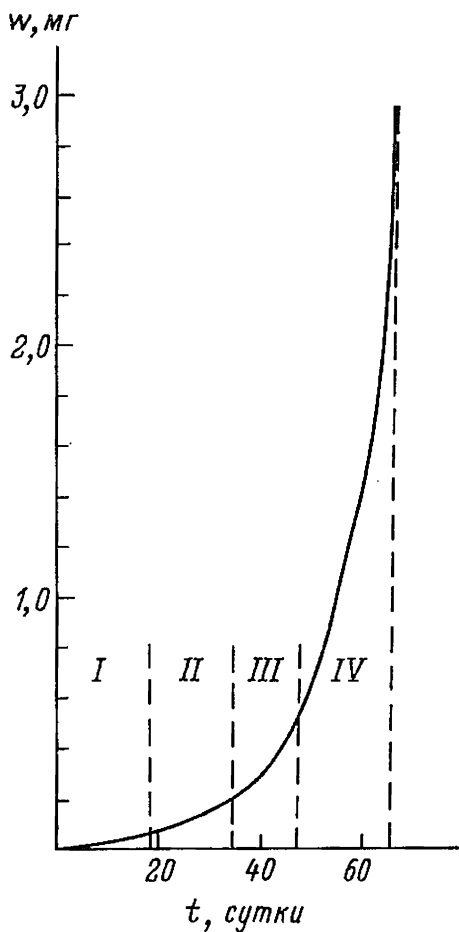


Рис.3. Кривая весового роста личинок *Cladotanytus mancus* при $t = 15^{\circ}\text{C}$. Римские цифры - номера возрастных групп личинок.

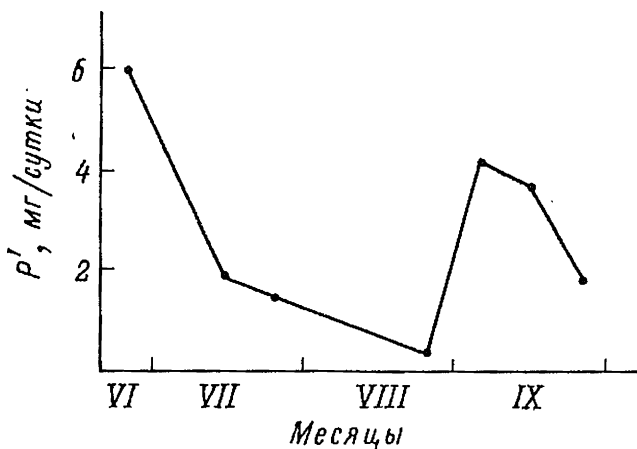


Рис.4. Сезонная динамика скорости продуцирования популяции *Cladotanytarsus muncus* оз.Круглое, 1968/.

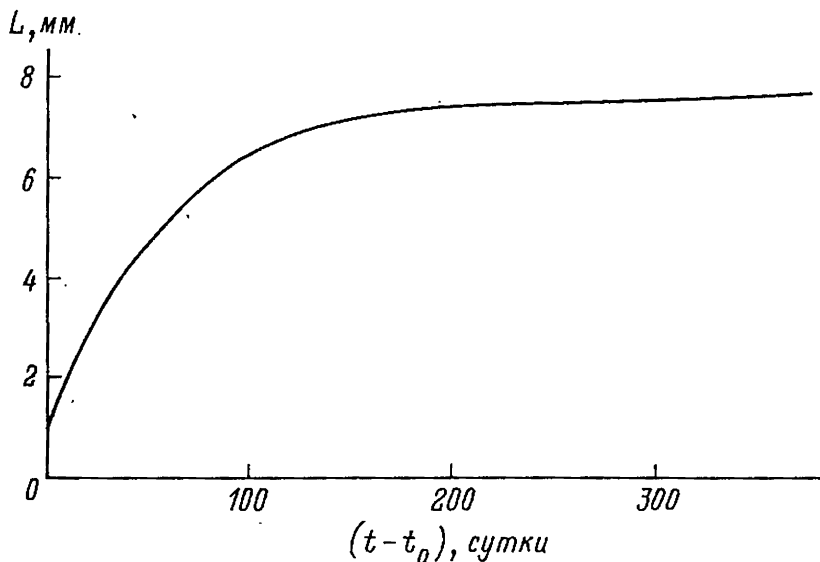


Рис.5. Кривая линейного роста моллюсков *Spiraegium succisum* при 15°C.

3. МЕТОДИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ РАСЧЕТА ХАРАКТЕРИСТИК РОСТА ВОДНЫХ ЖИВОТНЫХ

Необходимость количественного изучения роста водных животных при рыбохозяйственных гидробиологических исследованиях возникает в связи с тем, что продукция популяции представляет собой результат роста составляющих ее особей.

3.1. Способы расчета среднего прироста, среднего удельного прироста и удельной скорости роста. Различают линейный и весовой рост. В первом случае прослеживают увеличение в онтогенезе определенного линейного размера, чаще всего длины тела, обозначаемой как l или L , во-втором - массы тела, пропорциональной его весу, обычно обозначаемой как w . Для расчета основных показателей скорости роста служат приведенные ниже формулы, пригодные для роста любого типа.

3.1.1. Прирост линейного размера или массы тела за период $(t_2 - t_1)$ получают по разности $l_2 - l_1 = \Delta l$ или $w_2 - w_1 = \Delta w$, где l_2 и w_2 - длина и масса тела в конечный момент времени t_2 , а l_1 и w_1 - в начальный момент времени t_1 .

Средний прирост за единицу времени в тот же период роста $(t_2 - t_1)$ рассчитывают как отношение

$$\frac{l_2 - l_1}{t_2 - t_1} = \frac{\Delta l}{\Delta t}, \quad \frac{w_2 - w_1}{t_2 - t_1} = \frac{\Delta w}{\Delta t}.$$

3.1.2. Когда Δt стремится к нулю, уменьшаются и Δl и Δw , а отношения $\Delta l/\Delta t$ и $\Delta w/\Delta t$ изменяются все слабее и слабее и приближаются к скорости линейного роста ($P_l = dl/dt$) и к скорости весового роста ($P_w = dw/dt$) в момент времени t . Всегда можно избрать столь малый отрезок времени Δt , средний прирост за который сколь угодно мало отличается от истинной величины скорости роста.

3.1.3. Средний удельный /относительный/ прирост получают, разделив средний прирост на среднюю длину l /или массу w / тела за период $(t_2 - t_1) = \Delta t$, т.е.

$$\frac{1}{l} \frac{\Delta l}{\Delta t}, \quad \frac{1}{w} \frac{\Delta w}{\Delta t}$$

3.1.4. Средний линейный размер или средняя масса тела растущего животного за отрезок времени $(t_2 - t_1)$ могут быть определены с помощью разных приемов осреднения. При малых $(t_2 - t_1)$ обычно пригодны средние арифметические

$$\bar{l} = 0,5 (l_1 + l_2) \quad \text{и} \quad \bar{w} = 0,5 (w_1 + w_2) .$$

3.1.5. По мере уменьшения Δl и Δw средний удельный прирост за время $(t_2 - t_1)$ сколь угодно близко приближается к удельной скорости линейного роста C_l или к удельной скорости весового роста C_w в момент времени t :

$$C_l = \frac{1}{l} \frac{dl}{dt} , \quad C_w = \frac{1}{w} \frac{dw}{dt} . \quad /I/$$

Приняв во внимание, что $w = q l^b$ /стр.91/ и что $d(q l^b) = q b l^{(b-1)} dl$ по формулам /I/ легко получить важное соотношение

$$C_w = b C_l , \quad /2/$$

Во всех случаях $b > 2$ и обычно близко к 3. Следовательно, удельная скорость весового роста всегда существенно выше /например, в 2,5 или в 3 раза/ удельной скорости линейного роста того же объекта.

Способы расчета величин C_l и C_w изложены ниже /см. п.3.2.2/.

3.1.6. В практике исследований удельную скорость роста часто приближенно выражают как процент прироста начального размера или веса за единицу времени и рассчитывают по правилу сложных процентов

$$P_l\% = (e^{C_l} - 1) 100 = \left[\left(\frac{l_2}{l_1} \right)^{1/(t_2 - t_1)} - 1 \right] 100 ,$$

$$P_w\% = (e^{C_w} - 1) 100 = \left[\left(\frac{w_2}{w_1} \right)^{1/(t_2 - t_1)} - 1 \right] 100 .$$

Если пользуются десятичными логарифмами, то

$$P_l\% = (10^{0,4343 C_l} - 1)100 = (10^{k_l} - 1)100,$$

$$P_w\% = (10^{0,4343 C_w} - 1)100 = (10^{k_w} - 1)100,$$

где k_l и k_w соответственно равны $\lg(l_2/l_1)/(t_2-t_1)$ и $\lg(w_2/w_1)/(t_2-t_1)$.

Если же процент прироста принимают как прирост единицы длины или массы растущего объекта за единицу времени, то получают не приближенную, а истинную его величину как

$$P_l\% = C_l \cdot 100, \quad P_w\% = C_w \cdot 100.$$

Эти два способа расчета дают ощутимо разные результаты при значительной удельной скорости роста, когда $p > 5\%$.

3.1.7. Зная удельные скорости роста C_l и C_w , легко получить величины скоростей роста P_l и P_w , соответствующие достигнутым величинам l и w :

$$P_l = dl/dt = C_l \cdot l, \quad P_w = dw/dt = C_w \cdot w.$$

3.1.8. Очевидно, что $C_l \bar{l}$ и $C_w \bar{w}$ - скорости роста при длине или массе тела, соответственно равным \bar{l} и \bar{w} . О соотношении $C_l \bar{l}$ и $C_w \bar{w}$ со средней скоростью роста и средним приростом (3.2.3.).

3.2. Способы расчета главнейших характеристик экспоненциального роста. Если присущая всему живому способность роста не встречает ограничений для своего проявления, то рост идет с постоянной удельной скоростью, что возможно в тех случаях, когда возрастание массы объекта не приводит к снижению удельной скорости /интенсивности/ энергетического обмена и она остается постоянной. Такой простейший исходный тип роста живых существ, при котором $C_l = const$ и $C_w = const$, называют экспоненциальным ростом, поскольку

ку изменение размеров (массы) организма может быть передано экспоненциальной (показательной) функцией времени (t): $y = y_0 e^{kt}$. Рост такого типа характерен для периода эмбрионального и первых стадий постэмбрионального развития. Во многих случаях к нему близок рост личинок насекомых.

3.2.1. Удельные скорости экспоненциального роста. C_l и C_w — постоянные величины, а скорость его, выражаемая как

$P_l = dl/dt = C_l \cdot l$ и $P_w = dw/dt = C_w \cdot w$, возрастает пропорционально l или w . При экспоненциальном росте величины l или w , достигнутые за время роста t при их начальных значениях l_0 и w_0 , могут быть рассчитаны по уравнениям

$$l_t = l_0 e^{C_l t}, \quad w_t = w_0 e^{C_w t} \quad (4)$$

Те же уравнения для интервала времени ($t_2 - t_1$) можно записать как

$$l_2 = l_1 e^{C_l(t_2 - t_1)}, \quad w_2 = w_1 e^{C_w(t_2 - t_1)} \quad (4a)$$

где l_2 и w_2 — размер и масса тела в момент времени t_2 , а l_1 и w_1 — в момент времени t_1 .

3.2.2. Формулы для расчета удельных скоростей и весового роста легко найти, прологарифмировав уравнения (4a)

$$C_l = \frac{\ln(l_2/l_1)}{t_2 - t_1}, \quad C_w = \frac{\ln(w_2/w_1)}{t_2 - t_1} \quad (5)$$

Если пользуются десятичными логарифмами, то

$$C_l = \frac{lg(l_2/l_1)}{0,4343(t_2 - t_1)}, \quad C_w = \frac{lg(w_2/w_1)}{0,4343(t_2 - t_1)} \quad (5a)$$

Формулы (5) и (5a) пригодны и для любого другого типа роста, отличного от экспоненциального, когда C_l и C_w не остаются постоянными, но в этом случае рассчитанные значения C_l и C_w представляют собой средние величины удельных скоростей роста за период ($t_2 - t_1$) и должны обозначаться как \bar{C}_l и \bar{C}_w

3.2.3. При экспоненциальном росте средний линейный размер (\bar{l}) и среднюю массу тела (\bar{w}) растущего животного за время ($t_2 - t_1$) получают по формулам

$$\bar{l} = \frac{l_2 - l_1}{\ln l_2 - \ln l_1}, \quad \bar{w} = \frac{w_2 - w_1}{\ln w_2 - \ln w_1} \quad (5b)$$

Применив уравнение 5, убеждаемся, что в случае экспоненциального роста

$$\bar{P}_l = C_l \cdot \bar{l} = \frac{l_2 - l_1}{t_2 - t_1}, \quad \bar{P}_w = C_w \cdot \bar{w} = \frac{w_2 - w_1}{t_2 - t_1}$$

т.е. средняя скорость экспоненциального роста за время $(t_2 - t_1)$ равна среднему приросту. При росте любого типа, в том случае когда \bar{l} или \bar{w} рассчитаны по (5б), произведения $C_l \cdot \bar{l}$ и $C_w w$ равны среднему приросту за время $(t_2 - t_1)$ и при малых отношениях l_1/l_2 или w_1/w_2 могут служить приближенной оценкой средней скорости роста за время $(t_2 - t_1)$.

Произведение $C_l l_1$ и $C_w w_1$ ("характеристика роста" В.В.Васнецова) непригодны для оценки среднего прироста, т.к. они тем больше истинных величин, чем больше отношения l_2/l_1 или w_2/w_1 .

3.2.4. На графике зависимости l или w от t (уравнения (4) и (4а)) экспоненциальный рост выражается неограниченно возрастающей кривой, левая ветвь которой асимптотически приближается к оси абсцисс (рис. I^ж). Это означает, что при экспоненциальном росте нельзя определить время "начала" роста, так как l и $w \rightarrow 0$ при $t \rightarrow -\infty$.

Для того чтобы выяснить, можно ли некоторый ряд эмпирически установленных величин $l_1, l_2 \dots l_n$ или $w_1, w_2 \dots w_n$, соответствующих моментам времени $t_1, t_2 \dots t_n$, передать экспоненциальной функцией, используют ее спрямление на полупрологарифмическом графике, т.е. на графике зависимости $\ln l$ или $\ln w$ от t . Прологарифмировав уравнения (4) и (4а), получаем

$$\ln l_t = \ln l_0 + C_l \cdot t \quad \text{и} \quad \ln w_t = \ln w_0 + C_w \cdot t \quad (6)$$

$$\text{или} \quad \lg l_t = \lg l_0 + 0,4343 C_l \cdot t \quad \text{и} \quad \lg w_t = \lg w_0 + 0,4343 C_w \cdot t,$$

$$\ln l_2 = \ln l_1 + C_l (t_2 - t_1) \quad \text{и} \quad \ln w_2 = \ln w_1 + C_w (t_2 - t_1) \quad (6a)$$

$$\text{или} \quad \lg l_2 = \lg l_1 + 0,4343 C_l (t_2 - t_1) \quad \text{и} \quad \lg w_2 = \lg w_1 + 0,4343 C_w (t_2 - t_1).$$

Замечаем, что (6) и (6а) представляют собой уравнения прямой $y = a + bx$. Например, в последнем уравнении $y = \lg w_2$, $x = (t_2 - t_1)$, $a = \lg w_1$ и $b = 0,4343 C_w$.

ж/ Рисунки см. в конце раздела.

Когда эмпирические точки на графике $\lg y = f(t)$ располагаются по прямой, это означает, что рассматриваемый случай роста может быть отнесен к экспоненциальному типу роста. Тогда одним из общепринятых способов, например методом наименьших квадратов, графическим методом и т.д., рассчитывают параметры соответствующего уравнения прямой: $\lg l_0$, l_1 или $\lg w_0$, l_w в случае уравнений /6/; $\lg l_1$, l_2 или $\lg w_1$, l_w для уравнений /6а/, найдя которые, легко получить l_0 и w_0 или l_1 и w_1 .

3.2.5. Приближенно значения l_1 и l_w можно определить графически. Приняв во внимание, что на рис. I $BC = (\lg w_2 - \lg w_1) / 0,4343$ и $AC = (t_2 - t_1)$ и измерив на графике линии BC и AC, находим, что $l_w = \lg d = BC/AC$. При таком расчете на оси ординат и на оси абсцисс при принятой размерности w и t единице должны соответствовать равные отрезки. Когда на графике равенство масштабов шкал не соблюдено, вносят соответствующую поправку, умножая отношение BC/AC на отношение масштабов шкал на осях y и x . Так, на рис. I это отношение равно 40.

3.2.6. Всегда следует указывать пределы значений независимого переменного, в данном случае $(t_2 - t_1)$, для которых получено уравнение роста.

3.3. Определение параметров уравнений параболического роста. Скорость роста закономерно связана со скоростью энергетического обмена. Рассмотренный выше экспоненциальный рост с постоянной удельной скоростью возможен в тех случаях, когда и удельная скорость обмена постоянна, т.е. не зависит от массы тела. Как известно, у подавляющего большинства животных удельная скорость энергетического обмена снижается с увеличением массы тела и пропорциональна w^{-n} , согласно уравнению $R/w = R_1 w^{-n}$, где n - дробное число, обычно в пределах 0,1-0,4, а в среднем близкое к 0,25; R_1 - константа, численно равная R/w при $w = 1$. Соответственно по мере роста и увеличения W снижается и удельная скорость роста.

Когда удельная скорость роста остается пропорциональной w^{-n} , причем $0 < n < 1$, рост относится к так называемому параболическому типу, при котором

$$C_w = N w^{-n}, \quad /7/$$

где N и n - константы, при этом N численно равно C_w при $w = 1$.

В уравнениях параболического роста константа n имеет либо ту же величину, что и в уравнении зависимости удельной скорости обмена того же объекта от массы тела ($R/w = R_1 w^{-n}$), либо несколько меньшую. В первом случае при возрастании w отношение скорости роста к скорости трат на обмен (P/R) остается неизменным и рост идет с постоянной эффективностью и постоянным коэффициентом использования энергии ассимилированной пищи $R_2 = 1/(1 + R/P) = const$. Во втором случае по мере увеличения w отношение P/R и эффективность роста снижаются. Уравнение параболического роста широко приложимо для передачи особенностей роста на отдельных этапах развития животных самого разного систематического положения.

Реже оно оказывается пригодным для описания роста на протяжении всего онтогенеза или большей его части. Если параболический рост охватывает весь период роста, то в конце его он внезапно прекращается. Так идет рост многих, если не большинства, личинок насекомых, у которых соматический рост прекращается при окукливании. Среди ракообразных параболический рост тела свойствен веслоногим ракам, у которых рост тела прекращается при пятой /последней/ линьке копеподитов.

3.3.1. При параболическом типе роста скорость роста $dw/dt = C_w \cdot \bar{w}$ в зависимости от w может быть рассчитана как

$$dw/dt = N \bar{w}^{1-n}, \quad /8/$$

а масса тела в зависимости от времени роста - по степенной функции

$$w_t = w_1 t^{1/n}, \quad /9/$$

где t - расчетная величина времени роста, отсчитываемого от его "начала", когда w и t равны нулю; $w_1 = (N \cdot n)^{1/n}$ - масса тела при $t = 1$; $1/n$ - константа параболического роста, равная произведению $t \cdot C_w$, так как в отличие от экспоненциального роста при параболическом росте его удельная скорость (C_w) не постоянна, а обратно пропорциональна t , т.е. $C_w = 1/nt$. Величина t , или время, отсчитываемое от момента, когда $w = 0$, т.е. от "начала" роста, при наблюдениях за ростом остается неизвестной, так как исходные наблюдаемые величины w всегда имеют некоторую, пусть малую, но конечную величину w_0 , достигнутую за некоторое время роста t_0 . Всегда известно только время $(t - t_0)$, отсчитываемое от начала наблюдений, например от момента рождения особи; в последнем случае $(t - t_0)$ - это возраст от рождения (τ). Зная τ и t_0 , находим $t = \tau + t_0$. Расчет величины t_0 приведен ниже /см. п. п. 3.3.2. и 3.3.3/.

3.3.2. На графике степенная функция имеет вид неограниченно возрастающей вогнутой кривой, внешне сходной с кривой экспоненциального роста. Левая часть кривой параболического роста весьма пологая /рис. 2, А/. Это свидетельствует о том, что w_1 в формуле /9/ очень мало и что даже при малых значениях w_0 время t_0 - заметная величина. Согласно уравнению /9/,

$$w_t^n = w_1^n \cdot t \quad \text{и} \quad w_0^n = w_1^n \cdot t_0.$$

Тогда
$$\frac{w_t^n}{w_0^n} - 1 = \frac{t}{t_0} - 1 = \frac{t - t_0}{t_0}.$$

Отсюда
$$t_0 = (t - t_0) \left[\left(\frac{w_t}{w_0} \right)^n - 1 \right]^{-1}. \quad /10/$$

По формуле /10/ легко определить, что при $n = 0,25$, даже когда $w_t / w_0 = 10\ 000$, т.е. когда w_0 составляет всего 0,01% от w_t , $t_0 = 10\%$ от t или 11,1% от $(t - t_0)$. Следовательно, даже при малых значениях w_0 нельзя приравнять t_0 к нулю и вместо t в выражении /9/ брать $(t - t_0)$, как нередко неправильно делают.

Пример. Допустим, что в первый сезон выращивания тепловодной рыбы рост шел по параболическому типу и что при выклеве $w = 1$ мг, а спустя 120 дней, т.е. когда $(t - t_0) = 120$, $w_t = 10$ г. Примем, что $n = 0,25$ и $1/n = 4$. По формуле /10/ находим, что $t_0 = 13,33$ дня и $t = (t - t_0) + t_0 = 133,33$ дня. Согласно выражению /9/, $w_t = w_0 / t^{1/n} = 10 / 133,33^4 = 3,164 \cdot 10^{-8}$ г. При этих условиях $w_t = 3,164 \cdot 10^{-8} t^4$, где w - в граммах, t - в сутках /см.рис.2/.

3.3.3. Располагая рядом наблюдений за ростом, т.е. величинами w_1 и $(t_1 - t_0)$, w_2 и $(t_2 - t_0)$, w_3 и $(t_3 - t_0)$ и т.д., и принимая во внимание, что $(t_{i+1} - t_0) - (t_i - t_0) = (t_{i+1} - t_i)$ и что для достаточно малого промежутка времени $(t_2 - t_1)$ среднюю скорость роста можно без заметной ошибки заменить на рассчитанный по эмпирическим данным средний прирост, по формуле /8/ получаем

$$\frac{w_2 - w_1}{t_2 - t_1} = N \cdot w^{1-n} \quad /II/$$

или в логарифмической форме

$$\lg \frac{w_2 - w_1}{t_2 - t_1} = \lg (N \cdot w^{1-n}) = \lg N + (1-n) \lg w. /IIa/$$

Последнее уравнение может служить для расчета параметров параболического роста - N и n .

По наблюдениям за ростом нетрудно рассчитать для разных $(t_2 - t_1)$ соответствующие им величины $\lg [(w_2 - w_1) / (t_2 - t_1)]$. Из уравнения /IIa/ вытекает, что, если принять эти величины за "у" и отложить на графике против $\lg w$, принятого за "х", в том случае, если опытные данные соответствуют парабо-

лическому росту, т.е. уравнению /IIa/, точки на графике расположатся по восходящей прямой. Это позволяет рассчитать свободный член уравнения прямой $\lg N$, а следовательно, и N и угловой коэффициент $/I - n /$ при независимом переменном $\lg x$ и таким путем определить n /рис.3/. Зная N и n , находим t_0 по соотношению

$$t_0 = w_0^n / n \cdot N . \quad /I2/$$

Теперь, зная $(t - t_0)$ и t_0 , легко найти t , так как $t = (t - t_0) + t_0$.

3.3.4. Когда известно t , масса тела (w) при параболическом росте может быть представлена, согласно формуле /9/, в виде степенной функции времени. Если отсчитывают время от момента, когда $w = w_0$, например пользуются возрастом от рождения $\tau = (t - t_0)$, уравнение параболического роста приобретает вид

$$w_\tau = [n \cdot N \tau + w_0^n]^{1/n}$$

или

$$w_{(t-t_0)} = [n \cdot N (t - t_0) + w_0^n]^{1/n} . \quad /I3/$$

Уравнение /I3/ показывает, что нет оснований считать, как это часто ошибочно делают, что при параболическом росте $\lg w$ и $\lg \tau$, подобно $\lg w$ и $\lg t$, находятся в линейной связи. Практически это допустимо только в том случае, если специально доказано, что по отношению к рассматриваемым значениям w_τ и τ величины w_0 и t_0 пренебрежимо малы.

3.3.5. Уравнение роста дает возможность определить t , т.е. продолжительность развития до w_t , по известным значениям w_t и w_l , пользуясь формулой /9/, или τ по известным величинам w_τ и w_0 , применяя уравнение /I3/.

Приняв во внимание, что $w_l^n = n \cdot N$, по выражениям /9/ и /I3/ находим

$$t = (w_t / w_l)^n , \quad \tau = (w_\tau^n - w_0^n) / w_l^n .$$

3.3.6. Когда весовой рост некоторого объекта может быть отнесен к параболическому типу, т.е. выражен степенной функцией времени, его линейный рост также можно выразить аналогичным образом. Однако, в отличие от весового, линейный рост параболического типа на графике не всегда имеет вид возрастающей кривой.

Заменив в формуле /9/ w на $q \ell^b$ и приняв во внимание, что b находится обычно в пределах 2,5-3,5, а n - в пределах 0,1-0,4, приходим к заключению, что в степенном уравнении параболического линейного роста

$$\ell_t = \ell_1 t^{1/nb} \quad /14/$$

показатель степени или константа роста $1/nb$ может быть меньше единицы, равен единице или больше единицы. В первом случае не только удельная скорость роста, но и скорость роста со временем снижается и кривая линейного роста представлена возрастающей выпуклой линией; во втором случае скорость линейного роста постоянна и кривая роста имеет вид возрастающей прямой; и лишь в третьем случае, как и при весовом росте, с увеличением t и w снижается только удельная скорость роста, а скорость роста повышается и кривая роста имеет вид возрастающей вогнутой линии. Все сказанное выше о необходимости различать $(t - t_0)$ и t , о способах определения t_0 и других параметров справедливо и для линейного роста, но во всех уравнениях вместо n и N следует брать другие константы - nb и Nb .

3.4. Определение параметров и построение уравнений

S-образного роста. В онтогенезе большинства животных разного систематического положения удельная скорость роста с увеличением массы тела уменьшается в большей мере, чем удельная скорость энергетического обмена, пропорциональная w^{-n} . В результате отношение P/R и эффективность роста $/K_2/$ снижаются. В отличие от удельной скорости, скорость роста в начальный его период возрастает, и кривая весового роста пред-

ставлена в это время восходящей вогнутой линией. Вследствие быстрого снижения удельной скорости роста с увеличением w и t скорость роста достигает максимума, которому соответствует точка перегиба на кривой роста. С дальнейшим увеличением w снижается не только удельная скорость, но и скорость роста. Правая часть кривой роста представлена восходящей выпуклой линией, асимптотически приближающейся к характерной для данного объекта и для данных условий максимальной величине w_∞ , т.е. к дефинитивным размерам тела.

Рост такого характера может быть передан различными математическими приемами. Ниже он описывается с помощью получившего широкое признание уравнения Бергаланфи, модифицированного Г.Г.Винбергом.

3.4.1. Зависимость скорости весового роста (dw/dt) от w при S -образном росте может быть представлена как

$$dw/dt = N \cdot w^{1-n} - \kappa w = N \cdot w^{1-n} (w_\infty^n - w^n) / w_\infty^n. \quad /15/$$

Здесь, как и выше, n - положительная дробная величина, обычно в пределах 0,20-0,33, $\kappa = N/w_\infty^n$.

Сравнив выражения /15/ и /8/, видим, что в начале роста, когда w мало, а $(w_\infty^n - w^n)/w_\infty^n$ близко к 1, скорость роста, как и при параболическом росте, увеличивается, но по мере возрастания w и приближения к w_∞ все большее значение приобретает тормозящий фактор $(w_\infty^n - w^n)/w^n$.

3.4.2. Зависимость удельной скорости от w , при S -образном типе роста получим, разделив выражение /15/ на w и сделав необходимые преобразования:

$$(1/w)(dw/dt) = \rho_w = N(w^{-n} - w_\infty^{-n}) = \kappa (w_\infty^n/w^n - 1). \quad /16/$$

3.4.3. Зависимость w от времени роста при S -образном росте имеет вид

$$w_t = w_\infty \left(1 - e^{-\kappa t} \right)^{1/n}. \quad /17/$$

3.4.4. Чтобы получить зависимость от времени роста линейного размера (l), достаточно в уравнении /I7/ заменить w на $q l^b$. После преобразования получаем

$$l_t = l_{\infty} (1 - e^{-nkt})^{1/nb} \quad /I8/$$

Поскольку nb близко к 1 /см.п.3.3.6/, часто, например для выражения постларвального линейного роста моллюсков, оказывается возможным принять, что $nb=1$ и пользоваться более простым уравнением

$$l_t = l_{\infty} (1 - e^{-k_2 t}) \quad /I9/$$

где

$$k_2 = kn = k/b \quad .$$

В этом случае линейный рост выражен монотонно восходящей выпуклой кривой /рис.4/ без точки перегиба, т.е. без начального участка с возрастающей скоростью роста.

Уравнению /I9/ соответствует частный случай уравнения весового роста /I7/, когда $1/n = b$:

$$w_t = w_{\infty} (1 - e^{-k_2 t})^b \quad /I9a/$$

В некоторых случаях, например, при изучении роста двустворчатых моллюсков, с помощью уравнения /I9/ описывают рост в постларвальный период, пренебрегая малой длиной тела личинки.

3.4.5. Когда время роста отсчитывают от некоторого определенного момента онтогенеза - t_0 , например от времени рождения особи или времени окончания личиночного периода, известно только время $(t - t_0)$, а t и t_0 остаются неизвестными. Может быть неизвестна и средняя величина l_0 , достигаемая к моменту времени t_0 , а известна только величина $(l - l_0)$. Во многих случаях величины t_0 и l_0 не столь малы и ими нельзя пренебрегать. Если полагают, что до достижения l_0 рост следовал тому же уравнению, что и в

последующее время наблюдений за ростом, то l_0 и t_0 могут быть рассчитаны следующим образом. По результатам измерений l при разных $(t - t_0)$ рассчитывают l_∞ и κ , например с помощью изложенного ниже способа Вальфорда /см. п. п. 3.4.6 и 3.4.7/. По уравнению /19/ легко получить, что

$$l_t = l - (l_\infty - l_0) e^{-\kappa(t-t_0)} \quad /20/$$

Взяв это уравнение в виде

$$\ln(l - l_t) = \ln(l_\infty - l_0) - \kappa(t - t_0),$$

видим, что $\ln(l_\infty - l_t)$ находится в линейной зависимости от $(t - t_0)$. Это дает возможность рассчитать или определить графически свободный член уравнения прямой $\ln(l_\infty - l_0)$, а следовательно, и l_0 , так как l_∞ известно. Зная l_0 , по формуле /19/ находим

$$t_0 = -\ln(1 - l_0/l_\infty) / \kappa, \quad t = (t - t_0) + t_0.$$

3.4.6. Параметры уравнения S-образного роста (l_∞ и κ) подбирают или рассчитывают разными способами, изложенными в специальной литературе. Здесь ограничимся изложением распространенного способа Вальфорда на примере приложения его к уравнению /19/. Написав это уравнение для l_{t+1} и для l_t и разделив $(l_{t+1} - l_\infty)$ на $(l_t - l_\infty)$, получим

$$l_{t+1} = l_\infty (1 - e^{-\kappa_2}) + e^{-\kappa_2} l_t. \quad /21/$$

Как видим, l_{t+1} находится в линейной связи с l_t . Это дает возможность рассчитать угловой коэффициент $e^{-\kappa_2}$ и свободный член $l_\infty (1 - e^{-\kappa_2})$ уравнения /21/ и определить κ_2 и l_∞ .

3.4.7. Расчет параметров уравнения Вальфорда часто выполняют графическим методом. На графике с идентичными шкалами осей координат на оси абсцисс отсчитывают значения l_t , а на оси ординат - значения l_{t+1} . Если эмпирические данные могут быть выражены приведенным выше уравнением /19/, то, согласно формуле /21/, они расположатся по восходящей прямой с углом наклона меньше 45° и в точке с координатами l_∞ , l_∞ пересекут прямую с наклоном 45° , проходящую через начало координат, что и укажет величину l_∞ . Свободный член уравнения получим, продолжив построенную прямую влево до пересечения с осью ординат /рис.5/. По известным значениям l_∞ и свободного члена $l_\infty(1 - e^{-k_2})$ легко рассчитать k_2 . Графически величину константы k_2 можно получить по равенству $k_2 = \ln \operatorname{tg} \alpha = l_2 \operatorname{tg} \alpha / 10,4343$. Но можно вычислить k_2 и как средний результат применения при разных t формулы $k_2 = \ln(l_\infty - l_t) - \ln(l_\infty - l_{t+1})$. Единица времени должна избираться настолько большой, чтобы разность $(l_2 - l_1)$ составляла значительную долю от l_∞ . Это тем более необходимо, что нередки случаи, когда начальные точки на графике располагаются ниже прямой, проведенной по последующим точкам. Такое расположение точек на графике Вальфорда показывает, что начальный период роста не может быть передан уравнением /19/.

3.4.8. Нет никаких оснований считать, что рост на протяжении всего онтогенеза должен принадлежать к одному и тому же типу. Вполне возможно, что начальные стадии роста определенного объекта хорошо передаются формулам экспоненциального или параболического роста, а уравнение S-образного типа роста оказывается применимым только после достижения известной массы тела w_0 за время t_0 , причем эти две последние величины могут быть достаточно большими.

Когда уравнение S-образного роста /17/ применяют начиная с некоторой исходной массы тела w_0 , оно приобретает вид

$$w_t = [w_\infty^n - (w_\infty^n - w_0^n) e^{-nk(t-t_0)}]^{1/n} \quad /22/$$

3.4.9. Общую формулу линейного роста получим, заменив в уравнении 122/ w на $q l^b$:

$$l_t = [l_\infty^{nb} - (l_\infty^{nb} - l_0^{nb}) e^{-nk(t-t_0)}]^{1/nb} \quad 122a/$$

Часто без большой погрешности можно принять, что $nb = 1$ /см.п.3.3.6/. Тогда уравнение линейного роста получает более простой вид

$$l_t = l_\infty - (l_\infty - l_0) e^{-nk(t-t_0)} \quad 122b/$$

3.4.10. Эмпирические данные, служащие для расчета параметров уравнений роста, обычно распределяются вокруг средних величин со значительными отклонениями. Поэтому при трех константах, входящих в уравнения S-образного роста (w_∞, n, k), один и тот же ряд наблюдений с практически равной точностью может быть передан несколькими уравнениями с разными параметрами. Создается возможность и возникает необходимость, не выходя за пределы статистически допустимых и вероятных величин, при определении параметров принимать во внимание биологические соображения. Это прежде всего касается значений w_∞ и l_∞ и в особенности величины n . Уравнения роста нужны не сами по себе, а лишь как средство или инструмент, облегчающий выяснение таких важных характеристик растущих организмов, как зависимость удельной скорости роста от массы тела, закономерная связь скорости роста и скорости обмена веществ, определяющая эффективность роста и продукции. Достижение этих целей и более легкая сравнимость результатов роста оказываются возможными, когда n в разных уравнениях роста имеет если и не одну и ту же, то хотя бы близкие величины. Всегда, когда это возможно, следует брать такую же величину n , как и в уравнении зависимости от w удельных трат на обмен (R/w), соответствующем данному объекту и условиям. Как уже указывалось, n обычно равно или близко к 0,25.

3.5. Некоторые общие рекомендации относительно применения количественных методов изучения роста животных. Имея де-

до с количественными закономерностями роста, надо постоянно помнить, что рост - это только одно из проявлений онтогенетического развития, сопровождающегося качественными изменениями растущего организма, которые оставляют без внимания, когда рассматривают количественную сторону онтогенеза - рост организма. Поэтому нет ни теоретических, ни практических оснований полагать, что на протяжении всего онтогенеза рост всегда принадлежит к одному из рассмотренных типов роста. Часто соответствующие им уравнения оказываются пригодными для приближенного описания роста только на определенных стадиях развития. Это означает, что прибегать к расчету параметров уравнения роста следует с четко сформулированными целями и с ясным пониманием особенностей используемых математических функций и пределов их разумного применения для решения биологических задач.

3.5.1. Исходные данные по росту получают при лабораторном или производственном выращивании изучаемого объекта, либо по наблюдениям за ростом в приближенных к природным условиям /например, в садках/, либо путем обработки результатов наблюдений за изменением размерно-возрастного состава природной популяции. Способы получения исходных данных могут заметно влиять на конечные результаты исследования. Например, при лабораторном выращивании в условиях избытка корма устанавливают максимальную скорость роста, потенциально возможную для данного объекта, от которой может сильно отличаться скорость роста в природе, где она может быть ограничена трофическими условиями.

3.5.2. Рост отдельной особи отражает влияние многих факторов и в каждом отдельном случае обнаруживает большие или меньшие отклонения от закономерного хода. Любые приемцы количественного отражения роста передают лишь закономерности роста, относящиеся к определенным константным условиям, которые всегда должны быть указаны. Особого внимания требуют трофические и температурные условия. Как известно, скорость роста пойкилотермных организмов находится в прямой зависимости

от температуры среды. При необходимости вносить температурные поправки или приводить к одной температуре результаты наблюдений, полученные при разных температурных условиях, рекомендуется пользоваться, согласно новейшим данным, температурным коэффициентом $Q_{10} = 2,25$. Температурный коэффициент приложим к величинам, передающим скорость и удельную скорость роста / P_l, P_w, C_l, C_w /. Если скорость роста при более высокой температуре t_2° обозначить как P_2 , а при более низкой как P_1 , то

$$P_2 = P_1 \cdot Q_{10}^{(t_2 - t_1)/10}$$

Когда имеют дело с величиной, обратной скорости роста - его продолжительностью (t или τ), то соответственно

$$\tau_2 = \tau_1 / Q_{10}^{(t_2 - t_1)/10}$$

3.5.3. Даже при лабораторном выращивании редко прослеживают рост одной особи. Чаще всего получают усредненные данные по наблюдениям за ростом многих особей. По ряду причин групповой рост /усредненные данные/ может отличаться от индивидуального роста. Отличия могут быть особенно большими, когда о росте судят по изменению размерно-возрастного состава популяций в природных условиях, так как на изменение размерно-возрастного состава популяции сильное влияние могут оказывать такие факторы, как предпочтительное потребление хищниками особей определенных размерных категорий или другие причины дифференциальной смертности. Следует обращать внимание на возможное значение факторов такого рода. Всегда должны быть указаны условия получения исходных данных по росту изучаемого объекта.

3.5.4. Скорости роста, энергетического обмена и питания закономерно связаны между собой. В частности, их соотношение определяет эффективность использования пищи на рост и продукцию. Наиболее информативны результаты не раздельного, а параллельного изучения количественными методами роста, энергетического обмена и питания некоторого объекта при одних и тех же условиях.

В настоящих "Методических рекомендациях" возможно было дать только начальные сведения по теории роста водных животных. Приведены распространенные приемы количественного выражения экспоненциального, параболического и S -образного роста, представляющие собой основу для количественного изучения закономерной взаимозависимости процессов роста, питания, обмена веществ и облегчающие необходимое ознакомление со специальной литературой.

На настоящем этапе изучения количественных закономерностей роста, как основы понимания биопродукционных свойств водных животных, особое значение приобретает унификация приемов изучения, пригодных для широкого применения и обеспечивающих получение сравнимых результатов. Именно доступные, единообразные и признанные приемы изучения роста могут быть наиболее плодотворно использованы при определении продукции и решении других вопросов практики продукционно-гидробиологических и рыбохозяйственных исследований.

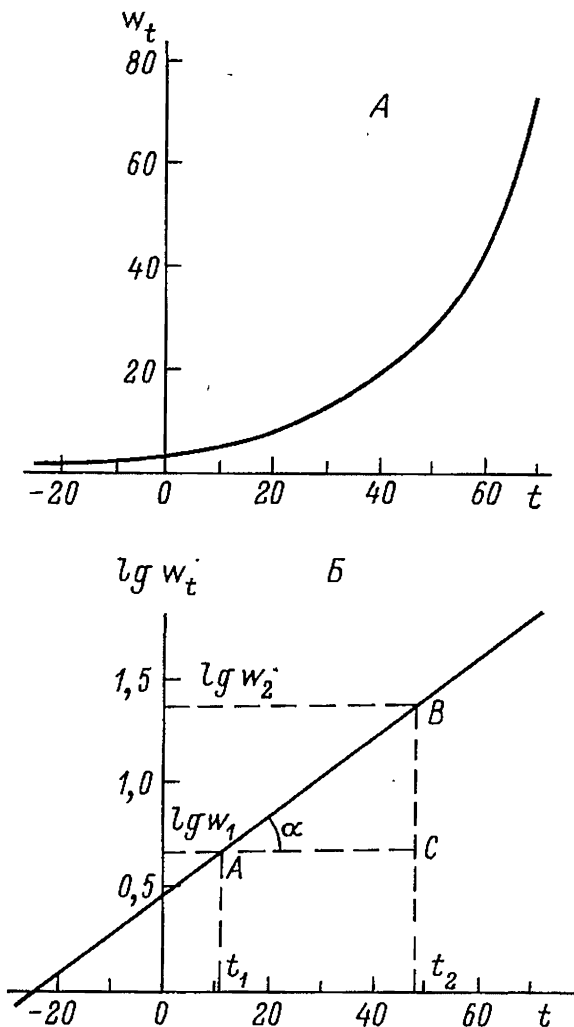


Рис. I. Пример кривой роста экспоненциального типа.
График уравнения

$$w_t = 3 \cdot e^{0,045t} = 3 \cdot 10^{0,0195t} ;$$

A - на оси ординат - масса тела в граммах сырого вещества (w_t); на оси абсцисс - время в условных единицах; B - полулогарифмический график того же уравнения.

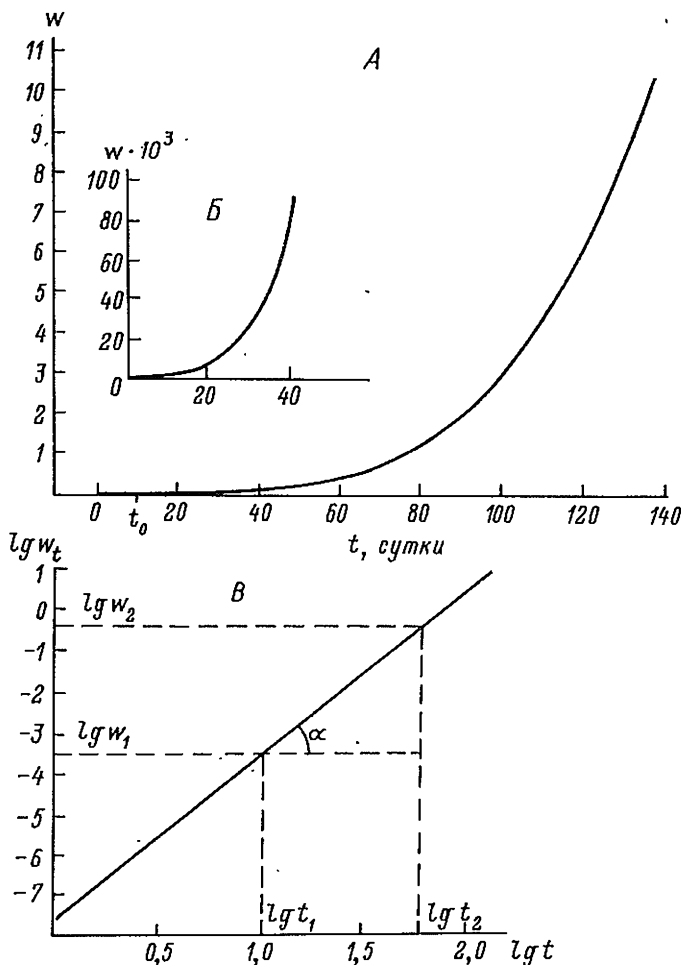


Рис.2. Пример кривой роста параболического типа. График уравнения

$$w = 3,164 \cdot 10^{-8} t^4 ;$$

A - на оси ординат - масса тела в граммах сырого вещества, на оси абсцисс - время в сутках; B - начальный участок той же кривой при увеличенном в 1000 раз масштабе шкалы на оси ординат; B - логарифмический график того же уравнения ($\lg w = -7,50 + 4 \lg t$).
 Обозначения см. в тексте. 49

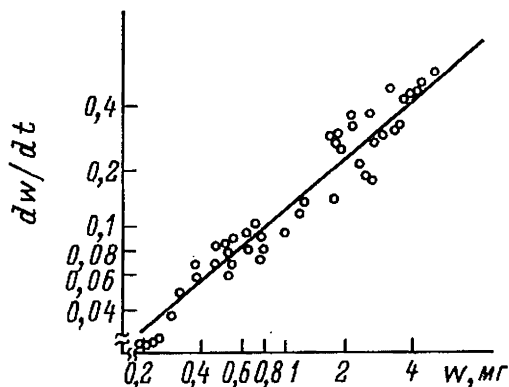


Рис.3. Пример графика зависимости скорости параболического роста (dw/dt) от массы тела (w). Рост личинки поденки *Baetis sp.* $dw/dt = 0,122 w^{0,84}$, где w - в миллиграммах сырого вещества, t - в сутках /Голубков, 1979/.

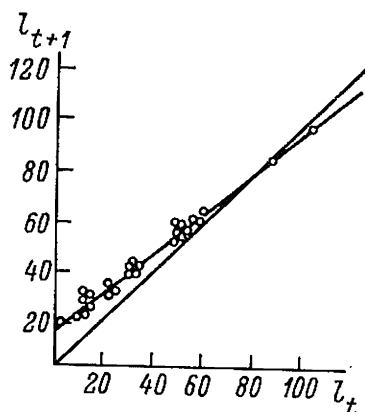


Рис.4. Пример графика уравнения Вальфорта. Рост раковины *Unio tumidus* в р.Оке /Алимов, 1981/. На оси абсцисс - длина раковины l ко времени t , на оси ординат - длина раковины l ко времени $t + 1$. Единица времени - год, длины - миллиметр.

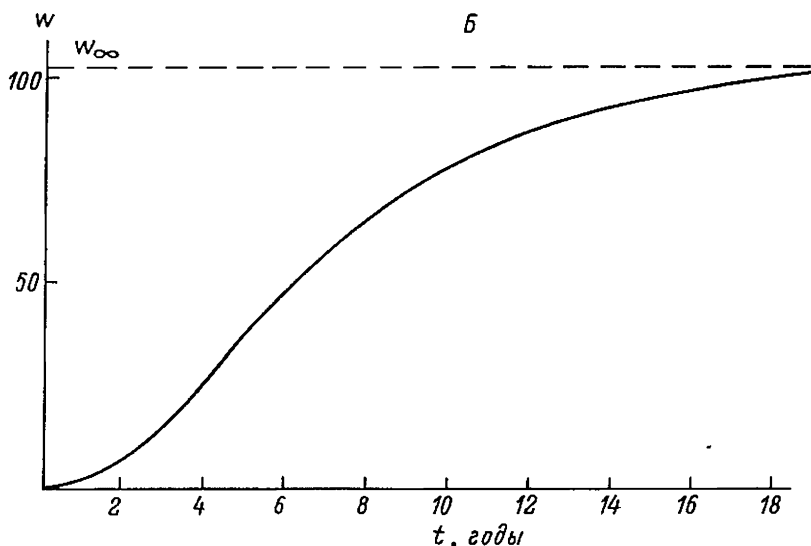
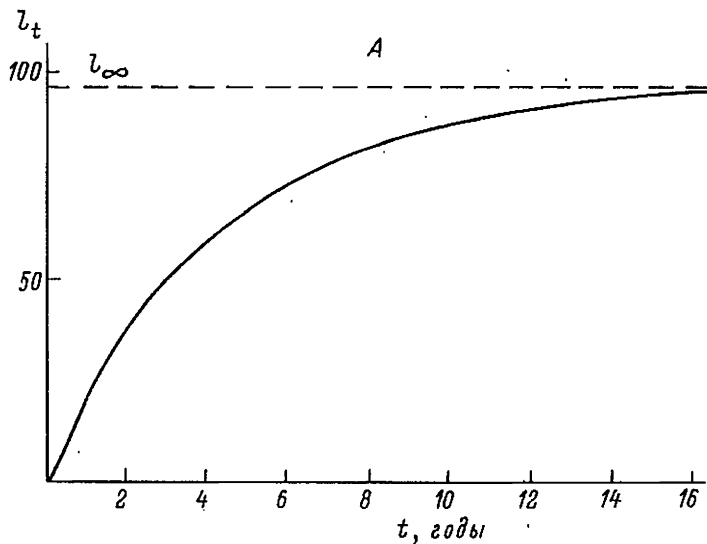


Рис.5. Пример кривой роста S-образного типа. Рост *Unio lamellosus* по усредненным данным наблюдений на разных водоемах /Лимов, 1981/: А- линейный рост, $L_t = 85,97(1 - e^{-0,244t})$, где L_t - длина раковины в миллиметрах, t - время /возраст/ в годах; Б - весовой рост, $w_t = 102,52(1 - e^{-0,244t})^{2,85}$, где w_t - масса тела с раковиной в граммах сырого вещества, t - время /возраст/ в годах. 52

НАУЧНЫЕ РЕДАКТОРЫ:

чл.-корр. АН СССР Г.Г. ВИНБЕРГ
канд. биол. наук Г.М. ЛАВРЕНТЬЕВА

СОСТАВИТЕЛИ:

Методы сбора и первичной обработки - А.А. Салаевкин
Методы расчета продукции - А.Ф. Алимов, Н.П. Финогенова
Методические основы расчета характеристик роста
водных животных - Г.Г. Винберг, А.Ф. Алимов

Редактор Ю.А. Барулин
Корректор А.Н. Куценко

Подписано к печати 04.04.83. М-18963
Уч.-изд. л. 2,0 Формат 60x90 1/16.
Заказ 771. Тираж 500 экз. Цена 20 коп.

ГосНИОРХ. 199053, Ленинград, наб. Макарева, 26

Ротапринт типографии № 2 Ленуприадата. 191104, Ленинград,
Литейный пр., 55

© Государственный научно-исследовательский институт озерного
и речного рыбного хозяйства (ГосНИОРХ), 1983