

**ПРОДУКЦИЯ  
ПОПУЛЯЦИЙ И СООБЩЕСТВ  
ВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ  
И МЕТОДЫ ЕЕ ИЗУЧЕНИЯ**

СВЕРДЛОВСК  
1985

АКАДЕМИЯ НАУК СССР      УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

**ПРОДУКЦИЯ  
ПОПУЛЯЦИЙ И СООБЩЕСТВ  
ВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ  
И МЕТОДЫ ЕЕ ИЗУЧЕНИЯ**

СВЕРДЛОВСК 1985

УДК 577.472+581.526.325+591.524.12+577.3.773.4+577.475(28)

**Продукция популяций и сообществ водных организмов и методы ее изучения:** [Сб. статей]. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985.

Материалы сборника посвящены методам определения продукции пресноводных организмов и способам изучения всех этапов биологической продуктивности водоемов от первичной продукции растительных организмов до продукции рыб.

Книга рассчитана на широкий круг биологов разной специализации — экологов, гидробиологов, ихтиологов, специалистов рыбохозяйственной науки, преподавателей и студентов вузов.

Ответственные редакторы:

член-корреспондент АН СССР Г. Г. Винберг, кандидат биологических наук М. И. Ярушина

---

П  $\frac{21009-1308-89(83)}{055(02)7}$  23—1985 + © УНЦ АН СССР, 1985

Г. Г. ВИНБЕРГ

**НЕКОТОРЫЕ ИТОГИ ПРАКТИКИ ПРИМЕНЕНИЯ  
ПРОДУКЦИОННО-ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКИХ МЕТОДОВ**

Способы расчета продукции водных организмов, как и другие методы количественного изучения продукционного процесса в водных экосистемах, рассматриваемого как поток энергии от первичной к конечной продукции, в последнее время получили широкое распространение при гидробиологических и рыбохозяйственных исследованиях. Их общие основы не раз подвергались обсуждению [7, 8, 10, 12, 15, 24, 29].

Развитие исследований биологической продуктивности водоемов привело к некоторой определенной форме представления их результатов, известной под условным названием «биотический баланс водоема». Этот способ обработки и обобщения результатов был широко использован в работах, выполненных в СССР во время проведения Международной биологической программы [9, 11, 17, 2, 34]. В то же время составление более или менее полных или только частичных «биотических балансов» водоемов получило признание и в других исследованиях, большая часть которых выполнена в рыбохозяйственных институтах и лабораториях [22, 23, 26, 27, 4, 21, 20, 28, 33, 32, 1, 30].

Впервые за всю историю гидробиологии, как, впрочем, и экологии в целом, стало возможным сопоставлять на строго количественной основе все уровни продукционного процесса от первичной продукции фитопланктона до конечной — рыбопродукции и получать представление об эффективности его отдельных этапов. А это уже открывает перспективы теоретического обоснования сознательно направляемых воздействий на продуктивность водоемов. Однако до реализации этих перспектив и формирования действенной теории, которая станет твердой опорой практики рационального использования биологических ресурсов водоемов, предстоит еще пройти трудный путь дальнейшего совершенствования теоретических представлений о закономерностях продукционного процесса.

Отчетливо понимая, что продукционно-энергетические исследования и составление «биотических балансов» водоемов

отнюдь не конечная цель изучения их биологической продуктивности, а только очередной его этап, ограничим все же задачу настоящей статьи высказыванием некоторых заключений, вытекающих из опыта работ этого направления.

«Биотический баланс», или поток энергии экосистемы, представляют в виде таблицы, каждая строчка которой относится к одному из выделенных компонентов экосистемы, входящему в определенный трофический уровень. Соответственно графам таблицы для каждого данного компонента чаще всего приводят семь характеризующих его величин, а именно: биомассу ( $B$ ), продукцию ( $P$ ), отношение между ними или  $P/B$  коэффициент, траты на энергетический обмен ( $R$ ), величину ассимилированной энергии пищи, определяемой как сумма продукции и траты на обмен  $A=P+R$ , отношение продукции к ассимилированной пище или коэффициент использования усвоенной пищи на рост ( $P/A=K_2$ ) и, наконец, величину рациона ( $C$ ), равную ассимиляции, деленной на усвояемость ( $C=A/a$ ). Из перечисленных семи величин только четыре должны быть определены независимо или известны заранее, а три могут быть рассчитаны, чем и пользуются в практике составления «биотического баланса». Например, если известны биомасса и продукция, легко рассчитать  $P/B$ , а если известна биомасса и  $P/B$ , легко рассчитать продукцию  $P=B(P/B)$ . Когда известны  $P$  и  $R$ , нетрудно определить коэффициент  $K_2$ , а если известны продукция и коэффициент  $K_2$ , можно рассчитать траты на обмен.

В принципе все семь упомянутых компонентов «биотического баланса» имеют одинаковый смысл по отношению к организмам всех трофических уровней. Однако для различных групп гидробионтов они определяются с помощью разных методов, что вызывает значительные, иногда трудно преодолимые сложности. Возникает необходимость в определенных допущениях, связанных с большей или меньшей неточностью расчетов. Создается реальная опасность перейти границу допустимого и построить баланс на основе недостаточно обоснованных и недостоверных величин.

Каждому гидробиологу ясно, что это может произойти уже на первом этапе исследований, из-за несовершенства методов сбора исходных данных, характеризующих численность, биомассу, распределение и сезонную динамику гидробионтов. Следует уделять больше внимания оценке пределов неточности исходных данных, как и неточностям, вносимым при их осреднении в пространственном и временном отношениях. Достигнуть идеальной точности невозможно, но материалы всегда должны быть изложены так, чтобы было ясно, какая степень точности достигнута.

К первым таблицам «биотического баланса» не предъявлялось жестких требований в отношении точности и достоверности включенных в них величин. Выяснялась сама возможность

получить таким путем общие представления об энергетическом балансе водной экосистемы. В настоящее время, когда составляют биотический баланс какого-либо водоема, преследуют другую более специальную цель, рассчитывая выяснить особенности продукционного процесса в данном водоеме или в водоемах определенного класса. Достижение этой цели возможно только тогда, когда есть высокодостоверные результаты детальных исследований. Балансы, составленные по недостаточным данным, лишь маскируют наше незнание и симулируют успех исследования, не принося реальной пользы.

Вряд ли можно серьезно отнестись, например, к опубликованным биотическим балансам семи волжских водохранилищ, поскольку в трех из них рацион хищного зоопланктона больше суммы продукции нехищного и хищного зоопланктона, и, следовательно, продукция зоопланктона в целом имеет отрицательную величину. Как тогда оценить кормовые условия для рыб, потребляющих зоопланктон?

Здесь мы коснулись узкого места продукционно-гидробиологических построений. Широкое, быть может даже слишком широкое, распространение в советских гидробиологических и рыбохозяйственных исследованиях получили расчеты «чистой» или «реальной» продукции зоопланктона ( $P_z$ ) по равенству  $P_z = P_2 + P_3 - C_3$ , где  $P_2$  и  $P_3$  — продукция соответственно нехищных и хищных видов,  $C_3$  — рацион хищных видов. Это равенство, принципиальная основа которого остается верной, в практике исследований не дает возможности с большой точностью определить  $P_z$ , так как ошибки определения трех членов его правой части суммируются. А каждая из них может быть велика, так как отнесение стадий развития зоопланктона и его видов к хищным или нехищным неизбежно связано с большими или меньшими условностями.

Особенно много затруднений связано с факультативными хищниками. Кроме того, по смыслу формулы в  $P_2$  и  $P_3$  надлежит включать и продукцию нехищных и хищных простейших, что также вызывает осложнения. Поэтому нельзя ограничиваться рассчитанной по формуле величиной продукции зоопланктона («чистой» или «реальной»), а следует в каждом случае устанавливать, через какие виды или стадии развития реализуется продукция планктонного сообщества, выходящая за его пределы, например потребляемая рыбами. По-видимому, таким путем можно подтверждать расчеты по формуле или обнаруживать необходимость их корректировки дополнительными исследованиями.

Вопрос о продукции сообщества труден. Он заслуживает особого внимания и нуждается в новых подходах к его изучению и решению. Рассмотрим его на примере планктонного сообщества, в состав которого входит фитопланктон, бактериопланктон, и в метаболизме которого немалое участие

принимает детрит. Для этого метаболизм сообщества следует подразделить на внутренний (межуточный по физиологической терминологии) и внешний. Обратим внимание на то, что в обычных условиях в первом приближении внешняя продукция зоопланктона, т. е. продукция, выходящая за его пределы главным образом в результате потребления рыбами, представлена преимущественно относительно крупными ракообразными. Иное участие в метаболизме планктона принимает продукция мелких планктонных организмов — бактерий, инфузорий, коловраток (кроме аспланхна) и младшие стадии развития ракообразных. Их продукция частично затрачивается на нужды энергетического обмена и частично по трофической цепи переходит в состав внешней продукции планктона, представленной главным образом ракообразными. Иначе говоря, мелкие организмы планктона участвуют только в его междуточном метаболизме. Их общая биомасса значительна, интенсивность метаболизма велика и соответственно велика роль в диссипации энергии и регенерации биогенных элементов, а в конечном итоге в интенсификации и ускорении внутреннего метаболизма планктона. Поскольку большая часть продукции мелких видов, участвующих во внутреннем метаболизме сообщества, в конце концов подвергается деструкции, для количественного отражения внутреннего метаболизма сообщества основное значение приобретают величины трат на обмен ( $R$ ). Определенный интерес по отношению к продукции мелких видов представляет установление той ее части, за счет которой создается некоторая доля внешней продукции планктона, т. е. потребленной рыбами части ракообразных. Отношение внешней продукции к суммарным тратам на обмен всего сообщества планктона — мера эффективности его участия в продукционном процессе.

Итоговую величину суммарных трат на обмен, которая служит важнейшей характеристикой сообщества, составляет энергетический обмен как хищных, так и нехищных животных. Эти же виды входят и во внешнюю потребляемую рыбами продукцию. Это открывает принципиальную возможность исследований, в основу которых должно быть положено распределение видов и стадий их развития не по трофическим уровням хищных и нехищных, а по размерным классам. Успешное осуществление таких исследований возможно только при наличии детальных и достоверных сведений, количественно характеризующих потребление рыбами планктонных животных каждого размерного класса.

Все сказанное о внутреннем и внешнем метаболизме зоопланктона не более чем тематика еще не выполненных исследований, изложенная в общих чертах и с большими упрощениями. Проведение исследований на указанной принципиальной основе представляется важной очередной задачей продукционной гидробиологии.

Количественные сведения, характеризующие продукционный процесс в водных экосистемах, получают в результате обработки проб, отбираемых полевыми гидробиологическими методами. На основе этих данных и уже известных общепфизиологических или эколого-физиологических закономерностей получают возможность судить об интенсивности энергетического обмена, скорости роста и питания массовых представителей водных организмов в природных условиях. Необходимые сведения содержатся в обзорных работах [31, 35, 36, 25, 38, 18, 3, 5] и специальной литературе (см. например, изданные Зоологическим институтом АН СССР сборники [39, 37, 31]).

Не касаясь многих специальных методик эколого-физиологических исследований, можно высказать некоторые общие методические положения, соблюдение которых должно способствовать эффективности исследований.

В настоящее время при изучении скорости энергетического обмена нецелесообразно выражать результаты измерений только через скорости потребления кислорода. Следует представлять полученные данные в виде величины трат на обмен, которые понимаются как доля от энерго содержания тела животного, затрагиваемая в процессе энергетического обмена за единицу времени. От величин, выражающих скорость потребления кислорода (СПК) одной особью ( $Q$ ), к тратам на обмен ( $R$ ) переходят по формуле  $R=Q \cdot \text{ЭК} (1/c) W^{-1}$ , где ЭК — энергетический эквивалент единицы потребленного кислорода, обычно принимаемый равным 20,335 Дж/мл $O_2$  (4,86 кал/мл $O_2$ ) или 14,234 Дж/мг $O_2$ ,  $c$  — энергоемкость весовой единицы массы тела, например, Дж/мг $O_2$  сырого веса, Дж/мг сухого веса и т. д. Когда  $Q$  по времени отнесено к часу,  $R$  — траты на обмен за час. Для водных беспозвоночных целесообразно  $R$  относить к суткам, для чего полученную по приведенной формуле величину следует умножить на 24 часа. Существенно, что при расчете трат на обмен необходимо знать процент сухого вещества в сыром, зольность, энергоемкость единицы массы беззольного вещества. Это должно стимулировать дальнейшее накопление соответствующих данных и их упорядочение, что следует рассматривать как важную очередную задачу экспериментальной гидробиологии. Полностью смысл и значение результатов определения СПК и расчета  $R$  раскрывается только при их сопоставлении со скоростью роста, рационом и другими составляющими энергетического баланса особи или популяции.

Энергетический баланс, согласно закону сохранения энергии, передают в виде равенств  $C=P+R+F$  или  $aC=P+R$ . Все слагаемые выражены в единицах энергии за единицу времени или в пропорциональных им величинах. Здесь  $C$  — скорость потребления пищи (рацион);  $R$  — скорость трат на обмен;  $F$  — скорость выделения неусвоенной части пищи,  $a=A/C$  усвояемость пищи.

Обычно сумму ( $P+R$ ) понимают как скорость усвоения (ассимиляции) пищи. Строго говоря, это не совсем верно, так как некоторая, хотя и небольшая, часть энергии ассимилированной пищи выделяется в составе продуктов азотного обмена. При такой записи балансового равенства энергия входит в  $F$ . Поэтому некоторые авторы вместо  $F$  пишут  $UF$  или  $F+U$ . В строгом смысле, скорость ассимиляции пищи равна  $(P+R+U)$ , а  $(P+R)$  — физиологически полезная часть ассимилированной пищи. Однако ввиду малости  $U$  — энергии продуктов азотного обмена — лишь немногие исследователи уделяли внимание этой величине при изучении энергетического баланса водных животных.

Превращение энергии не происходит без превращения вещества. Поэтому энергетический баланс может быть выражен и в весовых единицах кислорода, углерода или азота, эквивалентных определенному количеству энергии. Например, 1 мг углерода в составе продуктов энергетического обмена в круглых цифрах эквивалентен 42 Дж (10 кал).

Когда известны слагаемые энергетического баланса, оказывается возможным рассчитать пищевые потребности, коэффициенты эффективности роста ( $K_1=P/C$  и  $K_2=P/A$ ), кормовой коэффициент  $1/K_2$ , усвояемость пищи ( $a=A/C$ ) и другие соотношения, среди которых для продукционно-гидробиологических целей особый интерес представляет соотношение между приростом особи или продукцией популяции и тратами на обмен, выражаемыми равенством  $P=VR$ , где  $V=K_2/(1-K_2)$ . Это равенство служит, в частности, для расчета продукции физиологическим методом.

В настоящее время особенно актуальны исследования, в которых отдельные слагаемые энергетического баланса, характерные для определенного объекта и условий (скорость обмена, питания или роста), изучаются не раздельно, а параллельно и одновременно. Насколько необходимы такие исследования разных функций показывает следующий пример. В результате тщательных, но раздельно проведенных исследований для ракообразных зависимости от массы тела, скорости генеративного роста ( $P_{ov}$ ), экзувального роста ( $P_{ex}$ ), трат на обмен ( $R$ ) и рациона ( $C$ ) были переданы в виде степенных уравнений:  $P_{ov}=15 W^{0,726}$ ;  $P_{ex}=1,92 W^{0,729}$ ;  $R=1,46 W^{0,759}$ ;  $C=44,8 W^{0,800}$ . Все зависимые переменные выражены в кал/сутки при 20°, а  $W$  — в граммах сырого веса. Очевидно, что для достигших дефинитивного веса особей  $a=(P_{ov}+P_{ex}+R)/C$ , где  $a$  — усвояемость пищи. Казалось бы, что приведенные уравнения дают легкую возможность рассчитать  $a$ . Воспользовавшись ими, для ракообразных с малым весом тела получим  $(P_{ov}+P_{ex}+R)/C > > 1$ , что абсурдно. Например, при  $W=0,1$  мг,  $(P_{ov}+P_{ex}+R) = 0,0344$ , а  $C=0,0283$ . При высоких значениях  $W$  наоборот: рассчитанная величина  $a$  неправдоподобно мала. Эти уравнения оказались несогласованными и несовместимыми друг с другом.

Другим примером таких уравнений могут служить недавно опубликованные соотношения между массой и длиной тела дрейссены.

Параметры степенных зависимостей массы сырого (живого) вещества, сухого вещества тела и раковины от длины тела приведены отдельно для дрейссен с длиной тела 1—11 мм и 12—32 мм. Казалось бы, что такой прием обработки, поскольку он лучше соответствует эмпирическим данным, не может встретить возражений. Однако, если воспользовались уравнениями, рассчитать процентное содержание сухого вещества тела в сыром как отношение разности между весом сухого вещества и раковины к разности между весом живых дрейссен и раковины, получим, что при возрастании длины тела от 1 до 11 мм относительное содержание сухого вещества снижается от 13,7 до 5,65 %, а при возрастании длины тела от 12 до 32 мм — от 10,24 до 6,60 %. Ясно, что в действительности рост длины тела от 11 до 12 мм не сопровождается скачкообразным возрастанием относительного содержания сухого вещества от 5,65 до 10,24 % и что это всего лишь результат применения не согласованных между собой расчетных формул.

Безусловная необходимость организации и выполнения исследований, в которых количественно характеризуются все компоненты энергетического баланса определенного объекта при определенных условиях — нелегкая задача. По опыту многих исследований известно, что компоненты баланса, установленные для лабораторных культур, слагаются нелегко. Поэтому следует с большой осторожностью относиться к величинам, определенным по разности, когда из четырех членов балансового равенства опытным путем определены три величины, а четвертая рассчитана. В этих случаях обычно принимают, что баланс должен сходиться. В действительности же рассчитанная по разности величина включает в себя неувязку баланса, которая может быть значительной.

Балансовые расчеты применительно к природным условиям обитания встречаются с новыми трудностями. Например, при определении коэффициента эффективности роста и пищевых потребностей необходимо знать не только истинную скорость роста, но и истинную величину скорости трат на обмен в природных условиях. Допустим, что скорость роста удается определить с достаточной достоверностью. О тратах же на обмен обычно судят по измеренному в лабораторных условиях «стандартному обмену» с некоторой условной поправкой, чтобы учесть предполагаемое влияние на скорость газообмена большей подвижности животных в природных условиях.

По отношению к наиболее мелким животным, таким как инфузории и коловратки, нет оснований полагать, что измеряемая скорость трат на обмен отличается от присущей им в природных условиях. Труднее решается вопрос для планктонных

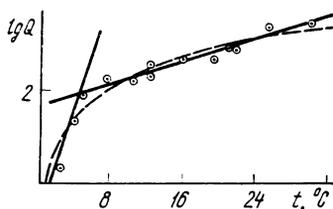
ракообразных, но и здесь нельзя ждать большого превышения средней скорости трат на обмен в природных условиях по отношению к соответствующему стандартному обмену [13]. Известно, что чем выше масса тела животного, тем выше отношение активного обмена к стандартному [19]. У активных рыб это отношение может достигать значительных величин. Однако для экологических целей основное значение имеет не возможность значительно поднять скорость обмена при максимальной скорости движений, которая может поддерживаться только ограниченное время, а средняя за сутки скорость трат на обмен в природных условиях. Как известно, при расчетах пищевых потребностей рыб эту величину рекомендуют получать, удваивая скорость стандартного обмена. Теперь есть основания считать, что для многих рыб стандартный обмен, по-видимому, следует увеличивать не в два раза, а на меньшую величину. Очевидно, что этот важный вопрос подлежит дальнейшим исследованиям.

Все члены равенства, выражающего энергетический баланс особи, популяции или сообщества, находятся в зависимости от условий внешней среды. Вид может неограниченно долго существовать лишь при условии, если колебания значений факторов внешней среды не выходят за пределы его генетически обусловленной нормы реакции, т. е. за пределы возможностей физиологической приспособляемости (акклимации) особи к каждому из факторов внешней среды и их сочетанию. За исключением редких экстремальных сочетаний факторов среды, вызывающих катастрофические нарушения экосистем, в природных условиях все особи постоянно находятся в состоянии полной акклимации к абиотическим факторам среды. Отсюда следует, что экологически значимые выводы по отношению к нормальным условиям среды обитания вида можно получить, если условия опыта не выходят за границы нормальных (толерантных) для данного биологического объекта значений внешних факторов, а подопытный объект вполне акклимирован к условиям опыта, к каждому значению изучаемого фактора. Эти два важнейших требования должны неукоснительно соблюдаться. Однако в практике исследований их нередко нарушают, что приводит к неверным выводам.

Например, были выполнены наблюдения за СПК стекловидными угрями при 13 температурах в интервале 2,0—29,7°. По полученным данным, зависимость СПК от температуры была представлена степенной функцией  $V_t = 8,974 t^{1,1863}$ , где  $V_t$  — СПК в мг  $O_2/кг \cdot ч$   $t$  —  $t^\circ C$ .

Полулогарифмический график оставляет впечатление, что это уравнение удовлетворительно соответствует всем наблюдениям авторов (см. рисунок). Однако тот же рисунок убеждает и в том, что в пределах 4—30° все точки ложатся на прямую и соответствуют обычной экспоненциальной зависимости СПК

Скорость потребления кислорода у стекловидных угрей ( $Q$ , мг  $O_2$ /кг·ч) при разных температурах (по данным наблюдений на водоемах Белоруссии и Прибалтики).



от  $t$  при  $Q_{10}=2,15$ . Только две крайние слева точки ( $t=2,0^\circ$  и  $t=3,8^\circ$ ) лежат вне этой зависимости. Очевидно, что они находятся за пределами толерантных для стекловидных угрей температур. Объединение одной формулой результатов, полученных в пределах и за пределами толерантных температур, ведет к дезинформации. Доверившись полученной автором формуле, на первый взгляд, хорошо передающей все экспериментальные данные, пришлось бы заключить, что  $Q_{10}$  снижается с возрастанием температуры (например,  $Q_{10}^{5-10}=5,18$ ,  $Q_{10}^{15-20}=1,98$  и  $Q_{20}^{25-30}=1,54$ ), т. е. получить совершенно ошибочное представление о результатах опыта, который в действительности показал, что в широком пределе температур ( $4-30^\circ$ )  $Q_{10}$  неизменно равен 2,15. В данном случае не было никаких оснований пренебрегать многократно подтвержденной экспоненциальной зависимостью СПК от температуры ( $Q_{10}$ ) и произвольно использовать степенную функцию, неоправданно распространенную в область температур  $<4^\circ$ , выходящих за пределы толерантных для стекловидного угря. Легко найти и другие примеры, которые привели бы к тому же выводу, что при изучении биологического действия некоторого фактора нельзя объединять данные, полученные в пределах его толерантных значений и за их пределами. К сожалению, это правило часто нарушается.

При установлении зависимости некоторого биологического явления от одного определенного фактора внешней среды должно строго соблюдаться старинное правило «прочих равных условий». О давно известном нередко забывают. Например, были проведены обширные наблюдения за СПК у амфиподы *Pontoporeia affinis*, обитающей в гипolimнионе двух озер при температуре воды летом  $6,4^\circ$  и  $7,4^\circ$  и зимой  $1,6^\circ$ . Автор рассчитанные им высокие величины  $Q_{10}=4,7-5,6$  использовал для выводов об особенностях действия температуры и явления «гипокомпенсации» к температуре и т. д., не обратив внимания на то, что по его же данным зимой у 75 % особей кишечника были пусты и калорийность понтопорей была снижена на 18—25 % [19]. Вполне очевидно, что снижение интенсивности обмена зимой нельзя было объяснить только действием низкой температуры. Поэтому расчет  $Q_{10}$  по этим данным не может быть признан корректным. Величина  $Q_{10}$  имеет смысл только тогда, когда характеризует зависимость именно от температуры, но не от всей совокупности факторов, сопутствующих ее сезонным изменениям.

Аналогичные возражения вызывают и величины температурных коэффициентов, рассчитанные для ряда видов иглокожих по измерениям СПК в разные месяцы года. Автор последней работы [19] признает, что причины, согласно которым рассчитанные им значения температурных коэффициентов уменьшаются с ростом температуры, не ясны и предполагает, что это происходит из-за изменения массы метаболизирующих тканей после окончания репродукционного цикла, т. е., что  $Q_{10}$  отражают влияние не температуры, а сопутствующего фактора.

Нарушение принципа «прочих равных условий» встречается во многих работах. Например, была рассчитана параболическая зависимость  $P/B$ -коэффициентов зоопланктона от температуры, полученная по данным, относящимся к разным сезонам года. Очевидно, что разные величины  $P/B$ -коэффициентов в разное время года, служившие для расчета  $P$ , зависели не только от температуры, но и от трофических и других условий, сопутствующих ее сезонным изменениям.

В последние годы появились серьезные основания для существенного изменения представлений о зависимости скорости биологических явлений от температуры [18, 14, 15]. Не останавливаясь на этом вопросе, изложенном в указанных работах, кратко упомянем только главные обоснованные в них выводы.

1). Для выражения зависимости скорости биологических явлений  $V$  от температуры  $t$  нет никаких оснований применять уравнение Аррениуса и следует пользоваться параметрами экспоненциальной зависимости  $V$  от  $t$  и в первую очередь температурным коэффициентом  $Q_{10}=e^{10k}=q^{10}=10^{10\beta}$  [24].

2). Акклимация к температуре заключается в устранении стрессовых изменений в скорости метаболизма, возникающих при быстрой смене температурных условий. Акклимация ведет к установлению универсальной для всего живого мира зависимости скорости метаболизма от температуры, которой соответствуют  $Q_{10}$  в пределах 2—2,5 и которая служит необходимым условием сбалансированности биологических явлений в природных экосистемах при колеблющейся температуре.

3). Для приведения скорости метаболизма в природных условиях к некоторой определенной температуре, впредь до уточнений следует пользоваться  $Q_{10}=2,25$  или эквивалентными значениями  $k=0,0811$ ,  $q=1,0845$  и  $\beta=0,03523$ . Для экологических целей по отношению к метаболизму вполне акклимированных к температурным условиям организмов больше не следует пользоваться поправками по «нормальной кривой Крюга» [6] или по ее модификациям [35, 3].

4). Скорость индивидуального развития  $V_i=1/D_i$ , где  $D_i$  — продолжительность развития рассматриваемой стадии, находится в иной зависимости от температуры, чем скорость метаболизма. При средних наиболее благоприятных для развития температурах  $V_i$  находится в линейной зависимости от темпера-

туры, т. е. подчиняется правилу сумм температур:  $V_t = (t - t_0) / S$ , где  $(t - t_0)$  — эффективная температура,  $S$  и  $t_0$  — константы. Это значит, что в этих пределах температур коэффициенты, характеризующие ускорение развития снижаются в сторону более высокой температуры, находятся в строгой зависимости от эффективной температуры и легко могут быть рассчитаны для каждой эффективной температуры  $t_3 = (t - t_0)$ .

$$Q_{10} = \left( \frac{t_3 + 0,5}{t_3 - 0,5} \right)^{10} = q^{10} = e^{k \cdot 10}.$$

При продукционно-гидробиологических и экспериментально-экологических работах часто возникает необходимость количественного выражения изучаемых явлений. Обычно это делают с помощью элементарных математических функций. К сожалению, часто встречаются случаи их неумелого использования или не критического отношения биологов к применяемым ими математическим приемам, а математиков — к биологическим материалам. Даже в академических изданиях встречаются примеры ошибочных построений. Например, по измерениям СПК дафний, сделанным в июне, было получено уравнение  $Q = 0,076 W^{0,799}$  и в августе  $Q = 0,320 W^{0,965}$ , где  $Q$  выражено в мл  $O_2/\text{экз.} \cdot \text{ч}$  и  $W$  — в граммах сырого веса. Получив эти уравнения, автор сопоставил только значения констант  $Q_1$  и пришел к заключению, что «в августе отмечено увеличение скорости обмена». Не была принята во внимание разная величина константы  $k$ . При массе тела объекта исследования (*Daphnia longispina*)  $W = 0,05 \text{ мг} = 5 \cdot 10^{-5} \text{ г}$  по тем же уравнениям получаем, что в июне  $Q = 2,78 \cdot 10^{-5}$  и в августе  $Q = 2,26 \cdot 10^{-5}$ , т. е. в августе скорость обмена была не больше, а меньше чем в июне.

Существует реальная угроза засорения биологической литературы количественными формулировками, не имеющими реального содержания. Эта опасность могла бы несколько уменьшиться, а эффективность исследований повысится при соблюдении сформулированных ниже простых правил.

1). Выражать эмпирические данные в виде некоторой формулы следует только тогда, когда это действительно нужно, когда ясно, какое именно преимущество в данном конкретном случае имеет математически сформулированное соотношение перед исходными цифровыми данными. Если подобранная эмпирическая формула аппроксимирует только данный ряд величин, представляющих единичное наблюдение, она лишена смысла и только маскирует недостатки и незакономерные вариации данных, придавая им псевдозакономерный вид.

Это относится, в частности, ко многим случаям применения параболы второй или третьей степени, когда используют возможность с помощью этой гибкой функции получить уравнение кривой неправильной формы. Поразительный пример механи-

ческого и неосмысленного применения этого способа обработки данных находим в работе Т. Салиха с соавторами [43], в которой прослеживается зависимость скорости эмбрионального развития брюхоногого моллюска *Lymnaea auricularia* от температуры. Были сделаны две серии наблюдений. Результаты каждой из них можно изобразить в виде неправильной, но близкой к прямой восходящей кривой. Как ни удивительно, но авторы сочли нужным каждую из этих кривых в отдельности выразить уравнением параболы третьей степени, не обратив внимание на то, что средние величины двух серий наблюдений, как и следовало ожидать, прекрасно передаются уравнением прямой! Не менее удивительно то, что коэффициенты уравнений приведены с девятью значащими цифрами, когда более чем достаточно было бы и трех. Например, результаты первой серии наблюдений представлены в виде уравнения:  $1/D_t = 0,0356849903 - 0,00597310144 t + 0,000491434633 t^2 + 0,00000690921892 t^3$ .

Такие же, можно сказать анекдотические, параболы третьей степени и коэффициенты с девятью значащими цифрами встречаем и в других работах лаборатории Грейнджера, представленных на симпозиуме 1981 г.

2). Когда для определенной цели широко распространено использование некоторой элементарной функции, ее следует применять и в том случае, если с помощью другой формулы можно было бы несколько лучше выразить данный единичный ряд наблюдений. Например, для соотношения линейного размера  $l$  и массы тела  $W$  животных широко используют функцию вида  $W = ql^b$ , где  $q$  и  $b$  константы. Соотношение между  $W$  и  $l$  можно выразить и многими другими способами. Однако воспользоваться иным математическим приемом для той же цели целесообразно только тогда, если убедительно показано, что новая формула пригодна не только по отношению к некоторому частному материалу, но имеет общее преимущество перед распространенным видом эмпирической формулы и может ее заменить. Например, нельзя одобрить использование для выражения связи  $W$  и  $l$  у одних видов личинок хирономид формулы  $W = ql^b$ , а у других  $W = W_0 k^l$ , как это без достаточных оснований делает С. Массон [42]. Ничего кроме вредной путаницы не может дать и другое необоснованное и странное нововведение того же автора. Вместо общепринятой степенной зависимости скорости потребления кислорода  $Q$  от массы тела  $Q = Q_1 W^k$ , где  $Q_1$  и  $k$  — константы, он связывает  $Q$  с длиной тела  $l$  в виде  $Q = Q'_1 m^t$ , где  $Q'_1$  и  $t$  константы.

3). В качестве эмпирических формул в биологии наиболее ценны простейшие элементарные математические функции с двумя константами. При одной или двух константах облегчено сопоставление параметров формул, относящихся к разным объектам. Уже при трех константах это практически недоступ-

но, так как один и тот же ряд опытных данных с практически одинаковой точностью может быть выражен разными сочетаниями трех параметров. Примером может служить формула Белерадека с тремя константами, служащая для описания зависимости продолжительности развития от температуры:

$$D_t = a (T - \alpha)^{-b},$$

где  $D_t$  — продолжительность развития,  $T$  — температура,  $a$ ,  $\alpha$  и  $b$  — константы.

По результатам наблюдений было рассчитано [40, 41], что зависимость продолжительности эмбрионального развития *Eudiaptomus gracilis*, выраженной в часах, от температуры может быть передана формулой

$$D_t = 1,1061 \cdot 10^7 (T + 13,59)^{-3,5}.$$

Тем же автором показано, что если, как и для других видов диаптомид, считать, что  $b = -2,0$  получим:

$$D_t = 3,795 \cdot 10^4 (T + 4,8)^{-2}.$$

Несмотря на резко различные значения всех трех констант при низких температурах расчет по обеим формулам приводит к практически одинаковым величинам и только при высоких температурах по второй формуле получаем несколько меньше величины продолжительности развития.

Как видим, уже трехпараметрические уравнения практически не позволяют использовать значения их параметров (констант) для сравнительных целей. В то время как значения констант двухпараметрических уравнений вполне возможно использовать для подобных целей. Например, в уравнении экспоненциальной зависимости скорости биологических процессов от температуры, записанном в виде  $V_t = V_0 e^{kt}$  оба параметра ( $V_0$  и  $k$ ) имеют вполне определенный смысл. Здесь  $V_0$  — скорость при  $t = 0^\circ$  и  $k = \ln (V_t / V_0)$  при  $t = 1^\circ$ . Напомним, что  $e^{k \cdot 10} = Q_{10}$ .

4). В биологических работах приводимые математические соотношения часто не сопровождаются необходимыми сведениями. Даже не всегда приводятся единицы, в которых выражены рассматриваемые величины. Только в редких случаях указан интервал значений аргумента (независимого переменного), к которому относится приводимая формула, а это всегда должно быть совершенно обязательным. Таким образом, приходится констатировать, что большинство биологов, к сожалению, еще не имеют элементарных навыков обращения с необходимыми им элементарными математическими функциями. Это отрицательно сказывается, в частности, на развитии количественных представлений об основных функциях водных животных — необходимой основы познания продукционного процесса в водных экосистемах.

Продукционно-гидробиологические исследования направлены на познание закономерностей продукционного процесса, который осуществляется экосистемой в целом. Отсюда следует, что они должны удовлетворять важнейшему условию — комплексности. Сколь специальна ни была бы каждая тема или задача изучения, ее место должно быть четко определено в совокупности исследований продукционного процесса в экосистеме в целом.

К сожалению, этими требованиями часто пренебрегают. Выполняют и публикуют результаты специальных исследований, относительно которых неясно для решения какой более общей проблемы они могут служить. Нередко хорошо известные методы используют только для того, чтобы рассчитать продукцию зоопланктона или фитопланктона некоторого водоема. В таких случаях затрату квалифицированного труда на выполнение таких необоснованных работ нельзя считать оправданной.

Самое детальное и добросовестное изучение некоторого компонента экосистемы, взятого в отдельности, не может привести к выяснению закономерностей продукционного процесса. Эти закономерности — результат взаимодействия разных компонентов экосистемы — должны служить объектом специальных систематических исследований. Недостаточно изучать в отдельности, скажем, фито- и зоопланктон, или ихтиофауну и кормовую базу, надо специально планировать и выполнять исследования по выяснению их взаимозависимости. Приходится повторять эти, казалось бы, очевидные положения, которые все еще не занимают должного места в практике гидробиологических работ. Примером пренебрежения принципом комплексности и законченности исследований могут служить случаи опубликования «биотических балансов» озер, много изучавшихся в рыбохозяйственном отношении, без включения в баланс ихтиомассы, продукции, рациона рыб и величин, характеризующих взаимозаменяемость ихтиофауны с другими компонентами экосистемы.

Поскольку продукционный процесс и экосистема в целом могут изучаться только коллективом специалистов разного профиля, для эффективности исследований важнейшее значение имеет квалифицированное научное руководство и организация работ, обеспечивающие консолидацию усилий отдельных специалистов и необходимую степень комплексности и законченности исследований. Улучшение организации и научного руководства продукционно-гидробиологическими и рыбохозяйственными исследованиями должно рассматриваться как важнейшее средство повышения их эффективности.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Авинский В. А., Романова А. П., Саватеева Е. В. Оценка продукционных возможностей озера в связи с обогащением его кормовой базы. — В кн.: Оценка кормовой базы озер в связи с рыбохозяйственными мероприятиями. Л.: ГосНИОРХ, 1981, с. 32—37.

2. Алимов А. Ф. Обзор исследований по биологической продуктивности донных животных в пресноводных водоемах Советского Союза.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1975, № 1, с. 94—103.
3. Алимов А. Ф. Функциональная экология пресноводных двухстворчатых моллюсков.— Труды ЗИН АН СССР, 1981, т. 96, с. 247.
4. Белоусова С. П. Зоопланктон пелагиали озера Азбачьего (Камчатка) и его значение в питании молоди красной. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ЗИН АН СССР, 1972.
5. Бульон В. В. Первичная продукция планктона внутренних водоемов. Л.: Наука, 1983. 147 с.
6. Винберг Г. Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск, 1956. 254 с.
7. Винберг Г. Г. Поток энергии в экосистеме евтрофного озера.— Докл. АН СССР, 1969, т. 186, № 1, с. 198—201.
8. Винберг Г. Г. Общие особенности экологической системы озера Дривяты.— В кн.: Биологическая продуктивность евтрофного озера. М.: Наука, 1970, с. 185—196.
9. Винберг Г. Г. Некоторые результаты исследований продуктивности озер в Советском Союзе по Международной биологической программе.— Гидробиол. ж., 1971, т. 7, № 1; с. 5—16.
10. Винберг Г. Г. Исследования биологического баланса энергии и биологической продуктивности озер в Советском Союзе.— Экология, 1972, № 4, с. 5—18.
11. Винберг Г. Г. Особенности экосистем пресноводных водоемов (из итогов советских исследований по Международной биологической программе).— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1975, № 1, с. 83—93.
12. Винберг Г. Г. Введение.— В кн.: Биологическая продуктивность северных озер. Ч. 1. Озера Кривое и Круглое. Л.: Наука, 1975, с. 3—9.
13. Винберг Г. Г. Зависимость энергетического обмена от массы тела у водных пойкилотермных животных.— Ж. общ. биол., 1976, т. 37, № 1, с. 56—70.
14. Винберг Г. Г. Температурный коэффициент Вант-Гоффа и уравнение Аррениуса в биологии.— Ж. общ. биол. 1983, т. 44, № 1, с. 31—42.
15. Винберг Г. Г. Биологическая продуктивность водоемов.— Экология, 1983, № 3, с. 3—12.
16. Заика В. Е. Удельная продукция водных беспозвоночных животных. Киев: Наукова думка, 1972. 148 с.
17. Иванова М. Б. Биолого-продукционные исследования зоопланктона в озерах и водохранилищах СССР.— Изв. АН СССР, 1975, т. 1, с. 104—113.
18. Ивлева И. В. Температура среды и скорость энергетического обмена у водных животных. Киев: Наукова думка, 1981. 232 с.
19. Кляшторин Л. Б. Оценка энергетических затрат на активное плавание и вертикальные миграции у планктонных ракообразных.— Океанология, 1978, т. 18, вып. 1, с. 143—148.
20. Кохненко С. В., Нехаева Т. И., Шевцова Т. М., Пенязь В. С. Биологическая продуктивность Солигорского водохранилища.— В сб.: XIX научная конференция Прибалтики. Минск, 1977, с. 80—81.
21. Крохин Е. М. Энергетические потоки в экосистеме пелагиали озера Дальнего.— В кн.: Круговорот веществ и энергии в озерных водоемах. Новосибирск: Наука, 1975, с. 54—58.
22. Лапицкий И. И. Направленное формирование ихтиофауны и управление численностью популяций рыб в Цимлянском водохранилище. Волгоград, 1970. 280 с.
23. Лапицкий И. И. Биопродукционные возможности Цимлянского водохранилища и степень использования кормовых ресурсов рыбами.— Труды Волгоградского отд. ГосНИОРХ, 1974, т. 8, с. 83—115.
24. Методы определения продукции водных животных. Методическое руководство и материалы/Под ред. Г. Г. Винберга. Минск: Вышэйшая школа, 1968. 248 с.

25. Монаков А. В. Питание и пищевые взаимоотношения пресноводных копепод. Л.: Наука, 1976. 170 с.
26. Небольсина Т. К. Биопродукционные возможности Волгоградского водохранилища и мероприятия по повышению его рыбопродуктивности.— Изв. ГосНИОРХ, 1978, т. 138, с. 83—96.
27. Небольсина Т. К. Экосистема Волгоградского водохранилища и пути создания рационального рыбного хозяйства. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ГосНИОРХ, 1980.
28. Новосельцев Г. Е. Биопродуктивная характеристика и трансформация энергетического потока в экосистеме Водлозерского водохранилища (южная Карелия).— В кн.: Основы изучения пресноводных экосистем. Л.: ЗИН АН СССР, 1981, с. 18—20.
29. Общие основы изучения водных экосистем/Под ред. Г. Г. Винберга. Л.: ЗИН АН СССР, 1979. 271 с.
30. Огородникова В. А., Пастухов В. А. Биотический баланс и анализ распределения пищевых ресурсов озера.— В кн.: Оценка кормовой базы озер в связи с рыбохозяйственными мероприятиями. Л.: ГосНИОРХ, 1981, с. 73—77.
31. Основы изучения пресноводных экосистем/Под ред. Г. Г. Винберга. Л.: ЗИН АН СССР, 1981. 169 с.
32. Пидгайко М. Л. Биологическая продуктивность водохранилищ Волжского каскада.— Изв. ГосНИОРХ, 1978, т. 138, с. 45—59.
33. Приймаченко А. Д. Фитопланктон и первичная продукция Днепра и днепровских водохранилищ. Киев, 1981. 277 с.
34. Продукционно-биологические исследования экосистем пресных вод/Под ред. Г. Г. Винберга. Минск: Изд-во БГУ. 1973. 207 с.
35. Сущеня Л. М. Интенсивность дыхания ракообразных. Киев: Наукова думка, 1972. 195 с.
36. Сущеня Л. М. Количественные закономерности питания ракообразных. Минск: Наука и техника, 1975. 206 с.
37. Трофические связи пресноводных беспозвоночных/Под ред. Г. Г. Винберга. Л.: ЗИН АН СССР, 1980. 175 с.
38. Хмелева Н. Н. Биология и энергетический баланс морских ракообразных. Киев: Наукова думка, 1972. 183 с.
39. Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер/Под ред. Г. Г. Винберга. Л.: ЗИН АН СССР, 1979. 185 с.
40. Eckstein A. Untersuchungen über den Einfluss des Rheinwassers auf die Limnologie.— Arch. Hydrobiol., 1964, Bd 28, Hf 2/3, S. 119—182.
41. Cooly J. M. The effect of temperature on the development diapausing and subsitaneous eggs in several freshwater copepods.—Crustaceana, 1978, vol. 35, pt I, p. 27—34.
42. Masson C. F. Populations and production of benthic animals in two contrasting shallow lakes in Norfolk.— J. Ecol., 1977, vol. 46, p. 147—172.
43. Salih T., Al Habib O., Al Habib W., Al Zako S., Ali T. The effect of constant and changing temperature on the development of eggs of the freshwater snail *Limnaea auricularia*.—J. Theor. Biol., 1981, vol. 6, N 4, p. 379—388.

В. В. БУЛЬОН

**НЕКОТОРЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ПЕРВИЧНОЙ  
ПРОДУКЦИИ ОЗЕРНЫХ ЭКОСИСТЕМ**

Закономерности первичного продуцирования органических веществ в водных экосистемах находятся в центре внимания биолимнологов. Они выясняются в результате обобщения сведений, относящихся к водоемам самого разного уровня биологической продуктивности. Сопоставление имеющихся в литературе данных о первичной продукции в водоемах разного типа позволяет абстрагироваться от частных вопросов продукционной гидробиологии и видеть как бы с большой высоты общую картину взаимосвязей первичной продукции с характеризующими водную среду факторами и с протекающими в ней процессами.

В настоящей работе кратко рассмотрены только некоторые общие закономерности автотрофного образования органических веществ в озерных водоемах, которые в какой-то мере отражают современный этап биолимнологических исследований. В тексте используются следующие обозначения:  $A_{opt}$  — скорость фотосинтеза планктона на глубине с оптимальными световыми условиями, мкг с/л·сут;  $\Sigma A$  — скорость фотосинтеза под единицей площади водоема, или интегральная первичная продукция, мг с/м<sup>2</sup>·сут;  $\Sigma \Sigma A$  — первичная продукция планктона за год, ккал/м<sup>2</sup>;  $C_{хл}$  — содержание хлорофилла *a* в планктоне, мкг/л;  $САЧ = A_{opt}/C_{хл}$  — суточное ассимиляционное число, мкг с/мкг хлорофилла *a*;  $C_{вов}$  — содержание взвешенного органического вещества, мг/л;  $P_f$  и  $Y_f$  продукция и вылов рыб, ккал/м<sup>2</sup>·г.;  $S$  — прозрачность воды по белому диску.

Анализ зависимости величин первичной продукции континентальных водоемов от географической широты произведен М. Брылинским и К. Манном по материалам Международной биологической программы [13]. В результате обобщения данных по 43 озерам и 12 водохранилищам, расположенным от Арктики до тропиков, авторы приходят к заключению, что годовая продукция фитопланктона от высоких к низким широтам возрастает от 35 до 12000 ккал/м<sup>2</sup>, т. е. увеличивается почти в 400 раз. Среди изученных наиболее продуктивны озера и водо-

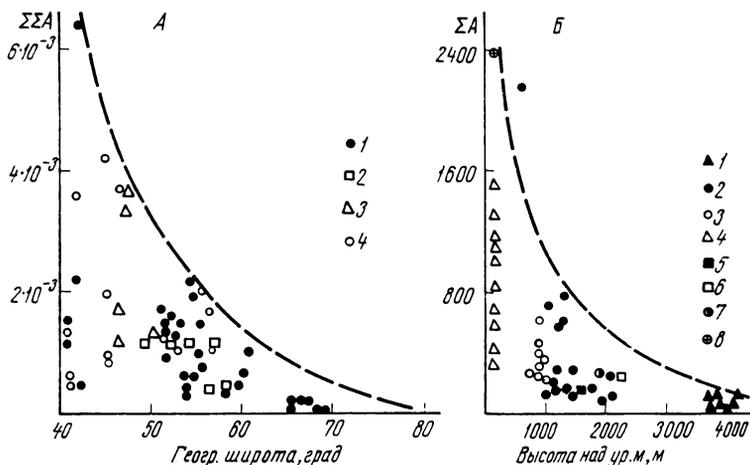


Рис. 1. Зависимость величин первичной продукции планктона от географической широты (А) и высоты нахождения (Б) водоемов.

А — годовые величины первичной продукции в озерах (1) и водохранилищах: волжских (2), днепропетровских (3), прочих (4). Б — суточные величины интегральной первичной продукции в озерах Памира (1), Монголии (2), Бурятии (3), Белоруссии (4), оз. Иссык-Куль (5), оз. Финстерталлер, Австрия (6), оз. Тахо, США (7), Волгоградском водохранилище (8).

хранилища Индии (10—12° с. ш.), наименее продуктивны озера Круглое (КАССР, 66° с. ш.) и Чар (Канада, 75° с. ш.). Относительно низкопродуктивны также крупные глубоководные озера, такие как Байкал, Б. Медвежье, Виннипег и др., в которых годовая продукция фитопланктона, как правило, не превышает 1000 ккал/м<sup>2</sup>.

Годовая продукция фитопланктона большинства внутренних водоемов СССР возрастает с севера на юг от 20 до 6500 ккал/м<sup>2</sup> [2]. Самая низкая величина ΣΣА зарегистрирована в субарктическом оз. Зеленецком (Кольский п-ов, 69° с. ш.), самая высокая — в оз. Инкити, находящемся в Груз. ССР. В Субарктике и Арктике встречаются крайне низкопродуктивные озера. По нашим наблюдениям, в небольшом мелководном оз. Акулькино, расположенном рядом с оз. Зеленецкое, годовая продукция фитопланктона составила в 1971 г. всего 8 ккал/м<sup>2</sup>. Экстремально низкая продукция фитопланктона, около 5 ккал/м<sup>2</sup>·г, измерена автором в 1981 г. в высокоширотном озере (80°30' с. ш.), расположенном на о-ве Хейса архипелага Земля Франца-Иосифа. Это озеро с площадью зеркала 10,6 га и средней глубиной 2,5 м почти круглый год находится под сплошным покровом льда и только в сентябре в прибрежье вскрывается на очень короткое время. Продукция фитопланктона в этом озере является, по-видимому, наименьшей среди всех значений ΣΣА, известных для озер Севера. В настоящее время стоит вопрос о выделении в отдельный класс олиготрофных северных озер с

первичной продукцией планктона меньше и существенно меньше 100 ккал/м<sup>2</sup>·г., чтобы отличать их от низкопродуктивных водоемов умеренных широт с более урожайным фитопланктоном, с годовой продукцией выше 100 ккал/м<sup>2</sup>.

Обратная зависимость максимально возможных значений  $\Sigma \Sigma A$  от географической широты не линейна, а имеет вид степенной функции (рис. 1, А). Очевидно, такой же тип связи существует между географической широтой и минимально возможными величинами  $\Sigma \Sigma A$ .

Зависимость продукции фитопланктона от высоты расположения водоемов показана на рис. 1, Б. Наблюдения на озерах Монголии (1978—1980 гг.), Бурятии (1981 г.) и Памира (1982 г.) проведены автором. Озера расположены на высоте от 580 до 4200 м над ур. м. Скорость фотосинтеза планктона измеряли в середине лета, поэтому ее значения достаточно объективно отражают трофический статус озер. Как показано на графике, максимальные величины  $\Sigma A$  закономерно уменьшаются с увеличением абсолютных высот. Обратная связь потенциальной продукции фитопланктона с высотой нахождения водоемов аналогична зависимости  $\Sigma \Sigma A$  от географической широты.

По многим измерениям на водоемах разной трофности хорошо прослеживается увеличение отношения  $\Sigma A/A_{opt}$  с возрастанием прозрачности воды, что приближенно передается линейным уравнением

$$\Sigma A/A_{opt} = K_s \cdot S, \quad (1)$$

где  $K_s$  — константа, которая в среднем равна 1 [2]. Следовательно, интегральная продукция фитопланктона может быть рассчитана как

$$\Sigma A = A_{opt} \cdot S. \quad (2)$$

Такая закономерность, выявленная для широкого спектра величин  $\Sigma A$  (11—3900 мг с/м<sup>2</sup>·сут),  $A_{opt}$  (8—4500 мкг с/л·сут) и  $S$  (0,3—16 м), позволяет рассматривать интегральную продукцию как функцию только двух переменных  $A_{opt}$  и  $S$ .

Более тщательный анализ данных показал, что связь между  $\Sigma A$  и произведением  $A_{opt} \cdot S$  несколько отклоняется от линейной функции и, согласно данным, приведенным на рис. 2, имеет вид

$$\Sigma A = (0,583 \pm 0,033) [A_{opt} \cdot S]^{1,081 \pm 0,056}; r = 0,958 \quad (3)$$

По тем же данным, отношение  $\Sigma A/A_{opt}$  связано с прозрачностью воды следующим образом

$$\Sigma A/A_{opt} = (1,02 \pm 0,06) S^{0,826 \pm 0,066}; r = 0,902$$

$$\Sigma A = 1,02 \cdot A_{opt} \cdot S^{0,826}. \quad (4)$$

Результаты расчетов по уравнению (3) показывают, что с увеличением  $\Sigma A$  от 10 до 10000 мг с/м<sup>2</sup>·сут, т. е. в 1000 раз,

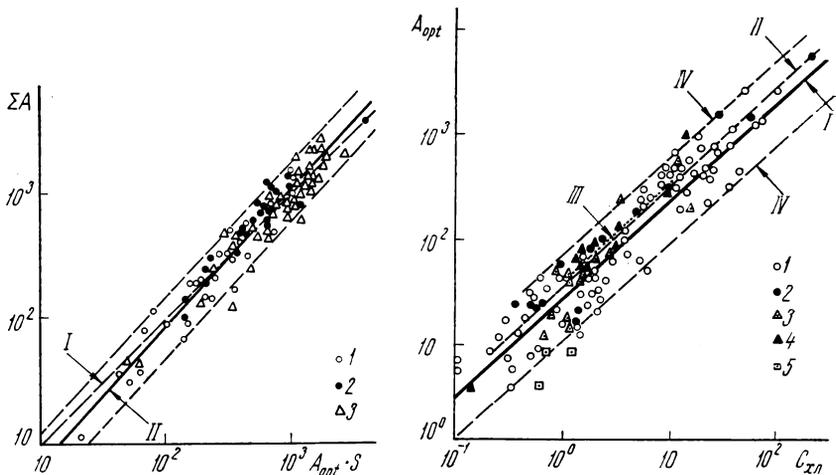


Рис. 2. Связь между  $\Sigma A$  и  $A_{opt} \cdot S$ .

1 — озера, 2 — водохранилища, 3 — водоемы-охладители. I и II — линии регрессии по уравнениям (1) и (3).

Рис. 3. Зависимость скорости фотосинтеза планктона от содержания хлорофилла  $a$ .

1 — водоемы СССР [2]; озера: 2 — Монголии, 3 — Памира, 4 — Бурятии, 5 — высокоширотное озеро (Земля Франца-Иосифа), I, II и III — линии регрессии по уравнениям (6), (7) и (8); IV — доверительные границы регрессии (6).

коэффициент пропорциональности  $K_s$  между  $\Sigma A$  и  $A_{opt} \cdot S$  возрастает от 0,72 до 1,21, т. е. только в 1,68 раза, а его среднее значение составляет  $0,96 \pm 0,25$ . В области наиболее часто встречаемых величин  $\Sigma A$  (100—5000 мг с/м<sup>2</sup>·сут) коэффициент  $K_s$  варьирует еще слабее —  $1,00 \pm 0,15$ . При значениях  $\Sigma A$  в пределах 500—1000 мг с/м<sup>2</sup>·сут уравнения (2) и (3) дают практически совпадающие результаты. Таким образом, в первом приближении коэффициент  $K_s$  действительно близок к 1, что и отражено в уравнении (2).

По уравнению (4) коэффициент пропорциональности  $K_s$  между  $\Sigma A$  и  $A_{opt} \cdot S$  увеличивается от 0,77 до 1,30 с уменьшением прозрачности воды от 15 до 0,2 м. Также и по Фолленвайдеру [17] интегральный фотосинтез связан с прозрачностью воды степенным уравнением

$$\Sigma A = A_{opt} \cdot 1,75 \cdot S^{0,72}. \quad (5)$$

Уравнение (5) рассчитано по небольшому материалу ( $n=15$ ). По-видимому, оно менее точно отражает природную ситуацию, чем уравнение (4), в основу которого положено около 100 наблюдений на водоемах с разным уровнем продуктивности. Согласно уравнению Р. Фолленвайдера, коэффициент  $K_s$  очень высок при низких значениях прозрачности воды. Например, при

$S=0,5$  м он равен 2,16, при  $S=0,1$  м достигает 3,5, в то время как по уравнению (4) при тех же значениях  $S$  составляет соответственно 1,12 и 1,50.

Установление связи между скоростью фотосинтеза планктона и концентрацией хлорофилла  $a$  дает возможность судить о продукционных возможностях фитопланктона по содержанию в нем зеленого пигмента. По 72 наблюдениям на водоемах СССР,  $A_{opt}$  в пределах от 4,1 до 2700 мкг с/л·сутки и  $C_{хл}$  в пределах от 0,1 до 117 мкг/л связаны уравнением

$$A_{opt} = (28,3 \pm 5,4) C_{хл}^{0,907 \pm 0,062}, \quad r = 0,945. \quad (6)$$

По совокупности данных суточное ассимилированное число составляет в среднем 25 мкг с/мкг хлорофилла  $a$ .

Самостоятельный интерес представляют материалы, полученные при маршрутных поездках автора по 16 озерам Монголии, расположенным в разных физико-географических зонах страны. Озера резко различны по минерализации воды (от 50 до 7000 мг/л) и по уровню первичной продуктивности ( $A_{opt}$  — от 15 до 6000 мкг с/л·сут,  $C_{хл}$  — от 0,35 до 240 мкг/л). По этим данным зависимость скорости фотосинтеза от концентрации хлорофилла  $a$  может быть аппроксимирована уравнением

$$A_{opt} = (37,0 \pm 8,5) C_{хл}^{0,934 \pm 0,117}, \quad r = 0,907. \quad (7)$$

Среднее значение САЧ равно 32 мкг с/мкг хлорофилла  $a$ .

Для семи озер Бурятии соотношение между  $A_{opt}$  и  $C_{хл}$  практически не отличается от уравнений (6) и (7):

$$A_{opt} = (40,0 \pm 6,7) C_{хл}^{0,931 \pm 0,224}, \quad r = 0,914. \quad (8)$$

Линии регрессии, построенные по уравнениям (6—8), сопоставлены на рис. 3. Объединив все три уравнения, приходим к заключению, что как в пресных, так и в солоноватых озерных водоемах, расположенных в умеренных широтах (от 40 до 60° с. ш.), зависимость скорости фотосинтеза от содержания хлорофилла  $a$  на глубинах с оптимальными световыми условиями может быть передана общим уравнением

$$A_{opt} = 31 C_{хл}^{0,914} \approx 30 C_{хл}. \quad (9)$$

В уравнениях (6—8) степенной коэффициент при  $C_{хл}$  немного меньше 1. Это наводит на мысль о некотором снижении фотосинтетической активности хлорофилла  $a$  с увеличением его концентрации. Однако величина ошибки углового коэффициента дает нам право принимать его равным 1, поэтому в первом приближении можно считать величину САЧ независимой от концентрации хлорофилла  $a$ . К аналогичному выводу приходит Р. З. Ковалевская [8] на основании материала по белорусским озерам с разным уровнем трофности.

Тесная корреляция, прослеживаемая между  $A_{opt}$  и  $C_{хл}$ , обес-

печивается большим размахом их величин. Корреляция мало заметна при малых интервалах значений независимого переменного, с которыми чаще всего имеют дело исследователи. Поэтому не вызывают удивления литературные данные, в которых не обнаруживается явной связи между скоростью фотосинтеза и содержанием хлорофилла *a* в планктоне конкретных водоемов, мало отличающихся по трофности. Очевидно, обсуждаемая связь закономерна лишь тогда, когда сопоставляемые водоемы различаются по степени развития фитопланктона на несколько порядков величин.

Определение содержания хлорофилла *a* успешно используют для оценки трофического статуса водоемов. По Г. Г. Винбергу [4] и по И. С. Захаренкову [6], содержание хлорофилла *a* в планктоне составляет обычно, мкг/л: в олиготрофных водах менее 1, в мезотрофных — от 1 до 10; в евтрофных — от 10 до 100, в гипертрофных — более 100.

Концентрация хлорофилла *a*, как эквивалент биомассы фитопланктона, в значительной мере определяет оптические свойства воды, в частности ее прозрачность. Этот вопрос интенсивно дискутируется в литературе [17, 1, 12, 14, 9, 7, 10, 2].

По многим литературным и по собственным данным автора ( $n=80$ ), связь прозрачности воды с содержанием хлорофилла *a* в планктоне хорошо описывается степенным уравнением

$$S = (5,73 \pm 0,30) C_{\text{хл}}^{-0,435 \pm 0,035}, \quad r = -0,899. \quad (10)$$

Следует подчеркнуть, что связь между  $S$  и  $C_{\text{хл}}$ , описываемая уравнением (10), справедлива только по отношению к озерам с низкой цветностью воды, в биотическом балансе которых мало заметна роль аллохтонного органического вещества. Иначе говоря, рассматриваемая связь действительна для водоемов, в которых доминирует фитопланктон и планктоногенный детрит.

Для озер Монголии также обнаружена весьма прочная связь между  $S$  и  $C_{\text{хл}}$ , однако она описывается уравнением, заметно отличающимся от уравнения (10):

$$S = (3,22 \pm 0,47) C_{\text{хл}}^{-0,623 \pm 0,075}, \quad r = -0,968. \quad (11)$$

Сопоставляя параметры уравнений (10) и (11), видим, что при одной и той же концентрации хлорофилла *a* прозрачность воды в озерах Монголии ниже, чем, например, в Байкале, Иссык-Куле, в большинстве озер европейской части СССР. Как показано на рис. 4, регрессии пересекаются при высоких значениях  $S$ , характерных для глубоководных озер с небольшим относительным содержанием аллохтонного органического вещества. Характер связи прозрачности воды с концентрацией хлорофилла *a* в озерах Монголии отражает своеобразие морфометрических свойств водоемов этого региона. Изученные озера

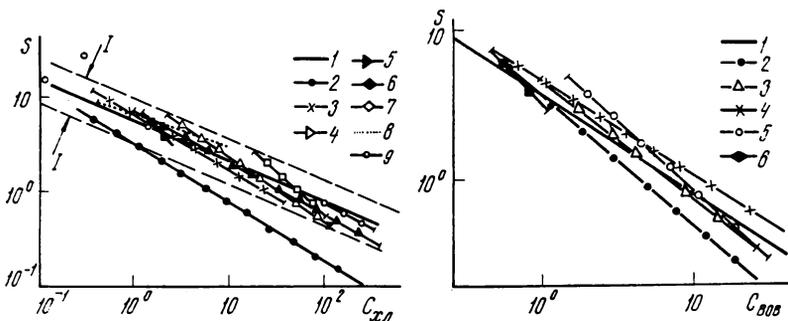


Рис. 4. Связь прозрачности воды с концентрацией хлорофилла *a*.

Линии регрессии: 1 и 2 — по уравнениям (10) и (11); 3 — озера Японии [17]; 4 и 5 — озера Белоруссии [6, 7]; 6 — Байкала [2]; 7 — озеро в Швеции; 8 — Братское и Усть-Илимскоеохранилища [10]; 9 — рыболовные пруды [9]. 1 — доверительные границы регрессии по уравнению (10).

Рис. 5. Связь прозрачности воды с содержанием взвешенного органического вещества.

Линии регрессии: 1 — по уравнению (12), 2 — озера Монголии, 3 — Бурятии, 4 — Белоруссии [7], 5 — оз. Норрвикен [12], 6 — Байкал [2].

Монголии очень крупны, с площадью зеркала от 10 до 1500 км<sup>2</sup>, но в то же время мелководны, с глубинами обычно от 2 до 7 м. Кроме того, многие озера имеют открытые берега, поэтому их водные массы не защищены от перемешивания ветрами, которые здесь часты и достигают значительной силы. Очевидно, связь между *S* и *C<sub>chl</sub>*, наблюдаемая в водоемах с планктоногенным сестоном, в монгольских озерах нарушена из-за присутствия в воде бесхлорофильной взвеси, поступающей со дна озер и с окружающего их ландшафта.

Линии регрессии *S* и *C<sub>chl</sub>* по уравнениям разных авторов, показаны на рис. 4. Как правило, короткие регрессии имеют больший угол наклона, чем регрессии, рассчитанные по широкому диапазону значений *S* и *C<sub>chl</sub>*. Тем не менее, все они неплохо вписываются в доверительный интервал, построенный по наибольшему числу данных, в частности по данным, по которым рассчитано уравнение (10).

Обратная зависимость прозрачности воды от содержания взвешенного органического вещества хорошо прослеживается по материалам для водоемов СССР ( $h=38$ ):

$$S = (3,72 \pm 0,39) C_{\text{ВОВ}}^{-0,684 \pm 0,10}, r = -0,889. \quad (12)$$

Между линиями регрессий, построенными по уравнениям разных авторов, обнаруживается удовлетворительное сходство (рис. 5). По обобщенным данным, прозрачность воды пропорциональна содержанию взвешенного органического вещества, возведенному в степень близкую к 0,70.

Комбинируя уравнения связи *S* с *C<sub>chl</sub>* и *S* с *C<sub>ВОВ</sub>*, легко

оценить характер взаимодействия между концентрациями хлорофилла и взвешенного органического вещества. Из уравнений (10) и (12) следует:

$$C_{\text{хл}} = 2,99 C_{\text{ВОВ}}^{1,52}. \quad (13)$$

В литературе мало данных параллельного измерения  $C_{\text{хл}}$  и  $C_{\text{ВОВ}}$ , поэтому количество хлорофилла нами рассчитано только по 17 точкам:

$$C_{\text{хл}} = (2,81 \pm 1,02) C_{\text{ВОВ}}^{1,735 \pm 0,331}, r = 0,912. \quad (14)$$

Сопоставив уравнения связи  $C_{\text{хл}}$  и  $C_{\text{ВОВ}}$  с прозрачностью воды, В. Ф. Иконников [7] установил для озер Белоруссии следующую зависимость:

$$C_{\text{хл}} = 2,13 C_{\text{ВОВ}}^{1,20}. \quad (15)$$

По результатам параллельных определений концентраций хлорофилла и органической взвеси в озерах Монголии,

$$C_{\text{хл}} = (0,89 \pm 0,32) C_{\text{ВОВ}}^{1,387 \pm 0,270}, r = 0,923. \quad (16)$$

Несмотря на некоторое расхождение в параметрах, уравнения (13—16) имеют общее свойство — показатель степени при  $C_{\text{ВОВ}}$  больше 1. Из этого следует, что с увеличением концентраций хлорофилла и органической взвеси возрастает и относительное содержание хлорофилла  $a$  в органическом веществе сестона. По имеющимся данным (рис. 6), относительное содержание хлорофилла во взвешенном органическом веществе увеличивается в направлении от олиготрофных к евтрофным водоемам почти в 20 раз — от 0,05—0,1 до 1—2 %.

Если принять, что в органическом веществе фитопланктона содержится 1 % хлорофилла, то, очевидно, в олиготрофных водоемах на долю фитопланктона приходится лишь незначительная часть общего взвешенного органического вещества (5—10 %), тогда как в евтрофных и гиперевтрофных органическая взвесь представлена фитопланктоном почти на 10 %.

Литературный материал по соотношению рыбопродуктивности и первичной продукции водоемов достаточно обширен. Имеется ряд обобщений по этому вопросу [5, 9, 16, 11, 15, 3]. Чаще всего авторы сопоставляют с  $\Sigma \Sigma A$  не продукцию рыб, а вылов, так как он относительно легко поддается учету и регистрируется. Однако и  $Y_f$  положительно коррелирует с  $P_f$  и, следовательно, может служить показателем рыбопродуктивности. По имеющимся данным, для озер, водохранилищ и внутренних морей

$$Y_f = (0,30 \pm 0,09) P_f^{0,889 \pm 0,256}, r = 0,836. \quad (17)$$

Это уравнение рассчитано на основании материала из небольшого числа водоемов ( $n=17$ ), поэтому можно считать, что в

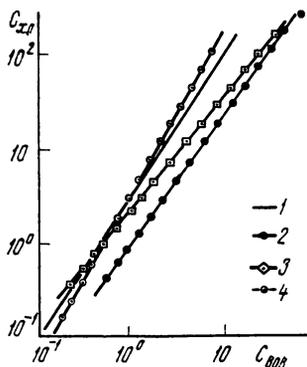


Рис. 6. Взаимосвязь между концентрациями хлорофилла ( $C_{xл}$ ) и взвешенного органического вещества  $C_{орг}$ .

1, 2, 3, 4 — линии регрессии по уравнениям (13—16).

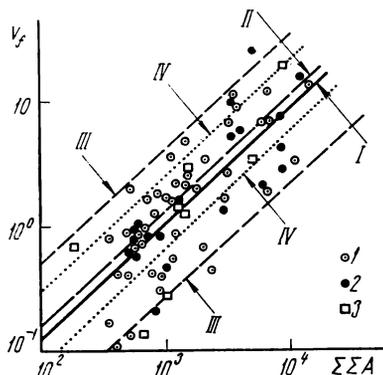


Рис. 7. Соотношение между первичной продукцией и выловом рыб в озерах (I), водохранилищах (2) и внутренних морях (3). I, II, III, IV — линии регрессии.

первом приближении вылов рыб составляет 30 % их продукции.

Величины  $Y_f$  сопоставляют обычно с продукцией фитопланктона, так как в достаточно крупных промысловых водоемах она, как «первопища», играет более важную роль, чем продукция перифитона и макрофитов. Данные по первичной продукции планктона и вылову рыб в озерах, водохранилищах и внутренних морях объединены на рис. 7. Для некоторых водоемов значения  $\Sigma\Sigma A$  ориентировочны, так как оценены они либо по результатам нерегулярных наблюдений за скоростью фотосинтеза водорослей, либо по косвенным показателям — содержанию хлорофилла и оптическим свойствам воды. Для семи озер приводится на рисунке суммарная первичная продукция — планктона, макрофитов и обрастаний. Для 71 водоема связь между выловом рыб в пределах от 0,1 до 26 ккал/м<sup>2</sup>·г. аппроксимируется уравнением

$$Y_f = (0,164 \pm 0,026) \cdot 10^{-3} \Sigma\Sigma A^{0,934 \pm 0,150}, r = 0,777. \quad (18)$$

При критическом подходе к анализируемым данным обнаруживаем необычно низкий относительный вылов рыб в некоторых высокопродуктивных водоемах — 0,02—0,05 % первичной продукции. Например, в отдельных гиперевтрофных озерах и водохранилищах Индии с величиной первичной продукции 8500—11000 ккал/м<sup>2</sup>·г. относительный вылов не превышает 0,05 %. Низкие относительные уловы, около 0,03 %, зарегистрированы для ряда евтрофных малых озер СССР, для Ивановского и Саратовского водохранилищ. По-видимому, эти водо-

емы слабо эксплуатируются. Очень редки водоемы, где вылов рыб превышает 0,30 % первичной продукции: оз. Чеденъярви (КАССР), оз. Дальнее (Камчатка), оз. Ланао (Филиппины), Кумисское водохранилище (Груз. ССР) и Аральское море. На рис. 7 приведены водоемы с относительным выловом рыб от 0,02 до 0,51 %, поэтому разброс точек очень велик. Если принять во внимание только те водоемы, в которых относительный вылов находится в пределах от 0,05 до 0,30 % первичной продукции ( $n=48$ ), то зависимость  $Y_f$  от  $\Sigma\Sigma A$  будет передаваться уравнением

$$Y_f = (0,199 \pm 0,019) \cdot 10^{-3} \Sigma\Sigma A^{0,942 \pm 0,091}, \quad r = 0,929. \quad (19)$$

Интересно проанализировать отдельно данные для озер, отличающихся менее сложной морфометрией, чем водохранилища, и сравнить полученный результат с общим уравнением (18). По имеющимся материалам ( $n=43$ ), зависимость  $Y_f$  от  $\Sigma\Sigma A$  для озер аппроксимируется уравнением

$$Y_f = (0,171 \pm 0,035) \cdot 10^{-3} \Sigma\Sigma A^{0,930 \pm 0,207}, \quad r = 0,756. \quad (20)$$

Для 29 озер с относительным выловом рыб от 0,05 % до 0,30 %

$$Y_f = (0,196 \pm 0,026) \cdot 10^{-3} \Sigma\Sigma A^{0,943 \pm 0,130}, \quad r = 0,917. \quad (21)$$

Легко заметить практически полное совпадение уравнений (18) и (20), (19) и (21), показывающее, что в озерах и в других континентальных водоемах соотношение между  $Y_f$  и  $\Sigma\Sigma A$  в общих чертах одинаково.

В рыбоводных прудах первичная продукция составляет от 300 до 30000 ккал/м<sup>2</sup>·г., вылов рыб — от 6 до 600 ккал/м<sup>2</sup>·г. (рис. 8). Относительный вылов рыб колеблется в очень узких границах, от 0,5 до 2 %. Связь между  $Y_f$  и  $\Sigma\Sigma A$  для рыбоводных прудов описывается уравнением.

$$Y_f = (1,86 \pm 0,28) \cdot 10^{-3} \Sigma\Sigma A^{0,932 \pm 0,116}, \quad r = 0,954. \quad (22)$$

Как видим, относительный вылов рыб в рыбоводных прудах на порядок выше, чем в озерах и водохранилищах, и составляет в среднем около 1,5 %.

В уравнениях (18—21) степенной коэффициент при  $\Sigma\Sigma A$

близок к 1, следовательно, зависимость  $Y_f$  от  $\Sigma\Sigma A$  как в озерах и водохранилищах, так и в рыбоводных прудах представляет собой фактически линейную функцию.

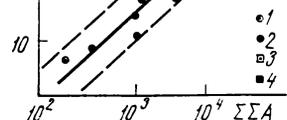


Рис. 8. Соотношение между первичной продукцией и выловом рыб в рыбоводных прудах Белоруссии (1), Польши (2), Малайзии (3) и Индии (4).

## ЛИТЕРАТУРА

1. Баранов С. А. О зависимости прозрачности взвеси фитопланктона от его концентрации.—Сборник научно-исследовательских работ по прудовому рыбоводству. М., 1970, № 5, с. 162—175.
2. Бульон В. В. Первичная продукция планктона внутренних водоемов.—Труды ЗИН АН СССР. Л., 1983, т. 98. 149 с.
3. Бульон В. В., Винберг Г. Г. Соотношение между первичной продукцией и рыбопродуктивностью водоемов.—В кн.: Основы изучения пресноводных экосистем. Л., 1981, с. 5—10.
4. Винберг Г. Г. Первичная продукция водоемов. Минск, 1960. 329 с.
5. Винберг Г. Г., Ляхнович В. П. Удобрение прудов. М., 1965. 271 с.
6. Захаренков И. С. Содержание хлорофилла в планктоне как биологический показатель при классификации озер.—В сб.: Труды VII научной конференции по изучению внутр. водоемов Прибалтики. М.; Л., 1962, с. 193—195.
7. Иконников В. Ф. Зависимость световых условий в водоемах от содержания в воде хлорофилла и сестона.—В кн.: Общие основы изучения водных экосистем. Л., 1979, с. 199—206.
8. Ковалевская Р. З. Ассимиляционные числа пресноводного планктона.—В кн.: Общие основы изучения водных экосистем. Л., 1979, с. 218—223.
9. Кузьмичева В. И. Первичная продукция экосистемы рыбоводных прудов.—Успехи совр. биологии, 1976, т. 81, вып. 3, с. 464—478.
10. Паутова В. Н., Измestьева Л. В., Давыдова И. К. Оценка первичной продукции и биомассы водорослей в водоемах по данным оптических наблюдений.—В кн.: Изменчивость природных явлений во времени. Новосибирск: Наука, 1982, с. 172—186.
11. Цискарашвили Л. П. Соотношение первичной продукции и рыбопродуктивности озерных водоемов Грузии.—Изв. АН Груз. ССР. Сер. биол., 1979, т. 5, № 2, с. 171—177.
12. Ahlgren I. Limnologiska studier av sjön Norrriken. III. Avlastningens effekter.—Scripta limnologica Upsaliensia, 1973, coll. 333.
13. Brylinsky M., Mann K. H. An analysis of factors governing productivity in lakes and reservoirs.—Limnol. and oceanogr., 1973, vol. 18, NI, p. 1—14.
14. Michalski M. Z. P., Nicolls K. H., Johnson M. G. Phosphorus removal an water quality improvements in gravenhurst Bay, Ontario.—Verh. Int. Verein. Limnol., 1975, vol. 19, pt I, p. 644—659.
15. Morgan N. C. Transfer efficiency.—In: The functioning of freshwater ecosystems. Cambridge, 1980, p. 329—334.
16. Oglesby R. T. Relationships of fish yield to lake phytoplankton standing crop, production, and morphoedaphic factors.—J. Fish. Res. Board Can., 1977, vol. 34, N 12, p. 2271—2279.
17. Vollenweider R. A. Beitrage zur Kenntnis optischer Eigenschaften der Gewasser und Primärproduktion.—Mem. Inst. Ital. Hidrobiol., 1960, vol. 12, p. 201—244.

Б. Л. ГУТЕЛЬМАХЕР

**СКОРОСТЬ ФИЛЬТРАЦИИ ВОДЫ  
ЗООПЛАНКТОНОМ В ВОДОЕМАХ  
РАЗНОЙ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ**

Скорость фильтрации воды принадлежит к основным количественным характеристикам питания зоопланктона. Она показывает, какое количество пищи потребляют рачки в единицу времени, какой объем воды очищают они от взвешенных веществ и какова их роль в самоочищении водоема. Необходимо знать эту величину для того, чтобы судить о функциональной роли зоопланктона в водоемах разной биологической продуктивности. В настоящее время имеется значительное количество экспериментальных данных по питанию массовых видов пресноводного зоопланктона в природных условиях, которые необходимо обобщить.

Большинство авторов измеряли скорость фильтрации у взрослых рачков *Eudiaptomus gracilis* и *E. graciloides*. Это весьма важно, так как исследовалось питание животных с одинаковой массой тела. Эксперименты проводили на олиго-, мезо- и евтрофных водоемах. При этом измеряли концентрацию фитопланктона или всего sestона, но редко указывали, какая доля взвешенного органического вещества может быть потреблена рачками в соответствии с их размерной избирательностью. В некоторых работах приведен только тип водоема и нет данных о концентрации пищевой взвеси. Поэтому для характеристики трофических условий водоемов был использован такой их интегральный показатель, как первичная продукция. Температура воды в большинстве случаев была близка к 20°, так как все рассматриваемые измерения проводились летом на водоемах средней широты. Только в больших озерах северо-запада температура была ниже, особенно в Онежском. В этих случаях величины скоростей фильтрации приводились к 20° по температурным поправкам при  $Q_{10}=2,3$ .

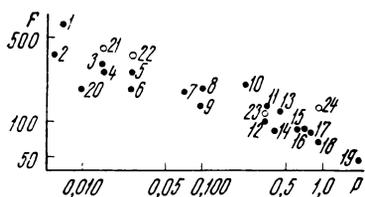
Величины скоростей фильтрации, рассмотренные ниже, представляют собой средние из разного числа наблюдений. Так, в Онежском и Ладожском озерах расчет проведен по 5—8 отдельным датам, на оз. Иссык-Куль был поставлен один опыт, но

в 10 повторностях, в которых скорость фильтрации осреднялась по десяти потребляемым видам водорослей. На остальных водоемах величины облавливаемых животными объемов воды измерены шесть раз в 2—3 повторностях.

Питание *Arctotodiptomus salinus* изучили с помощью счетного метода по разности концентраций водорослей в опытных и контрольных склянках, в олиготрофных условиях Тюпского залива оз. Иссык-Куль и получили максимальную величину скорости фильтрации —  $623 \pm 62$  мл/мг сырой массы·сутки [15]. Первичная продукция здесь была одной из наименьших во всем ряду наблюдений — 7 мкг с/л·сутки [4]. На олиготрофном оз. Кривом В. Н. Никулина [19] в опытах с *E. graciloides* измеряла скорость осветления рачками воды тоже с помощью счетного метода. Она была равна  $296 \pm 19$  мл/мг сырой массы·сут. Скорость фотосинтеза в период проведения данных экспериментов была в два раза выше, чем на Иссык-Куле [21].

Для расчета скорости фильтрации на глубоководной станции залива Большое Онего, в Горской губе Онежского озера, в центральном и северном озерном районе Ладожского озера, в которых основную часть биомассы фитопланктона составляли колониальные диатомовые, сине-зеленые и золотистые водоросли, с помощью счетного метода измерить облавливаемые объемы было сложно, поэтому приняли, что для ветвистоусых  $C = 2,57R$  и для веслоногих  $C = 1,97R$ , где  $C$  и  $R$  — рацион и дыхание животных, в мг с/экз·сут. Эти уравнения выведены из балансового равенства при  $K_2 = 0,35$  и  $0,15$  соответственно. Параллельно в этих опытах определяли биомассу и численность массовых видов зоопланктона, концентрацию взвешенного органического вещества, долю в нем потребляемой мелкоразмерной взвеси  $< 40$  мкм ( $q$ ). По уравнению  $F = C/q$  находили скорость фильтрации. Большую часть биомассы зоопланктона в период исследований составлял *E. gracilis* и другие диатомиды.

Для олиготрофной глубоководной центральной части залива Большое Онего были получены сравнительно высокие скорости фильтрации (350 мл/мг сырой массы·сут) особенно в холодноводный 1979 г., когда фитопланктон был развит слабо и первичная продукция была очень низкой (6 мкг с/л·сут) [24]. В предыдущий год исследований, при более высокой скорости фотосинтеза — 17 мкг с/л·сут. объем воды, облавливаемый за сутки 1 мг зоопланктона, снижался до 252 мл. В мелководной более продуктивной Горской губе Онежского озера получена скорость фильтрации 195 мл/мг сырой массы·сут [12]. В этот же период, когда собирались необходимые полевые материалы для проведения расчетов, были выполнены эксперименты с меченой  $C^{14}$  природной взвесью размером менее 20 мкм. Полученная в опытах величина была близка к расчетной — 259 мл/мг сырой массы·сут.



Скорость фильтрации ракообразных ( $F$ , мл/мг сырой массы·сут.) в водоемах разной биологической продуктивности ( $P$ , мг с/л·сут.)

1 — *Arctodiaptomus salinus* — оз. Иссык-Куль [15]; 2, 4 — зоопланктон — залив Б. Онего [12]; 3 — *Eudiaptomus graciloides* — оз. Кривое [19]; 5, 6 — *E. gracilis* и зоопланктон — Горская губа [16, 12]; 7, 12 — зоопланктон — сев. и юж. части Ладожского [12]; 8 — *E. gracilis* — оз. Вехтен [30]; 9 — *Diaptomus sicilis* — оз. Мичиган [35]; 10 — *E. gracilis* — оз. Глубоком [9]; 11, 13, 14 — *E. gracilis* — озера Кавголовское, Кургоярское, Пуннус-Ярви [6, 9]; 15, 16, 17, 18, 19 — *E. gracilis* — два водохранилища [33], оз. Балатон [37], озера Нижне- и Верхне-Суздальское [6]; 20 — *Calanus helgolandicus* — Черное море [11]; 21 — *Bosmina longirostris* — оз. Кривое [19]; 22 — *B. obtusirostris* — Горская губа [16]; 23, 24 — *B. crassicornis* — озера Кавголовское, Нижне-Суздальское [6, 7].  
Объяснение в тексте.

В мезотрофном Ладожском озере величины облавливаемых рачками объемов воды в 2—3 раза ниже, чем в Онежском, особенно в его южной озерной части [12]. *E. graciloides* в мезотрофном оз. Глубоком (Московская область) имел скорость фильтрации 200 мл/мг сырой массы·сут [9]. При определенной нами биомассе фитопланктона в период наблюдений 2,7—6,6 мг/л, половина которой приходилась на крупные клетки *Ceratium hirundinella* и *Peridinium cinctum*, можно было ожидать скорость фотосинтеза 0,13—0,33 мг с/л·сут или в среднем 0,23. В других мезотрофных озерах — Кавголовском, Кургоярском и Пуннус-Ярви — облавливаемые объемы воды *E. gracilis* составляли 128; 122 и 85 мл/мг сырой массы·сут [6, 10]. Минимальная величина получена у этого вида в евтрофных озерах Верхне- и Нижне-Суздальском — 69 и 49 мл/мг·сут.

Кроме уже рассмотренных результатов опытов автор предполагает данными по питанию самок *Diaptomus sicilis* в мезотрофном оз. Мичиган [35]. В этих экспериментах, проводимых в течение почти двух лет, снижение концентрации частиц после суточной экспозиции учитывали с помощью электронного счетчика. В летний период при температуре воды 10° один рачок за сутки облавливал 6,9 мл. При длине тела 1,2 мм [28] и массе 0,05 мг скорость фильтрации будет равна 138 мл/мг сырой массы·сутки. Если первичная продукция в оз. Мичиган близка к измеряемой в Ладоге, тогда и эти данные не будут противоречить найденной зависимости (см. рисунок). Скорость осветления воды *E. gracilis* в мезотрофном оз. Вехтен была 5,4—7,1 мл/экз.·сутки [30] или в расчете на единицу массы 164—215 мл.

Взрослые особи массового вида зоопланктона евтрофного оз. Балатон *E. gracilis* в летний период характеризовались скоростью фильтрации 1,44 мл/экз.·сут [36, 37]. Эта величина была получена в опытах с меченым  $C^{14}$  природным сестоном, причем авторы принимали время одноразового заполнения ки-

щечника равным 40 мин, что значительно превышает реальную скорость прохождения пищи по кишечнику рачка. В большинстве экспериментов других исследователей экспозиция составляет 5—15 мин. Тем более на таком евтрофном озере, как Балатон, в котором содержание органической взвеси равнялось 1 мг с/л. Если считать, что время экспозиции превышало однократное заполнение кишечника, то скорость фильтрации занижена. По-видимому, ее можно увеличить в два раза. Тогда в расчете на экземпляр она будет равна 2,88 или на 1 мг сырой массы 80 мл/сутки, что близко к величине, найденной на другом евтрофном оз. Верхне-Суздальском.

В двух высокоевтрофных водохранилищах р. Темзы, в которых концентрация хлорофилла в конце весны достигала 46—48, а в течение лета находилась в пределах 5—10 мкг/л, в опытах с меченым естественным фитопланктоном [33] была измерена скорость фильтрации наиболее массового вида зоопланктона *Eudiaptomus gracilis*. В летний период для самцов и самок диаптомуса в водохранилище Куин Елизабет при 17—18° она равнялась 2,21—2,40, в Кинг Георг при 14—15° — 1,63—1,97 мл/экз.·сутки. Рассчитав эти данные на мг сырой массы при средней длине тела рачков в 1 мм и массе 0,033 мг и 20°, получаем 85,9 и 86,1, что хорошо соответствует уровню фильтрации и других евтрофных водоемах.

Н. М. Крюčkова и В. Х. Рыбак [17, 18] изучили питание *E. graciloides* природными фитопланктоном в мезотрофном оз. Нарочь и евтрофных озерах Мястро и Баторин весной и летом при температуре воды 4 и 17°. При низких температурах на оз. Нарочь они получили величину 135,5 мл/мг сырой массы × сутки [23], которая оказалась очень высокой из-за арифметической ошибки при расчете массы рачков. Авторы, устранив эту ошибку, в последующих статьях приводят величину в два раза меньшую — 67,2. Для двух других более продуктивных водоемов они получили величины ниже — 29,8 и 27,8 мл/мг × сутки. Однако летом у рачков оз. Нарочь скорость фильтрации была почти в два раза ниже (38,8), а в оз. Мястро такая же (24,9), как и весной. Трофические условия в озерах не дают возможности объяснить более высокие величины облавливаемых рачками объемов воды весной, чем летом. Напротив, в апреле, как и в июне, нарочанский фитопланктон состоял из протоккокковых и имел биомассу 4,5 мг/л, а во второй половине лета она была в 3—6 раз ниже. Возможно, летом при меньшей биомассе водорослей концентрация сестона в воде значительно выше, чем весной, что снижало скорость фильтрации. Хотя в летний период авторы и получили величины скоростей фильтрации в несколько раз ниже, чем для других диаптомид, обитающих в мезо- и евтрофных озерах, но общая тенденция — возрастание объема осветленной воды с понижением уровня биологической продуктивности сохранялась.

**Зависимость скорости фильтрации ( $F$ ) от размеров тела босмин в водоемах разной биологической продуктивности**

Вид	Водоем	Тип	Длина тела, мм	Масса тела, мг	$F$	Источник
<i>B. longirostris</i>	р. Березина	—	—	0,018	$\frac{6,6}{410}$	[22]
<i>B. longirostris</i>	оз. Кривое	О	0,46	0,018	$\frac{7,0}{390}$	[19]
<i>B. obtusirostris</i>	оз. Онежское	О	0,50	0,022	$\frac{7,4}{335}$	[16]
<i>B. longirostris</i>	оз. Мичелл	О	0,40	0,011	$\frac{3,1-4,1}{284-372}$	[27]
<i>Bosmina</i> sp.	оз. Георг	О—М	0,4—0,5	0,016	$\frac{1,4-4,6}{90-285}$	[26]
<i>B. longirostris</i>	оз. Вехтен	М	—	0,018	$\frac{1,9-2,9}{106-161}$	[30]
<i>B. crassicornis</i>	оз. Кавголовское	М	0,45	0,016	$\frac{1,8}{115}$	[6]
<i>B. crassicornis</i>	оз. Нижне-Суздальское	Э	0,45	0,016	$\frac{2,1}{132}$	[7]
<i>Bosmina</i> sp.	оз. Еркен	Э	—	0,020	$\frac{0,1-1,0}{5-50}$	[34]
<i>B. longirostris</i>	оз. Ста	Э	0,3—0,4	0,007	$\frac{0,02-0,31}{3-44}$	[26]
<i>B. longirostris</i>	оз. Хат	Э	0,4—0,5	0,022	$\frac{0,01-1,00}{0,5-45}$	[32]

Условные обозначения типа водоема: О — олиготрофный, М — мезотрофный, Э — евтрофный.

\* В числителе — скорость фильтрации, мл/экз.·сутки, в знаменателе — облавливаемые объемы воды, мл/мг·сутки.

Таким образом, полученные разными методами 19 средних величин скоростей фильтрации диапомусов возрастали с понижением биологической продуктивности водоемов. Диапазон первичной продукции изменялся более чем в 300 раз, а облавливаемые рачками объемы воды всего в 10 раз. В низкопродуктивных озерах с малым количеством органической взвеси в воде рачки в расчете на единицу биомассы облавливают большие объемы воды, чем в высокопродуктивных.

Результаты опытов с разными видами босмин тоже подтверждают этот вывод. К сожалению, автор располагает только четырьмя парами значений скорости фильтрации и первичной продукции. Нанесение этих показателей на рисунок продемон-

стрировало, что они хорошо располагаются в ряд от олиго-к евтрофным водоемам. Они лежат немного выше значений, найденных для диаптомусов, что объясняется меньшими размерами тела босмин. Остальные шесть величин осветляемых объемов получены в разнотипных озерах для рачков с близкими размерами тела 0,4—0,5 мм. По приведенным длинам тела босмин рассчитана их масса и скорость фильтрации на 1 мг (см. таблицу). Наибольший осветленный объем воды был в олиготрофных озерах Кривом и Мичелл и наименьший — в эвтрофных Ста, Хат и Еркен.

Для других видов зоопланктона тоже получены максимальные скорости фильтрации в низкопродуктивных озерах и минимальные в высокопродуктивных. Так, в оз. Кривом для *Ceriodaphnia pulchella* получена величина 398 [19], в оз. Кавголовском для *Daphnia cucullata* — 161, в оз. Нижне-Суздальском для *D. longispina* — 54 [6], а в озерах Нарочь и Мястро — 65 и 50 мл/мг сырой массы·сутки [18]. Эти факты дают основания считать, что в природных условиях, как и в лабораторных опытах, скорость фильтрации снижается с повышением концентрации пищи или биологической продуктивности водоема.

Ранее автором [7] на основе измерения скорости фильтрации в четырех евтрофных и мезотрофных озерах и данных В. Н. Никулиной [19], полученных на одном олиготрофном водоеме, определены объемы воды, осветляемые за сутки 1 мг сырой биомассы зоопланктона, которые для олиготрофных озер равнялись 400—250, мезотрофных — 250—150 и евтрофных 150—50 мл. Накопившиеся за последние десять лет результаты экспериментальных работ, выполненных на водоемах разной биологической продуктивности, подтвердили или дали возможность уточнить эти показатели. Достаточно абсциссу (см. рисунок), на которой отложена скорость фотосинтеза планктона, разделить на характерные участки для олиготрофных озер меньше 0,05, мезотрофных — 0,05—0,5 и евтрофных — более 0,5 мг с/л·сутки, почти совпадающие с выделенными В. В. Бульоном [5] границами продуктивности природных вод, чтобы убедиться в этом. Для низкопродуктивных водоемов верхний предел фильтрации увеличился до 600 мл/мг сырой массы·сутки за счет того, что опыты проводились на ультраолиготрофных озерах Иссык-Куль и Онежском. Какова предельная величина фильтрации пока выяснить трудно, поскольку в одном опыте с очень низкой концентрацией взвеси, которую получали путем фильтрации воды Онежского озера через фильтр с диаметром пор 4 мкм, скорость осветления воды *Bosmina obtusirostris* оказалась очень высокой — 1540 мл/мг сырой массы·сутки [11]. Нижняя граница для диаптомусов, обитающих в олиготрофных, и верхняя — для рачков, живущих в мезотрофных озерах, равна 200 мл.

Рассматриваемые пределы относятся не только к диаптоми-

дам, а к единице биомассы всего зоопланктона. Поэтому при уменьшении его средней сырой массы с 0,03 (масса взрослого диатомуса) до 0,01 мг скорость фильтрации, согласно ранее выведенным закономерностям, возрастает на 20—30 %. Провести четкое разделение водоемов на мезо- и евтрофные довольно сложно, тем более предложить для зоопланктона этих озер определенные величины скоростей фильтрации. Очевидно, что пределы будут перекрываться, а принятая ранее цифра 150 мл/мг сырой массы·сутки, которая служила нижней границей для среднепродуктивных и верхней для высокопродуктивных озер, может служить ориентиром для оценки роли зоопланктона в потреблении в них взвешенного органического вещества. Наименьшая скорость осветления воды получена в евтрофных водоемах. Для *E. graciloides* из оз. Мястро она была в два раза ниже, а для *Daphnia longispina* и *D. cucullata* [18] такая же, как в высокопродуктивных водоемах.

Рассмотренные пределы скоростей фильтрации представляют собой в основном средние величины за летний период наблюдений в водоемах, продуктивность которых характеризовалась средней первичной продукцией за этот же период. Безусловно, отдельные измерения могут не укладываться в эти границы из-за кратковременного увеличения концентрации взвеси, вызванного, например, цветением воды или, наоборот, при снижении количества водорослей в воде. Поэтому средние величины могут дать представление о роли зоопланктона в озерах разного типа, а отдельные результаты — показать, какие ситуации могут складываться в планктоне в конкретные периоды наблюдений.

Планктонные ракообразные, доминирующие по биомассе в зоопланктоне и часто представленные теми же массовыми видами в разных водоемах, профильтровывают значительные количества воды. Используя данные по скорости фильтрации и характерные величины их биомасс, получаем, что планктонные ракообразные в водах разной продуктивности способны за сутки отфильтровывать от 5 до 90 % объема водной массы. Ниже приводим данные о биомассе рачков-фильтраторов ( $B$ ), скорости фильтрации ( $F$ ) и фильтрационной активности ( $B_F$ ) в олиготрофных, мезотрофных и евтрофных (сверху вниз) водоемах:

$B$ , мг/л	$F$ , м/мг·сутки	$B_F$ , 1 сутки
0,2—1,0	0,60—0,25	0,05—0,6
1,0—2,0	0,25—0,15	0,15—0,5
2,0—6,0	0,15—0,025	0,05—0,9

Такие же величины получали и другие авторы. Так, Ханей [32] экспериментально определил, что в евтрофном оз. Хат рачки за сутки осветляют весной 19, летом — 80, осенью — 35 % объема воды; в глубоком олиготрофном оз. Холс — намного меньше — всего 6,6 %. Зоопланктон оз. Пуннус-Ярви, по данным

И. Н. Андронниковой [1, 2], летом профильтровывает весь объем озера за трое суток, а верхний двухметровый слой воды за одни сутки. Фильтрационная активность ракообразных в течение семи лет наблюдений на оз. Вехтен в среднем за год составляла 13,3, достигая максимальных величин летом — 21,5 %, а на оз. Тьюекмир — 10 % [29, 31]. По расчетам В. Г. Богорова [3], весь объем наиболее обитаемых вод Мирового океана профильтровывается примерно за 20 суток.

Приведенные данные показывают, что ракообразные планктона играют существенную роль в процессах трансформации вещества в водоемах. При благоприятных условиях они за сутки осветляют такой объем воды, какой двустворчатые моллюски способны профильтровать только за длительное время [14]. Однако это не дает основания недооценивать большую специфическую роль образуемого моллюсками пояса биофильтрации стоков с суши. Таким образом, полученные в результате экспериментальных исследований закономерности фильтрационного питания могут быть успешно применены для количественной оценки роли фильтраторов в водоемах.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Андронникова И. Н. Количественная оценка участия зоопланктона в процессах самоочищения на примере озера Красного.— В кн.: Гидробиологические основы самоочищения вод. Л., 1976, с. 30—35.
2. Andronikova I. Estimation of the role of zooplankton in the processes of selfpurification.— Verh. Int. Ver. theor. and angew. Limnol., 1978, v. 20, N 2, p. 1022—1025.
3. Богоров В. Г. Роль планктона в обмене веществ в океане.— Океанология, 1969, т. 9, вып. 1, с. 156—161.
4. Бульон В. В. Первичная продукция планктона в Тюпском заливе озера Иссык-Куль.— В кн.: Гидробиологические исследования на реке Тюп и в Тюпском заливе озера Иссык-Куль. Л.: ЗИН АН СССР, 1977, с. 20—30.
5. Бульон В. В. Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Фитопланктон и его продукция. Л.: ГосНИИОРХ, 1981. 32 с.
6. Гутельмахер Б. Л. Экспериментальное исследование трофических взаимоотношений пресноводного зоо- и фитопланктона. Дис. ... канд. биол. наук. Л.: ЗИН АН СССР, 1974.
7. Гутельмахер Б. Л. Скорость фильтрации и рацион планктонных ракообразных в водоемах биологической продуктивности.— В кн.: Основы биопродуктивности внутренних водоемов Прибалтики. Вильнюс, 1975, с. 365—368.
8. Гутельмахер Б. Л. Фильтрационное питание рачкового зоопланктона.— Экология, 1975, № 4, с. 86—92.
9. Гутельмахер Б. Л. Особенности функционирования планктонного сообщества озера Глубокого.— В кн.: Гидробиологические основы самоочищения вод. Л., 1976, с. 69—78.
10. Гутельмахер Б. Л. Энергетический баланс доминирующих видов рачков-фильтраторов.— В кн.: Биологическая продуктивность озера Красного и условия ее формирования. Л.: Наука, 1976, с. 178—181.
11. Гутельмахер Б. Л. Питание *Calanus helgolandicus* в Черном море.— Экосистемы пелигиали Черного моря. М., 1980, с. 207—216.

12. Гутельмахер Б. Л. Функциональные связи между фито- и зоопланктоном и роль планктонных ракообразных в круговороте фосфора.— В кн.: Антропогенное эвтрофирование Ладожского озера. Л.: Наука, 1982, с. 261—273.

13. Гутельмахер Б. Л. Оценка скорости круговорота органического вещества сестона в заливе Большое Онего Онежского озера.— В кн.: Лимнологические исследования в заливе Онежского озера Большое Онего. Л.: ЗИН АН СССР, 1982, с. 160—170.

14. Гутельмахер Б. Л., Алимов А. Ф. Количественные закономерности фильтрационного питания водных животных.— В кн.: Общие основы изучения водных экосистем. Л.: Наука, 1979, с. 57—78.

15. Гутельмахер Б. Л., Никулина В. Н. Питание *Arctodiaptomus salinus* Dadau в Тюпском заливе озера Иссык-Куль.— В кн.: Гидробиологические исследования на реке Тюп и Тюпском заливе озера Иссык-Куль. Л., 1977, с. 87—90.

16. Гутельмахер Б. Л., Фурсенко М. В., Белова М. А. Соотношение размерных фракций в сестоне Онежского озера и их роль в питании планктонных ракообразных.— В кн.: Основы изучения пресноводных экосистем. Л.: ЗИН АН СССР, 1981, с. 52—57.

17. Крючкова Н. М., Рыбак В. Х. О питании *Eudiaptomus graciloides* Lill. естественным планктоном озер: Биология внутренних вод.— Информ. бюл., 1981, № 52, с. 38—43.

18. Крючкова Н. М., Рыбак В. Х. О питании некоторых представителей озерного зоопланктона.— Гидробиол. ж., 1982, 18, № 3, с. 36—40.

19. Никулина В. Н. Опыт оценки влияния зоопланктона на фито-планктон олиготрофного озера.— Экология, 1977, № 1, с. 55—64.

20. Никулина В. Н. Фитопланктон северных озер и его взаимоотношения с зоопланктоном. Дисс. ... канд. биол. наук. Л.: ЗИН АН СССР, 1977.

21. Никулина В. Н., Гутельмахер Б. Л. Фотосинтетическая активность отдельных видов водорослей планктона озера Кривого.— Экология, 1974, № 4, с. 101—104.

22. Рассашко И. Ф., Кудрявец Е. В., Мищенко О. В. Потребление фито- и бактериопланктона реки Березины зоопланктоном.— В кн.: Трофические связи пресноводных беспозвоночных. Л.: ЗИН АН СССР, 1980, с. 30—36.

23. Рыбак В. Х., Крючкова Н. М. Потребление планктона мезотрофного озера веслоногим раком.— В сб.: XIX научная конференция по изучению и освоению водоемов Прибалтики и Белоруссии. Тезисы докл. Минск, 1977, с. 128—130.

24. Умнова Л. П. Первичная продукция фитопланктона, содержание хлорофилла *a* и сестона в воде залива Большое Онего Онежского озера.— В кн.: Лимнологические исследования на заливе Онежского озера Большое Онего. Л.: ЗИН АН СССР, 1982, с. 81—93.

25. Bogdan K. G. The relative abundances and filter—feeding behavior of zooplankton: Clues to coexistens in the pelagic environment.— Ph. D. thesis, state Univ. New York, Albany, 1976. 223 p.

26. Bogdan K. G., Gilbert J. J. Seasonal patterns of feeding by natural populations of keratella, Polyarthra and Bosmina: Clearance rates, selectivities and contributions to community grazing.— Limnol., Oceanogr. 1982, vol. 27, N 5, p. 918—934.

27. DeMott W. R. Competition in natural cladoceran communitus: Experimental manipulations and demographic analysis.— Ph. D. thesis, Dartmouth College. 1981. 253 p.

28. Edmondson W. T. Fresh-Water Biology.— John Wiley and sons, Inc. New York, 1959. 1248 p.

29. Gulati D. A. Study on the role of herbivorois zooplankton community as primary consumers of phytoplankton in Dutch lakes.— Verh. Int. Ver. theoret. und angew. Limnol., 1975, vol. 19, N 2, p. 1201—1210.

30. Gulati R. D. Vertical changes in the filtering, feeding and assimilation rates of dominant zooplankters in stratified lake.—Verh. Int. Ver. theor. and angew. Limnol., 1978, vol. 20, N 2, p. 950—956.
31. Gulati R. D., Siewertsen K., Postema G. The zooplankton: its community structure, food and feeding, and role in the ecosystem of lake Vechten.—Hydrobiologia, 1982, vol. 95, N 2, p. 127—163.
32. Haney J. F. an in situ examination on the grazing activities of natural zooplankton communities.—Arch. Hydrobiol., 1973, vol. 72, N1, p. 87—132.
33. Kibby H. V. Energetics and population dynamics of *Diatomus gracilis*.—Ecol. Monogr., 1971, vol. 41, N 4, p. 311—327.
34. Nauwerck A. Die Beziehungen zwischen Zooplankton und Phytoplankton im See Erken.—Symbo. bot. Upsaliens., 1963, Bd 17, S. 1—163.
35. Vanderploeg H. A. Seasonal particle-size selection by *Diatomus sicilis* in off shore Lake Michigan.—Can. J. Fish. and Aquat. Sci., 1981, vol. 38, N 5, p. 504—517.
36. Zankai N. P. Jahreszeitliche Anderung der Filtrerrate des Copepoden *Eudiatomus gracilis* (G. O. Sars) im Balaton-See.—Verh. Int. Ver. theor. and angew. Limnol., 1979, vol. 20, N 4, p. 2551—2555.
37. Zankai N., Ponyi J. Seasonal changes in the filtering rate of *Eudiatomus gracilis* (G. O. Sars) in Lake Balaton.—Magy. tud. akad. Tihanyi biol. int. evk., 1976, vol. 43, p. 105—116.

М. Б. ИВАНОВА

**ЗНАЧЕНИЕ СИСТЕМАТИЧЕСКИХ ПОГРЕШНОСТЕЙ  
ПРИ РАСЧЕТАХ ПРОДУКЦИИ**

Изучение продукции популяций водных животных и продуктивности водных экосистем в настоящее время стали обязательной частью гидробиологических исследований. Разработаны различные методы расчета продукции, которые изложены в ряде руководств [5, 9].

Математическая систематизация известных ранее методов дана в статье Л. В. Полищука (см. наст. сборник). Применяя разные способы расчета, гидробиологи получили значительное количество данных по продукционным характеристикам отдельных видов и продукции сообществ, на основе которых нередко даются практические рекомендации для рыбного хозяйства, в частности рассчитываются нормы посадки рыбы, предлагается вселение новых для водоема видов рыб или кормовых организмов. Внедрение результатов гидробиологических исследований в практику ставит вопрос о точности получаемых данных и в связи с этим о корректности практических рекомендаций. Часто можно встретить работы, в которых излишняя подробность приводимых сведений создает ложное представление о точности рассчитанных величин (например, приводятся данные по биомассе с точностью до  $0,001 \text{ мг/м}^3$  или по численности с точностью до 1 экз./ $\text{м}^3$ ). По-видимому, настало время вспомнить, что биологические объекты всегда характеризуются естественным разбросом значений исследуемых параметров. Показателем пробуждающегося внимания к оценке точности может служить выход в 1982 г. полезной для гидробиологов книги [7].

Успешность расчета продукции популяций водных животных определяется правильным использованием уравнений, поправочных коэффициентов и точностью определения исходных величин. В свою очередь, достоверность начальных данных зависит от методов сбора и обработки материалов. Однако даже в случае, когда масса животных, продолжительность их развития и численность вида в водоеме оценены в достаточной степени надежно, эти величины остаются вероятностными, т. е. имеют

определенный разброс вокруг средней. Пользуясь принятой терминологией [8], ошибки в расчете продукции, связанные с неизбежным разбросом исходных величин, следует относить к систематическим погрешностям за счет особенностей изучаемого объекта. Обычно при расчете продукции эти систематические погрешности не принимаются во внимание, т. к. определение продукции производится по средним значениям исходных данных. Между тем их влияние на конечный результат расчетов, по-видимому, может быть достаточно велико, как это можно увидеть на конкретном примере определения продукции популяции планктонных ракообразных.

Опыт работы с планктонными ракообразными показал, что пределы отклонений массы тела одновозрастных рачков составляют примерно  $\pm 10\%$  от средней, в этом случае отношение крайних значений  $W$ , которое может служить характеристикой разброса, составляет около 1,2. Если границы отклонения от средней равны  $\pm 20\%$ , то  $W_{\max}/W_{\min}=1,5$ . Численность массовых видов ( $N$  не менее 100 экз./м<sup>3</sup>) обычно колеблется в пределах  $\pm 20-30\%$  [10],  $N_{\max}/N_{\min}$  при этом равно 1,5—2,0. Продолжительность развития  $D$  чаще всего определяют с точностью  $\pm 0,5$  суток (при наблюдениях 1 раз в сут) или  $\pm 1$  сутки (при наблюдениях 1 раз в двое суток). Очевидно, что при этом относительная погрешность оценки  $D$  меняется в зависимости от абсолютного значения продолжительности развития. Приведенные величины разброса данных, по-видимому, можно считать минимальными и неустранимыми, как неустранимы индивидуальные различия в росте животных и пятнистость распределения.

В рассматриваемом примере продукция определялась обычным методом:

$$\Delta W = W_2 - W_1; \bar{P}_i(t) = (\Delta W_i / D_i) \cdot N_i; \bar{P}(t) = \sum_1^n \bar{P}_i(t);$$

$$P[t_1, t_2] = [\bar{P}(t_1) + \bar{P}(t_2)] \cdot \frac{t_2 - t_1}{2};$$

где  $\bar{P}_i(t)$  и  $\bar{P}(t)$  — средняя за сутки скорость продукция возрастной группы  $i$  и популяции соответственно;  $P[t_1, t_2]$  — интегральная продукция за время  $t_1, t_2$ .

Для расчетов использованы данные по росту *Daphnia magna* в лабораторной культуре при 18 °С. Для упрощения расчета принято деление исходных величин на классы, характеризующиеся определенными размером и вероятностью (табл. 1). Алгоритм расчета продукции сводится к последовательному определению величин  $\Delta W$ ,  $\Delta W/D$ ,  $\bar{P}_i(t)$ ,  $P[t_1, t_2]$ ,  $B$  и  $\bar{C}_b$  по каждому классу.

Для пояснения приведем расчет величины среднесуточного прироста одной возрастной группы ( $\Delta W/D$ ). Среднее значение  $\Delta W$  определено как  $\bar{W}_2 - \bar{W}_1 = 45 - 26 = 19$ . Очевидно, что крайние значения будут равны  $W_{2\max} - W_{1\min} = 50 - 23 = 27$  и  $W_{2\min} -$

Таблица 1

## Исходные данные для расчета биомассы и продукции

Показатель	Класс значений				
	1	2	3	4	5
Возраст первый					
$\bar{W}$	23 (0,2)	26 (0,6)	29 (0,2)		
$\Delta W$	10 (0,1)	13 (0,15)	16 (0,5)	19 (0,15)	22 (0,1)
$D$	3 (0,25)	4 (0,5)	5 (0,25)		
$N$	700 (0,2)	1000 (0,6)	1300 (0,2)		
Возраст второй					
$\bar{W}$	40 (0,2)	45 (0,6)	50 (0,2)		
$\Delta W$	12 (0,1)	17 (0,15)	22 (0,5)	27 (0,15)	32 (0,1)
$D$	6 (0,2)	7 (0,6)	8 (0,2)		
$N$	400 (0,2)	600 (0,6)	800 (0,2)		

$\bar{W}$ ,  $\Delta W$  — масса и прирост животных, мкг сухого вещества;  $D$  — продолжительность развития, сут.;  $N$  — численность, экз./ед. объема. В скобках — вероятности встречаемости выделенных классов значений.

—  $W_{1\max} = 40 - 29 = 11$ . Вероятности встречаемости  $\Delta W_{\max}$  и  $\Delta W_{\min}$  очень малы и равны произведению вероятности встречаемости значений  $W$ :  $P(\Delta W_{\max}) = P(W_{2\max}) P(W_{1\min}) = 0,2 \times 0,2 = 0,04$ . В границах вероятности 90 % величины  $\Delta W$  могут быть от 10 до 22. Для каждого значения  $\Delta W$  находим величину  $\Delta W/D$  и вероятность ее встречаемости. При выделенных пяти классах значений  $\Delta W$  и трех классах значений  $D$  получаем 15 значений  $\Delta W/D$ , каждое характеризуется какой-то вероятностью. Крайние величины  $\Delta W/D$  оказались равны:  $\Delta W_{\min}/D_{\max} = 2$ ,  $P = 0,025$ ,  $\Delta W_{\max}/D_{\min} = 7,3$ ,  $P = 0,025$ . В границах вероятности 90 % значения  $(\Delta W/D)_{\min}$  и  $(\Delta W/D)_{\max}$  составили от 3,3 до 6,3 мкг/сут. Аналогично рассчитывались и остальные величины. Величина разброса показана в табл. 2. При обычной для гидробиологических исследований вероятности 90 % ошибка в определении продукции за счет систематических погрешностей может быть в 2 раза, при 80 % вероятности примерно в 1,5 раза при принятых исходных значениях систематических погрешностей начальных данных. Тот же порядок сохраняется при расчете интегральной продукции за интервал времени. При вероятности 90 % отношение  $(P[t_1, t_2])_{\max}/(P[t_1, t_2])_{\min}$  оказалось равным 1,5.

Несмотря на принятое для расчетов нормальное распределение исходных данных, распределение конечных величин оказалось несимметричным и поэтому средние значения  $\Delta W/D$  и  $\bar{P}_i(t)$ , определенные с учетом вероятности для каждого класса

Таблица 2

Отношение максимальных и минимальных ожидаемых значений  $P$ ,  $B$  и  $C_B$  при разных уровнях вероятности

Объем группы животных	Уровень вероятности, %								
	99,9			90			80		
	I	II	III	I	II	III	I	II	III
Возраст первый . . .	2,3	5,7	—	1,9	2,3	—	1,5	1,6	—
Возраст второй . . .	2,5	5,0	—	2,0	2,8	—	1,8	1,5	—
Популяция . . . . .	2,0	4,5	6,8	1,4	1,7	2,2	1,4	1,4	1,8

Условные обозначения: I —  $B_{\max}/B_{\min}$ ; II —  $P_{\max}/P_{\min}$ ; III —  $C_{B_{\max}}/C_{B_{\min}}$ .

величин, не совпали с результатами расчетов по средним значениям  $\Delta W$ ,  $D$  и  $N$ . Последние оказались смещены в сторону более низких значений.

Приведенный расчет следует рассматривать не как эталон, а как пример, показывающий возможное воздействие систематических погрешностей на рассчитываемую продукцию. Однако его можно считать свидетельством того, что нельзя пренебрегать возможностью ошибки в оценке продукции за счет неизбежного разброса начальных величин. Особенно важно это иметь в виду при составлении рекомендаций по рыбохозяйственному использованию водоемов. По-видимому, гидробиологам необходимо привыкнуть давать в результате проведенных на водоеме исследований не только значения биомассы и продукции, как это принято, но и границы возможных значений ожидаемых величин.

Другим возможным источником ошибок при определении продукции служит неверное использование имеющихся в литературе коэффициентов. В настоящее время стало обычным при расчете продукции использовать значения ее удельной скорости, определенные по результатам наблюдений на других водоемах. При этом некоторые гидробиологи используют  $P/B$  коэффициенты без каких-либо изменений, другие вносят поправку на температуру. Безусловно, не представляется возможным во всех исследованиях базироваться только на материале собственных экспериментов. Можно ожидать, что дальнейшее развитие гидробиологии приведет к набору стандартных коэффициентов и уравнений, отнесенных к определенным условиям и основанных на обобщении большого количества данных. Примером такого развития науки могут служить результаты изучения скорости дыхания у водных пойкилотермных животных. В настоящее время только при специальных эколого-физиологических исследованиях проводится определе-

ние скорости потребления кислорода у конкретных изучаемых форм. В остальных случаях, когда стоит задача установить пути распределения потока энергии в водоемах, успешно используются уравнения зависимости скорости потребления кислорода от массы тела животных и система коэффициентов, позволяющих переходить от единиц кислорода к единицам энергии. К сожалению, приходится отметить, что и при этих расчетах не принимается во внимание их вероятностный характер, не приводятся пределы возможных значений.

В мировой литературе накоплен большой материал по удельной скорости продукции у разных групп водных животных, обитающих в различных водоемах. Особенно много данных имеется по продукции планктонных ракообразных (*Cladocera*, *Calanoida*, *Cyclopoida*). Таким образом, речь должна идти о правильном использовании этих сведений.

Прежде, чем приступить к расчетам продукции, необходимо четко сформулировать цель исследования. Если изучение продукции популяции служит одной из задач эколого-физиологического исследования вида, то использование уравнений, показывающих средний уровень продуктивности, неоправданно, так как нельзя ожидать, что продуктивность животных данной популяции точно соответствует среднему уровню. В этом случае крайне важно иметь также собственные данные по составу и скорости потребления пищи, тратам на обмен, энергетическому эквиваленту массы тела и яиц, для того, чтобы рассчитать баланс конкретного вида в изучаемых условиях. Примером таких исследований могут служить работы по проблеме «Вид в его ареале», в которых общие вопросы экологии решаются на примере модельного вида.

Если перед исследователем стоит задача оценки продуктивности водоема или сообщества, а не детализация экологии отдельных видов, то можно пользоваться литературными данными по росту или удельной скорости продукции популяций. При этом предпочтение следует отдавать наиболее надежным значениям коэффициентов, полученным осреднением большого числа исходных наблюдений. Для ряда массовых видов и родов планктонных ракообразных, населяющих пресные воды, были опубликованы среднесуточные значения  $\bar{C}_B$  [2, 3]. Эти коэффициенты рассчитаны по данным, полученным в озерах зоны умеренного климата в диапазоне температур 11—26 °C по материалам из водоемов значительно различных по трофическому статусу. Значения  $\bar{C}_B$  приведены с характеристикой возможного разброса ( $\bar{C}_B \pm \sigma$ , где  $\sigma$  — среднее квадратичное отклонение). При использовании их для расчета средней за сутки скорости продукции ( $\bar{P}(t)$ ) конечные результаты следует давать с указанием вероятной погрешности.

Часто вызывает недоумение внесение температурных поправок в величину среднесуточной удельной скорости продукции

популяции. По-видимому, прежде всего нужно сформулировать основной принцип: любые поправки можно вносить только в те величины, для которых они были рассчитаны. Следовательно, если поправка на температуру определена как отношение скорости развития  $V=1/D$  при данной температуре к скорости развития при температуре  $20^{\circ}\text{C}$ , то и использовать ее можно только для приведения к какой-то температуре данных по скорости развития или продолжительности онтогенеза. Ее нельзя использовать даже для пересчета данных по удельной скорости роста особи, так как эта скорость определяется не только развитием, но и дефинитивными размерами особи, т. е. при разных температурах может различаться не только продолжительность развития, но и конечный размер. Тем более температурные поправки, полученные по изменению скорости развития или продолжительности онтогенеза особи, не следует применять при расчетах такой интегральной характеристики, как удельная скорость продукции популяции. Этот показатель зависит от скорости соматического и генеративного роста особей, составляющих популяцию, и от возрастной структуры популяции. Последняя в свою очередь определяется величинами смертности и рождаемости.

Температура воздействует на скорости всех процессов, причем зависимости скорости изменения параметров при изменении температуры могут быть разными. Важно учитывать, что в водоеме на популяции отражается весь комплекс условий обитания, а не только температура. При этом изменение разных факторов может оказывать противоположно направленное влияние на величину удельной скорости продукции популяции [2, 3]. Например, возрастание температуры в летний период может компенсироваться уменьшением смертности или ухудшением трофических условий вследствие увеличения численности. В этих случаях изменение удельной скорости продукции не будет соответствовать изменению температуры воды. Следовательно, несмотря на то, что при расчете продукции по исходным данным (например, по уравнению  $\bar{P}(t) = (\Delta W_i / D_i) \cdot N_i$ ) в продолжительность развития особи вносится соответствующая поправка на температуру, в удельную скорость продукции популяции такие поправки вносить нельзя.

Можно найти значительное число примеров непродуманного подхода к оценке продукции популяций и сообществ. Так, в одной из недавно опубликованных работ по продукции зоопланктона водоема-охладителя для расчета продукции популяций взяты коэффициенты  $P/V$  для коловраток из исследований по белорусским озерам, для копепод — по данным, полученным в уральских озерах, для кладоцер — по сводной работе [4]. Затем в удельные скорости популяций внесены температурные поправки по кривой Крюга и таким образом рассчитана продукция. Для расчета реальной продукции сообщества зооплан-

ктона использовалось определенное в оз. Ильмень отношение рациона и биомассы планктонных хищников. Заканчивается статья практическими рекомендациями по использованию водоема для выращивания рыб-планктофагов. Учитывая сказанное, вряд ли можно всерьез воспринимать такие рекомендации.

К сожалению, таких работ, не несущих никакой информации, кроме сведений о динамике численности и биомассы, можно назвать очень много. В гидробиологии стало модным рассчитывать реальную продукцию планктона и бентоса, независимо от того, позволяют ли это сделать имеющиеся в распоряжении автора материалы. Еще более серьезно то, что на основании подобных расчетов даются рекомендации по использованию водоемов в хозяйственных целях. По-видимому, авторов привлекает кажущаяся легкость расчетов продукции сообщества. Между тем уже в первой работе, где был приведен такой расчет [1], подчеркивалось, что точность конечной оценки продукции очень невелика и относиться к ней нужно с большой осторожностью. Прежде чем переходить к расчету продукции сообщества необходимо детально изучить его трофическую структуру. Следует учитывать, что основная масса хищников представлена факультативными хищниками, причем доля пищи неживотного происхождения в их рационе зависит в первую очередь от концентрации пищевых объектов. Нельзя забывать, что все величины, входящие в расчет продукции сообщества, определены с некоторой погрешностью. Ошибки рассчитанной продукции сообщества будут превосходить ошибки исходных данных. Уже говорилось, что при оценке продукции популяции можно ошибиться в 1,5—2 раза. Предположим, что с такой же вероятностью определяется продукция и рацион для трофических уровней в целом. Например, продукция мирных животных лежит в интервале от 30 до 45 ккал, хищников — от 3 до 4,5 ккал, рацион хищников — от 20 до 30 ккал ( $K_1=0,15$ ). В этом случае минимальная продукция сообщества будет равна 3 ккал, а максимальная — 29,5 ккал. Это, конечно, крайние значения, однако и при уровне вероятности около 80 % колебание оценки продукции остается весьма значительным (3—5 раз).

При практических рекомендациях о вселении новых для водоема видов рыб обычно не учитывают воздействие вселяемых рыб на сообщество. Предположим, на основе детального анализа сообщества планктона рекомендовано заселить водоем рыбами-планктофагами, так как в период исследований обнаружено, что пищевые потребности населяющих водоем рыб значительно меньше продукции зоопланктона. Однако при этом необходимо еще учесть возможное влияние вселяемых рыб на видовой состав и продукцию сообщества. Весьма вероятно, что в результате вселения изменится соотношение численности и биомассы планктонных животных и, следовательно, конечная продукция сообщества зоопланктона будет уже не та, на кото-

рую была рассчитана посадка рыб. Так, вселение в оз. Бейское (Хакасия) пеляди из расчета 100 % использования продукции зоопланктона, рассчитанной обычным методом, привело к снижению кормности водоема [6].

Таким образом, занимаясь расчетами продукции популяций или сообществ, нельзя забывать, что все параметры, на которых основывается расчет, имеют разброс, величина которого может служить такой же биологической характеристикой, как и среднее значение. Поэтому продукцию мы рассчитываем с какой-то вероятностью, которую желательно оценить в каждом конкретном случае. По-видимому, требуется определенная перестройка обычного хода мышления, в результате которой мы привыкнем оперировать с коридором возможных значений также, как сейчас со средними. Это, конечно, усложнит в какой-то степени ход расчетов, но зато сделает их более надежными.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Винберг Г. Г., Печень Г. А., Шушкина Э. А. Продукция планктонных ракообразных в трех озерах разного типа.— Зоол. ж., 1965, т. 44, с. 676—687.
2. Иванова М. Б. Продукция планктонных ракообразных в пресных водах. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л.: ЗИН АН СССР, 1983.
3. Иванова М. Б. Зависимость продукции от биомассы у планктонных пресноводных ракообразных.— Труды ГосНИОРХ. Л., 1983.
4. Иванова М. Б., Алимов А. Ф., Ляхнович В. П. Вопросы вторичной продукции и рыбопродуктивности.— В кн.: Продукционно-биологические исследования экосистем пресных вод. Минск, 1973, с. 192—204.
5. Методы определения продукции водных животных/Под ред. Г. Г. Винберга. Минск, 1968. 241 с.
6. Озера Хакасии и их рыбохозяйственное значение/Под ред. Г. П. Сигиневича. Красноярск, 1976. 205 с.
7. Оценка погрешностей методов гидробиологических и ихтиологических исследований.— Труды Института биологии внутренних вод АН СССР. Рыбинск, 1982, т. 49(52). 166 с.
8. Терещенко В. Г., Сметанин М. М., Баканов А. И. Методы оценки погрешностей в экологических исследованиях.— В кн.: Оценка погрешностей методов гидробиологических и ихтиологических исследований. Рыбинск, 1982, с. 9—23.
9. A Manual on Methods for the Assessment of Secondary Productivity in Fresh Waters/Ed. W. T. Edmondson, G. G. Winberg. IBP Handbook, 1971, N 17. 358 p.
10. Morgan N. T. Secondary production.— In: The Functioning of Freshwaters Ecosystems. IBP, 1980, N 22, p. 251—285.

Г. А. ГАЛКОВСКАЯ

**О РАСЧЕТЕ ПРОДУКЦИИ  
ЕСТЕСТВЕННЫХ ПОПУЛЯЦИЙ КОЛОВРАТОК**

Задача данной работы заключается в ревизии существующих методов расчета продукции коловраток и, главным образом, метода расчета продукции по времени удвоения [7], метода Эдмондсона и физиологического метода.

Расчет продукции по времени удвоения неоднократно подвергался критике и полностью отрицался [5, 6], тем не менее многие исследователи продолжают его использовать [1, 18, 23]. Неправильность этого расчета усматривается в том, что во-первых, формула соответствует линейному, а не экспоненциальному возрастанию численности, во-вторых, приравнивание времени удвоения к времени генерации ведет к ошибке, величина которой тем больше, чем больше численность особей в помете и количество пометов.

Время генерации, или среднепопуляционное время жизни особи, для животных, имеющих растянутый период размножения, характеризующийся накладывающимися генерациями, может быть правильно рассчитано по формуле

$$D_g = \ln R_0 / r, \quad (1)$$

где  $R_0$  — чистое воспроизведение, равное  $\sum l_x m_x$  за период жизни особи изучаемого вида ( $m_x$  и  $l_x$  соответственно вероятность смертности и пополнения численности каждого возраста);  $r$  — мгновенная скорость изменения численности популяции.

Очевидно, что  $R$  можно рассчитать для популяции, в которой известны возрастной состав и относительная скорость отрождения особей (отладки яиц) в каждом возрасте, что дает возможность рассчитать относительное пополнение, или вероятность пополнения данного возраста  $l_x$ . Соответственно должна быть известна вероятность смертности особей каждого возраста  $m_x$ . Определив эти величины для отдельных возрастов, получают возможность найти  $R_0$  для популяции в целом. Теперь, определив величину  $r$ , характеризующую темп изменения численности и биомассы популяции, находят  $D_g$  по формуле (1) и опреде-

Таблица 1

Показатели, характеризующие воспроизводительную способность коловратки *Brachionus calyciflorus* при 30 °С

Т, °С *	Показатель					
	$r, \text{ч}^{-1}$	$R_0$	$E \pm \sigma$	$n$	$D_g, \text{ч}$	$D_g, \text{сут}$
30	0,064	9,2	$9,8 \pm 5,9$	8	34,7	1,44
37	0,085	21,2	$23,2 \pm 6,46$	9	35,9	1,49
40	0,086	23,2	$25,0 \pm 5,94$	13	36,5	1,52

\* Т, °С — температура предварительного выращивания.

ляют продукцию за малое время  $t$ , за которое можно без большой погрешности считать рост популяции прямолинейным.  $D_g$  означает среднюю продолжительность нахождения одной особи в популяции при данных величинах рождаемости и смертности. Очевидно, что обратная величина  $1/D_g$  означает, на какую долю обновляется популяция в данных условиях за единицу времени, т. е., другими словами, какую долю от наличной биомассы составляет продукция за единицу времени. Приняв во внимание, что  $B = N \cdot \bar{W}$  получаем, что продукция за единицу времени  $P_1 = (1/D_g) \cdot N \cdot \bar{W}$  и за время  $t$

$$P_t = (1/D_g) \cdot N \cdot \bar{W} t, \quad (2)$$

где  $N$  — общая численность особей и яиц;  $\bar{W}$  — средний вес особи при включении яиц в число особей;  $t$  — время, сут.

Рассчитать продукцию таким путем можно, видимо, только по результатам специальных наблюдений за культивируемыми популяциями. Например, на основе данных о рождаемости и смертности, полученных при индивидуальном культивировании *Brachionus calyciflorus*, были рассчитаны  $r$  и  $R_0$  (табл. 1). Время генерации или ожидаемое среднепопуляционное время жизни одной коловратки, рассчитанное по формуле (1) оказалось в этих условиях в 3—4 раза меньше абсолютной продолжительности жизни особи по данным индивидуального культивирования и примерно в 3 раза больше периода «от яйца до яйца», т. е. суммы эмбрионального и ювенильного периодов, которые обычно принимаются за время удвоения ( $D_2$ ) при расчете продукции.

В естественных условиях  $D_2 = D_g$ , когда коловратка из-за нехватки пищи или же из-за сильного пресса хищников успевает за жизнь произвести только одного потомка. В популяциях, где  $D_2 \rightarrow D_g$  как правило, отмечается относительное постоянство яйцевого отношения ( $E$  — число яиц на одну особь) и незначительные (не более чем в два раза) флуктуации численности. В ряде работ [2, 19 и др.] продукция за одно и то же вре-

мя была рассчитана как по времени удвоения (эмбриональный и ювенильный периоды), так и методом Эдмондсона. Для мезотрофных озер и экспериментальных популяций значения продукции, рассчитанные обоими методами, оказались очень близки, т. е. в условиях этих озер допущение  $D_2 = D_g$  не приводит к большой ошибке. Как видим, расчет продукции по времени удвоения в некоторых частных случаях может давать реальные значения. Замена  $D_2$  на  $D_g$  в уравнении (2) могла бы придать ему более общее значение, однако, как показано выше, для расчета  $D_g$  необходимо знать  $b_x$  и  $m_x$  в каждом конкретном случае, что практически не осуществимо в естественных условиях. Кроме того, в таком варианте формула (2) отвечает только экспоненциальному увеличению численности.

Таким образом, приравнивание времени генерации к времени удвоения является основным источником ошибок при расчетах продукции этим методом. В какой мере ошибочно допущение линейного возрастания численности судить трудно: это зависит прежде всего от соотношения продолжительности периода, за который рассчитывается продукция, и времени генерации средней особи в популяции в каждый данный момент. На основании сказанного следует прекратить расчеты продукции по времени удвоения в варианте, который изложен в методическом руководстве [7].

Суть метода Эдмондсона [17, 7] сводится к определению продукции по скорости рождаемости. Метод разработан в применении к коловраткам, несущим яйца прикрепленными. Скорость рождаемости  $B$  определялась как

$$B = E/D_e, \quad (3)$$

где  $E$  — число яиц на особь в популяции;  $D_e$  — продолжительность эмбриогенеза.

Когда нет смертности, возрастание численности популяции может быть представлено как  $N_D = N_0 e^{bt}$ . Если  $N_0 = 1$ , то  $N_1 = e^{bt}$ . Тогда за единицу времени приращение на одну особь составит  $N_1 - 1 = B$  и  $B + 1 = e^b$ . Отсюда по первоначальным представлениям Эдмондсона  $b = \ln(B + 1) = \ln(E/D_e + 1)$ .

Однако приняв во внимание, что за время  $D_e$  пополнение всегда равно  $E$  и численность от одной особи возрастет до  $1 + E = e^{bD_e}$  получаем  $b$  как в формуле Пелохеймо (22):

$$b = \frac{1}{D_e} \ln(1 + E). \quad (4)$$

Как видим, первоначально предложенная Эдмондсоном формула верна только в случае, когда  $D_e = 1$ .

Определив  $b$ , продукцию за малое время  $t$  находят как

$$P_t = (e^{bt} - 1) N \cdot \bar{W}. \quad (5)$$

Правильность использования для оценки мгновенной рождаемости формулы (5) по сравнению с формулой (4) убедительно доказана Л. В. Полищуком [9].

В настоящее время известно несколько различных методов оценки рождаемости и продукции зоопланктеров [17, 14, 25, 15, 22]. Все они построены на допущении стабильности условий и основных популяционных параметров в течение периода, за который ведется расчет. Все модели допускают постоянство мгновенной рождаемости, смертности  $m$  и продолжительности эмбриогенеза  $D_e$ . Кроме того, допускается, что  $D_e = D_c$ , где  $D_c$  — продолжительность периода между последовательными кладками, а скорость выхода молоди из яиц  $b_e$  равна скорости поступления яиц в популяцию  $h_e$ . Чтобы получить более реальные величины рождаемости и продукции, пользуясь методом Эдмондсона, необходимы исследования процессов, с которыми связаны многочисленные допущения метода. Прежде всего, как подчеркивал Эдмондсон [15], нужны исследования изменчивости величины  $D_e$  и  $E$  в связи с условиями питания и абиотическими факторами. Обычно  $D_e$  определяется при содержании в экспериментальных условиях самки без яйца и фиксировании момента появления яйца и момента выхода из яйца молодой коловратки [12]. Понимая условность перенесения  $D_e$  особи, определенной в эксперименте, на популяцию, Эдмондсон предложил способ нахождения  $D_e$  для популяции, заключающийся в восстановлении кривой выхода молоди из яиц для случайной выборки яйценосных самок из естественной популяции. Достаточно подробная информация об использовании этого способа определения  $D_e$  содержится лишь в одной работе [24], посвященной изучению продукции планктона оз. Чар. Были построены графики для 25 вариантов популяционных выборок коловраток и показано, что в 19 из них изменение процента отрождения по времени передается прямой, что дало основание рассчитать продолжительность эмбрионального периода по формуле

$$D_e = 2 \cdot \Delta\tau_{50}, \quad (6)$$

где  $\Delta\tau_{50}$  — время 50 %-ного выхода молоди из яиц в изучаемой выборке. Предпочтительность формулы (6) в каждом конкретном случае очевидна, так как снимаются практически все допущения, которые делаются обычно при определении  $D_e$  особи в экспериментальных условиях. Кроме того, этот способ позволяет изучить такой вопрос, как наличие суточной ритмики в откладке яиц и выходе молоди.

При изучении естественных прудовых популяций коловраток (Краснодарский край, БССР) мы тоже определяли  $D_e$  по Эдмондсону. Полученные данные противоречивы: наряду с типичными прямыми имеются и разной формы кривые выхода молоди из яиц (рис. 1), которые нельзя использовать для расчета  $D_e$  по формуле (6). В интервале температур 23—30 °C для

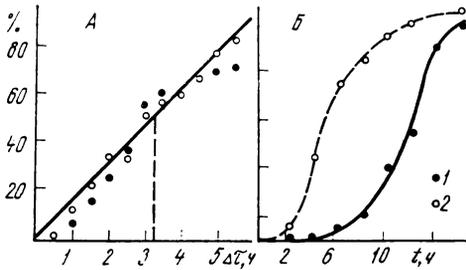


Рис. 1. Выход молоди из яиц (%) в случайной выборке яйценосных самок из прудовых популяций.

А — температура 30 °С; 1 — *Brachionus calyciflorus*, 2 — *Br. angularis*,  $\Delta$  т. ч — время выхода молоди у 50 % яиц. Б — температура 23,5 °С; 1 — *Keratella cochlearis*; 2 — *Br. budapestinensis*.

прудовых популяций не обнаружено суточной ритмики в откладке яиц у *Keratella cochlearis*, *Asplanchna brightwelli*, *Brachionus calyciflorus*, *Br. budapestinensis* J., *Br. angularis*. Вместе с тем, *Eriphanes macroura* проявляет четко выраженную ритмику, но отобранные в разное время сезона популяционные выборки не показали строгой приуроченности выхода к определенному времени суток (рис. 2).

В последнее время укорочение интервала между временем последовательного отбора проб до периода, равного  $D_e$  ставится в качестве условия получения реальных значений продукции при расчете методом Эдмондсона [9]. С другой стороны, показано, что уменьшение интервала между последовательными отборами проб относительно величины  $D_e$  может привести к столь же грубым ошибкам, как и его увеличение. Если, например, за время, почти равное  $D_e$ , накануне отбора проб по какой-либо причине (например, резко улучшились трофические условия) произошла одномоментная откладка яиц, то за время, меньшее  $D_e$ , может произойти непредвиденно большой прирост [9]. Наша практика изучения естественных прудовых популяций показала, что  $D_e$  весьма изменчивая величина, обусловленная рядом факторов невоспроизводимых в эксперименте (например, трофические условия выращивания материнской особи накануне откладки яиц и т. д.), поэтому при непосредственном расчете продукции соблюдение такого интервала не совсем правомерно.

Неравномерность яйцевого отношения была отмечена Эдмондсоном в 1965 г. по данным Тонолли для пруда около Па-

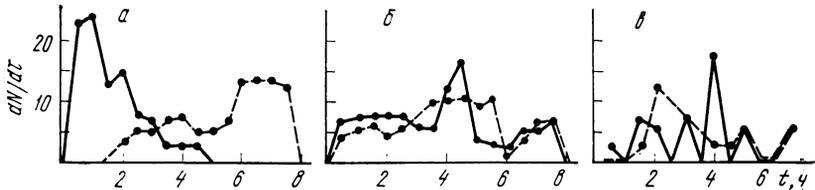


Рис. 2. Величины получасового пополнения ( $dN'/dt$ ) за счет выхода молоди в выборках яйценосных самок в ночное (штриховая) и дневное (сплошная линия) время: а — *Eriphanes macroura*, б — *Asplanchna brightwelli*, в — *Brachionus calyciflorus*.

ланцы и по данным Роде для оз. Эркин. Однако эта неравномерность не имела каких-либо суточных ритмов. Сильные колебания яйцевого отношения в течение времени, соизмеримого с  $D_e$ , а также разнообразные, нередко далекие от линейности, кривые выхода молоди из яиц говорят о том, что величина, обратная продолжительности эмбрионального периода особи, не всегда подходит для оценки популяционной скорости эмбрионального развития. Поэтому период времени, равный  $D_e$  особи не может считаться эталонным для интервала между последовательным взятием проб с целью расчета продукции.

Каковы же причины сильной изменчивости  $E$  во время интервала у разного вида особей? Прежде всего это причины методического характера, связанные с отбором пробы. Известно [19, 21], что использование сита с разным диаметром отверстий приводит к сильнейшим изменениям яйцевого отношения (табл. 2). Поэтому для расчета продукции нужно использовать отстойные пробы, полученные при использовании сита с размером отверстия 30 мк и менее. Важным является и отбор репрезентативной пробы с учетом пространственного распределения изучаемой продукции.

Из биологических причин следует обратить внимание на такие, как соотношение продолжительности периода эмбриогенеза и периода между последовательными кладками  $D_e$ . На рис. 3 представлены соотношения продолжительностей этих периодов. Первый из представленных на рисунке вариантов наблюдался нами при индивидуальном культивировании *Brachionus calyciflorus*, где самки одновременно несли по два и более яиц, причем с момента начала откладки яиц продолжительность  $D_c$  гораздо меньше  $D_e$ . Такая ситуация отмечена также в естественных условиях высокоевтрофных прудов рыбопитомника «Горячий ключ» (Краснодарский край), где в популяции *Br. calyciflorus* одновременно присутствовали самки с одним, двумя, тремя и четырьмя партогенетическими яйцами (рис. 4). Выполненные с этой популяцией эксперименты показали, что при естественной температуре 30 °C  $D_c$  было равно 2,4;  $D_e$  особи, опреде-

Таблица 2

Изменение яйцевого отношения в зависимости от способа отбора проб

Размер отверстия сита, мк	<i>Polyarthra vulgaris</i> , E %	<i>Keratella cochlearis</i> , E %
35	2,05	3,89
48	2,95	1,77
75	6,11	6,08
Отстойная проба	1,49	1,55

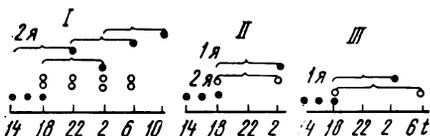


Рис. 3. Схема возможных соотношений продолжительности периодов эмбрионального ( $D_l$ ) и между кладками ( $D_c$ ).

Объяснения см. в тексте.

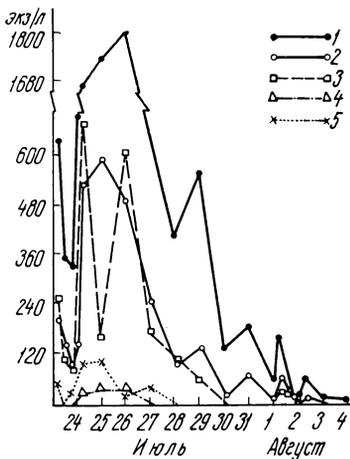


Рис. 4. Динамика численности *Br. calyciflorus* в одном из прудов рыбопитомника «Горячий Ключ» (Краснодарский край).

1 — общая численность; 2—5 — самки с яйцами: 2 — с одним; 3 — с двумя; 4 — с тремя; 5 — с четырьмя.

$V = 1/D_e = 1/D_c$  возможен лишь при  $D_c = D_e$  (второй вариант). Третий вариант, когда  $D_c > D_e$  возможен при недостатке пищи; такая ситуация, как оказалось (ст. Полищук, см. наст. сборник) может наблюдаться в озерах. В этом случае  $V$  будет также стремиться к  $1/D_c$ . Использование в расчетах скорости развития яйца как величины, обратной продолжительности эмбриогенеза особи, может существенно завышать или занижать значения скорости развития яйца в популяции.

Представляется возможным использовать метод Эдмондсона для расчета продукции мелких коловраток ( $< 100$  мкм) в описанной ниже модификации. При анализе естественных популяций можно представить такую величину как потенциальная скорость увеличения численности популяции ( $r_p$ ) определенную по формуле

$$r_p = \frac{\ln N'_t - \ln N'_0}{t}, \quad (7)$$

где  $N'_t$  и  $N'_0$  — соответственно численность коловраток в конце и начале выращивания случайной выборки естественной популяции в отсутствие хищников.

В данном случае можно производить суммарный учет численности особей и яиц или же определять  $r_p$  для яиц и коловраток по отдельности. Определив мгновенную естественную скорость увеличения численности  $r'$ , по результатам обработки проб из водоема (производится суммарный учет численности яиц и особей, либо находится эта величина для яиц и особей отдельно), можно рассчитать мгновенную смертность, как  $m' = r_p - r'$ . Тогда продукция ( $P$ ) будет равна:

$$P = \frac{m'}{r'} (N''_t - N''_0) + (N''_t - N''_0), \quad (8)$$

где  $N_0''$  и  $N_t''$  — соответственно суммарная численность яиц и коловраток в пробе в начале и конце периода наблюдений.

При таком расчете исключаются все допущения, предполагаемые при методе Эдмондсона. Кроме того, имеется также возможность считать продукцию яиц и коловраток отдельно. Непременным условием является экспонирование склянок в водоеме с водой, пропущенной через сито с диаметром отверстия 100 мк, для получения данных о потенциальном росте численности яиц и коловраток в отсутствие хищников. Продолжительность времени экспозиции подбирается экспериментально: для высокоевтрофных водоемов не более суток, для озер мезотрофного и олиготрофного типов до трех-четырёх суток.

До недавнего времени не было существенных оснований для применения физиологического метода при расчете продукции ввиду отсутствия обобщенных зависимостей обмена от массы тела. В работах последних лет [3, 4] такие зависимости рассчитаны. В частности, рассчитана зависимость обмена от массы тела для естественных популяций коловраток [3], которая имеет вид:

$$R=0,106 W^{0,796}, \quad (9)$$

где  $R$  — потребление кислорода, мл  $O \cdot \text{экз.}^{-1} \cdot 4^{-1}$ ;  $W$  — сырая масса, г. Нами специально исследовано ранее существовавшее мнение о том, что накормленные коловратки обладают более высокой скоростью потребления кислорода по сравнению с не накормленными. В опытах по обмену накормленных коловраток, продолжительность которых варьировала от 4 до 24 ч, все расчеты, как правило, проводились на численность, без учета плодovitости и массы коловраток. Оказалось, что в этих случаях за счет недоучета прироста массы данные были завышены в 1,5—2 раза. Такого же рода ошибки, но с обратным знаком возможны при работе с голодающими животными.

Как известно, для расчета продукции физиологическим методом необходимо располагать данными по эффективности использования усвоенной пищи на рост  $K_2$ . Для пресноводных коловраток значения  $K_2$  в естественных популяциях не рассчитывались. Нами выполнена большая серия опытов по определению  $K_2$  экспериментальных популяций *Brachionus calyciflorus* (табл. 3). Показано, в частности, что при изменении температуры от 10 до 35 °C величина  $K_2$  популяций одного вида изменяется от 0,33 до 0,74. В оптимальных трофических условиях при 15—20 °C величина  $K_2$  составляет 0,70—0,74 (см. табл. 3). Выяснение эффективности использования усвоенной пищи на рост в природных популяциях позволит широко использовать физиологический метод для расчета продукции коловраток.

Наиболее общим и теоретически обоснованным является изложенный в настоящем сборнике метод, основанный на допущении экспоненциального роста численности при постоянстве

Таблица 3

Зависимость коэффициента  $K_2$  экспериментальных популяций *Brachionus calyciflorus* от температуры\*

Температура, °С	$P, 10^{-3} \text{ кал} \times \text{экз.}^{-1} \cdot \text{сутки}^{-1}$	$R, 10^{-3} \text{ кал} \times \text{экз.}^{-1} \cdot \text{сутки}^{-1}$	$K_2$
10	0,097	0,147	0,40
15	0,442	0,189	0,70
20	1,017	0,348	0,74
25	0,865	0,756	0,53
30	1,819	0,996	0,65
35	0,708	0,840	0,45

\* Условия культивирования: корм — *Chlorella* sp. 50 млн. кл. мл<sup>-1</sup>; концентрация коловраток — 50 экз./мл.

среднего веса особи за период между последовательными отборами проб. Средняя за период биомасса рассчитывается следующим образом:

$$\bar{B} = \frac{B_t - B_0}{\ln B_t - \ln B_0}, \quad (10)$$

где  $B_0$  и  $B_t$  — биомасса в начале и в конце периода, за который рассчитывается продукция. Отсюда продукция равна

$$P = b \cdot \bar{B} \cdot t, \quad (11)$$

где  $b$  — мгновенная рождаемость (5);  $t$  — период между последовательным отбором проб, за который рассчитывается продукция. Возможен также расчет продукции по формуле Бойсен-Йенсена

$$P = B_t - B_0 + B_e, \quad (12)$$

где  $B_0$  и  $B_t$  как в формуле (10);  $B_e$  — элиминированная биомасса. При этом

$$B_e = \frac{m}{r} (B_t - B_0), \quad (13)$$

где  $m$  и  $r$  — соответственно мгновенная смертность и мгновенная скорость увеличения численности.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Андроникова И. Н. Продукция зоопланктона.— В кн.: Биологическая продуктивность оз. Красного и условия ее формирования. Л.: Наука, 1976, с. 160—178.
2. Галковская Г. А. Планктонные коловратки и их роль в продуктивности водоемов.— Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Минск: БГУ, 1968.
3. Галковская Г. А., Винберг Г. Г. Зависимость скорости потребления кислорода коловратками от массы тела.— В кн.: Общие основы изучения водных экосистем. Л.: Наука, 1979, с. 21—24.

4. Галковская Г. А. Скорость потребления кислорода коловратками из естественных популяций.—Вестн. АН БССР. Сер. биол., 1980, № 6, с. 114—116.

5. Зайка В. Е. Удельная продукция водных беспозвоночных. Киев: Наукова думка, 1972. 142 с.

6. Иванова М. Б. Продукция коловраток.—В кн.: Общие основы изучения водных экосистем. Л.: Наука, 1979, с. 141—149.

7. Методы определения продукции водных животных/Под ред. Г. Г. Винберга. Минск: Вышэйшая школа, 1968. 243 с.

8. Полищук Л. Б. Определение скорости рождаемости и смертности в природных популяциях планктонных организмов.—Ж. общ. биол., 1978, т. 39, № 2, с. 189—193.

9. Полищук Л. В. «Отрицательная смертность» планктонных животных и отбор проб.—Ж. общ. биол., 1982, т. 43, № 3, с. 411—418.

10. Полищук Л. В. Методы оценки продукции и продукции двух популяций ветвистоусых ракообразных в мезотрофном озере.—Наст. сб., с. 101.

11. Гиляров А. М. Факторы регуляции численности пресноводных планктонных ракообразных.—Гидробиол. ж., 1982, т. 15, с. 26—40.

12. Хлебович Т. В. Скорость потребления кислорода у коловраток.—В кн.: Основы изучения пресноводных экосистем. Л.: Наука, 1981, с. 98—102.

13. Amren H. Ecological studies of Zooplankton populations in some ponds on Spitsbergen.—Zool. bird. Uppsala, 1964, vol. 36, N 2, p. 161—191.

14. Gaswell H. On instantaneous and finite birth rates.—Limnol. and Oceanogr., 1972, vol. 17, p. 787—791.

15. Edmondson W. T. Reproductive rates of planktonic rotifers as related tions.—Mem. Ist. Ital. Idrobiol., 1960, vol. 12, p. 21—77.

16. Edmondson W. T. Reproductive rates of planktonic rotifers as related to food and temperature in nature.—Ecol. Monogr., 1965, vol. 35, p. 61—111.

17. Edmondson W. T. A grafical model for evaluating the use of the egg ratio for measuring birth and death rates.—Oecologia, 1968, vol. 1, p. 1—37.

18. Hakkari L. On the productivity and ecology of zooplankton and its role as food for fish in some lakes in Central Finland.—Biol. Research Reports from the University of Yyvaskyla, 1978, vol. 4, p. 3—87.

19. Hillbricht-Ilkowska A., Pourroit R. Production of experimental populations *Brachionus calyciflorus* Pallas (Rotatoria) exposed to the artificial predation of different rates.—Pol. arch. hydrobiol., 1970, vol. 17, N 1—2, p. 241—248.

20. Leslie P. H. Some further notes on the use of matrices in population mathematics.—Biometrika, 1948, vol. 35, p. 213—245.

21. Likens G. E., Gilbert J. J. Notes on quantitative sampling of natural populations of planktonic Rotifers.—Limnol. and Oceanogr., 1970, vol. 15, N 5, p. 816—820.

22. Paloheimo Y. E. Calculation of instantaneous birth rate.—Limnol. and Oceanogr., 1974, vol. 19, N 14, p. 692.

23. Radwan S. Dinamics of production of the pelagic rotifers in three lakes of different trophism.—Verh. Int. Ver. Theor. angem. Limnol., 1978, vol. 20, N 2, p. 1017—1021.

24. Rigler T. H., MacCallum M. E., Roff J. C. Production of zooplankton in Char lake.—J. Fish. Res. Board Can., 1974, vol. 31, p. 637—646.

25. Seitz A. On the calculation of birth rates and death rates in fluctuating populations with continuous recruitment.—Oecologia, 1979, vol. 41, N 3, p. 343—360.

А. Ф. АЛИМОВ

**ЗАВИСИМОСТЬ ПРОДУКЦИИ ДОННЫХ СООБЩЕСТВ  
ОТ ОТНОСИТЕЛЬНОЙ БИОМАССЫ МОЛЛЮСКОВ  
И ЛИЧИНОК ХИРОНОМИД**

Изучение сезонной динамики сообществ донных животных  $P_b = P_m + P_x - C_x$  в некоторых озерах Еравно-Харгинской системы (Забайкалье) показало, что величины удельной продукции сообществ (суточные  $P/B$ -коэффициенты) достаточно хорошо коррелируются ( $r = -0,75$ ) со значениями средней индивидуальной массы животных в сообществе, выраженной в единицах энергии (энергетический эквивалент среднего веса животных в сообществе) (рис. 1). Зависимость этих величин, как это видно из рис. 1, может быть выражена в виде простого уравнения

$$C_b = (0,0022 \pm 0,0006) \bar{W}^{(-0,337 \pm 0,043)} \text{ сутки}^{-1}, \quad (1)$$

где  $C_b$  — удельная продукция сообщества;  $\bar{W} = \bar{W} \cdot q$ ;  $\bar{W}$  — средняя масса (вес) животного в сообществе, мг;  $q$  — калорийный эквивалент 1 мг средней массы животного в сообществе.

По уравнению (1) нетрудно рассчитать, что в пределах изученных величин энергетического эквивалента среднего веса животных в сообществах макробентоса в исследованной системе озер ( $\bar{W} = 0,000174 - 0,0151$  ккал) средние значения удельной продукции составляют от 0,0406 до 0,009 сутки<sup>-1</sup>. При среднем для изученных озер значений  $\bar{W} = 0,00166$  ккал величина удельной продукции составляет 0,0194 сутки<sup>-1</sup> и с вероятностью 0,95 не выходит за пределы 0,0211—0,0178 сутки<sup>-1</sup>. Эти значения удельной продукции достаточно хорошо согласуются с по-

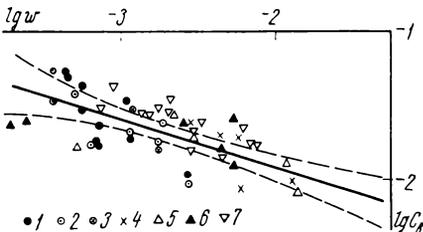
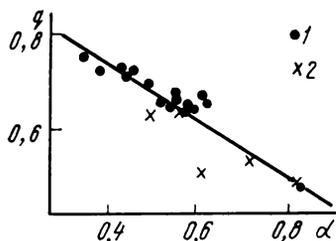


Рис. 1. Зависимость логарифма удельной продукции  $lg C_b$  от логарифма энергетического эквивалента среднего веса животных в сообществах  $lg \bar{W}$ , ккал), бентоса озер: Щучье (1 — 1981, 2 — 1982), Гунда (3 — 1982, 4 — 1981); Холинха (5 — 1977, 6 — 1978—1979 гг.); Сосновское (7 — 1980—1982 гг.).

Рис. 2. Зависимость калорийности 1 мг животных ( $q$ ) от доли биомассы хирономид и моллюсков в общей биомассе животных донных сообществ ( $\alpha$ ) в озерах: Щучьем (1), Гунде (2).



лученными нами ранее значениями этого показателя для оз. Холинха [2] и для разных озер Советского Союза [1]. В оз. Холинха, входящем в систему Еравно-Харгинских озер, средняя за вегетационный сезон величина удельной продукции составляла 0,0139, ожидаемые с вероятностью 0,9 пределы ее значений были 0,007—0,029 сут<sup>-1</sup>.

Следует принять во внимание, что калорийность единицы массы животных в сообществе зависит от соотношения животных с высокой и низкой калорийностью. Это хорошо иллюстрируется данными, приведенными на рис. 2, на котором показана зависимость калорийности 1 мг среднего животного в донных сообществах  $q$  от соотношения суммарной биомассы личинок хирономид и моллюсков (животных с наименьшей калорийностью веществ тела) и общей биомассы животных в сообществах  $\alpha$ . Эта зависимость может быть аппроксимирована уравнением

$$q = 1 - 0,637 \alpha. \quad (2)$$

Подставив (2) в (1), получим:

$$C_b = 0,0022 [(1 - 0,637 \alpha) \bar{W}]^{-0,337} \text{ сут}^{-1}. \quad (3)$$

При расчетах удельной продукции сообщества донных животных по уравнению (3) учитывается структура сообщества и калорийность животных, входящих в него.

#### Относительная ошибка определения продукции сообществ макробентоса $m$ по уравнению (3), %

Водоем	$\alpha$	$q$	$C_b, \text{сут}^{-1}$	$\bar{B}, \text{г/м}^2$	$W, \text{ккал}$	$m$	Данные
Оз. Щучье							
1981 г.	0,505	0,679	0,0264	10,03	0,00063	20	Автора
1982 г.	0,472	0,699	0,0201	11,97	0,00140	10	То же
Оз. Гунда							
1981 г.	0,540	0,657	0,0173	39,00	0,00220	13	»
1982 г.	0,650	0,518	0,0159	45,82	0,00280	27	»
Оз. Нарочь	0,900	0,430	0,0115	12,45	0,00730	10	[6, 4]
Оз. Мястро	0,870	0,450	0,0139	2,96	0,00420	9,2	То же
Оз. Баторин	0,730	0,540	0,0118	6,50	0,00680	6	»
Оз. Дривяты	0,770	0,510	0,0162	5,70	0,00260	13,8	[5]
Оз. Красное	0,850	0,460	0,0223	4,35	0,00100	10,8	[3]

Примечание. Обозначения см. в тексте.

В таблице приведены результаты расчетов продукции сообществ донных животных в озерах, выполненные с применением уравнения (3). Данные таблицы показывают, что относительная ошибка определения продукции не превышает 30 % от ее реальной величины. Важно отметить, что расчеты выполнены для озер, различающихся по географическому положению и продуктивности. Сказанное дает основание рекомендовать уравнение (3) для ориентированных оценок продукции донных сообществ при предварительных исследованиях кормовой базы в рыбохозяйственных водоемах.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Алимов А. Ф. Продуктивность сообществ беспозвоночных макробентоса в континентальных водоемах СССР.— Гидробиол. ж., 1982, т. 18, № 2, с. 7—18.
2. Алимов А. Ф., Кузьмич В. Н., Неронов Ю. В. Продукция и потоки энергии в сообществах донных животных на примере оз. Холинха.— Гидробиол. ж., 1982, т. 18, № 5, с. 65—72.
3. Продукция сообществ оз. Красного и его биотический баланс/Андронникова И. Н., Драбкова В. Г., Кузьменко К. Н. и др.— В кн.: Продукционно-биологические исследования экосистем пресных вод. Минск, 1973, с. 5—19.
4. Биологическая продуктивность озер разного типа/Винберг Г. Г., Бабицкий В. А., Гаврилов С. И. и др.— В кн.: Биологическая продуктивность озер Белоруссии. Минск, 1971, с. 5—33.
5. Гаврилов С. И. Бентос оз. Дривяты и его продуктивность.— В кн.: Биологическая продуктивность евтрофного озера. М.: Наука, 1970, с. 106—125.
6. Драко М. М., Арабина И. П., Сергеев А. М. Сезонная и годовая динамика кормового бентоса в озерах Нарочь, Мясстро и Баторин.— В кн.: Биопродуктивность озер Белоруссии. Минск: Изд-во БГУ, с. 134—141.

Н. Ю. СОКОЛОВА

**МЕТОДЫ РАСЧЕТА ПРОДУКЦИИ ХИРОНОМИД**

Хирономиды (сем. *Chironomidae*, отр. *Diptera*) большую часть жизненного цикла проводят в водной среде. Крылатая стадия, как и весь период размножения, очень коротка. Самки откладывают слизистые яйцекладки, имеющие характерную для вида форму, или у немногих видов разбрасывают одиночные яйца. Систематика хирономид трудна. Большинство видов не могут быть точно идентифицированы по личиночной стадии. Достоверный видовой диагноз возможен только при исследовании вида на всех стадиях метаморфоза.

Хирономиды, как и другие семейства подотряда длинноусых, на стадии личинки проходят четыре возраста. Личинки первого возраста многих видов ведут планктонный образ жизни, что способствует расселению популяции по водоему. Наиболее продолжителен у большинства крупных видов четвертый возраст: например, у мотылей *p. Chironomus* его продолжительность составляет около половины срока жизненного цикла. Отдельные фазы развития личинок мотылей в это время различают по строению имагинальных дисков [35, 11, 7, 8, 9]. Надежным критерием для определения возраста служит диаметр головной капсулы, который при линьке скачкообразно увеличивается в 1,6—2,0 раза. У личинок разных поколений одного вида размеры тела, как и размеры головной капсулы, у летних поколений меньше, чем у перезимовавших. Меньше они и у личинок одного и того же вида в южных водоемах, по сравнению с личинками северных. Личинки перед окукливанием имеют вздутые грудные сегменты, не питаются, и носят название предкулолок.

Для определения общей продукции всех хирономид в данном водоеме достаточно рассчитать продукцию доминирующих видов. Необходимо сочетать наблюдения в природе с экспериментальными исследованиями.

## 1. Экспериментальные исследования

### 1.1. Выведение имагинальных особей для диагностирования вида

С целью выведения имагинальных особей предкуколок отсаживают по одиночке в чашки Петри или небольшие прозрачные сосуды с тонким слоем профильтрованной воды из водоема, накрытые колпачком из мельничного газа или накрахмаленной марли. Вылетевшего комара через несколько часов после вылета, когда он приобретает естественную окраску, умерщвляют хлороформом или эфиром и вместе с экзвием личинки и куколки помещают в фиксатор, в качестве которого рекомендуется жидкость Удеманса (680 см<sup>3</sup> ледяной уксусной кислоты, 640 см<sup>3</sup> спирта 96°, 50 см<sup>3</sup> глицерина, 280 см<sup>3</sup> дистиллированной воды) [28, 29, 30]. При отсутствии фиксатора можно использовать 70-градусный спирт.

### 1.2. Определение сырого (формалинового) веса личинок

Взвешивание личинок следует производить по установлению постоянного веса фиксированного материала, что, по данным Боруцкого [2], достигается за 3 мес. хранения в фиксаторе. Соотношение формалинового и живого весов может различаться у разных видов. Например, у личинок рода *Chironomus* при длительном хранении в 4—10 % растворе формалина наблюдается увеличение веса на 10,5 %. У личинок *Tanitarsini*, наоборот, происходит уменьшение фиксированного веса в сравнении с живым. Взвешивание мелких личинок рекомендуется проводить по методу Уломского [27]. Группу одноразмерных личинок переносят на вырезанный из мельничного газа квадратик, положенный на колечко, лежащее на фильтровальной бумаге. После просачивания воды через газ на фильтровальную бумагу, квадратик газа с личинками снимают пинцетом и кладут для обсушивания на фильтр, пока на нем не перестанет появляться влажный след. Затем газ с личинками помещают в предварительно тарированный бюкс, закрывают крышкой и два раза взвешивают. После чего газ споласкивают в часовом стекле и просушивают до постоянного веса, а личинок переносят на сухой кусочек газа. Берется среднее из двух взвешиваний. Крупных личинок после минутного обсушивания на фильтровальной бумаге взвешивают на аналитических весах с точностью до 0,1 мг. Поскольку индивидуальные веса личинок из разных водоемов и разных поколений неодинаковы, следует на статистически достоверном материале (не менее 50—100 экземпляров каждого возраста), взятом непосредственно из водоема, определять средний вес и линейный размер личинки

каждого возраста, отметив пределы колебаний. Вес предкуколки-самки больше веса предкуколки-самца.

### 1.3. Определение сухого веса и калорийности

По мере роста личинок содержание влаги в их теле уменьшается и достигает минимума у предкуколочек, соответственно изменяется и калорийность. У личинок *Chironomus plumosus* старшего возраста сухой вес меньше сырого, примерно в 7 раз. Соотношение сухого и сырого весов у личинок этого вида может быть передано уравнением

$$V = (0,084 \pm 0,020) W^{0,104},$$

где  $V$  — относительное содержание сухого вещества ( $V = \text{сух. в.}/\text{сыр. в.}$ ),  $W$  — сырой вес личинки [10].

Согласно Тодерашу [26], зависимость калорийности от массы тела у растущих личинок хирономид можно описать степенной функцией ( $P=0,99$ ):

$$\lg C = (-0,193 \pm 0,057) + (0,106 \pm 0,070) \lg W \quad \text{или} \quad c = 0,641 W^{0,106}.$$

Определение сухого веса производят высушиванием личинок в бюксе, предварительно тарированном на аналитических весах (тремякратное взвешивание). Личинок выдерживают в сушильном шкафу при температуре  $+105^\circ\text{C}$  три часа или сутки при температуре  $60^\circ\text{C}$ . Постоянный вес определяют повторным взвешиванием с точностью не менее 0,1 мг. Если нельзя взвесить немедленно, бюкс с личинками помещают в эксикатор с хлористым кальцием. По данным Бородич и Пастуховой, сухой вес фиксированных формалином личинок мотыля близок к сухому весу нефиксированных личинок [25].

### 1.4. Определение зависимости между линейными и весовыми размерами

Длина личинок хирономид и их вес могут быть связаны степенной зависимостью  $\bar{W} = al_k$ , где  $\bar{W}$  — вес, мг;  $l$  — длина, мм;  $a$  и  $k$  — константы. На двойном логарифмическом графике эмпирические точки располагаются вдоль прямых с незначительным рассеянием. Считают, что у личинок *Chironomus* величина константы  $k$  достоверно не отличается от 3-х [12, 1, 16, 26].

Зависимость между линейными и весовыми размерами рассчитана способом наименьших квадратов и для этого вида может быть выражена уравнением [25].

$$\lg \bar{W} = (-2,425 \pm 0,596) + (3,010 \pm 0,587) \lg l \quad \text{или} \quad \bar{W} = 0,00376 l^{3,01}.$$

### 1.5. Определение условного нижнего термического порога развития («биологического нуля») и суммы эффективных температур

Как известно, для насекомых сумма эффективных температур для развития одного поколения при близких к оптимальным условиям есть величина постоянная и видоспецифичная, т. е.  $S = D(t - t_0) = \text{const}$ , где  $S$  — сумма эффективных температур;  $D$  — длительность развития, сут.;  $t$  — средняя температура за период развития;  $t_0$  — условный нижний термический порог развития;  $(t - t_0)$  — эффективная температура.

Если  $t_0$  неизвестен, то его находят, выращивая личинок в лаборатории от яйца до имаго по меньшей мере при двух разных постоянных температурах. Зная  $D_1$  и  $D_2$  по равенству  $D_1(t_1 - t_0) = D_2(t_2 - t_0)$  легко рассчитать  $t_0 = (D_1 t_1 - D_2 t_2) / (D_2 - D_1)$ .

Для установления продолжительности развития личинок отлавливают самок у берега водоема, что лучше делать в предзакатные часы. Самок со вздутыми брюшками<sup>1</sup> из сачка осторожно переносят поодиночке в пробирки, которые затыкают ватными тампонами. В пробирки помещают травинки и наливают на дно профильтрованную воду из водоема. Как правило, уже к следующему дню самка дает яйцекладку, которую следует переложить в предварительно продизенфицированную спиртом чашку Петри. Когда выведутся личинки, небольшую их часть следует отсадить с помощью пипетки в другую чашку Петри. Кормить личинок надо ежедневно небольшими порциями сухих хлебных дрожжей (3—4 крупинки в 2—3 дня), сухой тертой элодеи (1—2 щепотки) или сухой тертой крапивой, а хищных личинок на первых порах — инфузориями, а со второго возраста небольшими порциями тубифицид или мелкими личинками хирономид [28, 30]. Для реофильных видов следует создать условия проточности. Границами длительности каждого возраста служат моменты времени, к которым 50 % от общего числа воспитываемых личинок переходит в следующий возраст. Соотношение длительности возрастов и стадий при воспитании личинок в условиях постоянной температуры, выраженное в процентах, соответствует соотношению эффективных градусо-дней, приходящихся на каждый возраст и стадию.

## 2. Наблюдения в природе

Расчеты продукции опираются на знание жизненного цикла, сроков вылета и размножения вида и на достаточно точный количественный учет численности, биомассы и возрастной структуры популяций личинок и их сезонной динамики. Поэтому до начала продукционных исследований нужно провести

<sup>1</sup> Иногда вздутие брюшка связано с наличием паразитической нематоды — мермитиды.

детальную дночерпательную съемку водоема по более или менее равномерной сетке станций, или методом выбора квадрата по таблице случайных чисел [24] и очертить границы распространения в водоеме исследуемых видов. Первую съемку желательно провести весной до начала вылета хирономид. Область распространения вида следует оконтурить на карте водоема и определить ее площадь и площади между изобатами.

Стационарные станции располагают на разных глубинах и грунтах по разрезу или полуразрезу, секущему область распространения вида. Местоположение станций фиксируют буйками или ориентируют по известным для каждой из них створам. Полезно выяснить репрезентативность проб, отобранных на стационарных станциях по отношению к результатам дночерпательной съемки в области распространения вида, применив формулу

$$\bar{B} = (B_1 + B_2 + \dots + B_n) / (S_1 + S_2 + \dots + S_n),$$

где  $B_1, B_2, B_3, \dots$  — средние биомассы на разных глубинах;  $S_1, S_2, S_3, \dots$  — площади между изобатами.

Количество проб для получения данных с избранной точностью находят по формуле

$$n = t^2 \sigma^2 / \Delta^2 \text{ или } n = \sigma^2 / S_x^2,$$

где  $t$  — критерий Стьюдента,  $\sigma$  — стандартная ошибка средней,  $\Delta$  — доверительный интервал.

При обычно принятой в гидробиологии достоверности величина Стьюдента  $t \approx 2$ . Более подробно о горизонтальном распределении бентоса см. в работе Н. Ю. Соколовой и А. И. Баканова [24].

Дночерпальные пробы на стационарных станциях в средних областях СССР следует отбирать не реже одного раза в неделю летом, 2 раза в месяц весной и осенью, 2—3 раза зимой. Частота отбора проб зависит от скорости развития личинок при данных условиях. На каждой станции следует брать не меньше 3—4 проб, т. к. личинки, как правило, распределены агрегированно.

На мягких грунтах предпочтительнее использовать дночерпатель Экмана-Берджи. Рекомендуется увеличить высоту коробки до 25 см, и добавить дополнительные грузы, доведя вес прибора до 8—10 кг [24]. На плотных грунтах следует брать пробы штанговыми дночерпателями. Промывать грунт надо через сито или сетку из мельничного газа № 20—23. Песчаный или каменистый грунт лучше отмучивать в тазу, смывая всплывших личинок в сетку. Разборку проб следует производить „*in vivo*“ в белых кюветах или других белых сосудах с плоским дном, беря грунт маленькими порциями и заливая его водой — личинки обнаруживаются по движению. Если в день взятия

проб их не удается разобрать, то хорошо промытые пробы в полиэтиленовых мешочках (грунт должен быть мокрым, но без слоя воды) помещают в холодильник, где личинки остаются живыми в течение 2—3-х дней.

Если личинки старшего возраста совершают горизонтальные миграции, то среднюю биомассу и продукцию следует рассчитывать не по отдельным станциям, а по всей области распространения воды, беря средневзвешенные значения по площадям разноглубинных зон.

На продолжительность развития и роста личинок решающее влияние оказывает температура. Число поколений зависит, в первую очередь, от накопления в водоеме (или глубинной зоне) эффективных температур. Сумма эффективных температур грунтов за год  $C$ , деленная на сумму эффективных температур, необходимую для развития одного поколения  $S$ , показывает, сколько поколений может быть у данного вида в течение года  $g$ . Заметим, что сумма эффективных температур за год равна сумме среднесуточных эффективных температур в период между датами прохождения температуры через нижний термических порог  $g=S/C$ .

### 3. Методы расчета продукции

#### 3.1. Метод Бойсен-Йенсена [32]

По этому методу продукция за год или за период наблюдений определяется по сумме элиминированной  $B_e$  и конечной биомассы  $B_2$  за вычетом начальной биомассы  $B_1$ :

$$P = B_e + B_2 - B_1; \quad B_e = (N_1 - N_2) 0,5 (\bar{W}_2 + \bar{W}_1); \\ B_2 - B_1 = N_2 \bar{W}_2 - N_1 \bar{W}_1.$$

Отсюда  $P = (N_1 - N_2) 0,5 (\bar{W}_2 + \bar{W}_1) + N_2 \bar{W}_2 - N_1 \bar{W}_1 = (\bar{W}_2 - \bar{W}_1) 0,5 (N_1 + N_2) = \Delta W \bar{N}$ . Здесь  $N_1 W_1$  и  $N_2 W_2$  — численность и средний индивидуальный вес личинок соответственно в начале и в конце года или периода наблюдений.

По отношению к хиროномидам метод Бойсен-Йенсена был впервые применен Лундбеком [33], а в СССР — Е. В. Боруцким [3]. Более точные данные были получены вторым автором. У Лундбека величина продукции за год занижена вследствие редкого взятия проб, а также из-за промывки проб через мельничный газ с крупной ячеей. Е. В. Боруцкий существенно детализировал и развил метод определения продукции. Он вел раздельный количественный учет всех стадий метаморфоза. По его методике дночерпательные пробы берут регулярно один раз в 7—10 дней на постоянных станциях, отмеченных буйками в разных глубинных зонах. В пробах просчитывают личинок, куколок и мертвых особей. Имаго и яйцекладки учитывают с

помощью ловушек [4]. Содержимое кишечников рыб позволяет судить об относительном количестве съеденных рыбой личинок и куколок.

Отправной точкой расчетов является максимальная численность личинок популяции вида каждого поколения. Если вид в течение года имеет несколько генераций, то различают периоды: от весеннего состояния популяции перед первым вылетом до массового появления молодых личинок нового поколения, от этого времени до начала следующего вылета и, наконец, от осени до весны следующего года.

Для каждого периода рассчитывают общее количество мертвых личинок и куколок, которых можно различать по зеленоватому цвету и мягким покровам. Количество умерших за период рассчитывают по процентному отношению мертвых личинок к общему количеству элиминированных личинок за срок между пробами. Например, если в предыдущей пробе было 300 личинок, а в последующей — 100, и 10 из них были мертвыми, то процент мертвых составит  $10 \cdot 100 : 200 = 5\%$ . При этом необходимо выяснить скорость разложения мертвых личинок за период между взятием проб. Это можно сделать, поместив на нужную глубину на период между взятием проб мешочек из газа с личинками, убитыми в кипяченой воде без повреждения покровов. Элиминацию за счет выедания рыбой и хищными беспозвоночными определяют как разность между численностью личинок и куколок в начале и в конце периода за вычетом убыли от других причин и вылета имаго:

$$N_{\max} - N_2 = N_m + N_i + N_f,$$

где  $N_2$  — число личинок, оставшихся к концу периода;  $N_i$  — число вылетевших особей;  $N_f$  — съеденных хищными беспозвоночными и рыбой;  $N_m$  — погибших от других причин. Продукция включает биомассу вылетевших имаго  $B_i$ , биомассу личинок и куколок, съеденных хищниками  $B_f$ , биомассу личинок и куколок, погибших от других причин  $B_m$ , потерю вещества при метаморфозе  $B_d$  и приращение (или убыль) биомассы  $B_2 - B_1$ . Когда умножают количество вылетевших имаго на вес предкуколки, то  $B_d$  входит в суммарный вес предкуколок. При окукливании личинок и превращении в имаго теряется примерно 35—45% сухого веса предкуколки [31]. Если не дифференцировать причины элиминации биомассы, то общую элиминацию можно найти по приведенному выше уравнению, зная  $N_1$ ,  $N_2$ ,  $\bar{W}_1$ ,  $\bar{W}_2$ , соответственно  $B_2 = N_2 \bar{W}_2$  и  $B_1 = N_1 \bar{W}_1$ .

Способ определения продукции по Боруцкому может быть применен при хорошо различающихся генерациях и при сравнительно коротких периодах вылета и отрождения молоди. Одним из вариантов расчета по методике Боруцкого может быть следующий [18]. За начальную численность берут число отложенных яиц, которое приравнивает к количеству личинок первого

возраста с учетом среднего процента выклева из яиц. Учет численности личинок второго и раннего третьего возрастов производят из проб мейобентоса, взятых согласно методике его количественного учета — с применением микробентометра [17]. Жизненный цикл делят на периоды, которые берут меньшими во время отрождения молоди и во время интенсивного роста личинок. В случае смешанных генераций расчет продукции каждого поколения производят раздельно и суммируют. По этому методу продукция равна элиминированной биомассе. Он может быть применен, когда начальная и конечная биомассы по своей величине очень близки.

### 3.2. Определение продукции по скорости весового роста и средней численности размерно-возрастных групп личинок хирономид

Метод предложен А. С. Константиновым [13, 14, 15]. Он основан на суммировании абсолютных суточных приростов за период, определяемых по уравнениям параболического роста. Определение приростов требует знания динамики численности, биомассы, продолжительности роста личинок и веса предкуколки  $W$ .

Личинки хирономид обладают параболическим типом роста, который может быть выражен уравнением [12, 13]

$$\bar{W} = at^k,$$

где  $\bar{W}$  — средний вес личинки, достигнутый за время  $t$ ;  $a$  и  $k$  — константы. Продукцию рассчитывают перемножением относительного прироста всех особей на среднюю биомассу и продолжительность рассматриваемого периода в сутках:

$$P = C_w \bar{W} \cdot \bar{N} \cdot t = (dW/dt) \cdot \bar{N} \cdot t,$$

где  $C_w$  — относительный суточный прирост,  $\bar{N}$  — средняя численность,  $\bar{W}$  — средний индивидуальный вес. Абсолютный суточный прирост  $P_1$  рассматривают как производную функции веса от возраста  $P_1 = (dW/dt) = kat^{k-1}$ . При этом относительный суточный прирост  $P_2 = C_w = W^{-1} (dW/dt) = kat^{k-1}/at^k = k/t$ . Из приведенного выше уравнения следует:  $t^k = W/a$  и  $t = (W/a)^{1/k}$ . Отсюда  $C_w = k/(W/a)^{1/k}$ .

Как считает А. С. Константинов, константа  $k$  у хирономид близка к трем. В большинстве случаев при определении продукции хирономид используют эту цифру. Однако по данным Тодераша [26], обобщившего собственные и литературные данные по весовому росту у 21 вида хирономид, в среднем коэффициент  $k$  равен 2,523. Константа  $a$  у разных видов хирономид находится в пределах от 0,00018 до 0,0031. Ее вычисляют как  $a = W/t^k$ , где  $W$  — вес предкуколки,  $t$  — длительность развития.

В среднем для всех видов хирономид Тодерашем выведено следующее уравнение весового роста:

$$\lg W = (-2,7573 \pm 0,3350) + (2,528 \pm 0,302) \lg t$$

$$\text{или } W = 0,00175 t^{2,523}.$$

По данным Мэкки [34], коэффициент  $k$  зависит от размеров личинок, он близок к трем у крупных личинок и меньше у мелких.

Приведем пример расчета продукции по методу А. С. Константинова. Исходные данные: продолжительность роста ( $t$ ) личинок  $i$ -го вида — 30 суток; вес предкуколки ( $W$ ) — 3 мг; средняя численность личинок за неделю  $\bar{N} = (N_1 + N_2) / 2 = 1500$  экз/м<sup>2</sup>; средняя биомасса  $\bar{B} = (B_1 + B_2) / 2 = 2000$  мг/м<sup>2</sup>; средний индивидуальный вес личинки  $\bar{W} = 1,33$  мг. Тогда:  $a = \bar{W} / t^k = 3 / 30^3 = 0,00011$  мг и  $C_w = k / (\bar{W} / a)^{1/k} = 3 / (1,33 / 0,00011)^{1/3} = 0,13$  (13 %). Следовательно, прирост веса одной личинки за сутки равен  $1,33 \cdot 0,13 = 0,17$  мг и за неделю  $0,17 \cdot 7 = 1,19$  мг. Продукция за неделю  $P = C_w \cdot \bar{W} \cdot \bar{N} \cdot t = (dW/dt) \cdot N \cdot t = 0,13 \cdot 1,33 \cdot 1500 \cdot 7 = 1815$  мг/м<sup>2</sup> = 1,815 г/м<sup>2</sup>.

Можно показать, что изложенный метод имеет ту же основу, что и метод Бойсен-Йенсена [26]. Весовой прирост за малый отрезок времени  $t = t_2 - t_1$  равен произведению удельной скорости роста на средний вес особи и время<sup>2</sup>.

<sup>2</sup> Нельзя признать вполне корректными расчеты по уравнению параболического роста  $W = at^k$ , когда  $t$  понимается как возраст, т. е. время роста от начальной массы тела  $W_0$ . По смыслу формулы, время должно отсчитываться от начала роста, от  $W = 0$ . Полагают, что, когда  $W_0$  мало относительно  $W$ , этой малой величиной можно пренебречь. В действительности, даже если  $W_0 = 0,001W$ , приравнивание  $W_0$  к нулю ведет к заметным неточностям. Проследим это, воспользовавшись исходными данными приведенного примера. Если  $t$  это возраст, то  $t = (\tau - t_0)$ , где  $t_0$  — время роста от  $W = 0$  до  $W = W_0$  и  $\tau$  время роста от  $W = 0$  до  $W_0$ . Тогда правильно понимаемое уравнение параболического роста запишется как  $W = a\tau^k$  или  $W = a(t + t_0)^k$ .

В примере  $k = 3$ ,  $W = 3$  мг,  $t_w = (\tau - t_0) = 30$  суткам. Допустим, что  $W = 0,001$  мг. Известно, что  $W = [\alpha^{1/k} (\tau_w - t_0) + W_0^{1/k}]^k$  и  $\alpha = (W^{1/k} - W_0^{1/k})^k / (\tau - t_0)^k$ . В нашем примере  $\alpha = (3^{1/3} - 0,003^{1/3})^3 / 30^3 = 8,1 \cdot 10^{-5}$ . Тогда  $W = 8,1 \cdot 10^{-5} \tau^k = 8,1 \cdot 10^{-5} (t - t_0)^k$ . Находим

$$t_0 = W^{1/k} / \alpha^{1/k} = 0,003^{1/3} / (8,1 \cdot 10^{-5})^{1/3} = 3,333 \text{ суток.}$$

Теперь, зная возраст  $t$  и  $t_0$ , имеем возможность найти время роста от  $W = 0$  до  $W\tau = (t + t_0) = (t + 3,333)$ , которое и должно входить в уравнение параболического роста  $W = a\tau^k = a(t + t_0)^k = 8,1 \cdot 10^{-5} (t + 3,333)^3$ .

Пользуясь этим уравнением, находим  $C_w$  для приведенного в примере значения  $\bar{W} = 1,33$  мг. Получаем  $C_w = 3 / (1,33 / 8,1 \cdot 10^{-5}) = k / (W/a)^{1/3} = 0,118$ . Правильно рассчитанная величина  $C_w$  в данном случае на 10 % меньше приведенной в примере, где  $C_w = 0,131$ . В других случаях, например, когда  $W_0 > 0,001 W$ , различие было бы больше.

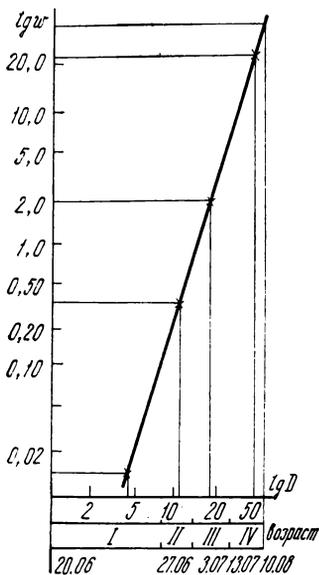


График весового роста личинок *Chironomus plumosus*.

Объяснение в тексте.

### 3.3. Расчет продукции хиროномид по известной зависимости продолжительности развития от температуры [19, 22, 23]

Для применения метода надо знать сумму эффективных температур, которая приходится на развитие одной генерации. Ее определяют путем регулярного измерения температуры у дна в водоеме за промежуток времени между пиками вылетов (соответствующих «провалам» биомассы) или между пиками численности одновозрастных личинок. Получение нужных данных требует достаточно частого взятия проб. На двойном логарифмическом графике (см. рисунок) последовательно откладывают на оси ординат средние и крайние веса личинок первого, второго, третьего и четвертого возрастов и вес предкуколок на оси абсцисс — время прохождения каждого возраста в водоеме, приняв за начало роста дату массового выклева личинок из яиц. Время прохождения возраста получают зная количество градусо-дней, эффективной температуры, при-

Когда рост личинок хиროномид или другого объекта хорошо следует параболической зависимости от времени роста ( $W = \alpha t^k$ ), то в линейной зависимости находятся  $\lg W$  и  $\lg t$ , но не  $\lg W$  и  $\lg \tau$ . Если на оси ординат  $\lg W$ , а на оси абсцисс  $\lg t$  (логарифм возраста), то эмпирически определенные значения  $\lg W$ , когда  $t_0 > 0$ , расположатся по восходящей вогнутой кривой, а не прямой. Однако эта кривая в ее правой части при больших значениях  $W$  близка к прямой, что и вводит в заблуждение исследователей, обычно полагающих эмпирическими данными только по старшим возрастам и поэтому не замечающих, что  $\lg W = f(\lg t)$  на графике представлена вогнутой, а не прямой линией, как в случае  $\lg W = f(\lg \tau)$ . Такое, строго говоря, ошибочное допущение было сделано и при приведенном в тексте расчете величины  $\alpha$ , которой соответствует уравнение  $W = 1,111 \cdot 10^{-4} t^3$ . По этому уравнению при  $t = 10$  сут  $W = 0,111$  мг. В действительности  $W$  личинки этого возраста ( $t = 10$ ,  $\tau = 13,33$  сут) равен  $8,1 \cdot 10^{-5} \cdot 13,33^3 = 0,081$  мг, т. е. на 27 % меньше. Легко убедиться, что при  $t < 10$  различие будет больше.

Могут быть случаи, когда эмпирические величины  $W$  соответствуют уравнению параболы с данными значениями параметров только начиная с некоторой величины  $W \geq W_0$ . Тогда  $t_0 < 0$  и на графике  $\lg W = f(\lg t)$  эмпирические точки расположатся по восходящей выпуклой кривой.

Заметим, что при заданном значении  $k$

$$t_0 = t / [(W_t / W_0)^{1/k} - 1],$$

где  $t = \tau - t_0$ , время роста от  $W_0$  до  $W$ , когда  $W_0$  — масса (вес) тела при рождении,  $t$  — возраст. (Примечание отв. редактора Г. Г. Винберга).

ходящихся на развитие каждого возраста при воспитании в лаборатории, и абсолютную величину суммы эффективных температур воды в водоеме, накопленную от даты, принятой за начало роста. Отложив средние веса личинок последовательных возрастов против середины времени развития данного возраста в водоеме, получим точки, располагающиеся по восходящей прямой, т. к.  $\lg W = \lg a + k \lg t$ . С прямой графика можно снимать приросты за некоторый отрезок времени. Перемножив прирост на среднюю численность возраста, получим его продукцию за это же время  $P = \Delta W \bar{N}$ .

Параметры уравнения прямой ( $\lg a$  и  $k$ ) могут быть рассчитаны способом наименьших квадратов [19].

Такой способ определения продукции удобен в случае смешанных генераций. В каждом случае учитывается численность только того возраста, который может быть в водоеме согласно срокам накопления соответствующих сумм градусо-дней, определяемым по оси абсцисс графика.

Как уже отмечалось, средние веса личинок отдельных возрастов в разных водоемах и у разных поколений неодинаковы, поэтому их необходимо определять непосредственно по материалам из данного водоема.

Если вид полицикличен, то на оси абсцисс, помимо эффективных градусо-дней, требуемых для развития и роста личинок, т. е. растущей части популяции, наносят длительности и других стадий — эмбрионального развития, куколки, имаго (по отношению сумм градусо-дней, полученному в лаборатории при выращивании от яйца до имаго).

Пример расчета. Предположим, что общая длительность развития летнего поколения вида *Chironomus plumosus* от массовой откладки яиц до вылета имаго, по наблюдениям в естественных условиях, равнялась 60 сут. За это время сумма температур придонной воды составила 1140 градусо-дней, а сумма эффективных температур при  $t^{\circ} = 5^{\circ}$  — 840 градусо-дней. Согласно таблице, на эмбриональное развитие, по наблюдениям в лаборатории, приходится 6,3 % от общей суммы градусо-дней, т. е. 53 градусо-дня эффективной температуры. Такая сумма накопилась в водоеме с даты появления массового количества яйцекладок (14.06) — за 6 дней. Таким образом, датой массового выклева личинок и отправной точкой расчетов можно считать 20.06. Длительность первого возраста составляет 8,5 % от суммы эффективных температур, требуемой для развития одного поколения, т. е. 71 градусо-дней, которые накопились в водоеме за последующие 7 суток. Следовательно, за начало роста личинок второго возраста следует принять 27.06. Аналогичные расчеты делают для последующих возрастов личинок данного поколения.

Как уже говорилось, количественный учет личинок младшего возраста требует особой методики. Для учета личинок пер-

**Пример величин, характеризующих развитие возрастов и стадий хирономид**

Возраст (стадия)	А*	Б	В	Г	Д
Яйцо . . . . .	6,3	53	6	—	14.06
Первый возраст . . . . .	8,5	71	7	0,015	20.06
Второй возраст . . . . .	11,1	93	6	0,39	27.06
Третий возраст . . . . .	16,4	138	10	2,00	03.07
Четвертый возраст . . . . .	52,5	441	28	24,00	13.07
Куколка . . . . .	5,2	44	—	—	10.08
Всего . . . . .	100,0	840	60	—	—

\* А — процентное соотношение числа эффективных градусо-дней, приходящихся на возраст (стадию) при воспитании личинок от яйца до имаго в лаборатории при постоянной температуре; Б — абсолютное число эффективных градусо-дней, приходящееся на возраст (стадию) в водоеме; В — длительность развития возраста (стадии) в водоеме; Г — средний вес личинки данного возраста (стадии) по материалам из водоема; Д — даты начала отсчета длительности развития возраста (стадии).

вого возраста необходимо проводить количественные сборы яйцеклеток, приравнивая начальную численность личинок первого возраста к численности яиц (с учетом процента гибели личинок при вылуплении из яиц). Личинок второго возраста и раннего третьего учитывают в пробах мейобентоса, взятых микробентометром при промывании проб через мелкоячеистый газ (№ 43).

Элиминация особенно велика на младших возрастах. Как показали наблюдения, в Учинском водохранилище средняя численность личинок второго возраста составляла примерно 50 % от числа отложенных яиц, а максимальная численность личинок четвертого возраста — не более 4—10 % [22].

Кривую снижения численности личинок одного поколения удобно строить на полулогарифмическом графике. Перемножением приростов на среднюю численность за каждый период и суммированием произведений получают продукцию за поколение.

**3.4. «Физиологический метод» определения продукции**

В основу метода положены результаты количественных исследований зависимости скорости весового роста и энергетического обмена у водных беспозвоночных [6, 5]. Этот метод может быть применен и для приближенной оценки продукции хирономид:

$$P = \sum_i^n K_2 / (1 - K_2) R_i (1/q_i) \cdot \bar{N}_i \cdot t,$$

где  $R_i$  — траты на обмен в долях от веса тела личинок в сутки при температуре 20 °С;  $\bar{N}_i$  — численность личинок  $i$ -й весовой группы;  $K_2$  — коэффициент использования усвоенной пищи на

рост;  $q_i$  — температурная поправка;  $t$  — количество сут. Для расчетов необходимо знать величины трат на обмен  $R_j$ , эффективности роста  $K_2$  и калорийности. Согласно И. К. Тодерашу [26] степенной коэффициент в уравнении зависимости скорости роста от массы тела имеет то же численное значение, что и в уравнении энергетического обмена. Подробный пример расчета по «физиологическому методу» изложен в статье Н. Ю. Соколовой [19]. Рассчитанные величины  $K_2$  при данной скорости энергетического обмена зависят от принятой калорийности прироста, которая, как говорилось выше, изменяется с возрастом.

### 3.5. Определение продукции личинок хирономид по числу генераций

Для получения надежных величин продукции следует использовать хотя бы два разных метода расчета и сопоставить их результаты с уже известными закономерностями. Однако совершенно недопустимо определять продукцию по биомассе и по механически заимствованным у других авторов  $P/V$ -коэффициентам.

Как было показано на примере *Chironomus plumosus* [25], годовые  $P/V$  и  $P/V$ -коэффициенты за вегетационный сезон даже у одного и того же вида чрезвычайно переменны и зависят в основном от продолжительности вегетационного сезона, а, следовательно, от накопления эффективных температур и от трофических условий. Тем более это относится к величинам продукции хирономид в водоеме за год или сезон, которые варьируют в зависимости от многих условий и, в частности, от инфекционных заболеваний личинок, на что редко обращают внимание при исследованиях.

Суммарная биомасса и продукция всех обитающих в водоеме хирономид зависит от соотношения их видов, имеющих различные экологические особенности. Виды полицикличные, вылетающие в конце лета, представлены в холодный период года личинками младших возрастов с малым индивидуальным весом: популяции этих видов имеют низкую среднегодовую биомассу и высокие годовые  $P/V$ -коэффициенты. Для моноциклических видов, вылетающих весной, характерно противоположное соотношение этих величин. От сочетания видов с разными экологическими особенностями зависит и суммарный  $P/V$ -коэффициент [20, 22], величина которого определяется числом поколений.

Можно считать установленным, что отношение продукции за поколение к максимальной биомассе, найденной за период развития данного поколения, наблюдаемой обычно перед массовым вылетом генерации, равно в среднем трем [20, 22, 25].

Таким образом, определив ожидаемое число поколений массового вида по уравнению  $g = C/S$  (см. § 2) и биомассу перед

его вылетом, когда в пробах имеется большое количество предкулолок данного вида, можно оценить продукцию как сумму утренних величин максимальных биомасс всех поколений за год. Если популяции какого-то вида имеют два поколения в год, то  $P=3(B_{\max 1}+B_{\max 2})$ , если — три поколения, то  $P=3(B_{\max 1}+B_{\max 2}+B_{\max 3})$ .

Эти наблюдения открывают широкие возможности для приближенного расчета продукции хирономид. Для этого необходимо хотя бы в течение одного вегетационного сезона регулярно брать дночерпательные пробы и измерять придонную температуру воды. Зная нижний температурный порог развития вида, можно определить сумму эффективных температур, характеризующую местообитание личинок по срокам прохождения в водоеме придонной температуры через этот порог, и рассчитать возможное число генераций. Массовое появление в пробах предкулолок означает наступление периода с максимальной биомассой данного поколения.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Алексеевнина М. С. Рост и продукция массовых видов хирономид авандельты Волги.— Зоол. ж., 1974, т. 58, № 5, с. 720—727.
2. Боруцкий Е. В. К вопросу о технике количественного учета донной фауны. К методике обработки озерного бентоса. Сравнение живого и формалинового веса.— Труды лимнологической станции в Косине, 1934, т. 18, с. 109—132.
3. Боруцкий Е. В. Динамика биомассы *Chironomus plumosus* в профундали Белого озера.— Там же, 1939, т. 22, с. 156—196.
4. Боруцкий Е. В. Новая ловушка количественного учета вылетов хирономид.— Труды ВГБО, 1955, т. 6, с. 223—226.
5. Винберг Г. Г. Энергетический принцип изучения трофических связей и продуктивность экологических систем.— Зоол. ж., 1962, т. 41, № 11, с. 1618—1630.
6. Винберг Г. Г. Общие закономерности роста животных.— В кн.: Методы определения продукции водных животных. Минск: Вышэйшая школа, 1968, с. 45—59.
7. Ильинская Н. В. Методика определения внутривозрастных стадий развития и пола у личинок хирономид.— В кн.: Методическое пособие по изучению хирономид. Душанбе, 1981, с. 30—44.
8. Ильинская Н. В., Иордан М. С. Методика определения стадии физиологической зрелости личинок хирономид IV возраста по структуре и величине зародышевых дисков.— В кн.: Вид и его продуктивность в ареале. Вильнюс, 1975, с. 17—22.
9. Ильинская Н. В., Иордан М. С. Развитие грудных зародышевых дисков у личинок IV возраста *Chironomus plumosus* L.— Информ. бюл. Ин-та биол. внутр. вод, 1977, № 63, с. 27—31.
10. Каширская Е. В., Панкратова В. Я., Тодераш И. К. и др. Биохимия и физиология.— В кн.: Мотыль, *Chironomus plumosus* L. (Diptera, Chironomidae). М.: Наука, 1983, с. 127—147.
11. Кикнадзе И. И., Колесников И. Н., Лопатин О. Е. Хирономус *Chironomus thummi*.— В кн.: Объекты биологии развития. М.: Наука, 1975, с. 95—128.
12. Константинов А. С. Биология хирономид и их разведение.— Труды Саратов. отд. ГосНИОРХ, 1958, т. 5, с. 362.
13. Константинов А. С. К методике определения продукции кормовых для рыб животных.— Докл. высш. школы. Биол. науки, 1960, т. 4.

14. Константинов А. С. Суммирование относительных приростов как метод определения продукции популяций водных беспозвоночных.— Докл. высш. школы. Биол. науки, 1967, № 9, с. 136—141.
15. Константинов А. С., Нечваленко С. П. О точности определения продукции методом суммирования суточных приростов.— Гидробиол. ж., 1968, т. 4, № 6, с. 77—82.
16. Пастухова Е. В. Методика определения веса у личинок *Chironomus plumosus*.— В кн.: Вид и его продуктивность в ареале. Вильнюс, 1976, с. 16—21.
17. Сахарова М. И. Некоторые результаты исследования микробентоса Учинского водохранилища.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1965, т. 70, вып. 5.
18. Соколова Н. Ю. Продукция хирономид Учинского водохранилища.— В кн.: Методы определения продукции водных животных. Минск: Высшая школа, 1968, с. 226—239.
19. Соколова Н. Ю. Сравнительная оценка способов определения продукции хирономид.— Зоол. ж., 1971, т. 30, вып. 3, с. 422—433.
20. Соколова Н. Ю. Экология донных беспозвоночных подмосковных водохранилищ. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: Изд-во МГУ, 1973.
21. Соколова Н. Ю. О применении коэффициентов П/Б при расчетах продукции водных беспозвоночных.— В кн.: III съезд Всесоюз. гидробиол. общ-ва (тез. докл.). Рига, 1976, т. 8, с. 317—318.
22. Соколова Н. Ю. Продукция донных беспозвоночных и использование ее рыбой.— В кн.: Бентос Учинского водохранилища. М.: Наука, 1980, с. 132—161.
23. Соколова Н. Ю. Определение продукции хирономид.— В кн.: Методическое пособие по изучению хирономид. Душанбе, 1982, с. 34—60.
24. Соколова Н. Ю., Баканов А. И. Методика количественного учета и выявления пространственного распределения бентоса хирономид.— В кн.: Методическое пособие по изучению хирономид. Душанбе, 1982, с. 3—20.
25. Соколова Н. Ю., Тодераш И. К. Весовой рост и продукция.— В кн.: Мотыль *Chironomus plumosus* L. (Diptera, Chironomidae). М.: Наука, 1983, с. 245—260.
26. Тодераш И. К. Хирономиды (Chironomidae, Diptera) водоемов бассейна Днестра и их роль в биологических процессах. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Одесский гос. ун-т, 1979.
27. Уломский С. Н. Роль ракообразных в общей биомассе планктона озер.— Труды ЗИН, т. 1, 1951, с. 121—130.
28. Шилова А. И. Инструкция по воспитанию преимагинальных стадий хирономид до взрослых насекомых.— В кн.: Биологические ресурсы водоемов, пути их реконструкции и использования: Материалы I съезда Всесоюз. гидробиол. общ-ва. М.: Наука, 1966, с. 185—189.
29. Шилова А. И. Хирономиды Рыбинского водохранилища. Л.: Наука, 1976. 237 с.
30. Шилова А. И., Панкратова В. Я., Зеленцов Н. И. Воспитание преимагинальных стадий хирономид до взрослых насекомых.— В кн.: Методическое пособие по изучению хирономид. Душанбе, 1982, с. 23—30.
31. Яблонская Е. А. Опыт применения метода Е. В. Борущкого для определения продукции хирономид.— В кн.: Методы определения продукции водных животных. Минск: Высшая школа, 1968, с. 204—218.
32. Boysen-Jensen P. Valuation of the Limfiord. I. Studies on the Fish-Food in the Limfiord 1909—1917.— Rept. Dan. Biol., 1919, vol. 24, p. 1—44.
33. Lundbeck J. Ergebnisse der quantitativen Untersuchungen der Boden tierwelt norddeutscher Seen.— Zts Fisch., 1926, Bd 24, S. 17—68.
34. Mackey A. P. Growth an development of larval Chironomidae.— Oikos, 1977, vol. 28, p. 270—275.
35. Wülker W., Götz P. Die Verwendung der Imaginalscheiben zur Bestimmung des Entwicklungs zustandes von Chironomus Larven (Diptera).— Z. Morphol. Tiere, 1968, Bd 2, S. 362—388.

Е. В. БАЛУШКИНА

**ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ БАЛАНС ЛИЧИНОК  
ХИРОНОМИД И НЕКОТОРЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ  
ПРОЦЕССА ПРОДУЦИРОВАНИЯ**

Экспериментальные данные по росту, энергетическому обмену и рационам у личинок хирономид обобщены в ряде работ [28, 29]. Это создает впечатление о достаточной изученности функционально-энергетических параметров у этой группы животных. Действительно, сделанное автором в 1982 г. обобщение литературных и собственных материалов по зависимости скорости потребления кислорода (СПК) от массы тела ( $W$ ) у значительно большего количества видов хирономид не выявило принципиальных различий с полученными ранее данными [25, 4, 5]

$$Q = (0,000650 \pm 0,000026) W^{0,8202 \pm 0,0198}, \quad (1)$$

где  $Q$  — СПК в расчете на организм, мг  $O_2$ /ч;  $W$  — вес животного, мг. Уравнение (1) не отличается от приведенного И. К. Тодерашем [28] в пределах указанных ошибок параметров уравнения (2)

$$Q = (0,000748 \pm 0,000100) W^{0,747 \pm 0,081}. \quad (2)$$

Довольно сходна полученная нами зависимость и с уравнением А. Ф. Алимова и Н. П. Финогеновой [3] для пяти видов северных хирономид

$$Q = 0,00085 W^{0,83}. \quad (3)$$

Максимальные различия в уровне потребления кислорода учитывая статистическое равенство параметров  $k$  в уравнениях (1, 2, 3) составили всего 23,5 %. Уравнение (1) получено по наибольшему числу измерений СПК у многих хирономид и в наибольшем диапазоне размеров (0,017—56,0 мг). В настоящее время, по-видимому, можно принять его в качестве наиболее реально отражающего зависимость СПК от  $W$  у личинок хирономид.

В дальнейшем были проведены экспериментальные исследо-

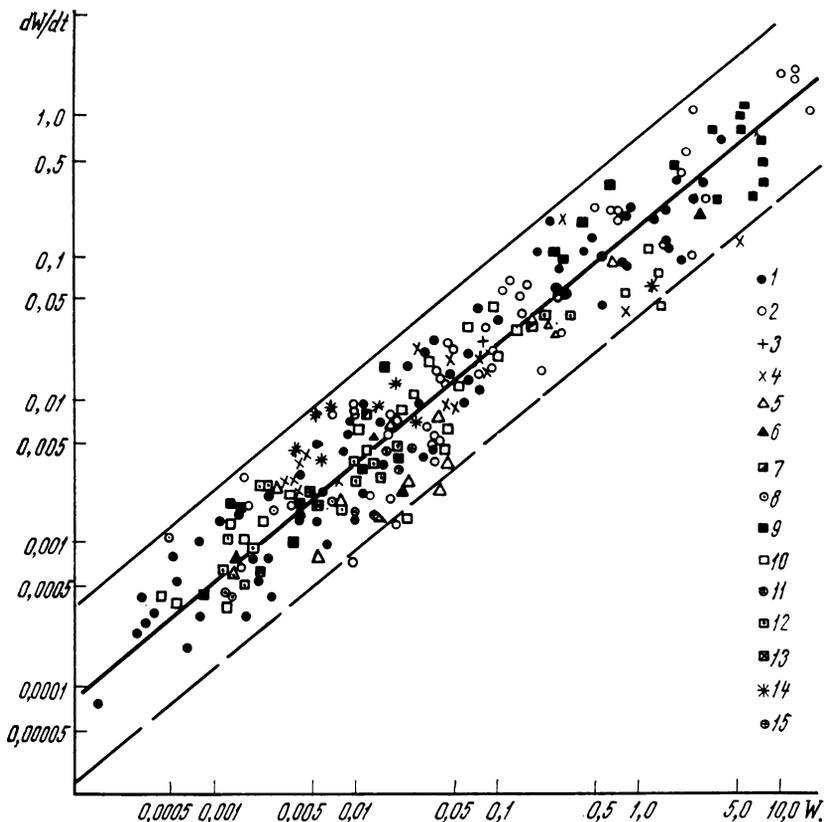


Рис. 1. Зависимость скорости роста  $dW/dt$ , мг/сутки, от веса тела  $W$ , мг, у личинок хирономид при лабораторном выращивании.

1 — *Glyptotendipes*, 2 — *Chironomus plumosus*, 3 — *Ch. cingulatus*, 4 — *Ch. sp.*, 5 — *Procladius sp.*, 6 — *P. choreus*, 7 — *Macropelopia nebulosa*, 8 — *Ablabesmita monilis*, 9 — *Tanypodinae gen.*, 10 — *Paratanytarsus sp.*, 11 — *Parachironomus pararostratus*, 12 — *Limnochironomus nervosus*, 13 — *Polypedilum nubeculosum*, 14 — *Cricitopus silvestris*, 15 — *Brillia modesta*, Orthocladinae gen.?

вания роста личинок хирономид [6]. Уравнение зависимости скорости роста  $dW/dt$  от массы тела в среднем для 19 видов несколько отличалось от уравнения И. К. Тодераша [28] для семи видов хирономид. Данные, полученные нами [6] в результате лабораторного выращивания хирономид, приведены на рис. 1. Общее уравнение рассчитано по 269 измерениям скорости роста у 19 видов при средней температуре 20 °С:

$$dW/dt = (0,1379 \pm 0,0169) W^{0,7942 \pm 0,0307}. \quad (4)$$

В дальнейшем был изучен рост личинок в природных популяциях из двух озер [7]. Изучение роста личинок хирономид проводилось по результатам обработки дночерпательных проб

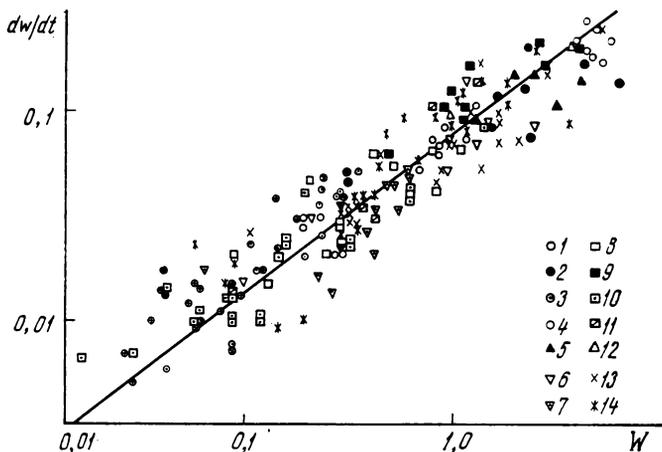


Рис. 2. Зависимость скорости роста  $dW/dt$ , мг/сутки, от веса  $W$ , мг, в природных популяциях хирономид.

1 — *Psilotanytus imicola*, *P. ruffovittatus*, 2 — *A. monilis*, 3 — *Camptochironomus tentans*, 4 — *Corinocera ambigua*, 5 — *Pagastietta orophila*, 6 — *P. nubeculosum*, *P. bicrenatum*, 7 — *L. gr. nervosus*, *L. gr. tritonus*, 8 — *Microtendipes pedellus*, *Cryptochironomus gr. defectus*, 9 — *Orthocladius gr. saxicola*, 10 — *Thienemannimja lentiginosa*, 11 — *C. silvestris*, 12 — *Corinoneura scutellata*, 13 — *Synorthocladius semivirens*, 14 — *Psectrocladius simulans*.

из оз. Щучьего Бурятской АССР и по смывам с камней из литорали залива Большое Онего Онежского озера. Пробы собирались через 8—10 дней в течение трех летних месяцев. Численность отдельных видов хирономид в пробах была различна (в среднем от 15 до 100 экземпляров личинок одного вида). Полученные данные характеризуют рост 18 видов хирономид из двух озер (рис. 2).

Для 12 видов хирономид из оз. Щучьего рассчитано общее уравнение зависимости  $dW/dt$  от  $W$  по 85 измерениям при средней температуре воды в период наблюдений 16 °C:

$$dW/dt = (0,067 \pm 0,0045) W^{0,6097 \pm 0,0499}. \quad (5)$$

Для 6 видов хирономид из Онежского озера получено общее уравнение по 101 измерению скорости роста при средней температуре 18 °C:

$$dW/dt = (0,0740 \pm 0,0075) W^{0,6691 \pm 0,0598}. \quad (6)$$

По всем данным рассчитано общее уравнение зависимости  $dW/dt$  от  $W$  для средней температуры 17 °C:

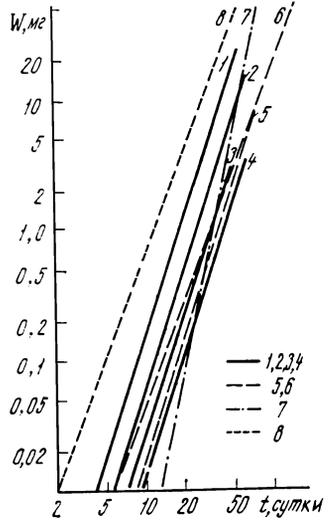
$$dW/dt = (0,0694 \pm 0,0040) W^{0,6333 \pm 0,0372}. \quad (7)$$

При приведении к 20 °C с помощью температурных поправок  $q_t$ , указанных в нашей работе [5], уравнение (7) приняло вид:

$$dW/dt = (0,0835 \pm 0,0048) W^{0,6333 \pm 0,0372}. \quad (8)$$

Рис. 3. Зависимость веса тела  $W$ , мг, от продолжительности развития  $t$ , сутки [16].

1 — *Ch. plumosus*,  $t^\circ=19,5^\circ\text{C}$ , 2 — *Cryptochironomus redekei*,  $t^\circ=20,05^\circ\text{C}$ , 3 — *Procladius ferrugineus*  $t^\circ=17,7^\circ\text{C}$ , 4 — *Tanytus punctipennis*,  $t^\circ=20,05^\circ\text{C}$ ; 5 — *Chironomidae* из Онежского озера,  $t^\circ=20^\circ\text{C}$ ; 6 — *Chironomidae* из оз. Щучьего,  $t^\circ=20^\circ\text{C}$ ; 7 — 19 видов хирономид при лабораторном выращивании [6]; 8 — семь видов хирономид при  $t^\circ=20^\circ\text{C}$  [28].



Уравнение (8) было рекомендовано для расчета (с указанной точностью  $P \sim 0,05$ ) скорости роста любого вида хирономид из олиго- и мезотрофных водоемов в том случае, если отсутствуют данные, полученные в конкретных условиях.

В случае использования расчетных величин массы по длине тела, в уравнение (8) нетрудно ввести соответствующие зависимости  $W$  от  $l$ . Для 37 видов хирономид было получено уравнение такой зависимости [5]:

$$W = (0,0095 \pm 0,0012) l^{2,7812 \pm 0,0012}. \quad (9)$$

Подставив уравнение (9) в уравнение (8), получим;

$$dW/dt = 0,0044 l^{1,7613}. \quad (10)$$

Оценивая полученную зависимость  $dW/dt$  от  $W$  у природных популяций хирономид (8) и полученную ранее для семи видов И. К. Тодерашем [28]:

$$dW/dt = 0,204 W^{0,605 \pm 0,048}, \quad (11)$$

можно отметить, что значение уровня роста по уравнению (8) в 2,4 раза ниже, чем по уравнению (11). Непосредственное сравнение уровня роста  $N$  в уравнениях  $dW/dt = NW^k$  возможно, поскольку параметры  $k$  статистически равны (8, 11). В расчеты И. К. Тодераша [28] вошли результаты лабораторного выращивания [17, 21, 26]. На основании осредненных экспериментальных данных им было рассчитано уравнение весового роста

$$W = 0,00175 D^{2,528 \pm 0,302}. \quad (12)$$

На рис. 3 показаны значительные различия роста по данным, полученным в условиях лабораторного выращивания и в природных популяциях хирономид (при  $18-22^\circ\text{C}$ ). В отдельных случаях это может быть следствием применяемой методики выращивания (термостат, обильное кормление дрожжами) и описания роста по одному наиболее быстро растущему экземпляру [17].

Параметры уравнений зависимости скорости роста  $dW/dt$  от массы тела у личинок *Chironomus plumosus* L.

Пища	$N$	$k$	$t^\circ$	Источник
Дрожжи . . . . .	0,202	0,63	18	[18]
Ил . . . . .	0,203	0,61	18	[21]
Удобряемый и неудобряемый ил . . . . .	0,203	0,62	19—20	[26]
Крапива, дрожжи . . . . .	0,175	0,66	20	[24]
Ил . . . . .	0,179	0,80	20	[6]

Значения скорости роста, полученные А. С. Константиновым [18] при выращивании личинок *Chironomus annularis* и *Glyptotendipes pallens*, по-видимому, следует отнести к максимально возможным для этой группы насекомых:

$$Ch. annularis \ dW/dt=0,385W^{0,65}, \text{ при } 22 \text{ C}; \quad (13)$$

$$G. pallens \ dW/dt=0,340W^{0,73}, \text{ при } 22^\circ\text{C}. \quad (14)$$

Реальность столь высоких значений роста для природных популяций хирономид должна быть проверена в условиях водоема.

Для отдельных видов, живущих в водоемах с высокой трофностью, таких как *Chironomus plumosus*, высокий уровень роста, по-видимому, реален и в условиях водоема. Данные разных авторов по росту *Ch. plumosus* при лабораторном выращивании очень однородны (см. таблицу).

Интересно, что данные по скорости роста наиболее быстро растущей особи *Ch. plumosus*, полученные в работе А. С. Константинова [17] при выращивании в термостате и при обильном кормлении дрожжами, практически совпали с полученными в других экспериментах. Независимость скорости роста *Ch. plumosus* от качества ила (удобряемый и неудобряемый) показана в работе В. В. Петрова [26]. Приведенные в таблице данные также показывают независимость скорости роста личинок *Ch. plumosus* от калорийности пищи, однако следует подчеркнуть, что ее количество во всех экспериментах было избыточным. Поскольку *Ch. plumosus* обитает в водоемах с высокой трофностью, то возможно, что скорость роста этого вида в природе при благоприятных условиях так же высока, как и при лабораторном выращивании.

Для оценки скорости потребления пищи может быть использовано балансовое равенство [8]:

$$aC=A=dW/dt+R, \quad (15)$$

где  $a$  — коэффициент усвояемости;  $C$  и  $A$  — скорости потребления и ассимиляции пищи;  $R$  — скорость энергетического обмена (траты на обмен).

Для оценки трат на обмен  $R$  за сутки по уравнению (1) следует выразить величины  $R$  и  $dW/dt$  в одних единицах. Для этого воспользуемся зависимостью калорийности  $c$  от массы тела, рассчитанной И. К. Тодерашем [28]:

$$c=0,641W^{0,106\pm 0,070}. \quad (16)$$

Подставив (16) и (1) в уравнение (17)

$$R=Q \cdot 3,38 \cdot 24/c, \quad (17)$$

где 3,38 кал/мг/О, получим зависимость трат на обмен (мг/особь·сут) от массы тела

$$R=0,0823W^{0,7142}. \quad (18)$$

Приняв усвояемость пищи личинками для нехищных — 0,6, для хищных — 0,8, по (18) и (8) согласно (15) получим уравнения зависимости скорости потребления пищи от массы тела, при температуре 20 °С, выраженную в мг/экз·сутки:

$$\text{нехищные } C=0,276W^{0,674}, \quad (19)$$

$$\text{хищные } C=0,133W^{0,674}, \quad (20)$$

где  $C$  — мг/экз·сутки. Эти уравнения справедливы, если соотношение калорийности пищи и массы тела хирономид 1 : 1.

Аналогичные данные, полученные И. К. Тодерашем [28] для личинок хирономид, значительно выше:

$$\text{нехищные } C=0,560W^{0,630}, \quad (21)$$

$$\text{хищные } C=0,420W^{0,630}. \quad (22)$$

Рассчитав значения  $C$  в весовом диапазоне от 0,1 до 25 мг по уравнениям (19, 20, 21, 22), получим следующие значения относительных рационов личинок в процентах от веса тела (0,1—25 мг) за сутки соответственно: 58,5—9,7; 28,2—4,7; 131,0—17,1; 98,5—12,8.

Различия в величинах рационов, полученных И. К. Тодерашем [28] и рассчитанных нами, хотя и очевидны (в 2—3 раза), однако они значительно меньше, чем сообщаемые разными авторами по их экспериментальным исследованиям. По данным разных авторов, величина суточного рациона у хищных хирономид колеблется от 4—11 % [12] до 152—177,3 % [23]. Однако величины, полученные в длительных экспериментальных исследованиях, всегда невелики. Так, по данным З. Каяка с сотрудниками, рацион личинок *Procladius Skuse* составлял 10—20 % от веса тела за сутки [33, 32]. К. Дюзак сообщает [30], что рацион личинок *Procladius* зависел от концентрации доступной пищи и составлял 16—63 % от веса тела. Рацион личинок *P. choreus* Mg. и *Psilotanytus imicola* Kieff, по резуль-

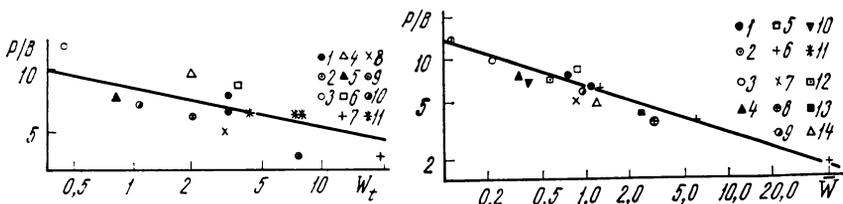


Рис. 4. Зависимость  $P/B$ -коэффициента (за вегетационный сезон) от веса личинок перед окукливанием ( $W_t$ , мг) при  $t^\circ=17^\circ\text{C}$ .

1 — *O. gr. saxicola* ст. 1; 2 — *O. gr. saxicola* ст. 2; 3 — *C. scutellata*; 4 — *C. silvestris*; 5 — *S. semivirens*; 6 — *T. lentiginosa*; 7 — *C. tentans*; 8 — *M. pedellus*; 9 — *L. gr. nervosus*, *L. gr. tritonus*; 10 — *Pagastiella orophila*; 11 — *P. imicola*, *P. ruffovittatus*, *A. monilis*.  $P/B=7,985 W_t^{-0,19}$ .

Рис. 5. Зависимость  $P/B$ -коэффициента (за вегетационный сезон) от среднего веса особи в популяции ( $\bar{W}$ , мг).

Виды 1—5 из залива Большое Онего Онежского озера. 1 — *O. gr. saxicola*, 2 — *C. scutellata*, 3 — *C. silvestris*, 4 — *S. semivirens*, 5 — *T. lentiginosa*. Виды 6—11 из оз. Щучьего. 6 — *C. tentans*, 7 — *M. pedellus*, 8 — *P. nubeculosum*, 9 — *L. gr. nervosus*, *L. gr. tritonus*, 10 — *Pagastiella orophila*; 11 — *P. imicola*, *P. ruffovittatus*, *A. monilis*. 12 — среднее значение  $P/B$ -коэффициента для хирономид из залива Большое Онего, 13 — из оз. Щучьего, 14 — из озера Онежского и И.

татам длительных экспериментов Э. И. Извековой [12], составлял 4—11 % от веса тела за сутки. В опытах А. Ф. Алимова и Н. П. Финогеновой [3] суточный рацион личинок *Procladius nigriventris* Kieff. колебался от 4 до 11,8 % от веса тела. Рацион личинок *Cryptochironomus gr. defectus* Kieff. был определен равным 27—65 % [12], личинок *Pelopia punctipennis* Mg. — 10—20 % [33], в среднем для *Pelopiinae* — 8 % [31]. Рацион мирных личинок хирономид в опытах Э. И. Извековой [12] изменялся от 50 до 100 % от веса тела за сутки.

Вследствие больших расхождений в экспериментальных данных разных авторов И. К. Тодераш [28] не смог обобщить их в форме функциональной зависимости рациона от веса тела, как это было сделано для СПК и скорости роста, а ограничился обобщением данных А. С. Константинова [17] по восьми видам мирных личинок хирономид. Следует подчеркнуть, что большая часть данных по обмену и росту, вошедших в уравнения И. К. Тодераша [28], также получена А. С. Константиновым и его учениками на сходном наборе видов личинок хирономид [20, 13, 14, 19, 21, 22]. Поэтому относительное совпадение зависимости скорости потребления пищи от веса, полученной по экспериментальным данным А. С. Константинова [17]

$$C=0,762W^{0,644\pm 0,141}, \quad (23)$$

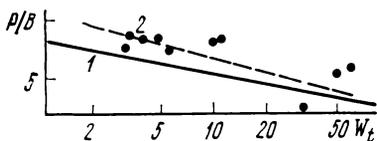


Рис. 6. Зависимость  $P/B$ -коэффициента от  $W_t$  (мг).

1 — по данным М. П. Ковальковой  $P/B$  за год [15], 2 — по уравнению:  $P/B$  (за сезон)  $=7,985 W_t^{-0,19}$ .

и его расчетных значений (21) было неизбежным. Оно лишь еще раз подтвердило функциональную взаимозависимость процессов роста, обмена и питания.

Если учесть, что уровень роста хирономид из озер Онежское и Щучье значительно ниже, чем полученный И. К. Тодерашем [28] (8, 11) при сходном уровне обмена (1, 2), то величина рациона, соответственно, должна быть меньше (19, 20), чем по уравнениям (21, 22, 23).

По уравнениям (1), (8) можно определить значение рост-обменного коэффициента  $V$  и коэффициента эффективности роста  $K_2$  [9, 10].

$$(dW/dt)/R = V = K_2 / (1 - K_2) = 1,0146W^{-0,0809}. \quad (24)$$

Учитывая ошибки значений параметров в уравнениях (1) и (8), можно считать, что эффективность роста хирономид в процессе онтогенеза практически не меняется:  $K_2 = 0,50$ . Сравнивая значения  $K_2$ , полученные нами и И. К. Тодерашем [28], следует учесть введенную им в уравнение (2) поправку на активный обмен. Учитывая аргументы, приведенные в работе А. Ф. Алимова [2], введение этой поправки для личинок хирономид неоправданно. Рассчитанная по уравнениям (2, 11), без поправки на активный обмен, величина  $V = 2,154$ ,  $K_2 = 0,633$ , что в 1,36 раза выше, чем  $K_2$ , полученное нами.

Известно, что величина  $P/B$ -коэффициента за период вегетации, как и величина удельной продукции  $S_b$ , определяется скоростью роста животных, продолжительностью их развития (или весом перед окукливанием) и возрастным составом популяции. На рис. 4 и 5 приведены значения  $P/B$  личинок хирономид из озер Онежское и Щучье в форме зависимостей от  $W_t$  и от среднего веса особи в популяции  $\bar{W}$ . Показательно, что значение  $P/B$  *Camptochironomus tentans* Fabg. из оз. Щучьего, время генерации которого — 220 дней, зависело от среднего веса особи в популяции. В 1981 г.  $\bar{W} = 5,84$  мг, к концу сезона 20 мг; в 1982 г.  $\bar{W} = 50$  мг и  $W_t = 120$  мг; значения  $P/B$ -коэффициентов снижались соответственно с 3,56 (1981 г.) до 1,8 (1982 г.). Зависимость  $P/B$ -коэффициента от среднего веса особи в популяции проявилась и у личинок *Orthocladius* gr. *saxicola*. На одной из исследованных станций Онежского озера  $\bar{W}$  особи в популяции было равным 0,766 мг, на второй — 1,06 мг,  $P/B$ -коэффициенты соответственно — 7,4 и 6,1 (рис. 5).

Следовательно, значение  $P/B$ -коэффициента у одного вида может быть разным даже в условиях одного водоема в зависимости от среднего веса особи в популяциях. Очевидно, что величина  $P/B$  будет тем больше, чем выше смертность у личинок старшего возраста, что в свою очередь может быть связано с выеданием крупных личинок рыбой. Поэтому сравнение среднего веса особи в популяциях может быть полезным для

объяснения различий  $P/B$ -коэффициентов вида при сходных условиях в водоемах.

На рис. 6 приведены данные М. П. Ковальковой [15] для девяти видов хируномид из уральских озер Таватуй, Щелкун и Балтым в форме зависимости  $P/B$  от  $W_t$ . Показано, что они несколько выше, чем полученные нами при том же диапазоне весов. Это вполне объяснимо, так как нами рассчитаны  $P/B$  за вегетационный сезон, а в работе М. П. Ковальковой [15] за год. Кроме того, причиной различий может быть разная сумма эффективных температур в водоемах, так как зависимости  $P/B$  от  $W_t$  и  $\bar{W}$ , приведенные на рис. 4 и 5, рассчитаны для средней температуры 17 °С. Однако характер зависимости одинаков (см. рис. 6), т. е. значения  $P/B$ -коэффициентов закономерно снижаются с увеличением веса животных.

Зависимость  $P/B$ -коэффициента от суммы эффективных температур в водоеме была показана на примере популяций *Chironomus plumosus* L.

$$\lg P/B = (0,314 \pm 0,227) + (2,252 \pm 0,721) \lg S, \quad (25)$$

где  $S$  — сумма эффективных температур, тыс. градусо-дней [29].

Становится очевидным, что величина  $P/B$ -коэффициента зависит от многих факторов: скорости роста, веса ( $W_t$ ), среднего веса особи в популяции  $\bar{W}$  и накапливаемой в водоеме суммы эффективных температур  $S$ . Все это ставит под сомнение величины продукции, рассчитанные на основании  $P/B$ -коэффициентов, выбранных произвольно.

Интенсивность процесса продуцирования можно характеризовать величиной удельной скорости продуцирования, т. е. отношением продукции за малый промежуток времени к средней биомассе [11]. За сутки эта величина для растущих, но не размножающихся особей, например для личинок хируномид, равна удельной скорости роста. На примере природных популяций хируномид из озер Онежское и Щучье было показано, что величина удельной продукции личинок хируномид в зависимости от среднего веса особи в популяциях может быть описана уравнением зависимости удельной скорости роста хируномид от веса тела [7]. Кроме того, было показано, что величина удельной продукции связана с продолжительностью развития личинок хируномид:

$$C_b = 3,83D^{-1,05}, \quad (26)$$

где  $C_b$  — величина удельной продукции, сут<sup>-1</sup>;  $D$  — продолжительность развития личинки, сут [7]. Это уравнение относится к росту хируномид из озер Онежское и Щучье. Однако, оно применимо и для других водоемов. На рис. 7 приведены данные по удельной продукции личинок хируномид [1, 16, 7], а также учитывающие продукцию имаго [27]. Обобщение данных по продукции хируномид на основании уравнения (26) может оказаться особенно перспективным по ряду причин. Во-первых,

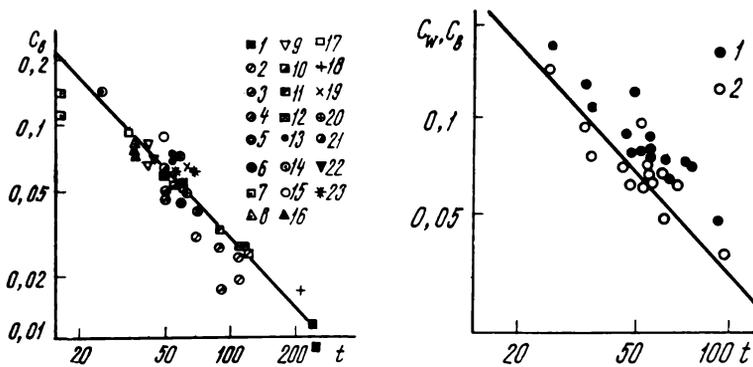


Рис. 7. Зависимость удельной скорости продукции  $C_b$ , сут<sup>-1</sup>, от продолжительности развития  $t$ , сут.

Рассчитано по данным Н. Ю. Соколовой [27]: 1 — *Chironomus anthracinus*, 2 — *Ch. plumosus*, 3 — *P. nubeculosum*, 4 — *P. bicrenatum*, 5 — *Limnochironomus pulsus*, 6 — *M. pedellus*; рассчитано по данным М. С. Алексеевнй [1]: 7 — *P. nubeculosum*, 8 — *Fleuria lacustris*, 9 — *Ch. sp.*; рассчитано по данным М. П. Ковальковой [16]: 10 — *Ch. dorsalis*, 11 — *C. redekei*, 12 — *P. ferrugineus*; собственные данные: 13 — *O. gr. saxicola*, 14 — *C. scutellata*, 15 — *C. silvestris*, 16 — *S. semivirens*, 17 — *T. lentiginosa*, 18 — *C. tentans*, 19 — *M. pedellus*, 20 — *P. nubeculosum*, 21 — *L. gr. nervosus*, 22 — *P. orophila*, 23 — *P. imicola*, *P. ruffovittatus*, *A. monilis*.

Рис. 8. Сравнительная оценка значений:

1 — удельной продукции  $C_b$ , сут<sup>-1</sup>, по уравнению (26) и 2 — величины относительного суточного прироста,  $C_w$ , сут<sup>-1</sup>, по уравнению (27);  $t$ , сутки.

методы расчета продукции могут быть разными, во-вторых, величина удельной продукции в зависимости от продолжительности развития в условиях конкретного водоема позволит объединить данные, полученные в разных температурных условиях. Кроме того, сравнение величин удельной продукции личинок и  $C_b$ , учитывающей все формы продукции, позволит уточнить долю составляющих суммарной продукции хирономид. Чтобы получить сравнимые данные, величины удельной продукции и продолжительности развития в уравнении (26) могут быть средними за время генерации, за вегетационный сезон (средними за несколько генераций). Величина удельной продукции средней за год неудобна для сравнения, а, кроме того, теряет связь с удельной скоростью роста в период эффективных температур.

Величины удельной продукции, соответствующие уравнению (26), можно сравнить с соответствующими значениями среднего относительного суточного прироста [19]

$$C_w = 3 \frac{1}{D} \left( \frac{W}{\bar{W}} \right)^{1/3}, \quad (27)$$

где  $C_w$  — относительный суточный прирост,  $\bar{W}$  — средний вес личинок,  $W$  — конечный вес перед окукливанием.

На рис. 8 приведены величины  $C_w$ , рассчитанные по уравнению (27), и  $C_b$ , полученные нами. Видно, что эти величины

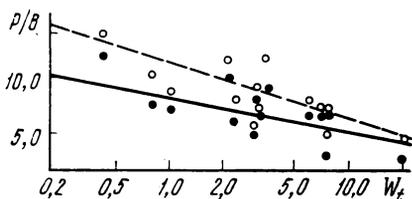


Рис. 9. Сравнительная оценка  $P/B$ -коэффициентов, рассчитанных разными способами:

1 — по уравнению (26), 2 — по уравнению (27);  $W_t$ , мг.

во всех случаях несколько выше при одинаковой длительности развития, чем полученные нами. Различия в данном случае невелики. Однако они гораздо очевиднее в величинах  $P/B$ -коэффициентов за время вегетации (рис. 9). Во всех случаях значения  $P/B$ , полученные по величине  $C_w$ , значительно выше, чем полученные нами. Следовательно, даже небольшие различия в величинах удельной скорости роста (удельной продукции, относительного суточного прироста) могут привести к значительным различиям при расчете величин продукции и  $P/B$ -коэффициентов за большой период времени.

Таким образом, в настоящее время получен ряд уравнений, связывающих СПК, скорость роста и интенсивность питания личинок хирономид с весом тела. Выведенные И. К. Тодерашем [28, 29] и автором зависимости СПК от веса тела практически совпадают. Уравнения, связывающие скорость роста и интенсивность питания с весом тела, полученные по новым данным, свидетельствуют о более низком среднем уровне этих процессов в природных условиях, чем следует из полученных ранее уравнений [28]. Очевидно, что дальнейшее накопление данных по скорости роста личинок хирономид в природных популяциях позволит уточнить их продукции и  $P/B$ -коэффициенты в водоемах разного типа.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Алексеевнина М. С. Рост и продукция массовых видов хирономид.— Зоол. ж., 1974, т. 53, вып. 5, с. 720—727.
2. Алимов А. Ф. Интенсивность обмена у водных пойкилотермных животных.— В кн.: Общие основы изучения водных экосистем. Л.: Наука, 1979, с. 5—27.
3. Алимов А. Ф., Финогенова Н. П. Потребление кислорода личинками водных насекомых. Биологическая продуктивность северных озер. Т. 1. Л.: Наука, 1974, с. 171—173.
4. Балужкина Е. В. Зависимость скорости потребления кислорода от массы тела и температуры у личинок хирономид.— Гидробиол. ж., 1982, т. 18, вып. 3, № 6, с. 53—60.
5. Балужкина Е. В. Зависимость массы тела от длины у личинок хирономид.— Там же, № 2, с. 53—60.
6. Балужкина Е. В., Панкратова В. Я. Рост личинок хирономид.— В кн.: Методы изучения состояния кормовой базы рыбохозяйственных водоемов.— Труды ГосНИОРХ, 1983, вып. 196.
7. Балужкина Е. В. Рост и продукция личинок хирономид из двух озер.— Там же, с. 196.

8. Винберг Г. Г. Энергетический принцип изучения трофических связей и продуктивности экологических систем.— Зоол. ж., 1962, т. 41, вып. 11, с. 1618—1630.
9. Винберг Г. Г. Скорость роста и интенсивность обмена у животных.— Успехи совр. биологии, 1966, вып. 61, № 2, с. 274—293.
10. Винберг Г. Г. Взаимозависимость роста и энергетического обмена у пойкилотермных животных.— В кн.: Количественные аспекты роста организмов. М.: Наука, 1975, с. 7—23.
11. Заика В. Е. Удельная продукция водных беспозвоночных. Киев: Наукова думка, 1972. 143 с.
12. Извекова Э. И. Питание и пищевые связи личинок массовых видов хирономид Учинского водохранилища. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 1975.
13. Каширская Е. В. О величине энерготрат у личинок хирономид. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов: Саратовский гос. ун-т, 1971.
14. Каширская Е. В., Константинов А. С. О возможности оценки роли гидробионтов в трансформации вещества и энергии по величине потребления кислорода.— В кн.: Трофология водных животных. М.: Наука, 1973, с. 149—163.
15. Ковалькова М. П. Макрозообентос некоторых озер Среднего Урала. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ГосНИОРХ, 1975.
16. Ковалькова М. П. Биологические циклы и продукция массовых видов хирономид оз. Дуванкуль.— Гидробиол. ж., 1982, т. 18, № 1, с. 36—40.
17. Константинов А. С. Биология хирономид и их разведение.— Труды Саратовского отд. ГосНИОРХ, 1958, т. 5. 360 с.
18. Константинов А. С. О типе роста личинок хирономид.— Докл. АН СССР, 1958, т. 120, № 5, с. 1151—1153.
19. Константинов А. С. Суммирование относительных приростов как метод определения продукции популяций водных беспозвоночных.— Докл. высшей школы. Биол. науки, 1967, № 9.
20. Константинов А. С. Прирост тела и энергетические траты у личинок хирономид.— Там же, 1970, № 3, с. 22—29.
21. Константинов А. С., Нечваленко С. П. О точности определения продукции хирономид методом суммирования суточных приростов.— Гидробиол. ж., 1968, т. 4, № 6, с. 77—82.
22. Константинов А. С., Романтеева Л. В. К методике интенсивности дыхания у личинок хирономид.— В кн.: Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов, 1974, вып. 2, с. 134—141.
23. Луферов В. П. О питании личинок *Pelopiinae*.— Труды Ин-та биол. водохранилищ АН СССР, 1961, вып. 4 (7), с. 232—245.
24. Островский И. С. Рост личинок *Chironomus plumosus* (Chironomidae) в условиях эксперимента.— Биол. ж. Армении, 1980, т. 33, № 12, с. 301—309.
25. Панкратова В. Я., Балушкина Е. В. Зависимость массы тела от длины и интенсивности обмена от массы тела у личинок хирономид.— В кн.: Основы изучения пресноводных экосистем. Л., 1981, с. 92—97.
26. Петров В. В. Темп роста личинок *Chironomus plumosus* L. при разных условиях питания.— Изв. ГосНИОРХ, 1973, с. 153—160.
27. Соколова Н. Ю. Продукция донных беспозвоночных и использование их рыбой.— В кн.: Бентос Учинского водохранилища. М.: Наука, 1980, с. 132—153.
28. Тодераш И. К. Энергетический баланс личинок хирономид.— В кн.: Общие основы изучения водных экосистем. Л.: Наука, 1979, с. 31—43.
29. Тодераш И. К. Хирономиды (Diptera, Chironomidae) водоемов бассейна Днестра и их роль в биологических процессах. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Одесса: Гос. ун-т, 1979.
30. Dusoge K. The occurrence and role of the predatory larvae of *Procladius* Skuse (Chironomidae, Diptera) in the benthos of Lake Snia ardwy.— *Ecologia Pol.*, 1980, vol. 28, N 2, p. 155—186.

31. K a j a k Z., K a j a k A. Some trophic relations in the benthos of shallow parts of Marion Lake.—*Ecologia Pol.*, 1975, vol. 23, p. 573—583.
32. K a j a k Z., D u s o g e K. Production efficiency of *Procladius choreus* Mg. (Chironomidae, Diptera) and its dependence on the trophic conditions.—*Pol. Arch. Hydrobiol.*, 1970, vol. 17, p. 217—224.
33. K a j a k Z., P i e c z y n s k a E. The influence of invertebrate predators on the abundance of benthic organisms (chiefly Chironomidae).—*Ekologia Pol.*, 1966, vol. 12, p. 175—279.

Ю. Г. АНДРЕЯШКИН, И. В. КОЗЛОВА, К. Е. ШЕРМАН

**О СТАТИСТИЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИКАХ  
ГОРИЗОНТАЛЬНОГО РАЗМЕЩЕНИЯ ВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ  
И ТОЧНОСТИ СРЕДНИХ БИОМАСС**

В настоящей статье — анализируются задачи получения точной оценки биомассы животных в водоеме и статистическая интерпретация их размещения. Эти задачи решаются путем увеличения числа станций, но количество их ограничивается физическими возможностями исследователей при отборе и обработке проб. Можно, однако, ожидать, что статистические распределения биомасс животных имеют особенности, позволяющие оценить среднюю биомассу и дисперсию после обработки проб, имеющих небольшой объем. Для анализа этих возможностей необходимы экспериментальные материалы.

Данные по зоопланктону и зообентосу получены на озерах Каракульмяк (60 га; 25 станций) и Чебакуль (1790 га; 40—43 станции). Озера простой формы, со слабо изрезанной береговой линией, со средней глубиной 0,4 и 3,4 м, максимальной — 0,9 и 4,5 м. На оз. Каракульмяк пробы взяты 12.06.79 г. при слабом северо-западном ветре, на оз. Чебакуль — 18—22.06.79 г. (ветер с.-з., слабый) и 27.07.—6.09.79 г. (ветер с.-з., шквалистый, в середине периода в течение трех дней шторм). Станции размещали в узлах прямоугольной сетки, мысленно наложенной на озеро. Привлечены в качестве вспомогательных также материалы по зоопланктону оз. Таватуй (2100 га, ср. глубина 5,8 м, максимальная — 9 м), собранные ежедневно в 1972 г. с 12—17 станций, расположенных в центре и курьях. Пробы зоопланктона отбирали сетью Апштейна с ситом № 58 протягиванием от дна до поверхности, пробы зообентоса — дночерпателем Экмана-Берджи (1/40 м<sup>2</sup>).

В статье анализируются только биомассы. Обозначения:  $\bar{B}$  — средняя,  $B_{\min}$  — минимальная,  $B_{\max}$  — максимальная биомассы;  $\sigma^2$  и  $\sigma$  — выборочные дисперсия и среднее квадратичное отклонение;  $cv$  — коэффициент вариации;  $m$  и  $m, \%$  — абсолютная и относительная статистические ошибки;  $\Delta$  — доверитель-

ный интервал при уровне значимости 0,95;  $n$  — объем выборки;  $\bar{x}$  — средняя арифметическая.

**Размещение организмов.** В оз. Каракульмяк скопление планктонных организмов имелось с подветренной стороны ( $\bar{B}=19,7$ ;  $B_{\max}=22,5$  г/м<sup>3</sup>). У наветренного берега  $\bar{B}=8,5$ ;  $B_{\max}=11,2$  г/м<sup>3</sup>. Зоопланктон разместился под влиянием ветрового стока и противотечения, направленного вдоль берегов. *Arctodiaptomus bacillifer* удерживался у подветренного берега, дафнии (*D. magna*, *D. pulex*) сносились и концентрировались в двух завихрениях в центральной части. В оз. Чебакуль зоопланктон концентрировался и у наветренного, и у подветренного берегов. Скопления доминирующих *A. salinus* и *Moina brachiata* были в разных, хотя и смежных частях озера. В июне у подветренного берега  $B=2$  г/м<sup>3</sup> ( $B_{\max}=7,5$ ), у наветренного — 3,1 ( $B_{\max}=5,8$ ), при средней по водоему биомассе 1,7 г/м<sup>3</sup>. Аналогичная картина имела место и во второй половине лета.

Из донных организмов в оз. Каракульмяк более или менее равномерно разместились *Procladius choreus*, мокрецы и ручейники. Малощетинковые черви, *Einfeldia pagana*, *Chironomus thummi* и *Ch. plumosus* встречались по всему водоему, имея наибольшую биомассу в центре (доминирующий *Ch. plumosus* в центре — до 27 г/м<sup>2</sup>, у берега — до 5,2). *Cryptochironomus defectus* и *C. armeniacus* обитали по всему водоему; к западному, более заросшему берегу, тяготели *Ablabesmya tonilis* и *Tanytus punctipennis*; только в прибрежной зоне найдены *Polypedilum scalaenum* и *Pseudochironomus prasinatus*. В оз. Чебакуль самая массовая форма *P. ferrugineus*, встречаясь по всему водоему, имела на песчаных прибрежных грунтах биомассу до 0,5 г/м<sup>2</sup>, в центре, на оливковых илах — до 20,7 г/м<sup>2</sup>. Вторая массовая форма *Ch. thummi* имела биомассу до 19,6 г/м<sup>2</sup> в центре и не более 0,4 г/м<sup>2</sup> — на песчаных грунтах. Остальные личинки хирономид предпочитали береговую зону, причем у западного берега зообентос и в количественном, и в качественном отношении был богаче.

По таблице случайных чисел отобрали 20 групп по 6 станций, расположенных по следующим трансектам или участкам: длинная (1) и короткая (2) оси озер, по направлению (3) и перпендикулярно (4) направлению ветра, комбинации 1 и 2, 3 и 4; акватории в центре, у наветренного, подветренного, у прочих берегов. Как оказалось, в озерах отсутствовали какие-либо направления или участки, пробы зоопланктона с которых хорошо совпали бы со средними биомассами. Средние внутригрупповые биомассы различались до трех раз, а два совпадения со средними по озеру, судя по статистической ошибке, следует считать случайными. Невозможность априорного выбора преимущественных направлений при работе с зообентосом очевидна.

Таблица 1

## Средняя биомасса и основные статистические характеристики зоопланктона и его составляющих в озерах Чебакуль и Каракульмяк

Вид	$\bar{B}$ , мг/м <sup>3</sup>	$\sigma^2$	$\pm m$ , %	$\alpha$
Оз. Чебакуль — 18—22.06.79 г. (n=40)				
<i>Arctodiaptomus salinus</i> . . . . .	1166,2	1 249 234	15,2	0,78
<i>Moina brachiata</i> . . . . .	297,8	527	28,0	0,93
<i>Hexarthra</i> . . . . .	133,3	8 682	11,1	2,30
<i>Nauplii</i> . . . . .	82,2	2 232	9,1	3,46
Весь зоопланктон . . . . .	1691,6	2 140 709	13,7	0,98
27.07.—6.09.79 г. (n=43)				
<i>Arctodiaptomus salinus</i> . . . . .	1284,6	811380	10,7	1,53
<i>Moina brachiata</i> . . . . .	585,5	638093	20,8	0,53
<i>Diaphanosoma brachyurum</i> . . . . .	135,9	21037	16,3	0,88
<i>Hexarthra</i> . . . . .	51,5	1908	12,8	1,39
Весь зоопланктон . . . . .	2111,2	1128108	7,7	1,53
Оз. Каракульмяк — 12.06.79 г. (n=25)				
<i>Arctodiaptomus bacilliter</i> . . . . .	5446,1	21757999	18,1	0,94
<i>Daphnia magna</i> . . . . .	2594,5	5836279	18,6	1,14
<i>Daphnia pulex</i> . . . . .	1168,0	3650355	32,7	1,41
<i>Hexarthra</i> . . . . .	161,2	9866	12,3	4,30
Весь зоопланктон . . . . .	9034,6	21668528	10,3	1,57

Таблица 2

## Некоторые характеристики зообентоса оз. Чебакуль в 1979 г.

Организмы	Июнь				Конец июля—начало августа			
	$\bar{B}$ , г/м <sup>2</sup>	$\sigma^2$	$\pm m$ , %	$\alpha$	$\bar{B}$ , г/м <sup>2</sup>	$\sigma^2$	$\pm m$ , %	$\alpha$
<i>Chironomus thummi</i> . . . . .	1,740	12,38	32,2	0,24	0,862	3,726	34,1	0,2
<i>Cryptochironomus defec-</i> <i>tus</i> . . . . .	—	—	—	—	0,030	0,0073	43,5	0,12
<i>C. armeniacus</i> . . . . .	0,082	0,0569	46,1	0,12	0,110	0,0544	32,2	0,22
<i>Tanypus punctipennis</i> . . . . .	0,023	0,0033	62,6	0,16	0,069	0,0613	54,6	0,08
<i>T. lestagei</i> . . . . .	0,040	0,0158	15,8	0,11	—	—	—	—
<i>Polypedilum scalaenum</i> . . . . .	0,044	0,0056	27,7	0,34	0,024	0,0021	29,2	0,28
<i>Psectocladus barbimanus</i> . . . . .	0,016	0,0024	49,1	0,12	0,058	0,0102	26,6	0,33
<i>Procladius ferrugineus</i> . . . . .	5,418	40,88	18,6	0,72	3,097	19,17	21,6	0,50
Личинки гелеид . . . . .	0,294	0,0754	14,8	1,15	0,571	0,261	13,4	1,25
Ручейники . . . . .	0,181	1,245	98,1	0,03	Ед.	—	—	—
<i>Oligochaeta</i> . . . . .	0,027	0,007	15,4	1,04	Ед.	—	—	—
Весь зообентос . . . . .	8,48	65,9	15,1	1,09	5,24	28,63	15,7	0,96

Примечание. Пробы с 43 станций. Сведения по некоторым малочисленным видам и куколкам хирономид опущены.

Таблица 3

## Некоторые характеристики зообентоса оз. Каракульмяк в 1979 г.

Организмы	12.06				14.08			
	$\bar{B}$ , г/м <sup>2</sup>	$\sigma^2$	$\pm m\%$	$\alpha$	$\bar{B}$ , г/м <sup>2</sup>	$\sigma^2$	$\pm m\%$	$\alpha$
<i>Chironomus plumosus</i> . . . . .	10,52	98,8	18,9	1,12	0,270	0,054409	17,3	1,16
<i>Ch. thummi</i> . . . . .	0,103	0,060	47,5	0,18	0,002	0,000038	51,3	0,15
<i>Glyptotendipes polytomus</i> . . . . .	0,265	0,390	47,2	0,18	0,007	0,000293	46,8	0,18
<i>Cryptochironomus defectus</i> . . . . .	1,024	2,379	37,1	0,43	0,026	0,001511	30,5	0,44
<i>Cr. armeniacus</i> . . . . .	0,837	0,903	22,7	0,78	0,021	0,000563	22,9	0,76
<i>Tanypus punctipennis</i> . . . . .	0,555	0,384	22,3	0,80	0,014	0,000243	22,4	0,76
<i>Polypedilum scabraenum</i> . . . . .	0,008	0,00016	32,5	0,42	0,00016	0,00000007	31,3	0,36
<i>Culex</i> . . . . .	0,347	0,082	16,7	1,46	0,008	0,000052	17,1	1,28
<i>Procladius choreus</i> . . . . .	0,293	0,109	22,5	0,79	0,008	0,000065	20,2	0,96
<i>Molanna albicans</i> . . . . .	0,335	0,292	32,2	0,39	0,008	0,000145	28,9	0,47
<i>Oligochaeta</i> . . . . .	0,955	3,969	41,8	0,23	0,024	0,002487	42,2	0,23
Весь зообентос . . . . .	16,2	114,4	13,2	2,29	0,421	0,071744	12,7	2,46

Примечание. Пробы с 25 станций. Сведения по большинству малочисленных видов опущены.

Таблица 4

## Сравнение средних биомасс зоопланктона, полученных разными способами

Вид	$\bar{B}_i = \frac{\sum B_i}{n} \pm m$ I*	$\bar{B}_s = \frac{\sum B_i h_i}{\sum h_i}$ I	$\bar{B}_s = \frac{\sum B_i}{n}$ II
-----	--	--	--

## Оз. Чебакуль — июнь 1979 г.

<i>A. salinus</i> . . . . .	1166 ± 177	894 ± 122	887 ± 129
<i>M. brachiata</i> . . . . .	298 ± 83	160 ± 40	126 ± 22
Весь зоопланктон . . . . .	1692 ± 231	1284 ± 163	1168 ± 75

## Оз. Чебакуль — июль — август 1979 г.

<i>A. salinus</i> . . . . .	1285 ± 138	1095 ± 226	837 ± 119
<i>M. brachiata</i> . . . . .	586 ± 122	424 ± 150	444 ± 97
<i>D. brachyurum</i> . . . . .	136 ± 22	137 ± 35	132 ± 21
Весь зоопланктон . . . . .	2111 ± 163	1766 ± 261	1626 ± 171

## Оз. Каракульмяк — июнь 1979 г.

<i>A. bacillifer</i> . . . . .	5446 ± 933	4053 ± 418	3143 ± 505
<i>D. magna</i> . . . . .	2595 ± 483	2701 ± 540	3265 ± 588
<i>D. pulex</i> . . . . .	1168 ± 382	1125 ± 454	1464 ± 658
Весь зоопланктон . . . . .	9035 ± 931	8121 ± 690	8166 ± 1077

\* I—II — место взятия проб: I — со всего озера; II — с центральной части озера.

В озерах Чебакуль и Таватуй средняя масса зоопланктона в прибрежной зоне была в 3—4 раза выше, чем в центре, но в оз. Каракульмяк этого не наблюдалось. Сравнение эмпирических распределений биомасс, построенных по пробам, взятым со всего озера или только с центральной части, показали, что распределения с центра двусторонне усечены (у зоопланктона и малочисленных видов зообентоса сильнее справа, у доминирующих форм зообентоса — слева). Распределения биомасс со всего озера были без вершины, с положительной асимметрией, с  $\bar{x} \approx \sigma$  или, у малочисленных видов зообентоса, с  $\bar{x} < \sigma$ . У распределений биомасс с центра озер асимметрия уменьшалась, часто появлялась вершина, уменьшалась дисперсия. Исключение составляли науплии и коловратки, распределения биомасс которых менялось слабо.

**Интерпретация эмпирических распределений.** Параметры эмпирических распределений биомасс (табл. 1—3) таковы, что их следует считать относящимися к гамма-распределениям с плотностью вероятности

$$f(x) = \frac{\beta^\alpha}{\Gamma(\alpha)} (x - \mu)^{\alpha-1} \cdot e^{-\beta(x-\mu)}, \quad (1)$$

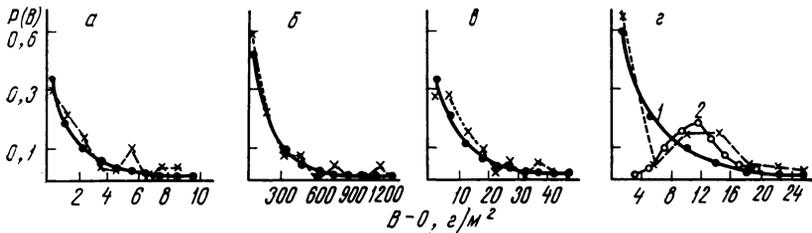
где  $\mu \geq 0$  (следует принимать равным  $B_{\min}$ ),  $\alpha = \frac{(\bar{x} - \mu)^2}{\sigma^2}$ ,  $\beta = \frac{\bar{x} - \mu}{\sigma^2}$ ,  $\Gamma(\alpha)$  — значение гамма-функции при определенной величине  $\alpha$  (таблицы [9] можно также вычислить, зная, что для целочисленных значений  $\Gamma(\alpha) = \alpha!$ , а для дробей найти, используя  $\Gamma(z+1) = z\Gamma(z)$  и  $\Gamma\left(\frac{1}{2}\right) = \sqrt{\pi}$ ).

При  $\alpha = 1$ , т. е. при  $\bar{x} - \mu = \sigma$  плотность вероятности гамма-распределения

$$f(x) = \beta e^{-\beta(x-\mu)} \quad (2)$$

и тогда оно называется экспоненциальным (или показательным). Теоретические распределения вычисляются по уравнениям (1) и (2) после замены  $x - \mu = B_i - B_{\min} = y$ , причем в правую часть уравнений вводится множитель  $\lambda$ , равный величине интервала при группировке данных. Из пояснений к (1) следует, что  $\beta = \frac{\alpha}{x - \mu}$  и в экспоненциальном распределении  $\beta = \frac{1}{x - \mu} = \frac{1}{\sigma}$ . На-

помним также, что  $\frac{\sum x_i - \mu}{n} = \frac{\sum x_i}{n} - \mu = \bar{x} - \mu$ , а дисперсия при этом не меняется. Примеры расчетов теоретических распределений приводятся в работе Г. В. Суходольского [9]. Соответствие теоретического и эмпирического распределений проверяется по  $\chi^2$ , причем классы с числом наблюдений менее 3—5 объединяются



Примеры сопоставления эмпирических (пунктир) и теоретических (сплошная линия) распределений биомасс животных. Июнь 1979 г.

а — оз. Каракульмяк, *D. magna*,  $\alpha=1,14 \approx 1$ ; б — оз. Чебакуль, *M. brachiata*,  $\alpha=0,93 \approx 1$ ; в — оз. Каракульмяк, *Ch. plumosus*,  $\alpha=1,12 \approx 1$ ; г — Чебакуль, *P. ferrugineus*: 1 — все пробы ( $\alpha=0,72 \approx 1$ ), 2 — пробы с илов ( $\alpha=5,94 \approx 6$ ).

(более точным будет при объединении малочисленных классов пользоваться рекомендациями [2]).

Оценку значений интеграла вероятностей для гамма-распределения можно записать, как

$$P(a \leq y \leq b) = \sum_{a-0,5\lambda}^{a+0,5\lambda} p(y) - 0,5[p(a) - p(b)], \quad (3)$$

где  $a, b$  — середины интервалов  $\lambda$ ,  $p(a)$  и  $p(b)$  — вероятность  $y$  на указанных интервалах. Интеграл вероятностей экспоненциального распределения

$$P(a \leq y \leq b) = e^{-\beta(a)} - e^{-\beta(b)}. \quad (4)$$

Выражения (3) и (4) можно использовать для расчета площадей, на которых биомасса животного имеет определенное значение. Такой расчет рекомендуется выполнять для вычисления площадей кормовых участков рыб [5]; там же [5] с оговоркой дается способ расчета, аналогичный рекомендуемому, но основанный на ошибочной предпосылке о нормальном распределении биомасс. Примеры сопоставления эмпирических и теоретических распределений приведены на рисунке, где изображен самый сложный из встреченных нами случаев. Распределение биомассы *P. ferrugineus* состояло из суммы экспоненциального распределения (для биомасс с песчаных грунтов) и гамма-распределения с  $\alpha=6$  (для биомасс с илов). И в этом случае суммарное распределение довольно удачно аппроксимируется экспоненциальным. Если рассчитано теоретическое распределение с шагом  $\lambda$ , то можно построить график и прямо с него снимать площади с интересующей биомассой.

В каких случаях распределения следует считать экспоненциальными? Учитываем, что и  $\bar{x}$ , и  $\sigma$  — величины выборочные. При  $n=25-40$  доверительные интервалы  $\Delta\sigma=0,7\sigma-1,3\sigma$ , поэтому доверительный интервал средней арифметической их накрывает. Следовательно, при резко выраженной положительной

асимметрии эмпирических распределений, их без большой ошибки можно считать экспоненциальными при  $2 \geq \alpha \geq 0,16$ .

**Средние дисперсии и лимиты распределений.** В изученных случаях надо заботиться об увеличении точности средней арифметической; оценить дисперсию можно, считая ее равной  $(\bar{B} - B_{\min})^2$ . Эта оценка варибельности ( $cv = 100\%$ ) несколько пессимистична для доминирующих видов, у которых дисперсия биомасс в отдельных случаях может оказаться ниже на 25% (или немного больше).

Средние арифметические биомассы зоопланктона, о которых речь шла выше, рассчитаны по обычно применяемой формуле

$$\bar{B}_1 = \frac{\sum B_i}{n}, \text{ где } B_i \text{ — биомасса в } i\text{-й пробе. Правильнее, однако,}$$

среднюю биомассу в водоеме рассчитывать как  $\bar{B}_2 = \frac{\sum \bar{B}_k V_k}{\sum V_k}$ , где

$\bar{B}_k$  — средняя масса зоопланктона под акваториями с глубиной  $k$  метров и объемом столба воды  $V_k$  м<sup>3</sup>. Если сетка станций хорошо отображает распределение глубин в водоеме, то  $\bar{B}_2$  по величине

должна совпасть с  $\bar{B}_3 = \frac{\sum B_i h_i}{\sum h_i}$ , где  $h_i$  — глубина  $i$ -й станции.

Заметим, что для оценки кормовых площадей рыб необходима оценка  $\bar{B}_1$ , а для вычисления продукции зоопланктона — оценка  $\bar{B}_2 = \bar{B}_3$ . Оценка  $\bar{B}_3$  может быть получена путем усреднения пробы, и в связи с этим представляет интерес сравнение  $\bar{B}_1$  и  $\bar{B}_3$ .

Разместим на водоеме в регулярном порядке возможно большее число станций, на которых возьмем пробы обловом всего столба воды, сольем пробы в один сосуд, замерим объем  $V_1$  сливной пробы (или доведем до постоянного объема), из нее после тщательного перемешивания отберем часть (усредненную пробу) объемом  $V_2$  и затем обработаем, как указано в «Методических рекомендациях...» [6].

Биомассу животных, очевидно, следует рассчитывать по формуле  $\bar{B}_4 = \frac{V_1 B}{V_2 \pi R^2 \sum h_i}$ , где  $B$  — биомасса животных в объеме  $V_2$ ,

$R$  — диаметр входного отверстия планктонной сети,  $h_i$  — глубины обловленных слоев воды,  $n$  — число станций.  $\bar{B}_4 = \bar{B}_3$ , так как  $\frac{V_1 B}{V_2 \pi R^2} = \sum b_i h_i$ . Сумма  $h_i$  — величина постоянная, варьирует  $B_i h_i$ , г/м<sup>2</sup>, тогда как в примерах варьировала биомасса  $B_i$ , г/м<sup>3</sup>.

В сравнительно глубоких водоемах концентрация зоопланктона в прибрежных участках обычно выше, чем в центральных, поэтому  $B_i h_i$  должна варьировать меньше чем  $B_i$ , но, как мы

Таблица 5

Некоторые характеристики распределения зоопланктона и его составляющих в озерах Таватуй (1972 г.), Чебакуль и Каракульмяк (1979 г.)

Озера, компоненты зоопланктона	$V_{\max} - V_{\min} / \bar{V}$		$V_{\max} - V_{\min} / \sigma$		$V_{\max} / \bar{V}$		$V_{\min} / \bar{V}$		n
	$\bar{x} \pm m$	$\sigma^2 / cv$	$\Delta \bar{x} \pm m$	$\sigma^2 / cv$	$\Delta \bar{x} \pm m$	$\sigma^2 / cv$	$\bar{x} \pm m$	$\sigma^2 / cv$	
Таватуй									
Отдельные виды »	3,56 ± 0,26	1,86	3,04 ± 0,1	0,52	3,6 ± 0,25	3,05	0,1 ± 0,02	0,019	50
	3,04 ÷ 4,08	52,1	2,84 ÷ 3,24	24	3,11 ÷ 4,09	48,5	0,06 ÷ 0,14	138	
Весь зоопланктон »	2,03 ± 0,31	1,05	3,4 ± 0,06	0,42	2,33 ± 0,28	0,86	0,29 ± 0,05	0,03	11
	1,35 ÷ 2,71	50,3	3,27 ÷ 3,53	6	1,71 ÷ 2,95	39,7	0,18 ÷ 0,4	59,3	
Чебакуль									
Отдельные виды »	4,39 ± 0,72	5,7	4,67 ± 0,27	0,77	4,46 ± 0,71	2,35	0,08 ± 0,04	0,015	11
	2,81 ÷ 5,97	54,4	4,09 ÷ 5,25	18,8	2,76 ÷ 6,16	52,6	0 ÷ 0,16	162,3	
Весь зоопланктон	1,67 ÷ 4,24	—	3,31 ÷ 4,90	—	2,04 ÷ 4,45	—	0,21 ÷ 0,37	—	2
Каракульмяк									
Отдельные виды »	3,93 ± 0,77	4,12	4,28 ± 0,3	0,65	3,92 ± 0,77	4,12	0,1 ± 0,05	0,017	7
	2,08 ÷ 5,78	51,7	3,56 ÷ 5,0	18,8	2,07 ÷ 5,77	51,8	0 ÷ 0,22	131	
Весь зоопланктон	2,14	—	4,13	—	2,49	—	0,35	—	1

видели на примере оз. Каракульмяк, это положение нельзя считать универсальным, поэтому при получении усредненной пробы дисперсию ради осторожности следует продолжать считать равной квадрату средней арифметической.

Сравнение трех средних арифметических приводится в табл. 4. Как и следовало ожидать,  $\bar{B}_1$  является часто оценкой средней биомассы животных, довольно сильно смещенной в сторону увеличения; такая же средняя, вычисленная для центральной части, несколько смещается в сторону уменьшения.

В табл. 5 приводятся некоторые нормированные параметры эмпирических распределений планктонных животных и характеристики варьирования параметров. С удовлетворительной точностью можно считать, что размах эмпирических распределений несколько более чем в четыре раза превышает среднюю арифметическую; минимальная биомасса составляет 0,1 средней, а максимальная — около 0,4.

Таким образом, для получения средней биомассы планктонных животных можно брать усредненную пробу. Дисперсию следует принимать равной квадрату  $0,9\bar{B}$ , а ошибку —  $\frac{0,9\bar{B}}{\sqrt{n}}$ , где  $n$  — число станций. При расчете площадей, под которыми биомасса зоопланктона или его составляющих имеет определенную величину, надо пользоваться выражением (4), где  $\beta = \frac{1}{0,9\bar{B}}$ . Этот метод может быть применен и к данным, полученным ранее (пробы с нескольких станций в центральной части озера).

При изучении донных животных затруднения возникают при отборе проб из-за трудоемкости разборки, но получить точную оценку средней численности (биомассы) и в этом случае можно только путем увеличения числа станций, а единственный путь сокращения времени, затрачиваемого на разборку проб — уменьшение площади захвата дночерпателей. Учитывая размеры донных животных внутренних водоемов, можно считать, что площадь захвата дночерпателей должна быть близкой к  $1/200$  м<sup>2</sup>, что позволяет увеличить число станций в 5 раз. Дночерпатели с уменьшенной площадью захвата уже испытаны [8].

Для получения точных средних биомасс донных животных может быть применен метод «типической выборки». Пусть генеральная совокупность разбита на непересекающиеся группы («типы» или «страты»), более однородные по составу, чем генеральная совокупность. Для донных животных стратами могут быть совокупности биомасс в однородных биотопах, суммарная биомасса в которых —  $B_b$ . Вся выборка будет иметь дисперсию

$$D(B) = \frac{\bar{\sigma}_{\text{вгр}}^2}{n} + \frac{\bar{\sigma}_{\text{мгр}}^2}{n},$$

где  $\bar{\sigma}_{\text{вгр}}^2$  — средняя внутригрупповая,  $\bar{\sigma}_{\text{мгр}}^2$  — межгрупповая дисперсии. Можно показать, что при хорошем подборе страт  $D(B) = \frac{\bar{\sigma}_{\text{вгр}}^2}{n}$ , так как разброс групповых средних элиминируется [11].

Наиболее точной будет типическая выборка, в которой числа станций на биотопе ( $n_b$ ) будут пропорциональны групповым дисперсиям  $n_b = \frac{B_b \sigma_b^2}{\sum B_b \sigma_b^2}$ , для чего необходимо хотя ориентировочно

знать групповые дисперсии  $\sigma_b^2$  (в случае экспоненциального распределения — соотношения средних биомасс на разных биотопах).

При сравнении уровня развития зооценозов и их составляющих из-за асимметрии эмпирических распределений рекомендуют нормализовать выборку, для чего  $B_i$  преобразуют в  $\lg B_i$ ,  $\sqrt{B_i}$  и  $\sqrt[4]{B_i}$  и т. д. ([10]; там же список литературы). Изученные нами распределения хорошо нормализуются при преобразовании  $\sqrt[3]{B_i}$ . Разумеется, сравниваемые выборки должны быть преобразованы одним и тем же способом, и не следует забывать, что сравниваются отнюдь не биомассы, а иные показатели, имеющие совсем другое распределение. Нельзя ли применять в изученных случаях параметрические критерии без преобразования данных? Ясно, что критерий  $\chi^2$  может применяться без оговорок. Б. Л. Ван дер Варден (1960) показал, что критерий  $F$  можно применять даже в том случае, когда результаты наблюдений не подчиняются нормальному распределению. Так как критерий  $F$  при двух классах совпадает с двусторонним критерием  $t$ , то уже при  $n_1$  и  $n_2 \geq 4-5$  двусторонний критерий  $t$  можно применять для сравнения показателей, имеющих распределения, отличающиеся от нормального. Очевидно, что при этом мощность критериев будет несколько сниженной.

**О коэффициентах агрегированности.** Животные размещаются в водоеме неравномерно, образуя скопления (агрегации) разного размера. Самые маленькие скопления можно назвать агрегациями первого порядка, скопления этих агрегаций — агрегациями второго порядка и т. д. Очевидно, изучение агрегаций разного порядка должно производиться орудиями лова разного размера. Наличие агрегированности обуславливает асимметричность статистических распределений и увеличивает дисперсию.

Изучение агрегаций вряд ли имеет особое самостоятельное значение, но играет важную роль при изучении взаимодействия популяций. В. С. Ивлев [4] показал, что существуют строгие зависимости между агрегированностью кормовых животных и интенсивностью питания ими рыб. Имеются минимальные концентрации кормовых организмов, при которых питающееся животное начинает полностью удовлетворять пищевые потребности

сти. Г. Л. Мельничук [5] при расчетах, связанных с изучением питания рыб, их плотностей посадок предлагает учитывать продукцию кормовых животных только на участках с определенной плотностью животных. При использовании выражений (3) — (4) мы как раз и рассчитываем объемы или площади, на которых животные имеют заданную концентрацию (биомассу).

Степень агрегатности можно измерять, сравнивая среднюю биомассу и дисперсию (или среднее квадратичное отклонение). В. С. Ивлев в качестве коэффициента агрегатности применял  $\sigma$ , т. е. предполагал, что биомасса животных распределена нормально (заметим, что и в этом случае следует применять нормированные показатели, например, коэффициент вариации). В специально организованных аквариальных экспериментах В. С. Ивлева это не привело к ошибочным выводам, но при работе на водоемах следует пользоваться коэффициентами агрегатности, соответствующими классу наблюдаемых распределений, они приводятся в работе Ю. Э. Романовского [7]. В разобранных нами случаях можно использовать  $\sigma^2/\bar{x}^2$ . Расчет посадок рыб, использующих бентос, следует проводить так, как предлагает Г. Л. Мельничук [5]: исходя из продукции и биомассы бентоса на кормовых участках, но при расчетах для рыб-планктофагов при посадке в небольшие озера следует учитывать всю продукцию зоопланктона (а не только на тех участках, где рыбы кормятся).

**Заключение.** Для аппроксимации эмпирических распределений численности (биомасс) водных животных использовались и другие распределения [1, 4, 5, 7], из которых особенно популярны биномиальное, отрицательное биномиальное, пуассоновское, логарифмически нормальное. Описание и приемы работы с ними приводятся в [3, 9, 11]. Чтобы сохранить единство подхода, мы рекомендуем пользоваться только гамма-распределениями; нужна, однако, проверка этой рекомендации на большем материале, чем тот, которым мы располагаем. В ходе этой проверки следует учитывать, что дискретные распределения, включающие факториалы, можно обратить в непрерывные, заменив факториалы гамма-функцией. Например, плотность вероятности биномиального распределения после замены

$$P_{m \leq n}^{nm} = \frac{\Gamma(n+1)}{\Gamma(m+1) \cdot \Gamma(n-m+1)} \cdot p^m (1-p)^{n-m}$$

и отрицательного биномиального

$$P(x) = \frac{\Gamma(k+x)}{\Gamma(x+1) \cdot \Gamma(k)} \cdot \left(1 - \frac{\bar{x}}{k}\right)^{-k} \cdot \left(\frac{\bar{x}}{x+k}\right)^x,$$

где  $k = \frac{\bar{x}^2}{\sigma^2 - \bar{x}}$  (заметим, что  $1/k$  можно применять в качестве коэффициента агрегированности).

Изучение размещения водных животных имеет важное теоретическое и прикладное значение. Из-за трудоемкости исследований мало эмпирических данных, а имеющиеся — разбросаны по разным источникам и приводятся в форме, неудобной для статистической интерпретации. Очевидно, что работы по изучению размещения водных животных должны быть усилены.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Баканов А. И. О репрезентивности данных по кормовой базе рыб-бентофагов.— *Вопр. ихтиологии*, 1979, т. 10, вып. 6, с. 1133—1136.
2. Ван дер Варден Б. Л. Математическая статистика. М.: ИЛ, 1960. 434 с.
3. Василевич В. И. Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука, 1969. 232 с.
4. Ивлев В. С. Экспериментальная экология питания рыб. Киев: Наукова думка, 1977. 232 с.
5. Мельничук Г. Л. Методические рекомендации по применению современных методов изучения питания рыб и расчета рыбной продукции по кормовой базе в естественных водоемах. Л.: ГосНИОРХ, 1981. 23 с.
6. Методические рекомендации по сбору и обработке материала при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция/Под ред. Г. Г. Винберга и Г. М. Лаврентьева. Л.: ГосНИОРХ, 1982. 33 с.
7. Романовский Ю. Э. О зависимости выборочной дисперсии от размера проб и пространственного размещения организмов.— *Ж. общей биол.*, 1979, т. 40, № 1, с. 73—76.
8. Салазкин А. А. Обзор и анализ приборов, применяемых при исследовании бентоса.— *Тез. докл. к совещанию по методике гидробиол. иссл. в целях рыбохозяйств, освоения водоемов*. Л.: ГосНИОРХ, 1967, с. 30—34.
9. Суходольский Г. В. Основы математической статистики для психологов. Л.: Изд-во ЛГУ, 1972. 429 с.
10. Терещенко В. Г., Сметанин М. М., Баканов А. И. Методы оценки погрешностей в экологических исследованиях.— *Труды Ин-та биологии внутренних вод АН СССР*. Рыбинск, 1982, вып. 49 (52), с. 9—23.
11. Четыркин Е. М., Калихман И. Л. Вероятность и статистика. М.: Финансы и статистика, 1982. 319 с.

Л. В. ПОЛИЩУК

### МЕТОДЫ ОЦЕНКИ ПРОДУКЦИИ ВОДНЫХ ЖИВОТНЫХ

Трудности, которые встречаются при изучении продукционного процесса в природных популяциях водных животных, в немалой степени порождены множеством внешне не связанных или слабо связанных между собой методов оценки продукции [13]. Преодоление этих трудностей, по нашему мнению, невозможно без построения достаточно полной теории оценки продукции. Цель настоящей работы — построение формализованной теории вывода формул для расчета продукции.

Ясное понимание термина «продукция» восходит к А. Тинеману [26] и развито Г.Г. Винбергом [2,3] и В. Е. Заикой [7]. Вслед за последним автором продукцию можно определить как количество биомассы, образованной популяцией за определенное время. Во избежание путаницы сразу отметим, что продукция не есть прирост биомассы, поскольку последний в замкнутой популяции равен разности между количеством образованной (продукцией) и количеством элиминированной биомассы. Прирост биомассы или, точнее, изменение биомассы, может быть как положительным, так и отрицательным, тогда как продукция считается всегда положительной.

Поскольку процесс образования биомассы выражается в увеличении массы отдельных индивидов, то продукция за определенное время представляет собой совокупность весовых приростов всех индивидов, существовавших на протяжении этого времени, на всех стадиях онтогенеза, включая эмбриональную. При этом, если особь входила в состав популяции лишь на протяжении части интервала времени, за который оценивается продукция (например, родилась на протяжении этого интервала и погибла, не дожив до его конца), то прирост следует брать только за то время, в течение которого она действительно существовала — в данном примере от момента рождения до момента гибели.

На языке математических символов указанное словесное определение можно записать в виде хорошо известного уравнения Бойсен-Йенсена [21], которое, таким образом, представля-

ет формализованное определение продукции замкнутой популяции

$$P = B_t - B_0 + B_e,$$

где  $P$  — продукция популяции за интервал времени  $(0, t)$ ;  $B_0$  и  $B_t$  — биомасса популяции в начале и конце интервала;  $B_e$  — биомасса особей, элиминированных на протяжении интервала.

Наряду с продукцией важнейшими характеристиками продукционного процесса являются скорость и удельная скорость продуцирования. В отличие от продукции как интервальной характеристики продукционного процесса скорость продуцирования, или скорость продукции [7, 8], представляет мгновенную (точечную) его характеристику, т. е. производную продукции по времени. Можно сказать, что скорость продуцирования равна продукции за малую единицу времени. Удельная скорость продуцирования, или удельная продукция [7], есть отношение скорости продуцирования к биомассе популяции. В дальнейшем мы будем оперировать также удельной рождаемостью и смертностью — количеством особей, родившихся или, соответственно, погибших за единицу времени в расчете на одну особь.

Из уравнения Бойсен-Йенсена можно вывести общее уравнение связи между удельной продукцией  $c$  и удельной рождаемостью  $b$ : где  $\bar{w}$  — средний вес,  $q_{\bar{w}}$  — удельная скорость изменения среднего веса составляющих популяцию особей,  $\bar{w}_e$  — средний вес элиминированных (погибших) особей,  $d$  — удельная смертность.

В популяциях бактерий, простейших, мелких колоний и других мелких организмов, индивидуальным приростом которых на протяжении жизни можно пренебречь, средний вес особей остается неизменным ( $q_{\bar{w}} = 0$ ) и элиминация безвыборочная ( $\bar{w} = \bar{w}_e$ ), так что удельная продукция равна удельной рождаемости, а продукция за некоторый интервал времени — произведению удельной рождаемости на среднюю биомассу популяции и на длительность этого интервала:

$$P = b \cdot \bar{B} \cdot t. \quad (1)$$

Среднюю биомассу популяций на интервале времени  $(0, t)$ , за который оценивается продукция, находят в рамках той или иной модели изменения биомассы. Так, если реальное изменение биомассы аппроксимируется линейной функцией, то  $\bar{B} = \frac{B_0 + B_t}{2}$ , если же изменение аппроксимируется экспоненциальной функцией, то  $\bar{B} = \frac{B_t - B_0}{\ln B_t - \ln B_0}$ . При этом, конечно, предполагается,

что интервал времени, за который оценивается продукция, не слишком велик; в противном случае истинная средняя биомасса может значительно отличаться от ее оценки тем или иным способом. С точки зрения внутренней непротиворечивости теории

аппроксимации оценка вторым способом предпочтительнее. В рамках формулы (1) удельная рождаемость и равная ей удельная продукция предполагаются постоянными на интервале времени  $(0, t)$ , постоянство же удельных характеристик — отличительная черта экспоненциальной аппроксимации.

Удельную рождаемость, входящую в формулу (1), следует оценивать по формуле Палохеймо [23], основанной на экспоненциальной модели изменения численности:

$$b = \frac{1}{D} \cdot \ln \left( 1 + \frac{E_0}{N_0} \right), \quad (2)$$

где  $N_0$  и  $E_0$  — соответственно численность особей и яиц в начале временного интервала,  $D$  — продолжительность развития яиц от откладки для вылупления из них особей. Эта формула дает более точную оценку рождаемости, чем другие известные методы оценки этого показателя [15]. Применение формулы Палохеймо к популяциям коловраток не встречает больших затруднений. Возможность ее приложения к бактериям и простейшим рассмотрена в специальной работе [18].

В ряде работ, преимущественно американских авторов [27, 22], формула (1) применяется и для расчета продукции ветвистоусых ракообразных. Однако для крупных многоклеточных животных удельная продукция заведомо не равна удельной рождаемости, поэтому расчет по формуле (1) может дать лишь грубо ориентировочную оценку продукции.

Фундаментальным понятием теории оценки продукции является понятие когорты. Когорта, или, пользуясь выражением М. Ю. Бекман и В. В. Меншуткина [1], «популяция простейшей структуры», представляет собой совокупность одновременно родившихся особей одного вида, обитающих в сходных условиях среды. Очевидно, когорта — совокупность особей одного возраста, а популяция в каждый момент времени представлена множеством разновозрастных когорт.

Между процессом продуцирования когорты и всей популяции существует прочная связь, что позволяет рассматривать когорту как элементарную единицу продукционного процесса. Скорость продуцирования когорты равна произведению ее численности на скорость весового роста составляющих ее особей, а скорость продуцирования популяции — сумме скоростей продуцирования входящих в ее состав когорт, продукция за интервал времени равна сумме скоростей продуцирования в отдельные моменты времени. Математически продукция популяции выражается двойным интегралом от скорости продуцирования когорт [17, 25]:

$$P = \int_0^t \int_{x_1}^{x_2} n(x, \tau) \frac{dW}{dx} dx d\tau, \quad (3)$$

где  $n(x, \tau)$  — численность когорты возраста  $x$  в момент времени  $\tau$ ;  $\frac{dW}{dx}$  — скорость весового роста особей возраста  $x$ ;  $x_1$  и  $x_2$  — начальный и конечный возраст особей в популяции. При этом предполагается, что скорость весового роста особей зависит только от их возраста и не зависит от времени, т. е. кривые весового роста особей разных когорт идентичны.

Последнее выражение является исходным пунктом вывода расчетных формул, пригодных для оценки продукции природных популяций. В частности, при определенных допущениях о характере весового роста особей и изменении численности или биомассы популяции из него могут быть получены формулы:

$$P = K \cdot N_0 \cdot t \quad [21, 7], \quad (4)$$

$$P = q \cdot B_0 \cdot t, \quad (5)$$

$$P = K \cdot \frac{N_0 + N_t}{2} \cdot t \quad [15, 17], \quad (6)$$

$$P = q \cdot \frac{B_0 + B_t}{2} \cdot t \quad [14, 16], \quad (7)$$

$$P = K \cdot \frac{N_t - N_0}{\ln N_t - \ln N_0} \cdot t, \quad (8)$$

$$P = q \cdot \frac{B_t - B_0}{\ln B_t - \ln B_0} \cdot t \quad [38], \quad (9)$$

где  $K$  и  $q$  — соответственно скорость и удельная скорость весового роста особей,  $N_0$  и  $N_t$  — численность популяции, возрастной группы или поколения в начальный и конечный моменты, времени,  $B_0$  и  $B_t$  — биомасса популяции, возрастной группы или поколения,  $t$  — длительность интервала времени, за который оценивается продукция.

Численность или биомасса как функция времени в формулах (4) и (5) — постоянная, (6) и (7) — линейная, (8) и (9) — экспоненциальная. Вес особи как функция возраста в формулах (4), (6) и (8) — линейная, (5), (7) и (9) — экспоненциальная.

Пять из шести полученных формул хорошо известны в литературе (мы затрудняемся назвать работу, в которой впервые использована формула (5)). Формула (8), по-видимому, предлагается впервые<sup>1</sup>.

Первая попытка математически строгого обоснования методов расчета продукции была предпринята в статье В. С. Тена и

<sup>1</sup> Для оценки возможных величин погрешностей, зависящих от выбранного способа расчета, полезно обратить внимание на то, что от формул (6) и (7) формулы (8) и (9) отличаются только тем, что средние  $N$  или  $B$  рассчитаны как средние для показательной (экспоненциальной) функции  $y = (y_t - y_0) / \ln(y_t - y_0)$ , а не как средние арифметические, подобно формулам (6) и (7). Эти два способа расчета средних приводят к заметно различающимся

В. Е. Зайки [20]. К сожалению, эта работа практически выпала из поля зрения исследователей, возможно, вследствие излишней перегруженности математической символикой.

Для более точной оценки продукции популяцию разбивают на несколько возрастных групп. Смысл этой процедуры состоит в разбивке кривой весового роста на ряд соответствующих этим группам участков, каждый из которых можно аппроксимировать линейной или экспоненциальной функциями с большей точностью, чем всю кривую. Продукцию отдельных возрастных групп рассчитывают по формулам (4—9), продукцию популяции — как сумму продукций возрастных групп.

Особым образом оценивают продукцию наиболее ранней стадии развития животного, которая соответствует начальному периоду его роста и развивается внутри материнского организма. У живородящих форм, яйца которых бедны желтком, эта стадия представляет собой период эмбрионального развития, заканчивающийся рождением особи, у яйцекладущих — период накопления в яйцеклетке желтка (вителлогенез), заканчивающийся откладкой яйца. Продукцию (ее называют генеративной) эмбрионов или накапливающих желток яиц находят по «выходу» — как массу новорожденных особей или массу отложенных яиц. В популяциях яйцекладущих животных для оценки массы яиц, отложенных за интервал времени  $(0, t)$ , может быть рекомендована формула [17, 25], основанная на тех же предпосылках, что и формула Палохеймо:

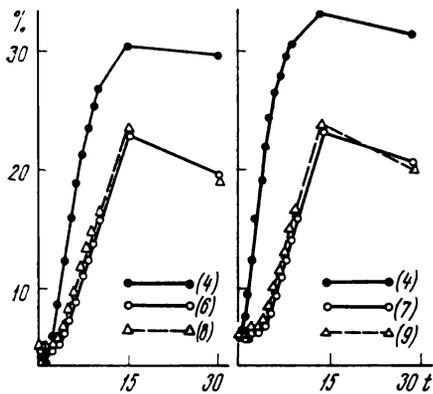
$$P_{gen} = W_0 \cdot b \cdot \left(1 + \frac{E_0}{N_0}\right) \cdot \frac{N_t - N_0}{\ln N_t - \ln N_0} \cdot t, \quad (10)$$

где  $W_0$  — начальный (в момент откладки) вес яйца,  $b$  — удельная рождаемость — оценивается по формуле Палохеймо,  $E_0$  и  $N_0$  имеют смысл, что и в (2),  $N_t$  — численность особей в конце интервала времени.

Если погибшие на эмбриональной стадии или стадии накопления желтка индивиды резорбируются материнским организ-

результатам только в случае, когда  $N_t$  сильно отличается от  $N_0$  или  $B_t$  от  $B_0$ . Как легко убедиться, даже когда конечные величины на 20 % больше начальных, т. е. когда  $N_t/N_0$  или  $B_t/B_0$  равны 1,20 средняя величина, рассчитанная по формуле для экспоненциальной функции, всего на 0,3 % меньше средней арифметической. Различие превышает 1 % только при отношениях  $N_t/N_0$  или  $B_t/B_0$  больших 1,42. Напомним, что, например, при определении суточной продукции зоопланктона обычно встречаются приросты значительно меньшие 42 %. Когда к моменту отбора пробы известны только величины  $N$  и  $B$ , применяются формулы (4) и (5). Расчет продукции становится возможным, так как эти величины принимают в качестве средних за сутки, например, как средние за время от 0 ч до 24 ч, когда проба взята в 12 ч. Очевидно, что возможное отличие от истинной средней определяется скоростью прироста и убыли за сутки. В обычных условиях оно не может быть большим и практически формула (4) оказывается идентичной формуле (5), а формула (5) — формуле (7), поскольку они применяются для расчета продукции за достаточно малое время.

(Примечание отв. редактора Г. Г. Винберга).



Ошибка оценки продукции по формулам (4—9) в зависимости от длительности интервала времени, за который оценивается продукция.

ринского организма, то масса новорожденных особей занижает истинную продукцию соответствующей стадии на величину массы абортированных эмбрионов. В последнем случае несмещенная оценка продукции этой стадии, как и всех последующих могла бы быть получена по формулам (4—9), однако возможности их применения ограничены тем, что численность и биомасса этой стадии обычно неизвестны.

Сумма генеративной продукции и общей продукции всех последующих стадий (ее называют соматической) представляет полную продукцию популяции.

До сих пор речь шла об оценке продукции в популяциях с постоянным пополнением, т. е. с несинхронизированным размножением отдельных особей. Формулы (4—9) пригодны и для оценки продукции в популяциях с синхронизированным размножением, представленных совокупностью неперекрывающихся поколений (генераций). В этом случае, однако, массу готовых к откладке яиц включают в прирост материнских особей, так что генеративная продукция оказывается включенной в продукцию размножающихся стадий.

При наличии ряда формул для оценки определенного показателя, в данном случае соматической продукции, перед исследователем всегда встает проблема выбора формулы дающей наиболее точную оценку этого показателя в естественных условиях. Возможности теоретического анализа в решении этой проблемы ограничены. Решающее слово здесь принадлежит эксперименту, в частности, эксперименту на электронно-вычислительной машине, объектом которого является не реально существующая популяция, а математическая модель такой популяции<sup>2</sup>. Содержание и цель поставленных экспериментов — путем

<sup>2</sup> Впервые метод машинного эксперимента для решения вопроса о выборе формулы для оценки продукции применили А. Н. Голиков и В. В. Меншуткин [6]. К сожалению, эти авторы сравнивали между собой формулы, одна из которых, как показали дальнейшие исследования [4, 19], дает завышенную, а другая — заниженную оценку продукции.

сравнения точного значения продукции модельной популяции за тот или иной интервал времени и его оценки по имеющимся формулам выяснить, какая из формул дает более точную оценку продукции.

В рамках небольшой статьи нет возможности сколько-нибудь подробно описать способ построения машинной модели и методику постановки экспериментов; отчасти это сделано в другой работе [25]. Отметим лишь, что в построенной нами модели характер весового роста особей (нелинейный и неэкспоненциальный!) и тип изменения численности и биомассы популяции (также нелинейный и неэкспоненциальный) на протяжении сезона были сходными с таковыми в популяциях ветвистоусых ракообразных, населяющих озера умеренных широт.

Оказалось, что при оценке продукции за малый интервал времени ( $\leq 1-2$  суток) ошибки определения продукции по всем формулам примерно одинаковы, при большем же интервале нестационарные по численности и биомассе формулы (6) — (9) дают значительно более точную оценку продукции (см. рисунок). Таким образом, именно нестационарные формулы должны быть рекомендованы для оценки продукции.

Ошибки при определении этого показателя по четырем нестационарным формулам были примерно одинаковыми во всем диапазоне значений интервала оценки продукции. Дальнейший выбор между ними может быть продиктован точностью оценки исходных для расчета продукции величин (при оценке продукции модельной популяции оперировали точными значениями этих величин). В частности, в популяциях зоопланктона, численность которых оценивается непосредственно по результатам обработки проб, а биомасса — обычно косвенным путем, формулы (6) и (8), основанные на величине численности, будут, очевидно, давать более точную оценку продукции, чем формулы (7) и (9), основанные на величине биомассы.

Столь же бесспорный критерий выбора между формулами (6) и (8), по-видимому, отсутствует. Заметим, однако, что различия между этими формулами сводятся, по существу, к различиям между линейной и экспоненциальной моделями изменения численности, лежащими в их основе. Как известно, в рамках линейной модели постоянными предполагаются абсолютные показатели динамики численности, в частности, рождаемость и смертность, а в рамках экспоненциальной модели — аналогичные им относительные, или удельные, т. е. приходящиеся на одну особь, характеристики (удельная рождаемость и смертность). Биологическая интуиция подсказывает, что относительные характеристики реальных популяций более постоянны, чем соответствующие абсолютные, и это является одним из оснований для преимущественного использования формулы (8). Отчасти вывод о предпочтительном использовании формул, основанных на экспоненциальной модели изменения численно-

сти, подтверждается прямыми экспериментами [15]. Другое основание для выбора формулы (8) — чисто логическое. Поскольку рождаемость и продукцию на самой ранней стадии развития (генеративную) оценивают в рамках экспоненциальной модели изменения численности, постольку и продукцию на всех последующих стадиях (соматическую) следует оценивать в рамках той же модели.

На основе формул (8) и (10) для оценки полной продукции популяций яйцекладущих животных с постоянным пополнением может быть рекомендована следующая формула:

$$P = \sum_{i=1}^m \frac{\omega_{i+1} + \omega_i}{D_i} \cdot \frac{N_{t,i} - N_{0,i}}{\ln N_{t,i} - \ln N_{0,i}} \cdot t + \frac{\omega_1 - \omega_0}{D} \times \\ \times \frac{E_t - E_0}{\ln E_t - \ln E_0} \cdot t + \omega_0 \cdot b \cdot \left(1 + \frac{E_0}{N_0}\right) \cdot \frac{N_t - N_0}{\ln N_t - \ln N_0} \cdot t, \quad (11)$$

где  $N_{0,i}$  и  $N_{t,i}$  — соответственно начальная и конечная численность  $i$ -возрастной группы особей,  $N_0$  и  $N_t$  — начальная и конечная общая численность особей,  $E_0$  и  $E_t$  — начальная и конечная численность яиц,  $\omega_i$  — начальный вес особей  $i$ -й группы,  $\omega_{i+1}$  — конечный вес особей  $(i+1)$ -й группы,  $D_i$  — продолжительность развития особей  $i$ -й группы,  $\frac{(\omega_{i+1}) - \omega_i}{D_i} = K_i$  скорость весового роста особей  $i$ -й группы,  $\omega_1$  — вес новорожденной особи, равный конечному весу яйца,  $m$  — число возрастных групп особей; остальные обозначения, как в формулах (2) и (10). Первое слагаемое в правой части (точнее,  $m$  первых слагаемых) есть продукция особей, второе — продукция яиц, третье — продукция на стадии накопления желтка (генеративная продукция). Поскольку яйца обычно развиваются за счет собственных питательных веществ, их весовой прирост и продукцию можно считать равными нулю. В этом случае формула (11) сводится к ранее опубликованым [17, 25].

Кажется совершенно очевидным, что с увеличением интервала, за который оценивается продукция, ошибка оценки должна возрастать. Однако поставленные эксперименты внесли коррективы в это представление. Оказалось, что зависимость ошибки от длительности интервала оценки продукции следует S-образной кривой (см. рисунок): при увеличении интервала от 0,1 до нескольких суток ошибка остается практически постоянной (начальное плато на кривой ошибки) или, как при оценке продукции по формуле (4), убывает (!), при дальнейшем увеличении интервала резко возрастает, затем вновь стабилизируется. Начального плато не наблюдалось лишь при оценке продукции по стационарной формуле (5). На практике продукцию оценивают за интервал времени между последовательными

ми отборами проб. Этот интервал, обеспечивающий наивысшую точность оценки продукции при наименьших затратах труда на сбор и обработку материала, можно назвать оптимальным и рекомендовать для оценки продукции. Для ветвистоусых ракообразных, на которых была ориентирована наша машинная модель, такой интервал составляет, по-видимому, 3—4 суток.

Заметим, что интервал 3—4 суток численно равен продолжительности развития яиц ветвистоусых ракообразных при обычных летних температурах в водоемах умеренных широт, а последний является предпочтительным для оценки рождаемости и смертности [16].

Поскольку оценка генеративной продукции сводится, по существу, к оценке рождаемости, такой интервал может быть рекомендован для оценки генеративной, соматической и полной продукции популяций ветвистоусых ракообразных.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Бекман М. Ю., Меншуткин В. В. Анализ процесса продуцирования у популяций простейшей структуры.—Ж. общ. биологии, 1964, т. 25, № 3, с. 177—187.
2. Винберг Г. Г. Некоторые общие вопросы продуктивности озер.—Зоол. ж., 1936, т. 15, вып. 4, с. 587—603.
3. Винберг Г. Г. Глава 1. Введение.—В кн.: Методы определения продукции водных животных. Минск: Высшая школа, 1968, с. 9—19.
4. Винберг Г. Г. Соотношение между продукцией морских животных и «ростовой» и «поддерживающей» продукциями.—Океанология, 1976, т. 16, № 5, с. 854—867.
5. Винберг Г. Г., Печень Г. А., Шушкина Э. А. Продукция планктонных ракообразных в трех озерах разного типа.—Зоол. ж., 1965, т. 44, вып. 5, с. 676—687.
6. Голиков А. Н., Меншуткин В. В. Модельное исследование продукционного процесса популяции брюхоного моллюска *Ephera turrita* (A. Adams).—Докл. АН СССР, 1971, т. 197, № 4, с. 944—947.
7. Заика В. Е. Удельная продукция водных беспозвоночных. Киев: Наукова думка, 1972. 147 с.
8. Иванова М. Б., Умнов А. А. Способы определения продукции популяций водных животных.—В кн.: Общие основы изучения водных экосистем. Л.: Наука, 1979, с. 119—132.
9. Константинов А. С. Об оценке кормности водоемов на основе учета биомассы и темпа роста кормовых организмов для рыб.—В кн.: Всесоюзное совещание по вопросам рыбохозяйственного освоения водохранилищ. Ленинград, 1958, с. 47—48.
10. Константинов А. С. К методике определения продукции кормовых для рыб животных.—Докл. высшей школы. Биол. науки, 1960, № 4, с. 59—62.
11. Константинов А. С. О методах определения продукции популяций водных беспозвоночных.—В кн.: Биология и продуктивность водных организмов. Свердловск, 1970, с. 84—89.
12. Константинова Н. С. О темпе роста ветвистоусых рачков и определение их продукции.—Вопр. ихтиол., 1961, т. 1, вып. 2 (19), с. 363—367.
13. Методы определения продукции водных животных/Под ред. Г. Г. Винберга. Минск: Высшая школа, 1968. 245 с.
14. Петрович П. Г., Шушкина Э. А., Печень Г. А. Расчет продукции зоопланктона.—Докл. АН СССР, 1961, т. 139, № 5, с. 1235—1238.

15. Полищук Л. В. Сравнительная оценка различных методов определения рождаемости и смертности планктонных животных.— *Ж. общ. биол.*, 1980, т. 41, № 1, с. 125—137.
16. Полищук Л. В. «Отрицательная смертность» планктонных животных и отбор проб.— *Ж. общ. биол.*, 1982, т. 43, № 3, с. 411—418.
17. Полищук Л. В., Романовский Ю. Э. Теоретический подход к расчету продукции водных животных.— *Ж. общ. биол.*, 1980, т. 41, № 5, с. 645—654.
18. Романовский Ю. Э., Полищук Л. В. Связь параметров динамики и численности с продукционными характеристиками популяций мелких водных организмов.— В кн.: *Основы изучения пресноводных экосистем*. Л.: ЗИН АН СССР, 1981, с. 58—65.
19. Суханов В. В. О понятиях «ростовой» и «поддерживающей» продукции популяции.— *Биология моря*, 1978, № 5, с. 83—87.
20. Тен В. С., Заика В. Е. Основные параметры продукционного процесса в популяциях водных беспозвоночных.— В кн.: *Биология и распределение планктона южных морей*. М.: Наука, 1967, с. 164—179.
21. Boysen-Jensen P. Valuation of the Limfjord. I. Studies on the Fish-Food in the Limfjord 1909—1917, its quantity, variation and annual production.— *Rep. Danish Biol. St.*, 1919, vol. 26, p. 1—44.
22. Cummins K. W., Costa R. R., Rowe R. R., Moshiri G. A. Ecological energetics of a natural population of the predaceous zooplankter *Leptodora kindtii* Focke (Cladocera).— *Oikos*, 1969, vol. 20, N 2, p. 189—223.
23. Paloheimo J. E. Calculation of instantaneous birth rate.— *Limnol. and Oceanogr.*, 1974, vol. 19, N 4, p. 692—694.
24. Ricker W. E. Production and utilization of fish populations.— *Ecol. Monogr.*, 1946, vol. 16, N 4, p. 373—391.
25. Romanovsky Y. E., Polyschuk L. V. A theoretical approach to calculation of secondary production at the population level.— *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 1982, vol. 67, N 3, p. 341—359.
26. Thienemann A. Der Produktionsbegriff in der Biologie.— *Arch. Hydrobiol.*, 1931, Bd 22, N 4, S. 616—622.
27. Wright J. C. The population dynamics and production of *Daphnia* in Canyon Ferry Reservoir, Montana.— *Limnol. and Oceanogr.*, 1965, vol. 10, N 4, p. 583—590.

Г. П. РУДЕНКО

### **МЕТОДЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ИХТИОМАССЫ, ПРИРОСТА РЫБ И РЫБОПРОДУКЦИИ**

Существующие в настоящее время методы подсчета величин, характеризующих состояние промыслового стада рыбы, подразделяются на две группы: 1) методы прямого количественного подсчета величины стада, 2) методы подсчета относительных показателей величины запаса, косвенно характеризующие состояние его численности.

К первой группе можно отнести подсчет величины запасов по количеству выметанной икры, предложенный Гензенем и Апштейном, а также подсчет количества молоди, который пытался использовать Н. Л. Чугунов перед началом первой мировой войны. Прямой подсчет запасов рыбы применил и И. И. Месяцев.

Разбив условно Баренцево море на промысловые квадраты, он в 1929 г. наблюдал за средней величиной улова в них трески за час траления, а затем на основе этих данных подсчитывал количество тресковых рыб в промысловом квадрате. Аналогичный способ использовал В. Н. Майский [26, 27] для определения запасов хамсы и тюльки в Азовском море перед Великой Отечественной войной. К прямым способам подсчета можно отнести метод Гейнке. Он находил абсолютную численность камбалы с помощью коэффициента вылова, который определял по количественным соотношениям различных возрастных групп в ее уловах. Принимая смертность камбалы постоянной, Гейнке считал, что кривая распределения возрастных групп стада полностью соответствует кривой улова, а численность стада и соотношение возрастных групп в нем неизменны.

Для установившегося рыболовства характерно, что из года в год вылавливается один и тот же процент рыбных запасов водоема. С учетом этого Ф. И. Баранов [5] предложил оригинальный способ определения этого процента вылова, а следовательно, и запаса.

Если предположить, что основной причиной гибели рыбы является промысловая деятельность человека, то должна суще-

ствовать зависимость между предельным возрастом рыбы и той долей запаса, которую ежегодно вылавливают из водоёма, т. е. зависимость между предельным возрастом рыб и интенсивностью рыболовства.

Таким образом, численность последовательных возрастных групп будет выражаться убывающей геометрической прогрессией. При этом нетрудно вычислить, какая возрастная группа будет настолько малочисленной, что ее возраст можно условиться считать предельным. Ниже приведен предельный возраст той рыбы, которая встречается в пробе из улова в единичном экземпляре при данной интенсивности вылова (в предположении, что естественная смертность рыбы отсутствует):

Ежегодный вылов, %	90	80	70	60	50	40	30	20	10
Предельный возраст рыбы, лет . . .	3,5	4,5	5,5	6,5	8,0	10,0	13,0	19,0	32,0

Установив самую старшую возрастную группу улова, особи которой единичны, с помощью приведенных данных можно оценивать долю вылова, а затем и величину запаса.

Несколько иной способ подсчета был предложен А. Н. Державиным [15]. По его мнению, величину запаса рыбы можно подсчитать, если известны статистика уловов за ряд лет (не короче жизненного цикла рыбы) и возрастной состав уловов в предположении, что последний постоянен на протяжении рассматриваемого промежутка времени. Для подсчета величины запаса он использовал следующее уравнение

$$P_n = (1-x) C_n + (1-x-x_1) C_{n+1} + (1-x-x_1-x_2) C_{n+2} + \dots + (1-x-x_1-x_2 \dots -x_{t_\lambda}) C_{t_\lambda+n},$$

где  $P_n$  — запас рыбы к началу  $n$ -го года;  $t_\lambda$  — предельный возраст рыбы;  $C_n, C_{n+1}, C_{n+2}, \dots, C_{t_\lambda}$  — уловы соответствующих лет;  $x$  — процентное содержание в улове сеголетков;  $x_1$  — процентное содержание в улове годовиков и т. д. Аналогичным образом были подсчитаны запасы кубанского судака [7], донского леща [44], осетровых Азовского моря [17] и других рыб.

Нетрудно заметить, что этот способ не принимает во внимание той части стада, которая погибает от естественных причин. С его помощью можно составить представление только о количестве рыбы, которая рано или поздно вылавливается.

В отличие от прямых косвенные способы не позволяют вычислить величину промыслового запаса в весовом или поштучном выражении.

Исследования такого рода были впервые начаты Иортом, Сjunдом и др. В нашей стране эти способы получили распространение с развертыванием работ Всекаспийской научной рыбохозяйственной экспедиции. Наиболее четко содержание косвенных методов оценки запаса сформулировал видный русский

исследователь К. А. Киселевич, который утверждал, что главным мерилем состояния рыбных запасов служат биостатистические показатели и колебания уловов.

Если уловы в течение ряда лет остаются постоянными, а размеры рыб не увеличиваются и не уменьшаются, то это свидетельствует о том, что вылов точно соответствует приплоду и запасы остаются на одном уровне. Когда же ежегодные уловы одинаковы, а число крупных особей из года в год возрастает, то это означает, что вылавливается ежегодно меньше, чем вновь нарождается, т. е. запасы увеличиваются. Если, наоборот, рыба мельчает, то вылавливается ее больше, чем нарождается, и вылов идет за счет основных запасов. Последнее равносильно утверждению, что при уменьшении долевой части старших возрастных групп в уловах и увеличении младших «запасы находятся в напряженном состоянии», используются с чрезмерной интенсивностью и ожидать увеличения уловов нельзя. Однако уменьшение долевой части старших возрастных групп в уловах может происходить и по той причине, что стадо получает многочисленное пополнение.

Следует отметить, что методы оценки относительных показателей состояния численности запасов, косвенно характеризующих порядок их величины, к сожалению, используются в настоящее время еще довольно широко.

В озерном рыбном хозяйстве для определения рыбных запасов наиболее часто используются лишь несколько из перечисленных методов, в частности метод И. И. Месяцева и В. Н. Майского, который в настоящее время больше известен как метод И. И. Лапицкого [25]

$$B = \frac{S_n \cdot b}{S_r \cdot K}, \text{ или } N = \frac{S_n \cdot n}{S_r \cdot K}, \text{ или } N = \frac{B \cdot n}{b},$$

где  $B$  — промысловый запас в плесе (озере);  $b$  — улов, кг;  $S_n$  — площадь плеса (озера), га;  $S_r$  — площадь тони, га;  $K$  — коэффициент уловистости невода;  $N$  — количество рыб в плесе, экз.;  $n$  — количество пойманных рыб, экз.

Развивая идеи Гейнке и Ф. И. Баранова и используя зависимость между величиной запаса, интенсивностью промысла и величиной улова, В. А. Федоров [48, 49] и А. В. Засосов [18] предложили следующий метод определения промысловых запасов ( $B$ ):

$$B = \frac{B_1}{V},$$

где  $B_1$  — улов;  $V$  — коэффициент вылова. При этом  $V = 1 - e^{-u}$ , где  $u$  — интенсивность лова, которая находится из уравнения  $u = K \cdot u_1$ . Здесь  $K$  — коэффициент уловистости орудия, или  $K = B_1/b$ , где  $B_1$  — улов,  $b$  — запас в зоне действия орудия лова;

$u_1$  — кратность облова ( $u_1 = \frac{S_{\text{облова}}}{S_{\text{водоема}}} \cdot N$ . Здесь  $\frac{S_{\text{облова}}}{S_{\text{водоема}}}$  — геометрическая интенсивность лова,  $N$  — число притонений).

К прямым методам учета рыбных запасов относится и метод мечения, истоки которого заложены Гензеном и Апштейном. Метод рассматривается в работах Г. Н. Монастырского [30, 31], С. В. Аверинцева [1], Г. В. Никольского [32], У. Е. Риккера [35] и др. Он основан на том, что для ряда видов рыб была показана зависимость между величиной запаса и улова

$$\frac{N}{n} = \frac{N_1}{n_1}, \text{ откуда } N = \frac{n \cdot N_1}{n_1},$$

где  $N$  — количество рыб в водоеме (акватории), экз.;  $n$  — количество выловленных рыб, экз.;  $N_1$  — количество помеченных рыб, экз.;  $n_1$  — количество помеченных и вновь пойманных рыб.

Самое широкое распространение в практике рыбохозяйственных исследований получил биостатистический метод А. Н. Державина в интерпретации Е. В. Бойко [7] и Мэрфи [53]. О недостатках этого метода уже говорилось выше. Что касается метода мечения, то он тоже не бесспорен. При вылове и мечении рыба, как правило, получает травмы и часто гибнет. Кроме того, она может терять метки или их можно не заметить, что ведет к завышению промыслового запаса.

Точность нахождения промыслового запаса по первым двум методам зависит от точности определения коэффициента уловистости промыслового орудия. Этот коэффициент меняется от многих причин. Даже для невода одного и того же размера и конструкции его величина зависит от конфигурации дна, площади водоема, погодных условий, времени лова в течение суток, от сезона года, от видового состава рыб, размерно-возрастной структуры их популяций [38].

Наиболее распространенным в мировой практике как в морском рыболовстве, так и на внутренних водоемах является метод определения рыбных запасов по Ф. И. Баранову [4] или его модификации

$$N_t = N_0 e^{-Kt};$$

где  $N_t$  — численность рыб возраста  $t$ ;  $N_0$  — начальная численность рыб в момент времени  $t=0$ ;  $K$  — коэффициент мгновенной общей смертности.

Логарифмированием  $\ln N_t = \ln N_0 - Kt$  получаем линейное уравнение вида  $y = b - Kx$ , где  $y = \ln N_t$ ;  $b = \ln N_0$ ;  $x = t$ . Другими словами,  $y$  и  $x$  значения признаков,  $K$ ,  $b$  — параметры, которые можно найти по методу наименьших квадратов  $K = \frac{G}{D_x}$ , где  $G = \sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})(y_i - \bar{y})$ ;  $D_x = \sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^2$ ;  $\bar{x} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n x_i$ ;  $\bar{y} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n y_i$ . Отсюда  $b = \bar{y} + K\bar{x}$ . Следует заметить, что уравнение

Ф. И. Баранова справедливо в случаях постоянной интенсивности промысла, пополнение и численность стада также постоянны.

Метод Лесли и Делури [35] применяется в тех случаях, когда степень эксплуатации популяции достигает такой величины, что улов на единицу промыслового усилия (принимаемый пропорционально величине запаса) значительно уменьшился. Например, если улов, равный 10 т рыбы, снижает  $C/f$  ( $C$  — улов,  $f$  — промысловое усилие) на четверть, то первоначальный запас оценивается как  $10/0,25=40$  т. Обычно значение  $C/f$  получают несколько раз (во время промысла), чтобы получить коэффициент уменьшения  $C/f$ , а следовательно и величины запаса.

Используемые обозначения:  $N_0$  — первоначальная численность популяции;  $N_1$  — среднее число особей популяции, выживших в течение интервала времени  $t$ ;  $C_t$  — улов, полученный в течение интервала  $t$ ;  $K_t$  — улов, накопленный к началу интервала времени  $t$ , плюс половина улова, полученного в течение этого интервала;  $C$  — общий улов ( $\sum C_i$ );  $q$  — улавливаемость — доля популяции, взятая единицей промыслового усилия;  $\rho$  — дополнение улавливаемости до 1 ( $\rho=1-q$ );  $f_1$  — промысловое усилие в течение интервала  $t$ ;  $E_t$  — накопленное промысловое усилие до интервала  $t$ , плюс половина усилия в течение этого интервала;  $\bar{f}$  — общее промысловое усилие для всего периода эксперимента;  $C_t/\bar{f}_t$  — улов на единицу усилия в течение интервала  $t$ .

По определению, улов на единицу усилия в течение интервала равен улавливаемости (коэффициент уловистости), умноженной на среднюю величину популяции в течение рассматриваемого периода времени

$$C_t/\bar{f}_t=q \cdot N_1.$$

Величина популяции в момент времени, когда было выловлено  $K$  рыб, равна

$$N=N_0-K_t.$$

Из этих формул имеем:

$$C_t/\bar{f}_t=qN_0-qK_t.$$

Последнее уравнение показывает, что зависимость улова на единицу усилия за интервал  $t$  от накопленного улова  $K_t$  представляет собой прямую линию, наклон которой дает оценку улавливаемости  $q$ .

Если единичные промысловые усилия одинаковы, то зависимость уловов от накопленного улова можно выразить

$$C_t=qN_0-qK_t.$$

Если коэффициент естественной смертности известен или его величина задана, то можно рассчитать коэффициент промысловой смертности на протяжении жизненного цикла, используя

данные промысловой статистики и данные по возрастному составу уловов (Когортный анализ Риккера и Поупа).

Общим для всех перечисленных методов является то, что они дают представление лишь о промысловой части популяции, а это совершенно недостаточно для нахождения ихтиомассы, ее годового прироста и рыбопродукции. И в дальнейшем приходится интерполировать кривую количества молоди по численности рыб старших возрастов, что ведет к дополнительным погрешностям в нахождении и абсолютной численности, и рыбопродукции.

Из всех известных методов при определении рыбных запасов наибольшую точность, наибольшее приближение к фактическим данным дает учет рыбы в озерах, обрабатываемых ихтиоцидами при их преобразовании в рыбопитомники. Однако этот метод в силу того, что после обработки озер ихтиоцидами рыба в них уничтожается, не может быть рекомендован для широкого использования при определении рыбных запасов. Однако необходимо использовать случаи обработки озер в рыбохозяйственных целях ихтиоцидами для получения наиболее точных и весьма ценных для науки данных по численности рыб и размерно-возрастной структуре их популяций. Его можно использовать в качестве стандарта для получения сопоставимых количественных данных по численности рыб в озерах определенного типа.

После определения величины промысловых запасов приступают к выявлению размерно-возрастной структуры отдельных популяций рыб, определяют ихтиомассу, прирост выживших рыб, рыбопродукцию как генераций, так и промысловой части популяции.

Для характеристики улова производят его анализ. Если улов невелик — 1—2 т, то рыбаки, как правило, полностью его перебирают, сортируя рыбу по видам и группам. Каждый вид и группа взвешиваются отдельно. При улове в несколько тонн бригада рыбаков не в состоянии полностью разобрать весь улов. В этом случае рыбаки отбирают крупный частик и рыбу I—II групп. Мелочь III группы сдают общим весом без сортировки по видам. В этом случае для характеристики выловленной рыбы (если улов велик и нет возможности разобрать его полностью), берут так называемую общую пробу из улова. Другими словами, часть улова без какого-либо отбора отделяют и разбирают, считая, что полученные в пробе данные характеризуют весь улов. При этом репрезентативность получаемых данных зависит от величины общей пробы из улова. Оптимальной считается проба, равная 40 % от общего улова. При большой величине улова часто оказывается невозможным разобрать и 40 % улова. Тогда снижают величину пробы до 20—30 %, но она не может быть менее 10 %. Меньшая по величине проба не отражает распределения рыб в улове. Отобранную пробу разбирают по

Таблица 1

## Размерно-возрастная структура пробы окуня на возраст

Длина, см	Возрастные классы					n
	1+	2+	3+	4+	5+	
6	11/100*	—	—	—	—	11
7	31/100	—	—	—	—	31
8	18/90	2/10	—	—	—	20
9	5/16,2	5/80,6	1/3,2	—	—	31
10	1/4,54	18/81,82	3/13,64	—	—	22
11	1/6,25	13/81,25	2/12,5	—	—	16
12	—	5/29,41	11/64,71	1/5,88	—	17
13	—	—	12/92,4	1/7,6	—	13
14	—	1/5,26	16/84,21	2/10,53	—	19
15	—	—	5/50	5/50	—	10
16	—	—	8/53,34	6/40	1/6,66	15
17	—	—	3/25	4/33,34	5/41,55	12
18	—	—	1/25	1/25	2/50	4
19	—	—	—	1/100	—	1
21	—	—	—	—	1/33,34	1
<b>n</b>	67	64	62	21	9	

Длина, см	Возрастные классы				n
	6+	7+	8+	9+	
21	—	2/66,6	—	—	2
23	1/100	—	—	—	1
24	2/100	—	—	—	2
27	—	2/100	—	—	2
29	—	1/100	—	—	1
30	—	—	—	1/100	1
31	—	—	1/100	—	1
<b>n</b>	3	5	1	1	

\* В числителе — колич. рыб, в знаменателе — их процентное распределение по возрастным классам.

видам рыб, затем просчитывают и взвешивают рыбы каждого вида отдельно.

Для суждения о размерно-возрастной структуре отлавливаемых рыб берется проба массовых промеров и проба на возраст. Проба массовых промеров — это промер нескольких тысяч рыб подряд (без выбора крупных и мелких), чтобы иметь представление о размерах рыб в видовых популяциях. Всех промеренных рыб затем взвешивают. Сиговых рыб измеряют от начала рыла до развилки хвостового плавника (по Смитту), всех других — от рыла до конца чешуйного покрова с точностью до 0,1 см. В пробу на возраст отбирают 25 или 50 экз. рыб каж-

дого размерного класса у всех видов. У ерша выделяют размерные классы через 1—2 мм, у мелкочастиковых рыб через 0,5—1,0 см, у мелкой щуки через 2—3 см, у крупной через 5 см.

Определив возраст рыб в пробе, приступают к распределению одноразмерных рыб в ней по возрастным классам (табл. 1), но предварительно распределяют всех рыб в улове в соответствии с общей пробой из улова, составляя пропорции [33].

В соответствии с найденным распределением рыб в пробе на возраст разбивают пробу массовых промеров. Для примера распределяем в соответствии с табл. 1 следующую пробу массовых промеров:

Длина рыб, см	.	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Колич. экз.	.	3	5	176	380	252	180	82	16	8	6	6
Длина рыб, см	.	15	16	17	18	19	20	21	22			
Колич. экз.	.	4	4	3	—	—	2	—	—			

В соответствии с табл. 1 в пробе на возраст рыбы размером до 7 см относятся к возрасту 1<sup>+</sup>. В пробе массовых промеров рыбы до 7 см представлены 564 экз. Рыбы длиной 8 см относятся к двум возрастным классам — 1<sup>+</sup> и 2<sup>+</sup>, но 90 % их относятся к возрасту 1<sup>+</sup> и 10 % к возрасту 2<sup>+</sup>. Рыбы длиной 9 см должны распределяться по трем возрастным классам: 16,2 % относятся к 1<sup>+</sup> 80,6 к 2<sup>+</sup> и 3,2 к 3<sup>+</sup>, т. е. мы узнаем, что двухлеток в пробе 825, трехлеток 253, четырехлеток 40, пятилеток 6.

После распределения пробы массовых промеров по возрастным классам не представляет труда найти среднюю длину и вес (средневзвешенные) для рыб разного возраста [24].

Пропорционально пробе массовых промеров распределяется весь улов и далее, после определения численности (известными методами) — вся популяция рыб. Полученные данные по отдельным видам сводятся в общую таблицу.

Биомасса водных животных, в том числе ихтиомасса,— это суммарная масса всех особей в данный момент времени. Ихтиомасса популяции складывается из ихтиомассы всех ее генераций, которая в свою очередь есть произведение средней массы одной особи на их количество в возрастном классе. Например, ихтиомасса сеголеток  $B_0 = \bar{W}_0 N_0$ .

Первые попытки количественной оценки рыбопродукционного процесса в некоторых озерах Северо-Запада СССР предпринимались в начале 60-х годов [8, 36]. Однако при этом не учитывалась рыбопродукция той части популяции, которая погибала в результате естественной смертности. Другими словами, в этих работах определялась не рыбопродукция, а лишь ее часть, представляющая собой годовой прирост выживших рыб.

Годовой прирост выживших рыб — это произведение среднего прироста массы у одной особи (за известный промежуток

времени) на количество рыб в возрастном классе (или в генерации), т. е.

$$\Delta P_{1+2+} = (\bar{W}_2 - \bar{W}_1) \cdot N_2 = \Delta \bar{W} \cdot N_2,$$

где  $\Delta P_{1+2+}$  — годовой прирост икhtiомассы у выживших рыб в возрасте от  $t_1$  до  $t_2$ ;  $\bar{W}_1$  и  $\bar{W}_2$  — средняя масса рыб в возрасте  $t_1$  и  $t_2$ ;  $\Delta \bar{W}$  — прирост массы за время от  $t_1$  до  $t_2$ ;  $N_2$  — количество трехлеток. Суммирование годовых приростов всех возрастных классов дает величину годового прироста икhtiомассы выживших рыб для популяции.

В икhtiологии давно сложилось понятие прироста икhtiомассы, который может изыматься из водоема без подрыва рыбных запасов (это так называемый процент с капитала Гейнке-Кевдина). В общем виде прирост икhtiомассы выражается

$$\Delta B_{(t_1-t_2)} = B_{(t_2)} - B_{(t_1)},$$

где

$$B_{(t_2)} = \bar{W}_{(t_2)} \cdot N_{(t_2)} \text{ и } B_{(t_1)} = \bar{W}_{(t_1)} \cdot N_{(t_1)},$$

откуда

$$\Delta B_{(t_1-t_2)} = \bar{W}_{(t_2)} \cdot N_{(t_2)} - \bar{W}_{(t_1)} \cdot N_{(t_1)}.$$

Найдем разность между

$$\Delta P_{(t_1-t_2)} \text{ и } \Delta B_{(t_1-t_2)}.$$

$$\begin{aligned} \Delta P_{(t_1-t_2)} - \Delta B_{(t_1-t_2)} &= \bar{W}_{(t_2)} \cdot N_{(t_2)} - \bar{W}_{(t_1)} \cdot N_{(t_2)} - \bar{W}_{(t_2)} \times \\ &\times N_{(t_2)} + \bar{W}_{(t_1)} \cdot N_{(t_1)} = \bar{W}_{(t_1)} \cdot N_{(t_1)} - \bar{W}_{(t_1)} \cdot N_{(t_2)} = \\ &= \bar{W}_{(t_1)} \cdot (N_{(t_1)} - N_{(t_2)}) = \bar{W}_{(t_1)} \cdot \Delta N_{(t_1-t_2)}. \end{aligned}$$

Полученное выражение есть не что иное, как начальная икhtiомасса погибших особей. Обозначим ее через  $B_E$ . Тогда  $\Delta P_{(t_1-t_2)} - \Delta B_{(t_1-t_2)} = B_E$ , откуда  $\Delta P_{(t_1-t_2)} = \Delta B_{(t_1-t_2)} + B_E$ , т. е. регулярное изъятие всего годового прироста выживших рыб должно привести к снижению икhtiомассы и, возможно, уловов.

В отечественной литературе к настоящему времени четко определено понятие рыбопродуктивности и рыбопродукции. Однако в работах различных авторов еще отождествляются понятия рыбопродуктивности и улова, рыбопродукции и улова, годового прироста икhtiомассы выживших рыб и рыбопродукции. Между тем, это разные понятия. Ряд других авторов [23, 10, 22] определяют продуктивность как свойство водоема продуцировать, а продуцирование как процесс, конечным результатом которого является биопродукт, в том числе и рыбопродукция.

Следует добавить, что величина рыбопродукции, характеризующая рыбопродукционные свойства водоема, выражается в единицах веса (кг), полученных в единицу времени (год) с

единицы площади водоема (га). Она определяется с помощью следующего уравнения [13]:

$$P_t = \Delta W_t n_t \frac{J_t}{-\ln(1 - J_t)},$$

где  $P_t$  — рыбопродукция, продуцируемая рыбами в возрасте от  $t$  до  $(t+1)$ ;  $\Delta W_t$  — прирост рыб за период, для которого рассчитывается рыбопродукция;  $n_t$  — численность рыб в каждой возрастной группе в начале периода;  $J_t$  — коэффициент естественной (в промысловых водоемах общей) смертности за период расчета.

Как показано выше, для вычисления рыбопродукции популяции необходимо иметь сведения о годовом приросте веса рыб, их численности в возрастных группах и величине смертности.

Для вычисления приростов веса рыб за год можно воспользоваться непосредственно исходными данными по их весовому росту. Однако эти данные, хотя и характеризуются средними показателями, все же обычно не свободны от случайных колебаний, вызванных изменениями в темпе роста рыб в различные годы под влиянием внешних условий. Для того, чтобы в какой-то мере исключить эти случайные колебания, при определении ежегодного прироста рыб в зависимости от возраста следует воспользоваться показателями, характеризующими средний многолетний темп роста рыб. Такие показатели можно получить, проведя соответствующую статистическую обработку исходных данных и построив теоретическую линию регрессии веса от возраста для каждого вида.

При этом в качестве модели можно использовать один из трех типов роста (параболический, экспоненциальный и  $s$ -образный). Обычно для выбора того или иного типа роста производится предварительная оценка исходных данных. Это можно сделать следующим образом. Как известно, при параболическом типе роста зависимость веса рыбы от возраста характеризуется уравнением вида  $W = at^b$ , логарифмируя которое, получим  $\ln W = \ln a + b \ln t$ . Аналогичным образом поступаем при экспоненциальном росте, который описывается зависимостью вида  $W = ae^{bt}$ . Логарифмируя это уравнение, получим  $\ln W = \ln a + bt$ . Наконец,  $s$ -образный тип описывается уравнением Берталанфи:  $W = W_\infty (1 - e^{-bt})^3$ . При  $s$ -образном типе роста нельзя связать вес и возраст линейной зависимостью. Однако можно проверить соответствие экспериментальных данных этому типу роста, если выразить их в графическом виде в шкале  $W_{t+1}^{1/3} - W_t^{1/3}$ ;  $W_{t+1}^{1/3} = W_\infty^{1/3} (1 - e^{-b}) + e^{-b} \cdot W_t^{1/3}$ , т. е. также линейна.

Если экспериментальные данные, построенные в шкале  $W_{t+1}^{1/3} - W_t^{1/3}$ , хорошо укладываются на прямую, то коэффициенты  $W_\infty$  и  $b$  уравнения кривой роста могут быть определены мето-

дом наименьших квадратов следующим образом. Положив  $W_{\infty}^{1/3}(1 - e^{-b}) = A$  и  $e^{-b} = B$ , последнее уравнение можно переписать в виде  $W_{t+1}^{1/3} = A + BW_t^{1/3}$  и методом наименьших квадратов определить коэффициенты  $A$  и  $B$ . Имея значения  $A$  и  $B$ , можно получить значения  $W_{\infty}$  и  $b$  из следующих соотношений  $W_{\infty} = \left(\frac{A}{1-B}\right)^3$  и  $b = -\ln B$ .

Таким образом, имея исходные данные по весовому темпу роста рыб в различных возрастных группах и построив, после соответствующей статистической обработки этих данных, теоретическую линию регрессии веса от возраста, можно по уравнению регрессии вычислить наиболее вероятный средний многолетний вес рыбы в том или ином возрасте.

Вычисление  $\Delta W$  в дальнейшем уже не представляет труда, так как  $\Delta W_t = W_{t+1} - W_t$ .

При определении коэффициентов естественной или общей смертности рыб и реконструкции их численности в младших возрастных группах возникают не только технические, но и принципиальные трудности.

В идеальном случае, при ежегодном постоянном пополнении и неизменных условиях существования, коэффициенты естественной или общей смертности можно было бы легко определить, зная относительную или абсолютную численность различных возрастных групп рыб в водоеме. Однако в условиях реального водоема ежегодное пополнение практически никогда не остается постоянным даже при стабильном состоянии запасов и колеблется около какой-то средней многолетней величины. Эти ежегодные флюктуации численности пополнения отражаются в последующем и на возрастном составе стада, для которого тоже характерны ежегодные флюктуации, связанные не только с ежегодными колебаниями численности пополнения, но и ежегодными колебаниями величины коэффициентов смертности, изменяющимися в некоторых пределах в соответствии с условиями существования рыб в водоеме. Поэтому при определении численности отдельных возрастных групп популяции и присущих им значений коэффициентов смертности имеет смысл говорить только о средних многолетних значениях этих показателей.

Прямое определение среднемноголетней численности отдельных возрастных групп связано со значительными трудностями как технического, так и биологического порядка. Поэтому при определении коэффициентов смертности, средней многолетней численности возрастных групп популяции и особенно реконструкции численности младших возрастных групп приходится прибегать к моделированию процессов смертности. В качестве исходных положений при этом можно принять предпосылки о том, что при стабильном состоянии запасов численность поко-

ления колеблется случайным образом около средней величины, а коэффициенты естественной смертности рыб изменяются в зависимости от возраста по  $u$ -образной кривой, т. е. достаточно велики в младших, снижаются в средних и вновь возрастают в старших возрастных группах [13]. В соответствии с этим изменение численности возрастных групп аппроксимируется следующим уравнением:

$$n_t = n_0 e^{-\lambda_1 t^{\alpha_1} - \lambda_2 t^{\alpha_2}},$$

где  $n_0$  — начальная численность генерации;  $n_t$  — численность генерации в возрасте  $t$ ;  $\lambda_1 \alpha_1$  — коэффициенты, характеризующие естественную смертность рыб в младших возрастных группах;  $\lambda_2 \alpha_2$  — коэффициенты, характеризующие смертность рыб в старших возрастных группах. Значения коэффициентов  $\lambda_1$ ,  $\lambda_2$ ,  $\alpha_1$ ,  $\alpha_2$ , а также  $n_0$  определяются методом наименьших квадратов по численности тех возрастных групп, учет по которым наиболее надежен.

Теоретически влияние коэффициентов  $\lambda_1$ ,  $\lambda_2$ ,  $\alpha_1$  и  $\alpha_2$  распространяется на весь жизненный цикл генерации, начиная с возраста  $0+$ . Поэтому, определив их значения по данным, характеризующим численность средних и старших возрастных групп, можно с определенной уверенностью экстраполировать кривую смертности на младшие возрастные группы и, таким образом, реконструировать численность недостающих младших возрастных групп.

Следует отметить, что исходные данные по численности рыб в различных возрастных группах в рассматриваемой зависимости не могут быть связаны линейным уравнением с искомыми параметрами. Поэтому нахождение данных коэффициентов связано со значительными вычислительными трудностями и для определения параметров  $\lambda_1$ ,  $\lambda_2$ ,  $\alpha_1$ ,  $\alpha_2$ , а также  $n_0$  методом наименьших квадратов следует использовать вычислительные машины.

Заметим, что при сравнительно коротком возрастном ряде (8—12 возрастных классов) использование сложной кривой, содержащей 5 неопределенных параметров, малооправдано и весьма трудоемко. В связи с этим в дальнейшем для практических расчетов А. А. Умновым предложен вариант, в котором использовалась функция с 2—4 неопределенными параметрами вида:

$$N_t = n_0 e^{P_n(t)},$$

где  $P_n(t)$  — полином 1—3 степени, т. е. для полинома 3 степени имеем  $N_t = n_0 \cdot e^{At^3 + bt^2 + ct + a}$ .

Вычислив параметры и построив теоретическую линию регрессии средней многолетней численности различных возраст-

ных групп в зависимости от их возраста, не представляет труда в дальнейшем вычислить и значения годовых коэффициентов смертности для этих возрастных групп по формуле

$$J_t = 1 - \frac{n_{t+1}}{n_t}.$$

Определение средней многолетней численности рыб младших возрастов можно производить с помощью коэффициентов естественной, промысловой и общей смертности. Методы определения этих коэффициентов подробно изложены в работах А. В. Засосова [18, 19] и Ц. Е. Риккера [35].

В случаях, когда популяция рыб находится в стабильном состоянии с достаточной для практических целей точностью, рыбопродукцию можно рассчитать и без знания коэффициентов естественной смертности, но с учетом прироста рыб, элиминировавших в результате естественной смертности [42, 9]. При этом допускается, что смертность изменяется с возрастом, но темпы остаются постоянными в течение года. Расчет производится по следующему уравнению:

$$P_{t-(t+1)} = \Delta W_{t-t+1} \frac{N_t + N_{t+1}}{2},$$

где  $P_{t-(t+1)}$  — рыбопродукция за время от  $t$  до  $t+1$ ;  $\Delta W_{t-t+1}$  — средний прирост массы особи за время от  $t$  до  $t+1$ ;  $N_t$  и  $N_{t+1}$  — количество рыб в возрасте  $t$  и  $t+1$ .

Специальное исследование показало, что разница в величине рыбопродукции, рассчитанной по первому и второму способам, не превышает 2—3 %. Но этот расчет возможен, если уже известна численность в возрастных классах. Если численность молоди неизвестна, то вначале ее необходимо найти.

В первом и весьма грубом приближении можно определить численность рыб младших возрастов и без знания коэффициентов их естественной смертности. Для этого в полулогарифмической шкале на ось абсцисс наносится возраст рыб (обычная шкала), на ось ординат (в логарифмической шкале) наносится известная численность рыб всех возрастных классов. Эти точки располагаются около прямой линии, т. е. зависимость численность — возраст можно изобразить прямой линией, имеющей определенный угол наклона. Пересечение этой прямой с осью ординат покажет приближенную численность сеголеток [37]. Последний способ также вытекает из формальной теории жизни рыб Ф. И. Баранова. При этом допускается, что коэффициент смертности рыб постоянен.

Более надежные результаты дают кривые Риккера [35], связывающие пополнение с численностью родительского стада, Бивертонна и Холта [54], а также В. В. Гулина, А. И. Зонава [12].

Как видим, ни один из рассмотренных методов не позволяет непосредственно определить абсолютную численность рыб, в

большинстве случаев они дают возможность определить промысловый запас (без рыб младших возрастных групп). Наиболее точные величины дает химический метод, основанный на учете рыб, погибших под воздействием ихтиоцида, но и в этом случае часто не удается собрать сеголеток, а в некоторых случаях и двухлеток. Еще менее точные данные дает интенсивный облов озер. Вот почему при определении абсолютной численности рыб в озерах прибегают к реконструкции численности молоди, моделируя процессы смертности и роста рыб с реализацией моделей на ЭВМ. Создание моделей диктуется еще и тем, что в озерах имеют место ежегодные флюктуации численности пополнения.

Исходя из этого, при оценке рыбопродукции в естественных водоемах, расчетах  $P/B$ -коэффициентов целесообразно использовать средние многолетние показатели численности отдельных генераций и коэффициентов естественной смертности рыб, а также средние многолетние показатели роста [47].

В гидробиологических исследованиях, в отличие от ихтиологических, эффективность использования пищи на прирост выражается не кормовым коэффициентом, а коэффициентами  $K_1$  и  $K_2$ , предложенными В. С. Ивлевым [21]. При этом  $K_1 = P/C$ , а  $K_2 = P/(P+R)$ , где  $P$  — прирост за известный промежуток времени;  $C$  — рацион;  $R$  — деструкция (траты энергии на функциональный обмен);  $(P+R)$  — ассимилированная энергия.

Естественно, что все показатели выражаются в одних энергетических единицах, например Кал или Дж. Кормовой коэффициент ( $K_K$ ), выраженный в энергетических единицах<sup>1</sup>, это обратная величина коэффициента  $K_1$ , т. е.  $K_K = 1/K_1$ . В связи с тем, что усвояемость пищи принимается в настоящее время 80 %, то  $K_2$  больше  $K_1$  на 20 %. У беспозвоночных животных значения этих коэффициентов в популяциях одного и того же вида или близких по биологии групп видов меняются в различных разнотипных водоемах в относительно небольших пределах, что, по всей вероятности, объясняется стабильно высокой обеспеченностью пищей и благоприятными условиями среды. Постоянство значений этих коэффициентов позволило использовать их даже для нахождения прироста.

С теоретической точки зрения так называемый физиологический метод применим и для расчета рыбопродукции. Однако прирост массы у рыб за какой-то промежуток времени проще находить по фактическим данным или судить о нем, исходя из данных о средней массе и удельной скорости роста. И кроме того, необходимо знать величины коэффициента  $K_2$  при данных условиях. Ниже приводятся коэффициенты для разных возрастных классов массовых видов рыб из различных озер

<sup>1</sup> Если кормовой коэффициент получен как отношение массы (веса) корма к массе (весу) прироста, то его следует умножить на отношение энерго-содержания единицы (калорийность) корма и прироста.

Таблица 2

Значения коэффициента  $K_2$  у массовых видов пресноводных рыб в некоторых озерах, \* %

Озеро	Возрастной класс									
	0+	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+
<b>Плотва</b>										
Вуокса . . . . .	27,2	9,1	7,3	5,5	4,4	3,6	3,1	2,8	2,6	2,3
Врево . . . . .	18,5	16,8	13,5	13,5	14,6	9,0	2,6	9,2	4,4	5,4
Кривое . . . . .	22,5	11,8	11,4	5,4	4,5	8,6	2,1	5,5	5,7	3,3
Пелюга, 1976 г.	35,0	20,0	11,5	8,1	6,4	5,9	4,8	4,5	4,2	4,6
Пелюга, 1981 г.	41,0	15,0	17,0	6,0	7,0	6,0	7,0	4,0	4,0	5,0
Чудское . . . . .	35,1	11,2	12,7	8,6	6,1	4,7	4,2	4,6	3,9	5,1
Псковское . . . . .	39,6	13,8	15,0	10,4	6,9	6,6	6,5	5,6	5,0	5,0
Ладожское . . . . .	33,2	12,7	12,9	12,4	3,3	13,5	7,9	5,0	1,8	3,2
Средние значения	29,6	13,0	12,1	10,1	6,6	7,6	5,4	5,0	3,7	5,0
<b>Окунь</b>										
Вуокса . . . . .	20,8	11,4	9,1	7,2	11,0	15,2	13,5	12,6	13,8	13,5
Врево . . . . .	8,7	8,0	10,8	10,6	7,5	17,5	11,4	11,2	13,4	13,1
Кривое . . . . .	18,3	16,4	9,1	8,3	15,9	8,7	10,9	4,1	10,8	20,5
Пелюга, 1976 г.	35,4	5,7	15,0	6,7	7,0	2,2	14,2	19,9	11,4	22,8
Пелюга, 1981 г.	16,0	17,0	21,0	11,0	—	—	—	—	—	—
Средние значения	19,8	11,7	13,0	8,8	10,4	10,9	12,5	12,0	12,4	17,5
<b>Щука</b>										
Врево . . . . .	37,8	21,2	16,4	9,9	17,0	5,8	13,2	13,7	1,6	11,2
Кривое . . . . .	36,1	20,2	18,6	10,3	10,3	5,7	10,6	7,6	5,4	7,2
Пелюга, 1976 г.	43,1	31,1	19,6	1,7	30,5	35,7	—	—	—	—
Средние значения	39,0	24,2	18,2	7,3	19,3	15,7	11,9	10,7	3,5	9,2
<b>Чир</b>										
Ближнее . . . . .	42,5	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<b>Пыжьян</b>										
Ближнее . . . . .	32,7	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<b>Чехонь</b>										
Белое . . . . .	39,1	13,2	12,4	11,5	10,4	9,6	9,4	6,9	6,1	5,5
<b>Сирец</b>										
Белое . . . . .	38,4	14,2	11,6	9,4	9,0	7,7	6,9	6,7	6,6	6,3
<b>Лещ</b>										
Вуокса** . . . . .	32,4	8,4	7,3	5,2	6,6	5,8	5,3	4,1	3,3	3,1
<b>Сигчудской</b>										
Чудское . . . . .	60,1	26,1	17,1	7,4	8,2	6,3	6,0	6,2	4,4	2,2
Атавды . . . . .	39,8	38,1	3,4	5,5	3,2	—	—	—	—	—
Якты-Куль*** . . .	58,1	31,4	24,4	18,6	13,7	22,9	11,7	17,6	13,0	—
Средние значения	52,7	31,9	15,0	10,5	8,4	14,6	8,9	11,9	8,7	2,2

Окончание табл. 2

Озеро	Возрастной класс									
	0+	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+
Укля										
Врево . . . . .	42,0	23,5	17,0	8,5	4,7	2,7	1,5	4,4	—	—
Кривое . . . . .	18,4	11,7	8,9	5,8	5,5	7,1	3,2	—	—	—
Пелюга, 1976 г. . . . .	50,0	26,6	8,8	7,0	3,8	3,0	3,2	—	—	—
Пелюга, 1981 г. . . . .	25,0	23,0	5,0	8,0	5,0	3,0	3,0	—	—	—
Средние значения	33,9	21,2	9,9	7,3	4,8	4,0	2,7	4,4	—	—
Пелядь										
Врево . . . . .	39,8	20,7	10,8	9,0	10,4	9,5	—	—	—	—
Кривое . . . . .	22,2	20,8	16,4	7,7	—	—	—	—	—	—
Пелюга, 1976 г. . . . .	16,4	15,1	15,4	—	—	—	—	—	—	—
Пелюга, 1981 г. . . . .	—	—	24,0	—	—	—	—	—	—	—
Мителамба . . . . .	19,0	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Средние значения	24,4	18,9	16,7	8,4	10,4	9,5	—	—	—	—
Снеток										
Псковское, 1977 г. . . . .	40,9	14,4	—	—	—	—	—	—	—	—
Псковское, 1978 г. . . . .	36,6	20,6	—	—	—	—	—	—	—	—
Чудское, 1977 г. . . . .	39,9	18,6	—	—	—	—	—	—	—	—
Чудское, 1978 г. . . . .	39,7	12,2	—	—	—	—	—	—	—	—
Белое, 1978 г. . . . .	25,0	11,3	8,1	7,7	—	—	—	—	—	—
Средние значения	36,4	15,4	8,1	7,7	—	—	—	—	—	—
Ряпушка										
Белое . . . . .	52,8	17,3	11,4	11,0	9,9	—	—	—	—	—
Мителамба . . . . .	15,7	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Средние значения	34,3	17,3	11,4	10,0	9,9	—	—	—	—	—
Ерш										
Врево . . . . .	21,0	8,4	8,3	6,5	8,9	5,0	6,5	9,0	—	—
Кривое . . . . .	18,8	5,3	9,6	5,3	8,6	4,4	4,2	6,8	—	—
Пелюга, 1976 г. . . . .	25,0	11,1	7,1	5,5	4,3	6,6	2,7	2,4	6,0	—
Пелюга, 1981 г. . . . .	17,0	17,0	14,0	14,0	14,0	5,0	—	—	—	—
Средние значения	20,5	10,5	9,8	7,8	8,9	5,3	4,5	6,1	6,0	—
Муксун										
Карбламба . . . . .	34,0	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Мителамба . . . . .	30,0	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Средние значения	32,0	—	—	—	—	—	—	—	—	—

\* Коэффициенты использования ассимилированной пищи на прирост приведены по данным Г. А. Цибалевой [52], Л. Ф. Антиповой [2, 3], Н. М. Ибнеевой [20], Г. В. Федоровой, Л. П. Тихомировой [51], Р. Ф. Бикинина [6], Ю. Ю. Дмитренко [16], Т. С. Пихтовой [34], Т. А. Федоровой, О. И. Мицкевич [50].

\*\* У леща в предельном возрасте 23+, 24+ коэффициент  $K_2$  соответственно равен 0,7—0,6 %.

\*\*\* Оз. Банное.

(табл. 2). Оз. Вуокса мезотрофное, озера Врево, Кривое, Пелюга — мезотрофные с чертами евтрофии, Псковско-Чудское озеро евтрофное, а Ладожское олиготрофное с чертами мезотрофии.

Обращает на себя внимание тот факт, что рассчитанные значения коэффициента  $K_2$  у популяций одного и того же вида даже в близких по уровню развития кормовой базы озерах различны (см. табл. 2). Различаются они и для популяций одного и того же вида из одного и того же озера, но в разные годы. Другими словами, здесь наглядно проявляется зависимость значений  $K_2$  от условий нагула и связанных с ними изменений в темпе роста рыб. Одновременно проявляется и видовая специфика. Значения коэффициента  $K_2$  у плотвы выше, чем у окуня и ерша, но ниже, чем у щуки, уклей и большинства сиговых рыб. Естественно, что величина коэффициента  $K_2$  меняется и с возрастом в результате преобладания трат энергии на функциональный обмен. Причем значения коэффициента  $K_2$  в популяциях массовых рыб для одного и того же возраста различаются в 2 и более раза, а с увеличением возраста на порядок и более.

Таким образом, для более или менее точного нахождения прироста массы рыб с помощью коэффициента  $K_2$  необходимо находить его значения в каждом конкретном случае.

Значения  $P/B$ -коэффициента у популяций одного и того же вида рыб изменяются в значительных пределах (в 3 раза; табл. 3). Они характеризуют прежде всего условия обитания рыб. Другими словами, этот коэффициент в большей степени зависит от экологической обстановки и в меньшей степени отражает видовую специфику, связанную с характером питания, способом нахождения пищи и т. д. Однако значения средних для популяции показателей  $P/B$ -коэффициента отражают и видовую специфику. Так, у щуки, питающейся самой калорийной пищей и ведущей малоподвижный образ жизни, самые высокие  $P/B$ -коэффициенты. Высоки они у узкоспециализированных видов рыб при хорошей обеспеченности пищей (например, у уклей), несколько ниже — у эврифага-плотвы, очень хорошо приспособленного к потреблению всех имеющихся в малых озерах кормов.

Следует, однако, заметить, что откорректированные данные (см. табл. 3), характеризующие средний многолетний ход рыбопродукционного процесса, не устраняют неточностей, связанных с неравномерностью темпов смертности рыб в течение года. Поэтому в отличие от рыбопродукции, представляющей интерес в теоретическом плане, для практических целей, в частности при нахождении контингента вылова, большой интерес представляют данные о приросте выживших рыб за выбранный промежуток времени —  $\Delta P$  и значения  $\Delta P/B$ -коэффициента. Во всяком случае на значения  $\Delta P/B$ -коэффициента никакого влияния

Таблица 3

Значения  $P/B$ -коэффициентов в популяциях массовых видов рыб из разнотип- и темпа роста

Название и лимнологический тип озера	Плотва	Окунь	Ерш	Щука
Жемчужное (олиготрофный с признаками мезотрофии и дистрофии)	0,57*	0,82	0,57	1,05
	0,78—0,16	2,1—0,09	0,88—0,16	6,0—0,27
Белое (мезотрофное)	0,95	1,18	0,59	0,78
	4,4—0,17	1,9—0,48	0,77—0,18	4,33—0,16
Рачково (мезотрофный с признаками дистрофии)	0,93	0,37	—	1,00
	2,7—0,33	0,39—0,26		2,8—0,5
Кривое (мезотрофный с признаками эвтрофии)	0,56	0,69	0,50	0,48
	2,6—0,24	1,9—0,28	0,64—0,42	1,1—0,1
Чернявское (эвтрофный)	1,15	0,61	0,38	0,56
	2,6—0,03	1,1—0,04	0,62—0,18	10,0—0,32
Сомино (эвтрофный с признаками дистрофии)	0,88	0,35	0,41	1,52
	1,17—0,17	—	0,80—0,15	15,0—0,2
Деменец (эвтрофный с признаками дистрофии)	0,28	0,62	—	—
		0,82—0,21		
$P/B$	0,75	0,66	0,49	0,90

\* В числителе — значения для популяции в целом; в знаменателе — максимальные и

не оказывают темпы смертности внутри даже большого промежутка времени, а флюктуации численности в значительной степени сглаживаются скоростью роста. Случайные колебания численности отражаются на величине  $\Delta P/B$ -коэффициентов в предельных возрастных классах, представленных небольшим числом особей (табл. 4).

О том, что значения  $\Delta P/B$ -коэффициентов, полученные по фактическим, а не средним многолетним данным, хорошо отражают динамику рыбопродукционного процесса, свидетельствуют материалы табл. 5. Во-первых, в большинстве случаев (кроме ерша) различия (особенно средних значений) несущественны; во-вторых, они являются следствием статистической обработки при нахождении параметров уравнения регрессии. В случае с ершом необходимо уточнение параметров уравнения регрессии. Другими словами, очевидно, что в отличие от  $P/B$ -коэффициентов,  $\Delta P/B$ -коэффициенты, хотя и характеризуют часть прироста рыб, строже, корректнее отражают присущий им уровень рыбопродукционного процесса даже без моделирования процессов роста и динамики численности рыб.

Самым важным показателем, определяющим рыбопродук-

ных озер, полученные в результате моделирования динамики их численности

Уклея	Карась	Линь	Красноперка	Густера
—	—	—	—	—
—	—	—	—	—
—	—	—	—	—
0,49	—	0,33	0,40	0,50
3,4—0,1	—	0,67—0,15	1,10—0,23	0,79—0,33
—	—	—	—	—
1,35	0,58	0,87	0,52	—
20,0—0,34	0,74—0,16	0,91—0,01	3,0—0,16	—
—	—	—	—	—
0,92	0,58	0,60	0,46	0,50

минимальные значения для отдельных возрастных классов.

ционный процесс, динамику численности и возрастную структуру популяций, является смертность рыб. Этот показатель всегда необходимо учитывать при определении рационального режима промысла. В настоящее время имеются обширные материалы, характеризующие естественную смертность у морских рыб. Этого нельзя сказать о пресноводных, особенно обитающих в озерах рыбах. Здесь в последние годы очень широко использовалась только методика П. В. Тюрина [45, 46], построенная на предположении о видовом постоянстве, неизменности с доисторических времен темпов естественной смертности и продолжительности жизни рыб. Очевидно, что полученные по этой методике коэффициенты в лучшем случае могут дать представление о темпах естественной смертности в девственных, практически не затронутых промыслом, популяциях и без учета конкретной экологической обстановки.

Ниже приводятся коэффициенты естественной смертности, полученные по данным о средней многолетней численности рыб из необлавливаемых озер (табл. 6). Из-за случайных флуктуаций численности в поколениях кривые естественной смертности, полученные по фактическим данным, имеют не *и*-образный, а

Таблица 4

Значения  $P/V$ -коэффициентов в популяциях массовых рыб из разнотипных

Озеро	Возрастной					
	0+	1+	2+	3+	4+	5+
П л о						
Жемчужное . . . . .	1,00	0,44	0,39	0,58	0,24	0,39
Белое . . . . .	1,00	0,92	0,51	0,32	0,36	0,23
Рачково . . . . .	1,00	0,62	0,44	0,40	0,28	0,61
Чернявское . . . . .	1,00	0,85	0,31	0,28	0,70	0,32
Сомино . . . . .	1,00	0,67	0,76	0,28	0,28	0,38
Деменец . . . . .	1,00	0,56	0,38	0,17	0,19	0,32
Ужо . . . . .	1,00	0,79	0,30	0,38	0,43	0,38
Турчино . . . . .	1,00	0,61	0,31	0,44	0,40	0,30
Островно . . . . .	1,00	0,75	0,50	0,53	0,32	0,19
Кривое . . . . .	1,00	0,79	0,30	0,38	0,43	0,38
Рубанково . . . . .	1,00	0,94	0,25	0,43	0,42	0,28
Пелюга . . . . .	1,00	0,74	0,63	0,43	0,37	0,34
Кудо . . . . .	1,00	0,75	0,43	0,50	0,45	0,29
Средние значения	1,00	0,73	0,42	0,39	0,37	0,34
О к у						
Жемчужное . . . . .	1,00	0,65	0,68	0,26	0,32	0,31
Белое . . . . .	1,00	0,76	0,37	0,45	0,43	0,17
Рачково . . . . .	1,00	0,41	0,58	0,25	0,22	0,21
Чернявское . . . . .	1,00	0,56	0,39	0,37	0,57	0,63
Сомино . . . . .	1,00	0,17	0,48	0,55	0,49	0,40
Деменец . . . . .	1,00	0,62	0,42	0,23	0,47	0,36
Ужо . . . . .	1,00	0,89	0,54	0,45	0,45	0,30
Турчино . . . . .	1,00	0,66	0,16	0,74	0,57	0,44
Островно . . . . .	1,00	0,25	0,56	0,31	0,63	0,61
Кривое . . . . .	1,00	0,86	0,50	0,44	0,44	0,30
Рубанково . . . . .	1,00	0,90	0,19	0,60	0,19	0,30
Пелюга . . . . .	1,00	0,36	0,87	0,33	0,32	0,11
Кудо . . . . .	1,00	0,70	0,50	0,29	0,73	0,48
Средние значения	1,00	0,60	0,48	0,41	0,45	0,36
Е р ш						
Жемчужное . . . . .	1,00	0,86	0,49	0,61	0,36	—
Белое . . . . .	1,00	0,87	0,44	0,54	0,21	0,13
Чернявское . . . . .	1,00	0,55	0,44	—	0,40	0,19
Сомино . . . . .	1,00	0,54	0,05	0,34	0,30	0,30
Деменец . . . . .	1,00	0,85	0,59	0,55	0,28	0,13
Ужо . . . . .	1,00	0,34	0,55	0,26	0,39	0,36
Турчино . . . . .	1,00	0,37	0,26	0,67	0,37	0,28
Кривое . . . . .	1,00	0,35	0,56	0,23	0,33	0,34
Рубанково . . . . .	1,00	0,75	0,28	0,35	0,29	0,10
Пелюга . . . . .	1,00	0,83	0,25	0,36	0,25	0,35
Средние значения	1,00	0,63	0,44	0,43	0,32	0,24



Озеро	Возрастной					
	0+	1+	2+	3+	4+	5+
	Щ у					
Жемчужное . . . . .	1,00	0,97	0,60	0,21	0,57	0,50
Белое . . . . .	1,00	0,87	0,79	0,69	0,49	0,25
Рачково . . . . .	1,00	0,88	0,45	0,48	0,27	0,10
Чернявское . . . . .	1,00	0,87	0,87	0,28	0,22	0,14
Сомино . . . . .	1,00	0,97	0,64	0,52	0,51	0,45
Деменец . . . . .	1,00	0,81	0,64	0,45	0,51	0,39
Ужо . . . . .	1,00	0,71	0,44	0,52	0,40	0,44
Турчино . . . . .	1,00	0,80	0,54	0,46	0,29	0,36
Кривое . . . . .	1,00	0,67	0,54	0,47	0,33	0,37
Рубанково . . . . .	1,00	0,19	0,37	0,60	0,26	0,37
Кудо . . . . .	1,00	0,80	0,54	0,33	0,49	0,45
Пелюга . . . . .	1,00	0,72	0,59	0,50	0,41	0,41
Средние значения	1,00	0,77	0,58	0,46	0,40	0,35
	У к					
Сомино . . . . .	1,00	0,96	0,60	0,25	0,25	—
Ужо . . . . .	1,00	0,81	0,53	0,31	0,35	0,23
Турчино . . . . .	1,00	0,69	0,51	0,24	0,39	0,25
Островно . . . . .	1,00	0,54	0,62	0,33	—	—
Кривое . . . . .	1,00	0,78	0,53	0,31	0,33	0,24
Рубанково . . . . .	1,00	0,63	0,57	0,26	0,30	0,27
Пелюга . . . . .	1,00	0,92	0,51	0,37	0,28	0,20
Средние значения	1,00	0,76	0,55	0,30	0,32	0,24
	Л е ш					
Островно . . . . .	1,00	0,83	0,68	0,57	0,28	0,55
Турчино . . . . .	1,00	0,70	0,65	0,58	0,66	0,48
Рубанково . . . . .	1,00	0,88	0,72	0,73	0,79	0,17
Ужо . . . . .	1,00	0,75	0,69	0,54	0,49	0,57
Средние значения	1,00	0,79	0,69	0,61	0,56	0,44

нехарактерный волнообразный характер. Поэтому в данной работе они не рассматриваются.

Анализ приведенных значений коэффициентов естественной смертности в популяциях одного и того же вида показывает, что их величина также зависит от экологических условий в водоемах. Крайние значения  $K_{e.см.}$  для рыб одного вида и возраста, но из разных водоемов могут отличаться в 2—3 раза. Однако по отношению к средним значениям эти различия значительно

класс										Вся популяция
6+	7+	8+	9+	10+	11+	12+	13+	14+	15+	
к а										
0,67	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,52
0,25	0,56	0,19	0,30	—	—	—	—	—	—	0,53
0,13	0,51	0,63	—	—	—	—	—	—	—	0,55
0,27	0,35	—	—	—	—	—	—	—	—	0,38
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,63
0,14	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,39
0,36	0,23	—	—	—	—	—	—	—	—	0,50
0,27	0,30	0,17	—	—	—	—	—	—	—	0,47
0,31	0,21	0,05	—	0,26	0,17	—	—	—	0,67	0,38
0,31	0,33	0,25	—	—	—	—	—	—	—	0,36
0,22	0,26	0,15	—	—	—	—	—	—	—	0,43
0,18	0,23	0,11	0,12	0,17	0,16	0,14	—	—	—	0,36
0,26	0,25	0,25	0,21	0,21	0,17	0,14	—	—	0,67	0,46
л е я										
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,47
0,12	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,57
0,09	0,25	—	—	—	—	—	—	—	—	0,71
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,53
0,13	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,43
0,16	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,52
0,18	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,46
0,14	0,25	—	—	—	—	—	—	—	—	0,53
0,31	0,34	0,27	0,21	—	—	—	—	—	—	0,51
0,30	0,48	0,18	0,18	—	—	—	—	—	—	0,60
0,25	0,27	0,29	0,10	0,09	0,07	—	—	—	—	0,51
0,45	0,33	0,37	0,21	—	—	—	—	—	—	0,61
0,33	0,36	0,28	0,18	0,09	0,07	—	—	—	—	0,56

меньше (на 15—30 %) и лишь в отдельных, очень редких случаях, достигают 50 %.

Таким образом, использовать полученные значения коэффициентов естественной смертности для реконструкции численности рыб младших возрастных классов в необлавливаемых или слабооблавливаемых ранее популяциях можно, но с известной осторожностью. Для снижения величины ошибки необходим анализ экологической обстановки и выбор соответствующих ей

Т а б л и ц а 5

Значения  $\Delta P/V$ -коэффициентов в популяциях массовых видов рыб из озер\*, обработанных ихтиоцидами

Озеро	Плотва	Окунь	Ерш	Щука	Уклея	Красноперка
Жемчужное	0,58**	0,66	0,59	0,63	—	—
	0,57	0,64	0,74	0,52	—	—
Белое	0,69	0,82	0,68	0,60	—	—
	0,63	0,43	0,64	0,53	—	—
Рачково	0,60	0,73	—	0,65	—	—
	0,60	0,64	—	0,55	—	—
Чернявское	0,74	0,58	0,62	0,38	—	—
	0,65	0,63	0,62	0,38	—	—
Сомино	0,76	0,71	0,47	0,60	0,69	0,44
	0,79	0,80	0,78	0,63	0,47	0,66
Деменец	0,37	0,71	—	—	—	—
	0,36	0,68	—	—	—	—
Кривое	0,46	0,50	0,45	0,40	0,43	0,38
	0,44	0,48	0,41	0,38	0,43	0,38
Средние значения	0,60	0,67	0,56	0,54	0,56	0,41
	0,60	0,64	0,72	0,50	0,47	0,54

\* Значения  $\Delta P/V$ -коэффициентов приводятся по данным Г. П. Руденко [40], Г. П. Руденко, А. А. Умнова [43].

\*\* Значения коэффициентов: в числителе полученных по средним многолетним данным; в знаменателе — полученных по данным прямых наблюдений.

коэффициентов смертности. Приведенные значения  $K_{e.см.}$  показывают, что в темпах естественной смертности проявляется и видовая специфика. Так, у щуки, обладающей наиболее высоким темпом роста в условиях хорошей обеспеченности пищей, наиболее низкие  $K_{e.см.}$ , у ерша, находящегося на протяжении всего жизненного цикла под прессом различных хищников, наоборот, коэффициент смертности выше, возрастной ряд короче. У окуня коэффициенты естественной смертности вначале также довольно высоки, но по мере роста, увеличения размеров и с переходом его на хищный образ жизни темпы смертности замедляются.

В заключение следует заметить, что основные продукционные характеристики у рыб специфичны и в то же время сильно зависят от экологических условий, сложившихся в водоемах. Закономерности их изменений необходимо изучать и учитывать при характеристике рыбопродукционного процесса и регулирования рыболовства. В частности, необходимо учитывать, что в облавливаемых популяциях рыб темпы естественной смертно-

Таблица 6

Коэффициенты естественной смертности рыб, рассчитанные по средней многолетней численности \*

Озеро	Возрастной класс									
	0+	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+
<b>Красноперка</b>										
Сомино . . . . .	0,89	0,71	0,60	0,52	0,47	0,43	0,41	0,40	0,40	0,40
Деменец . . . . .	0,37	0,39	0,41	0,43	0,44	0,45	0,46	0,47	0,47	0,48
Средние значения	0,63	0,55	0,50	0,47	0,45	0,44	0,43	0,43	0,43	0,44
<b>Окунь</b>										
Жемчужное . . . . .	0,63	0,63	0,63	0,63	0,63	0,63	0,63	0,63	0,63	0,63
Белое . . . . .	0,84	0,81	0,79	0,76	0,73	0,69	0,65	0,60	0,55	0,49
Рачково . . . . .	0,80	0,73	0,65	0,56	0,47	0,39	0,34	0,31	0,32	0,35
Чернявское . . . . .	0,66	0,61	0,60	0,59	0,58	0,58	0,58	0,57	0,57	0,57
Сомино . . . . .	0,85	0,80	0,77	0,75	0,74	0,73	0,73	0,71	0,70	—
Деменец . . . . .	0,72	0,70	0,70	0,69	0,69	0,68	0,68	0,68	0,67	0,67
Средние значения	0,75	0,71	0,69	0,66	0,64	0,62	0,60	0,58	0,57	0,54
<b>Линь</b>										
Сомино . . . . .	0,92	0,76	0,65	0,57	0,52	0,46	0,44	0,41	0,41	0,41
Деменец . . . . .	0,21	0,19	0,35	0,33	0,43	0,52	0,61	0,69	0,76	0,82
Средние значения	0,56	0,48	0,50	0,45	0,47	0,49	0,53	0,55	0,59	0,62
<b>Ерш</b>										
Жемчужное . . . . .	0,77	0,32	0,16	0,57	0,91	0,99	0,999	—	—	—
Белое . . . . .	0,65	0,61	0,62	0,69	0,78	0,87	0,93	—	—	—
Чернявское . . . . .	0,64	0,56	0,49	0,46	0,47	0,51	0,59	—	—	—
Сомино . . . . .	0,62	0,49	0,47	0,55	0,73	0,90	0,97	—	—	—
Деменец . . . . .	0,93	0,72	0,61	0,58	0,63	0,73	0,85	0,93	—	—
Средние значения	0,72	0,54	0,47	0,57	0,70	0,80	0,87	0,93	—	—
<b>Щука</b>										
Жемчужное . . . . .	0,42	0,45	0,54	0,66	0,78	0,87	0,94	—	—	—
Белое . . . . .	0,66	0,51	0,40	0,40	0,49	0,64	0,79	0,89	—	—
Рачково . . . . .	0,26	0,45	0,59	0,69	0,80	0,87	—	—	—	—
Чернявское . . . . .	0,42	0,27	0,21	0,19	0,25	0,43	0,73	0,95	—	—
Сомино . . . . .	0,89	0,69	0,56	0,46	0,41	0,36	—	—	—	—
Деменец . . . . .	0,66	0,45	0,39	0,38	0,37	0,39	0,40	—	—	—
Средние значения	0,55	0,47	0,45	0,46	0,52	0,59	0,72	0,92	—	—
<b>Карась</b>										
Сомино . . . . .	0,86	0,72	0,60	0,52	0,46	0,42	0,39	0,44	0,52	—
Деменец . . . . .	0,68	0,41	0,32	0,30	0,33	0,43	0,57	0,73	0,86	0,98
Средние значения	0,77	0,57	0,46	0,41	0,39	0,43	0,48	0,59	0,69	0,98

Окончание табл. 6

Озеро	Возрастной класс									
	0+	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+
П л о т в а										
Жемчужное . . . . .	0,57	0,54	0,53	0,54	0,61	0,68	0,77	0,84	0,90	—
Белое . . . . .	0,53	0,63	0,70	0,73	0,75	0,75	0,73	0,71	0,65	—
Рачково . . . . .	0,65	0,65	0,65	0,65	0,65	0,65	0,65	0,65	0,65	—
Чернявское . . . . .	0,76	0,70	0,63	0,76	0,80	0,85	0,85	0,85	0,85	—
Сомино . . . . .	0,90	0,79	0,74	0,70	0,68	0,67	0,65	0,63	0,63	0,67
Деменец . . . . .	0,26	0,15	0,15	0,33	0,41	0,67	0,88	0,98	0,99	0,99
Средние значения	0,61	0,58	0,67	0,62	0,65	0,71	0,76	0,78	0,78	0,83

\* Значения коэффициентов приводятся по данным В. В. Гулина, Г. П. Руденко [14] и Г. П. Руденко, А. А. Умнова [43].

сти снижаются и тем больше, чем выше интенсивность промысла. Эта поправка может быть рассчитана одним из известных способов [11, 46, 35].

После определения ихтиомассы, численности рыб и годового прироста выживших рыб для оптимизации рыболовства рассчитывают величину допустимого вылова способом, предложенным Г. П. Руденко [41]. В первом приближении величина допустимого вылова соответствует половине годового прироста ихтиомассы у выживших рыб.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Аверинцев С. В. Определение промыслового запаса и методы долгосрочных прогнозов в морском рыболовстве. М.: Пищепромиздат, 1948. 116 с.
2. Антипова Л. Ф. Питание и рационы сига Чудского озера.— Изв. ГосНИОРХ, 1980, т. 158, с. 27—36.
3. Антипова Л. Ф. Экология питания и рационы плотвы Псковско-Чудского водоема.— Изв. ГосНИОРХ, 1982, т. 177, с. 56—64.
4. Баранов Ф. И. К вопросу о биологических основаниях рыбного хозяйства.— Изв. Отдела рыбоводства и научно-промысловых исследований, 1918, т. 1, вып. 1, с. 84—128.
5. Баранов Ф. И. Рыболовство и предельный возраст рыб.— Бюлл. рыбного хоз-ва, 1925, № 9, с. 26—27.
6. Бикинин Р. Ф. Рационы сига *Coregonus lavaretus* L. в озерах Якты-Куль и Атавды (Башкирская АССР).— Изв. ГосНИОРХ, 1982, т. 177, с. 78—86.
7. Бойко Е. В. Оценка запасов кубанского судака.— Работы Дону-Кубанской рыбохозяйственной станции, 1934, вып. 1, с. 1—43.
8. Бурмакин Е. В., Жаков Л. А. Опыт определения рыбопродуктивности окуневых озер.— Научн. техн. бюлл. ГосНИОРХ, 1961, № 13—14, с. 25—27.
9. Винберг Г. Г. Соотношение между продукцией морских животных и «ростовой» и «поддерживающей» продуктами.— Океанология, 1976, т. 16, вып. 5, с. 854—867.
10. Войнарович Э. Вопросы хозяйственно ценной продукции замк-

- нутых, стоячих водоемов с точки зрения продукционной биологии. Труды VI совещ. по пробл. биологии внутренних водоемов. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959, с. 105—113.
11. Гулин В. В. Теоретическое обоснование и практическая разработка методов оценки общей промысловой и естественной смертности рыб во внутренних водоемах.— Изв. ГосНИОРХ, 1971, т. 73, с. 33—74.
  12. Гулин В. В., Зонов А. И. Кормовая база как фактор стабилизации численности популяций рыб.— Изв. ГосНИОРХ, 1978, т. 131, с. 69—78.
  13. Гулин В. В., Руденко Г. П. К методике определения продукции популяций рыб в озерах.— Вопр. ихтиологии, 1973, т. 13, вып. 6 (83), с. 977—989.
  14. Гулин В. В., Руденко Г. П. Экологические условия водоема и величина естественной смертности у рыб.— Изв. ГосНИОРХ, 1975, т. 99, с. 239—252.
  15. Державин А. Н. Каспийско-Куринские запасы севрюги.— Изв. Бакинской ихтиологической лаборатории, 1922, т. 1, с. 3—393.
  16. Дмитренко Ю. Ю. Баланс энергии и рационы сиговых, выращиваемых в озерных питомниках Карелии.— Изв. ГосНИОРХ, 1982, т. 177, с. 48—52.
  17. Дойников К. П. Материалы по биологии и оценке запасов осетровых рыб Азовского моря.— Работы Доно-Кубанской рыбохозяйственной станции, 1936, вып. 4, с. 1—213.
  18. Засосов А. В. Теоретические основы рыболовства. М.: Пищевая промышленность, 1970. 219 с.
  19. Засосов А. В. Динамика численности промысловых рыб. М.: Пищевая промышленность, 1976. 312 с.
  20. Ибнеева Н. И. Суточные рационы снетка Псковско-Чудского озера.— Изв. ГосНИОРХ, 1980, т. 158, с. 22—27.
  21. Ивлев В. С. Энергетический баланс карпов.— Зоол. ж., 1939, т. 18, вып. 1, с. 303—318.
  22. Иоганзен Б. Г. Биологические основы рыбного хозяйства на внутренних водоемах.— В кн.: Биологические основы рыбного хозяйства. Томск, 1959, с. 9—30.
  23. Карзинкин Г. С. Основы биологической продуктивности водоемов. М.: Пищепромиздат, 1952. 341 с.
  24. Клыков А. А., Морозов А. В., Сметанин К. А., Булгаков Г. П. Рыбное хозяйство Туркмении.— Труды Ин-та рыбн. хоз-ва, 1929, т. 5; вып. 1 (Приложение 2), с. 172—190.
  25. Лапичкий И. И. Учет численности эксплуатируемых стад сазана, леща и других промысловых рыб Цимлянского водохранилища.— Труды зонального совещания по типологии и биологическому обоснованию рыбохозяйственного использования внутренних (пресноводных) водоемов южной зоны СССР. Кишинев, 1962, с. 306—311.
  26. Майский В. Н. К методике определения рыбных запасов в Азовском море.— Рыбное х-во, 1939, № 3, с. 33—34.
  27. Майский В. Н. К методике изучения рыбной продуктивности Азовского моря.— Труды Аз. ЧерНИРО, 1940, т. 12, ч. 1, с. 25—68.
  28. Методы определения продукции водных животных/Под ред. Г. Г. Винберга. Минск: Вышэйша школа, 1968. 248 с.
  29. Месяцев И. И. Сырьевые запасы Северного Каспия.— За рыбную индустрию Северного Каспия, 1934, № 4—5, с. 33—40.
  30. Монастырский Г. Н. Краткий обзор исследования воблы. Труды ВНИРО, 1939, т. 10 с. 7—8.
  31. Монастырский Г. Н. Динамика численности промысловых рыб. Труды ВНИРО, 1952, т. 21, с. 1—162.
  32. Никольский Г. В. Теория динамики стада рыб. М.: Изд-во АН СССР, 1965. 381 с.
  3. Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищевая промышленность, 1966. 375 с.
  34. Пихтова Т. С. Питание и пищевые взаимоотношения рыб-планк-

тофагов озера Белого (Вологодская обл.) — Изв. ГосНИОРХ, 1982, т. 177, с. 64—78.

35. Риккер У. Е. Методы оценки и интерпретации биологических показателей популяций рыб. М.: Пищевая промышленность, 1979. 408 с.

36. Руденко Г. П. Возрастной состав рыб, ихтиомасса и рыбопродуктивность окуневых озер.— Научн.-техн. бюлл. ГосНИОРХ, 1962, № 16, с. 33—38.

37. Руденко Г. П. Опыт определения численности рыб, ихтиомасса и рыбопродукции плотвично-окуневого озера.— Изв. ГосНИОРХ, 1967, т. 64, с. 19—38.

38. Руденко Г. П. О коэффициенте уловистости равнокрылых неводо.— Рыбохоз. изуч. внутр. водоемов, 1970, № 2, с. 33—37.

39. Руденко Г. П. Методика определения численности рыб, ихтиомассы и рыбопродукции в малых озерах, обработанных ихтиоцидами.— В кн.: Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов. Вильнюс: Минтис, 1976, с. 15—24.

40. Руденко Г. П. Численность рыб в малых озерах Ленинградской и смежных областей и величина их допустимого вылова.— Изв. ГосНИОРХ, 1978, т. 128, с. 72—134.

41. Руденко Г. П. Теоретические вопросы рационального использования малых озер.— Изв. ГосНИОРХ, 1982, т. 190, с. 3—10.

42. Руденко Г. П., Волков Ю. П. Продуктивность популяций рыб мезотрофного озера Рачково (Бассейн р. Великой).— Гидробиол. ж., т. 10, вып. 4, с. 84—89.

43. Руденко Г. П., Умнов А. А. Рыбопродукционная характеристика разнотипных малых озер Северо-Запада.— Вопр. ихтиологии, 1982, т. 22, вып. 5, с. 746—759.

44. Троицкий С. Н. Материалы к оценке состояния запасов азовскодонского леща.— Работы Доно-Кубанской рыбохозяйственной станции, 1935, вып. 3, с. 3—41.

45. Тюрин П. В. Биологические обоснования регулирования рыболовства на внутренних водоемах. М.: Пищепромиздат, 1963. 120 с.

46. Тюрин П. В. Нормальные кривые выживания и темпов естественной смертности рыб как теоретическая основа регулирования рыболовства.— Изв. ГосНИОРХ, 1972, т. 71, с. 71—128.

47. Умнов А. А., Руденко Г. П. Определение средней многолетней численности рыб, ихтиомассы и рыбопродукции в малых озерах (биолого-математическая модель популяции).— Гидробиол. ж., 1979, т. XV, вып. 1, с. 43—49.

48. Федоров В. А. Определение оптимальной интенсивности рыболовства на примере оз. Езерище.— Рыбное х-во, 1963, № 11, с. 17—22.

49. Федоров В. А. О зависимости улова от интенсивности лова.— Рыбное х-во, 1967, № 8, с. 52—54.

50. Федорова Т. А., Мицкевич О. И. Питание молоди пеляди, чира и сига-пыжьяна в озере Ближнем (Карельский перешеек).— Изв. ГосНИОРХ, 1982, т. 177, с. 22—29.

51. Федорова Г. В., Тихомирова Л. П. Рационы и пищевые потребности плотвы Ладожского озера.— Изв. ГосНИОРХ, 1980, т. 158, с. 54—62.

52. Цибалева Г. А. Рационы основных промысловых рыб озера Вуоксы.— Изв. ГосНИОРХ, 1977, т. 116, с. 106—116.

53. Цибалева Г. А. Питание и пищевые потребности основных видов рыб в оз. Вуокса Ленинградской области. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., ГосНИОРХ, 1978.

54. Beverton R., Holt S. On the dynamics of exploited fish populations.— Fith. Invest., 1957, ser. II, N 19. 533 p.

---

## СОДЕРЖАНИЕ

Г. Г. Винберг. Некоторые итоги практики применения продукционно-гидробиологических методов . . . . .	3
В. В. Бульон. Некоторые закономерности первичной продукции озерных экосистем . . . . .	19
Б. Л. Гутельмахер. Скорость фильтрации воды зоопланктоном в водоемах разной биологической продуктивности . . . . .	30
М. Б. Иванова. Значение систематических погрешностей при расчетах продукции . . . . .	40
Г. А. Галковская. О расчете продукции естественных популяций коловраток . . . . .	48
А. Ф. Алимов. Зависимость продукции донных сообществ от относительной биомассы моллюсков и личинок хирономид . . . . .	58
Н. Ю. Соколова. Методы расчета продукции хирономид . . . . .	61
Е. В. Балашкина. Энергетический баланс личинок хирономид и некоторые закономерности процесса продуцирования . . . . .	76
<u>Ю. Г. Андреяшкин</u> , И. В. Козлова, <u>К. Е. Шерман</u> О статистических характеристиках горизонтального размещения водных организмов и точности средних биомасс . . . . .	89
Л. В. Полищук. Методы оценки продукции водных животных . . . . .	101
Г. П. Руденко. Методы определения ихтиомассы, прироста рыб и рыбопродукции . . . . .	111

УДК 574.55

**Некоторые итоги практики применения продукционно-гидробиологических методов.** Винберг Г. Г.— В сб.: Продукция популяций и сообществ водных организмов и методы ее изучения. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985.

Рассматриваются принципиальные основы продукционно-гидробиологических исследований и трудности, встречающиеся при их выполнении. Обращается внимание на условность определения «чистой» или «реальной» продукции сообщества, включающего два или более трофических уровня. Рассматриваются условия корректного применения в продукционно-гидробиологических работах эмпирических формул.

Илл. 1. Библиогр. 39 назв.

УДК 581.132

**Некоторые закономерности первичной продукции озерных экосистем.** Бульон В. В.— В сб.: Продукция популяций и сообществ водных организмов и методы ее изучения. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985.

По литературным и собственным данным автора обсуждаются зависимость величин первичной продукции планктона от географической широты и высоты расположения водоемов, связь интегральной первичной продукции со скоростью фотосинтеза на оптимальной глубине и прозрачностью воды, скорости фотосинтеза с концентрацией хлорофилла *a*, зависимость прозрачности воды от содержания хлорофилла *a* и взвешенного органического вещества, соотношение между рыбопродуктивностью и первичной продукцией водоемов.

Илл. 8. Библиогр. 17 назв.

УДК 591.524.12

**Скорость фильтрации воды зоопланктоном в водоемах разной биологической продуктивности.** Гутельмахер Б. Л.— В сб.: Продукция популяций и сообществ водных организмов и методы ее изучения. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985.

Сделан обзор экспериментальных данных по скорости фильтрации воды зоопланктоном в пресноводных водоемах, которая в расчете на единицу биомассы рачков снижалась от низкопродуктивных к высокопродуктивным водоемам. В олиготрофных водоемах она равнялась 600—250, в мезотрофных 250—150 и в евтрофных — 150—25 мл/мг сырой массы/сут.

Табл. 1. Илл. 1. Библиогр. 37 назв.

УДК 577.475(28)

**Значение систематических погрешностей при расчетах продукции.** Иванова М. Б.— В сб.: Продукция популяций и сообществ водных организмов и методы ее изучения. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985.

Рассматриваются источники систематических погрешностей при определении продукции популяций водных животных на примере планктонных ракообразных. Оценивается возможная точность расчетов продукции популяции и сообществ гидробионтов.

Табл. 2. Библиогр. 10 назв.

УДК 574.36+574.55

**О расчете продукции естественных популяций коловраток.** Галковская Г. А.— В сб.: Продукция популяций и сообществ водных организмов и методы ее изучения. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985.

В работе сделана ревизия ранее предложенных методов определения продукции коловраток и изложен метод, основанный на допущении экспоненциального роста численности при постоянстве среднего веса особи за период между последовательными отборами проб.

Табл. 3. Илл. 4. Библиогр. 25 назв.

УДК 574.55+574.58

**Зависимость продукции донных сообществ от относительной биомассы моллюсков и личинок хирономид.** Алимов А. Ф.— В сб.: Продукция популяций и сообществ водных организмов и методы ее изучения. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985.

Приведено уравнение, связывающее продукцию сообществ донных животных, выраженную в энергетических единицах, со средней массой особи и относительной массой хирономид и моллюсков. Уравнение может быть использовано для ориентировочной оценки продукции донных сообществ.

Таблица 1. Илл. 2. Библиогр. 6 назв.

УДК 574.55

**Методы расчета продукции хирономид.** Соколова Н. Ю.— В сб.: Продукция популяций и сообществ водных организмов и методы ее изучения. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985.

Изложены и критически рассмотрены методы, применявшиеся для расчета продукции хирономид. Приводится предложенный автором метод расчета продукции, применимый в случаях, когда известна зависимость продолжительности развития личинок от температуры и температурные условия среды их обитания.

Табл. 1. Илл. 1. Библиогр. 35 назв.

УДК 577.3.773.4

**Энергетический баланс личинок хирономид и некоторые закономерности процесса продуцирования.** Балужкина Е. В.— В сб.: Продукция популяций и сообществ водных организмов и методы ее изучения. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985.

Анализируются уравнения зависимости скорости потребления кислорода, скорости роста и интенсивности питания от веса тела у личинок хирономид. Рассмотрены закономерности продуцирования личинок. Приводится уравнение зависимости удельной продукции личинок хирономид от продолжительности развития.

Табл. 1. Илл. 9. Библиогр. 33 назв.

УДК 519.9

**О статистических характеристиках горизонтального размещения водных организмов и точности средних биомасс.** Андряшкин Ю. Г., Козлова И. В., Шерман К. Е.— В сб.: Продукция популяций и сообществ водных организмов и методы ее изучения. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985.

Эмпирические распределения, описывающие размещение зоопланктона в трех и зообентоса в двух разнотипных озерах, характеризуются довольно постоянными нормированными параметрами, отсутствием вершины, положительной асимметрией, средней арифметической, приблизительно равной среднему квадратичному отклонению, и хорошо аппроксимируются экспоненциальным с одним параметром. Статистические ошибки при  $n=25 \div 43$  достигают 25—33 %. Уменьшение статистической ошибки средней биомассы донных животных может быть достигнуто только увеличением числа станций; целесообразно работать дночерпателями с уменьшенной площадью захвата (до  $1/200 \text{ м}^2$ ), дисперсию биомассы можно также уменьшить, если число станций на отдельных биотопах планировать, хотя бы ориентировочно, пропорциональным средним биомассам на биотопах.

Табл. 5. Илл. 1. Библиогр. 11 назв.

УДК 574.55+519.9

**Методы оценки продукции водных животных.** Полищук Л. В.— В сб.: Продукция популяций и сообществ водных организмов и методы ее изучения. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985.

На современном этапе развития продукционных представлений назрела необходимость разработки теории изучения продукционного процесса. В качестве основных в такой теории выделены следующие положения: 1) формула Бойсен-Иенсена — формализованное определение продукции замкнутой популяции; 2) когорта — элементарная единица продукционного процесса; 3) продукция популяции или возрастной группы выражается двойным интегралом от скорости продуцирования когорты. Исходя из этих положений обоснована общая формула для расчета продукции мелких организмов (бактерий, простейших, мелких коловраток); получены формулы для расчета соматической, генеративной и полной продукции популяций более крупных животных.

Табл. 3. Илл. 1. Библиогр. 41 назв.

УДК 597.6+597.61

**Методы определения ихтиомассы прироста рыб и рыбопродукции.** Руденко Г. П.— В сб.: Продукция популяций и сообществ водных организмов и методы ее изучения. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985.

Приводятся наиболее широко распространенные на внутренних водоемах методы определения промысловых и абсолютных запасов рыб, методы расчета рыбопродукции и годового прироста выживших рыб. Обобщаются материалы по коэффициентам естественной смертности, коэффициентам  $K_2$ ,  $P/B$ -коэффициентам,  $\Delta P/B$ -коэффициентам у массовых видов рыб из малых озер.

Табл. 6. Библиогр. 54 назв.

## ГОТОВИТСЯ К ПЕЧАТИ

сборник научных статей сотрудников  
Института экологии растений и животных  
УНЦ АН СССР

**Экологические аспекты скорости роста и развития животных.** 10 л. Цена 1 р. 50 к.

В сборнике представлены работы сотрудников лаборатории популяционной экологии позвоночных животных, раскрывающие некоторые особенности роста и развития представителей разных экологически связанных классов животных в природных и экстремальных условиях. Рассмотрено влияние внутривидовых отношений, структуры популяций, воздействия химических веществ разной природы, биотопических условий на скорость роста и развития организма по морфофизиологическим и морфологическим признакам.

Сборник представляет интерес для биологов, экологов, специалистов, работающих в области экспериментальной биологии и медицины, студентов университетов.

*Заявки присылать по адресу:*

*620169, Свердловск, ГСП-169, Первомайская, 91.  
РИСО УНЦ АН СССР*

**ПРОДУКЦИЯ  
ПОПУЛЯЦИЯ И СООБЩЕСТВ  
ВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ  
И МЕТОДЫ ЕЕ ИЗУЧЕНИЯ**

Рекомендовано к изданию  
Ученым советом  
Института экологии растений и животных  
и РИСО УНЦ АН СССР

Редактор **В. С. Коршунов**  
Обложка художника **М. Н. Гарипова**  
Техн. редактор **Н. Р. Рабинович**  
Корректор **Е. М. Бородулина**

---

Сдано в набор 14.06.84. Подписано в печать  
7.06.85. НС 15103. Формат 60×90<sup>1</sup>/<sub>16</sub>. Бумага ти-  
пографская № 2. Гарнитура литературная. Печать  
высокая. Усл. печ. л. 9. Уч.-изд. л. 10,5. Тираж 600.  
Цена 1 р. 60 к. Заказ 391.

---

РИСО УНЦ АН СССР, Свердловск, ГСП-169,  
ул. Первомайская, 91.  
Типография изд-ва «Уральский рабочий»,  
Свердловск, пр. Ленина, 49.