

А.Ф. Алимов

ВВЕДЕНИЕ  
В ПРОДУКЦИОННУЮ  
ГИДРОБИОЛОГИЮ

А.Ф. Алимов

---

ВВЕДЕНИЕ  
В ПРОДУКЦИОННУЮ  
ГИДРОБИОЛОГИЮ

---



Ленинград Гидрометеоиздат 1989

Рецензент чл.-корр. АН СССР Г. Г. Винберг, Зоологический институт  
АН СССР

Рассмотрены методы определения первичной продукции, расчетов вторичной продукции, оценена продуктивность водоемов разного типа. Изложены основные закономерности роста, размножения животных, динамики численности их популяций как основы определения продукции сообществ гидробионтов. Впервые показаны количественные связи между структурными и функциональными характеристиками сообществ водных животных, оценена их стабильность и устойчивость. Рассмотрены общие положения биотических балансов водных экосистем и показаны пути их использования для решения практических задач.

Для экологов, гидробиологов, специалистов водного хозяйства, охраны природы.

In the book by A. F. Alimov "An Introduction to Production Hydrobiology" methods of defining primary production and calculation of secondary production are considered. Productivity of water bodies of different types is estimated. The fundamental principles of growth, reproduction of animals, abundance dynamics of their populations are presented as the bases of defining production of hydrobionth communities. For the first time quantitative relations between structural and functional characteristics of aquatic animal communities are shown, their stability and steadiness are determined. The general principles of biotic balances in aquatic ecosystems are considered and the ways of using them for solution of practical tasks are shown.

The book is intended for ecologists, hydrobiologists, specialists in water resources management and nature protection.

## ПРЕДИСЛОВИЕ

В результате расширения хозяйственной деятельности человека в ряде случаев происходят весьма значительные изменения качества вод в водоемах различного типа и водотоках, выражающиеся в их эвтрофировании, загрязнении, уменьшении продуктивности и т. п. Удовлетворение потребностей в пищевом белке возможно лишь при условии целенаправленного увеличения продуктивности водоемов, умения определять нормы вылова рыб, беспозвоночных животных, водорослей, эффективного ведения хозяйства аквакультуры. Возникла настоятельная необходимость в прогнозировании возможных изменений в экосистемах и их последствий при интенсивном воздействии хозяйственной деятельности человека на водоемы и водотоки. Решение этих важнейших проблем невозможно без количественного описания роли популяций отдельных организмов и их сообществ в общих процессах круговорота веществ и трансформации энергии в водных экологических системах, а также оценки взаимосвязи структуры и функционирования экосистем. Теоретические основы этих вопросов исследуются в производственной гидробиологии.

Предлагаемая читателю монография представляет собой обзор современных знаний в области производственной гидробиологии, каждый из разделов которой в настоящее время развивается как самостоятельное направление гидробиологической науки. В силу этого автор рассматривает свою работу не более как введение в производственную гидробиологию, которая, по его мнению, является основой современной гидробиологии.

В основу монографии положен курс лекций, которые автор читает в Ленинградском и Красноярском университетах, а также результаты исследований сотрудников лаборатории пресноводной и экспериментальной гидробиологии Зоологического института АН СССР, в которой автор работает в настоящее время.

В каждом разделе книги приводятся примеры способов расчета конкретных ситуаций, а также использования количественных зависимостей для решения отдельных вопросов и задач.

Автор приносит искреннюю благодарность чл.-корр. АН СССР Г. Г. Винбергу, В. В. Бульону, А. А. Умнову и В. В. Богатову за ценные замечания, сделанные ими при прочтении рукописи или отдельных ее разделов, а также В. Г. Власовой и О. Г. Паршковой за помощь при подготовке рукописи к печати.

A 1502000000-016  
069(02)-89 19-89

© Гидрометеоиздат, 1989

ISBN 5-286-00123-8

# ВВЕДЕНИЕ

## ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ

Гидробиология, или экология гидросфера, или гидроэкология, также как и экология — наука о надорганизменных формах организации жизни,— изучает водные экосистемы, исследует их структуру и функционирование с целью управления ими.

В гидробиологии раньше, чем в экологии суши, началось изучение надорганизменных биосистем (планктона, бентоса, нектона и т. д.). Многие основные понятия, широко используемые в современной экологии, такие, например, как биомасса, биоценоз, продукция, трофические уровни и др., были сформулированы на основании изучения жизни в различных водоемах и водотоках.

С самого начала гидробиологи столкнулись с необходимостью детального описания видового состава сообществ водных организмов. Поэтому они продолжали давно начатую зоологами и ботаниками, но до сих пор еще далекую от завершения работу по описанию и уточнению систематического положения водных организмов. Одновременно создавался специфический метод гидробиологии — учет количества организмов, их численности и биомассы.

Гидробиология принадлежит важная, а в некоторых отношениях и ведущая роль в решении крупнейших междисциплинарных проблем глобального значения. Это, например, создание научных основ рациональной эксплуатации биологических ресурсов природных вод с обеспечением их расширенного воспроизводства; разработка основ прогнозирования состояния водных экосистем в условиях антропогенного воздействия на них; исследование причин эвтрофирования вод и методов его предотвращения; разработка научных основ управления качеством вод, формирования чистой воды в природных водоемах и в сооружениях для водоснабжения; создание научных основ аквакультуры экономически значимых видов рыб, беспозвоночных и водорослей.

Задачи гидробиологии, учитывая все сказанное выше, могут быть определены следующим образом: изучение общих закономерностей структурно-функциональной организации водных экосистем, определяющей потоки вещества и энергии в них; исследование зависимости потоков вещества и энергии от факторов среды, в том числе и антропогенных, влияния изменений структуры популяций животных на структуру этих потоков в экосистемах; разработка теории биологической продуктивности водных экосистем; изучение биологического фона акваторий и производственных свойств входящих в них экологических систем.

Для решения этих задач необходимо умелое сочетание исследований видового состава, количественного развития, распределения и сезонной динамики популяций и сообществ водных организмов с экспериментальными исследованиями эколого-физиологиче-

ских характеристик организмов и их зависимостей от факторов внешней среды.

Гидробиология имеет специфические объект, метод и задачи исследования, она тесно связана со многими смежными науками. В своих исследованиях гидробиологи широко используют методы и представления зоологии, ботаники, микробиологии, физиологии, биогеографии, гидрологии, химии, физики, математики.

Нередко встречающееся еще и в наше время низведение гидробиологии до простого изучения видового состава, морфологических особенностей, биогеографии гидробионтов, их численности и биомассы не соответствует определению этой науки, ее основным целям и задачам, приводит к упрощенному рассмотрению гидробиологии и тормозит ее развитие.

В основе методологии современной гидробиологии лежит системный подход. Система при этом понимается как множество взаимосвязанных элементов, образующих определенную целостность (единство). Под *структурой* объекта понимается взаиморасположение его составных частей. При рассмотрении структуры следует учитывать совокупность связей объекта, обеспечивающих его целостность. Так, в популяции различают возрастную, половую, размерные структуры, а в сообществах и экосистемах, кроме того,— видовую, пространственную, трофическую и т. д.

Взаимосвязь отдельных частей в рамках целого, соотношение двух или группы объектов в пределах целого, при котором изменения одного приводят к изменению другого, называют *функцией*. Например, скорость обмена или питания у животных возрастает пропорционально увеличению массы их тела и т. д.

Учет количества и биомассы организмов как специфический метод гидробиологии представляет собой средство изучения популяций отдельных видов, выявления колебаний их численности и массы, а также исследования образа жизни гидробионтов и их взаимосвязей с элементами окружающей среды.

Биомасса организмов ( $B$ ) представляет собой суммарную массу особей конкретного вида, отнесенную к единице поверхности или объема:

$$B = \sum_1^n W_i N_i,$$

где  $W_i$ ,  $N_i$  — соответственно масса и численность особей каждой  $i$ -й размерной группы организмов данного вида;  $i$  — число размерных групп.

В некоторых случаях для удобства расчетов биомассу представляют как суммарную массу некоторого числа особей ( $N$ ) со средней массой ( $\bar{W}$ ), отнесенную к единице поверхности или объема:  $B = \bar{W}N$ .

Биомасса обычно выражается в единицах массы, органического углерода, энергетических или других эквивалентных единицах (например,  $\text{г}/\text{м}^2$ ,  $\text{г}/\text{м}^3$ ,  $\text{мг С}/\text{м}^2$ ,  $\text{мг С}/\text{м}^3$ ,  $\text{Дж}/\text{м}^2$ ,  $\text{Дж}/\text{м}^3$  и т. п.).

Некоторые авторы, особенно специалисты в области рыбного хозяйства, часто применяют термин «остаточная биомасса». Этот термин используется в том же самом смысле, что и понятие «биомасса». Напомним, что биомасса представляет собой результат взаимодействия одновременно протекающих в природе процессов прироста массы организмов и ее постоянного разрушения, элиминации. Таким образом, по сути дела, биомасса всегда остаточна и употребление термина «остаточная биомасса» вместо общепринятого термина «биомасса» или одновременно с ним не имеет смысла.

Изучая разнообразные явления в водных экосистемах, мы встречаемся с различными (в ряде случаев противоположно направленными) процессами, совокупность и результат которых наиболее удобно выражать в виде различного рода балансов.

Впервые балансовый подход к изучению водоемов был выдвинут Л. Л. Россолимо в 1934 г. Он рассматривал баланс веществ и энергии в водоеме как развернутое представление о всех фазах динамики отдельных элементов и явлений, с ними связанных.

Особое место в экосистемах занимает баланс органических веществ, который включает в себя разнородные и сложные биотические процессы в водоемах. С балансом органических веществ в водоемах тесно связаны балансы биогенных и других элементов. Это обусловлено тем, что биогенные элементы входят в состав органических веществ, а также тем, что биотические процессы их образования и разрушения представляют собой важнейшие составляющие биотического круговорота в водоемах.

Баланс органических веществ нельзя рассматривать просто как разность между их поступлением и выносом из водоема. Такой подход не имеет смысла, поскольку органические вещества могут синтезироваться в самом водоеме. Поэтому большое значение имеют представления, характеризующие скорость их образования (*продукции*) и разрушения (*деструкции*). Именно такое широкое понимание баланса положено в основу гидробиологических исследований.

Разработанный Г. Г. Винбергом [18, 21, 23], Линдеманном [117], В. С. Ивлевым [51] энергетический принцип изучения трофических связей, биотического круговорота и биологической продуктивности водоемов в соответствии с первым законом термодинамики отражает фундаментальное положение о том, что энергия, в отличие от вещества, в цепи трофических превращений не исчезает, а может переходить из одной формы в другую. Без этих превращений и переноса энергии не было бы жизни на Земле. Каждая составляющая биотического баланса в экологических системах занимает вполне определенное положение по отношению к потоку энергии в них. Используя понятие «поток энергии», можно достаточно хорошо описать поведение энергии в экосистемах, поскольку превращения энергии в них идут в направлении от организмов — накопителей энергии к организмам-потребителям.

При такой энергетической трактовке биотический баланс может быть выражен простым равенством

$$A - R = \pm P,$$

где  $A$  — новообразование органических веществ в водоеме;  $R$  — превращения органических веществ, связанные с процессами метаболизма у гидробионтов. В отличие от процессов новообразования, эти процессы ведут к уменьшению запасов органических веществ и заключенной в них энергии и представляют собой процессы разрушения (деструкции). Знак « $\pm$ », стоящий у последнего члена балансового равенства, говорит о том, что баланс органических веществ в водоеме может быть и положительным, и отрицательным. В первом случае процессы образования органических веществ преобладают над процессами деструкции и в водоеме происходит накопление органических веществ, а во втором — преобладают процессы деструкции и запасы органических веществ уменьшаются.

Первичное органическое вещество может быть синтезировано внутри самого водоема за счет фотосинтетической активности зеленых растений или хемосинтеза бактерий. Это *автохтонное органическое вещество*. Органические вещества, поступающие в водоем извне, с площади его водосбора, называют *аллохтонными*.

В принципе, каждый из членов балансового равенства следует рассматривать как результат или сумму соответствующих функций отдельных организмов.

В полном соответствии с положениями о балансе веществ и энергии в водоемах находится разработанная Линдеманном [117] концепция трофических уровней в экосистемах (т. е. трофодинамическое направление гидробиологических исследований). Линдеманн трактовал вопросы продуктивности водоемов, используя представление о трофических уровнях, которое было предложено его учителем Хатчинсоном.

Схематически концепция трофических уровней может быть представлена следующим образом. Часть солнечной энергии, падающей на поверхность водоема, аккумулируется фотоавтотрофами в результате фотосинтеза. Это и есть первый трофический уровень. В дальнейшем происходит трансформация энергии, запасенной на первом трофическом уровне, в ходе потребления одними организмов другими. Например, часть фитопланктеров потребляется животными внутри самого планкtonного сообщества. Запасенная фитопланктерами энергия используется для построения тел этих животных, что создает запас энергии на втором трофическом уровне. В свою очередь животные второго трофического уровня частично потребляются хищниками планктона, образующими запас энергии третьего трофического уровня, который может быть потреблен другими хищниками, относящимися к четвертому трофическому уровню и т. д. Организмы первого трофического уровня называют *продуцентами*, а организмы последующих трофических уровней — *консументами*.

Число выделяемых трофических уровней определяется сложностью трофических взаимоотношений организмов в экосистеме и степенью наших знаний о пищевых спектрах конкретных гидробионтов.

Энергия поступает на каждый трофический уровень и покидает его. При этом в экосистеме образуется поток энергии, который рассматривается как одно из ее фундаментальных свойств. Каждый трофический уровень представляет собой популяцию или ее часть или группу популяций отдельных видов гидробионтов. Поступление энергии на второй и последующий трофические уровни определяется количеством энергии, запасенной в пищевом материале, потребляемом консументами конкретного трофического уровня в единицу времени (т. е. их *рационом*).

Энергия, поступившая на трофический уровень в виде рациона консументов ( $C$ ), расходуется животными на процессы метаболизма ( $R$ ), используется на построение тел животных ( $P$ ), а некоторая ее часть, заключенная в неусвоенной животными пище ( $f$ ), выводится из их организмов и может быть использована в пищу организмами других трофических уровней или запасается в донных отложениях. Этую трансформацию энергии можно записать в виде балансового равенства, широко используемого в практике гидробиологических исследований:

$$C = P + R + f,$$

которое справедливо как для отдельных особей, так и для популяций конкретных видов животных.

Выражение  $P+R=A$  описывает усвоенную животным часть энергии потребленной им пищи, которая называется *ассимилированной энергией* (или *ассимиляцией*), а применительно к популяции и сообществу животных — *потоком энергии*. Количество неусвоенной пищи может быть определено непосредственно или по величине *усвояемости* пищи ( $\alpha$ ), которая показывает, какую долю потребленной пищи составила усвоенная. В первом приближении принято считать, что для нехищных животных усвояемость составляет 60 %, а для хищных — 80 %. Однако для точного сведения баланса необходимо получать надежные экспериментальные данные об усвояемости пищи животным конкретного вида в конкретных условиях.

С учетом сказанного выше балансовое равенство можно записать в виде

$$C = A + f \text{ или } C = \alpha A.$$

Поскольку на каждом трофическом уровне происходит рассеивание энергии, при переходе с одного трофического уровня на другой часть ее диссирирует в виде тепловой энергии. Рассеяние энергии может достигать 90 %, что не позволяет ожидать у экологических систем высоких к. п. д.

В процессе роста организмов создается органическое вещество, скорость образования которого называют *продукцией*. В соответ-

ствии с концепцией трофических уровней различают *первичную продукцию*, или продукцию производителей (автотрофов), и *вторичную продукцию*, или продукцию консументов (гетеротрофов).

В первом случае было предложено говорить о скорости продукции в момент времени  $t$ , а во втором — о количестве продукции за некоторый период времени  $(t_1, t_2)$  [19]. Однако более последовательно понимать под продукцией скорость образования органического вещества в момент времени  $t$ , а количество органического вещества, образованного с определенной скоростью в популяции или сообществе водных организмов за некоторый период времени  $(t_1, t_2)$ , называть *интегральной продукцией* организмов за некоторый промежуток времени.

Концепция трофических уровней позволила рассматривать процессы потребления, продуцирования, деструкции в экосистемах в их взаимосвязи. Однако она дает возможность получения лишь очень обобщенных и приближенных представлений о трофодинамике в экосистемах. На самом деле во многих случаях особи одного и того же вида на разных стадиях развития или при изменении внешних условий могут легко переходить с одной пищи на другую, а также менять тип и способ питания. Все это, естественно, затрудняет отнесение популяции определенного вида гидробионтов в конкретном водоеме к тому или иному трофическому уровню без множества допущений и оговорок. Более строго можно описать и проанализировать картину трофических взаимоотношений в экосистемах, используя представление о *трофических сетях*, т. е. о более разветвленной по сравнению с трофическими уровнями системе пищевых связей (рис. 1).

Используя представление о трофической сети, можно точнее проследить и потоки энергии. Поэтому ясна необходимость проведения специальных исследований пищевых спектров и скоростей питания у представителей конкретных видов животных и возможных изменений спектров в онтогенезе или под влиянием внешних условий.

Выявление закономерностей биотического круговорота веществ и трансформации энергии в водных экосистемах, а также производственного процесса в водоемах возможно благодаря тому, что биомасса разных организмов, скорость ее образования (продукции) и разрушения (деструкции) могут быть выражены в единицах энергии или иных эквивалентных единицах, отнесеных к конкретному моменту или периоду времени.

Такое единообразное выражение различных явлений и процессов не только не отменяет необходимости подробного анализа видового состава, распределения, сезонной и многолетней динамики населения водоема, а наоборот, делает ее еще более настоящей.

Количественное выражение участия популяций отдельных видов в общих процессах превращения веществ и трансформации энергии в водоемах и экосистемах возможно лишь при наличии знания характерных скоростей их роста и обмена. Поэтому большое

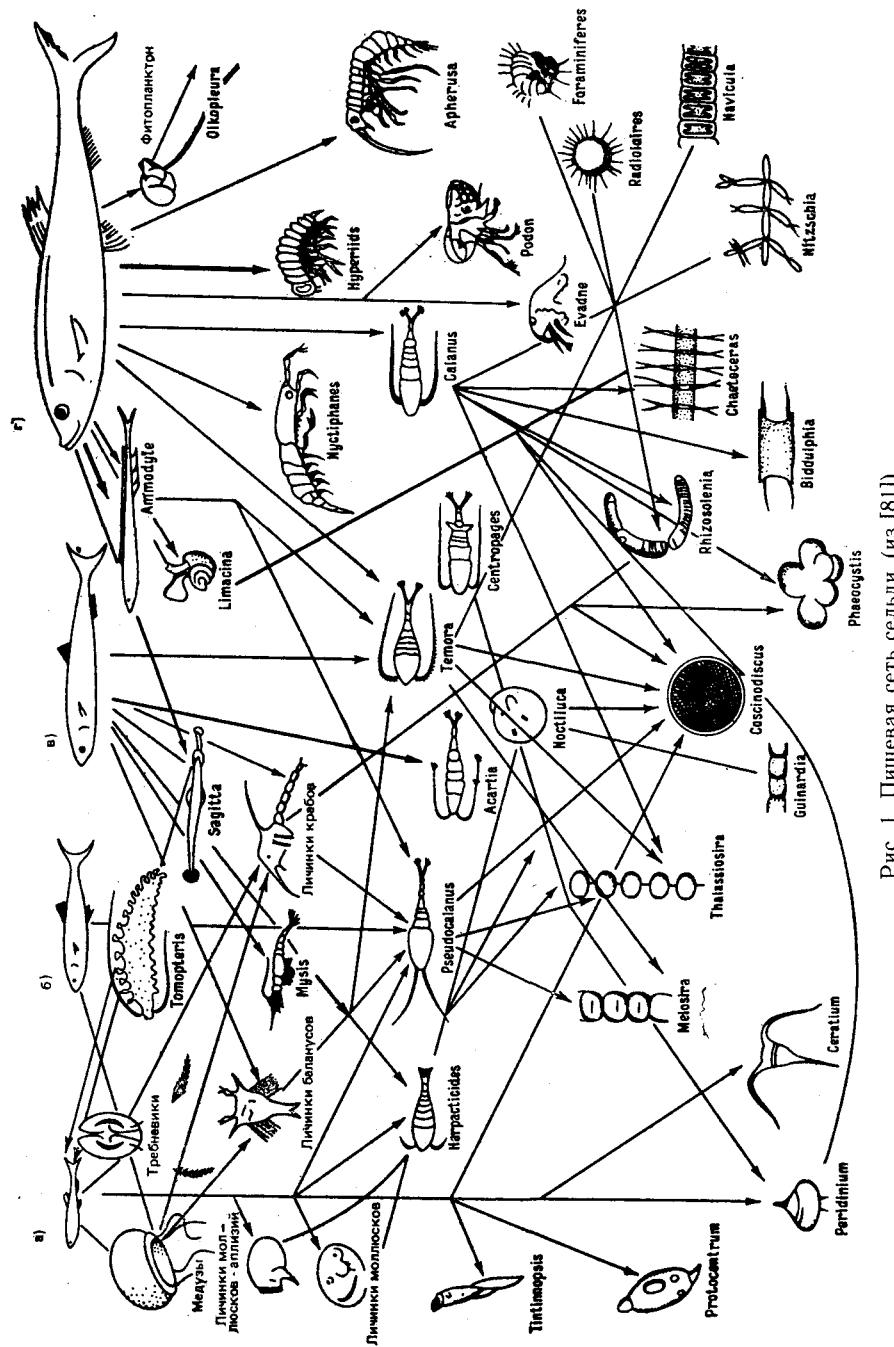


Рис. 1. Пищевая сеть сельди (из [81]).  
Размер особей: а — от 0,6 до 1,3 см; б — от 1,3 до 5,5 см; в — от 4,0 до 12,5 см; г — более 12,5 см; жирные линии — основные пищевые связи данного вида, тонкие линии — остальные пищевые связи.

значение имеют данные об экологической физиологии отдельных видов, с помощью которых могут быть количественно выражены важнейшие жизненные функции организмов и определены их скорости, зависящие от изменений условий среды (температуры, содержания кислорода в воде, активной ее реакции, содержания органических веществ и т. д.). Все необходимые данные могут быть получены в результате количественных сборов представителей флоры и фауны и экспериментальных исследований в лабораторных и естественных условиях.

Трофические связи и потоки энергии в экосистемах сложны и разветвлены. В процессы трансформации энергии вовлекается как энергия членов сообществ организмов, так и абиотических компонентов (энергия света, механическая, тепловая энергия воды, растворенных минеральных веществ и т. д.).

Важной продукционной характеристикой популяций или сообществ водных организмов служит относительная величина продукции, которая показывает соотношение между продукцией ( $P$ ), животных и их биомассой ( $B$ ). Отношение продукции к биомассе ( $P/B$ -коэффициент) для популяции или сообществ животных первым ввел Л. А. Зенкевич [47], когда были возможны лишь грубые оценки только годовой продукции, например животных планктона, бентоса, рыб. Затем стали определять и рассчитывать продукцию за короткие отрезки времени (месяц, декаду, сутки и т. д.). В результате удалось установить, что суточное значение  $P/B$ -коэффициента представляет собой средневзвешенное суточных удельных приростов всех особей в популяции. Эту величину, по сути, суточный  $P/B$ -коэффициент, было предложено называть *удельной продукцией* [44, 45].

В тех случаях, когда продукция оценивается как скорость,  $P/B$ -коэффициент представляет собой отношение продукции в конкретный момент времени к биомассе. В этом случае

$$P/B = \frac{B}{BT} = T^{-1},$$

где  $B$  — биомасса гидробионтов, выраженная в единицах массы или энергии;  $T$  — время.

Когда рассчитывается интегральная продукция за некоторый промежуток времени, значение  $P/B$ -коэффициента определяется с учетом средней за этот же отрезок времени биомассы. В этих случаях  $P/B$ -коэффициент — величина безразмерная и показывает, во сколько раз продукция больше или меньше биомассы.

Продукция может быть рассчитана за любой отрезок времени — сутки, неделю, месяц, год и т. п. Поэтому получают суточный, недельный, месячный, годовой и т. п.  $P/B$ -коэффициенты. В качестве знаменателя обычно берут среднюю биомассу за конкретный отрезок времени. В англоязычной литературе встречается понятие «время оборота» (*turnover time*), которое представляет собой, по сути дела, величину, обратную  $P/B$ -коэффициенту, рассчитанному

с учетом интегральной продукции за определенный период или отрезок времени.

В некоторых случаях, а иногда и специально *P/B*-коэффициент рассчитывают как отношение продукции к максимальной или минимальной биомассе, отмечавшейся в течение длительного (сезон, год) периода времени, или, например, к весенней, осенней биомассе и т. п. Форма *P/B*-коэффициента, используемая при расчетах, зависит от биологических особенностей изучаемого вида, условий его обитания и целей исследования. Необходимо непременно указывать, как именно рассчитаны *P/B*-коэффициенты, к какому времени года или периоду исследования они приурочены и к каким условиям относятся взятые значения продукции и биомассы.

### КАЛОРИЙНОСТЬ ГИДРОБИОНТОВ

Для составления балансового равенства необходимо выразить каждую его составляющую в единицах энергии или эквивалентных единицах.

Количество энергии, аккумулированное в единице массы гидробионтов или их пищи, называют их *калорийностью*. По отношению к живым организмам различают *энергетический эквивалент массы организма* и *энергетическую ценность организма*. Первая величина измеряется в единицах энергии, приходящейся на особь, а вторая — в единицах энергии на 1 г сырого, сухого либо беззольного вещества ее тела.

Калорийность объектов определяется наличием неокисленных атомов углерода и водорода. В молекуле жиров содержится больше неокисленных атомов этих элементов, чем в углеводах и белках. Поэтому при сжигании 1 г жира выделяется 39,5 кДж энергии, 1 г углеводов — 16,7 кДж, 1 г белков — 23,6 кДж.

Калорийность органического вещества может быть установлена непосредственно с помощью калориметра или рассчитана по химическому составу веществ или результатам так называемого мокрого сжигания. Определение калорийности методом прямой калориметрии производят с помощью прибора, который называется калориметрической бомбой. На практике при экологических исследованиях для определения калорийности тел организмов используют микрокалориметрические бомбы. Суть метода заключается в сжигании специально приготовленной пробы в избытке кислорода под повышенным давлением в бомбе, погруженной в воду. Количество энергии, выделившейся при горении исследуемого вещества, определяется по повышению температуры воды. Этот метод позволяет оценить количество тепла, высвобождаемого при полном окислении органических веществ. Точность измерений составляет около 1 %, а при полном соблюдении всех условий измерения может достигать 0,1 %. В силу разных причин в нашей стране микрокалориметрические установки еще не получили широкого распространения при проведении гидробиологических работ.

Для определения калорийности гидробионтов наиболее широко применяются методы мокрого сжигания. Исследуемую пробу обрабатывают раствором сильного окислителя, например  $K_2Cr_2O_7$  или  $KIO_3$ . По разности между исходным количеством окислителя и оставшимся после окисления пробы рассчитывают количество кислорода, израсходованного на окисление органических веществ.<sup>1</sup> По этим данным с помощью оксикалорийного коэффициента определяется калорийность исследуемого вещества. Под *оксикалорийным коэффициентом* понимается количество энергии, приходящееся на одну массовую или объемную единицу кислорода и освобождаемое при полном окислении анализируемых органических веществ. Значения оксикалорийного коэффициента зависят от состава окисляемого вещества и для белков, жиров и углеводов равны соответственно 15,5; 13,8; 14,6 Дж/мг О, среднее значение этого коэффициента составляет примерно 14,2 Дж/мг О. Приведенные значения обычно используются при расчетах калорийности органических веществ в тех случаях, когда точно не известен их химический состав, что обычно случается при гидробиологических исследованиях. Несмотря на сравнительную простоту, метод мокрого сжигания позволяет определить калорийность с точностью 3—5 %.

По химическому составу калорийность гидробионтов может быть рассчитана по эмпирической формуле

$$Y = 0,238p + 0,172c + 0,397l,$$

где  $Y$  — калорийность (кДж/г);  $p$ ,  $c$ ,  $l$  — содержание (%) белков, углеводов, жиров соответственно.

Если  $p$ ,  $c$ ,  $l$  выражены в процентах от сухой массы, получают калорийность сухой массы, если в процентах от беззольного органического вещества, получают калорийность беззольного вещества и т. п. От калорийности беззольного вещества, зная содержание золы в исследуемом веществе, легко перейти к калорийности сухого вещества. По соотношению сухой и сырой массы нетрудно определить калорийность в расчете на сырую массу.

Калорийность водных беспозвоночных находится в прямой зависимости от соотношения между органической и минеральной фракциями сухого вещества, которая может быть выражена в виде уравнения линейной функции [67]:

$$Y = AX + B,$$

где  $Y$  — калорийность сухого вещества;  $X$  — содержание (%) органического вещества;  $A$ ,  $B$  — параметры уравнения, которые для некоторых гидробионтов приведены в табл. 1.

Для бактериопланктона отношение массы сухого вещества к массе сырого вещества в среднем составляет 20 %, для фитопланктона — около 15 %, для зоопланктона — около 10 %, для

<sup>1</sup> Подробно с методами определения калорийности гидробионтов можно познакомиться в работах [39, 67].

Таблица 1

УРАВНЕНИЯ ЗАВИСИМОСТИ КАЛОРИЙНОСТИ СУХОГО ВЕЩЕСТВА ( $Y$ ) ОТ СОДЕРЖАНИЯ (%) ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА ( $X$ ) У ГИДРОБИОНТОВ (ПО [39])

Гидробионты	Уравнение	$Y$ Дж/мг органического вещества
Планктон, бентос (умеренные широты)	$Y = 0,234X$	23,4
Тропический планктон	$Y = 0,200X - 1,368$	21,51
Ракообразные и водоросли (умеренные широты)	$Y = 0,360X - 10,40$	25,61
Зообентос	$Y = 0,259X - 0,941$	24,98
Планктон	$Y = 0,243X - 0,498$	23,77
Планктон Антарктики	$Y = 0,213X + 2,401$	23,72
Бентос Антарктики	$Y = 0,213X - 2,038$	19,29
Пресноводный зоопланктон	$Y = 0,213X + 1,075$	22,43
Усредненное для водных беспозвоночных	$Y = 0,234X - 0,602$	22,80

животных бентоса — 20 %. Содержание золы в сухой массе у различных организмов и при разных условиях может очень сильно различаться. Например, в фитопланктоне зола составляет от 4—10 % (зеленые, сине-зеленые водоросли) до 50—70 % (диатомовые) сухой массы. У водных животных содержание золы сильно зависит от условий и в зоопланктоне у истинно планктонных форм обычно не превышает 10 %, но может достигать и 25 %. У моллюсков содержание золы будет зависеть от того, исследуются ли только их мягкие части, содержание золы в которых около 3 %, или же все животные вместе с раковиной. В последнем случае содержание золы резко возрастает. Естественно, что калорийность организмов будет различаться в зависимости от того, рассчитывается ли она для сухой, сырой массы или органического вещества организмов (табл. 2).

Во многих случаях при продукционных исследованиях полезны ориентировочные расчеты, при которых используются средние значения калорийности, которые обычно принимаются для водорослей и макрофитов равными 19,2 кДж/г сухого вещества, а для водных животных — 23,01 кДж/г.

Для большей точности иногда необходимо специально определять калорийность исследуемых объектов в конкретных условиях. При этом следует помнить, что калорийность гидробионтов может различаться в зависимости от сезона или их физиологического состояния, степени генеративной активности и т. п. Так, например, в планктоне некоторых озер Белоруссии содержание липидов летом в среднем составляет 10 %, а зимой достигает 40—50 %, аналогичные результаты получены для озера Балатон; в море Дейвиса в феврале калорийность сетного планктона достигала 18,8, в июле — августе — 29—31 Дж/мг органического вещества и т. д. [39].

Таблица 2

КАЛОРИЙНОСТЬ НЕКОТОРЫХ БЕСПЗВОНОЧНЫХ (ПО [98])

Гидробионт	Сухое вещество, %	Калорийность средняя, кДж/г		
		органического вещества	сухого вещества	сырого вещества
Rotatoria	28,8	20,63	18,83	5,44
Copepoda	17,5	18,70	16,09	2,64
<i>Cyclops vicinus</i>	17,8	21,55	19,49	2,91
<i>Eurytemora velox</i>	15,2	24,01	14,10	1,71
<i>Macrocyclops albidus</i>	19,7	13,28	10,35	2,02
Cladocera	13,5	17,15	15,67	2,02
<i>Ceriodaphnia pulchella</i>	16,8	15,81	14,69	2,46
<i>Simocephalus vetulus</i>	16,8	15,91	12,81	1,85
<i>Sida crystallina</i>	15,7	20,62	17,79	2,80
<i>Polypheirus pediculus</i>	16,2	19,88	15,33	2,49
<i>Eury cercus lamelatus</i>	15,3	15,64	14,15	2,22
<i>Bosmina longirostris</i>	11,2	21,80	19,58	2,02
Isopoda				
<i>Asellus aquaticus</i>	21,0	12,94	11,56	2,46
Amphipoda				
<i>Pontogammarus crassus</i>	24,2	16,34	12,13	2,93
<i>Rivulogammarus lacustris</i>	26,0	16,72	13,24	3,44
Ostracoda	21,5	—	7,18	1,52
Insecta (larvae)				
<i>Anopheles</i> sp.	10,9	18,64	17,05	1,85
<i>Sympetrum flaveolum</i>	12,5	19,11	18,84	2,33
<i>Coenagrion hastulatum</i>	12,5	22,04	20,22	2,53
<i>Lestes sponsa</i>	22,1	20,63	23,07	5,08
<i>Cloeon dipterum</i>	22,1	27,85	25,64	5,67
<i>Naucoris cimicoides</i>	35,6	29,68	24,95	8,87
Mollusca				
<i>Dreissena polymorpha</i> (без раковины)	17,2	21,74	19,67	3,40
<i>Radix ovata</i>	25,4	15,92	9,02	2,96
Hirudinea				
<i>Herpobdella octoculata</i>	20,8	23,96	22,92	4,78

# Глава 1

## ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ

Автотрофные организмы в водоемах создают органическое вещество, иногда называемое первопищей, которое потребляется в дальнейшем гетеротрофами. Количество созданного органического вещества в значительной степени определяет направление и скорость внутриэкосистемных процессов.

Первичной продукцией называют скорость образования органического вещества автотрофными организмами, отнесенную к единице площади или объема водоема.

Ее выражают в единицах массы, энергии или эквивалентных единицах в единицу времени.

Когда известна продукция в отдельные моменты времени, инте-

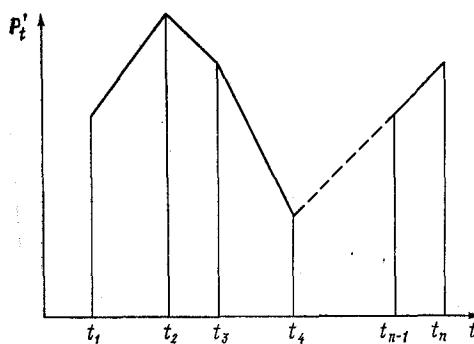


Рис. 2. Изменения продукции ( $P'(t)$ ) во времени ( $t$ ).

гральная продукция за определенный отрезок времени может быть определена с помощью простейших методов численного интегрирования, среди которых наиболее распространен метод трапеций. Значения продукции в отдельные даты наблюдений наносятся на график и соединяются ломаной линией (рис. 2). Затем находится площадь фигуры, ограниченной осью абсцисс и ломаной линией, как сумма площадей отдельных трапеций:

$$P(t_1, t_n) = \frac{1}{2} [P'(t_1) + P'(t_2)] (t_2 - t_1) + \dots + \frac{1}{2} [P'(t_{n-1}) + P'(t_n)] (t_n - t_{n-1}).$$

Полученное значение и есть количество органического вещества, образованного автотрофами за период времени  $t_1, t_n$ , или продукция за время  $t_1, t_n$ .

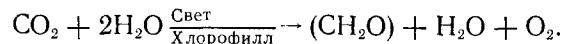
Первичная продукция в водоемах может образовываться в результате фотосинтеза фотоавтотрофов или бактериального хемосинтеза. Основная часть первичного органического вещества в гидросфере создается в результате фотосинтеза планктонных водорослей. Фитобентос, фитообрастания, макрофиты в морях, крупных и глубоких озерах обычно вносят меньший вклад в первичную продукцию по сравнению с водорослями планктона. В малых озерах, дельтах рек, некоторых других водоемах может наблюдаться обратная картина.

Относительное значение фито- и хемосинтетических процессов в образовании первичной продукции зависит от условий среды. При определенных условиях роль хемосинтетических процессов может быть значительной. Однако при сопоставлении роли фито- и хемосинтеза в создании первопищи в водоемах следует учитывать существенные различия энергетики этих процессов.

Хемосинтезирующие бактерии образуют органическое вещество в результате экзотермических процессов окисления некоторых восстановленных соединений. Источником энергии для хемосинтезирующих бактерий служит окисление водорода, метана, аммиака или закисного железа. В природных водоемах, за исключением водоемов со специфическим загрязнением и некоторых озер в кратерах вулканов, эти вещества образуются в результате разложения органических веществ, которые поступили в водоем извне или непосредственно в нем образовались. Если эти вещества образовались в результате разложения автохтонных органических веществ, естественно, хемосинтез не играет никакой роли в образовании первичной продукции. В этом случае деятельность хемосинтезирующих бактерий есть не что иное, как этап утилизации энергии первичной продукции. Образование органических веществ в результате хемосинтетических процессов может рассматриваться как первичная продукция только в том случае, когда вещества, служащие источником для хемосинтеза, поступают в водоем извне, подобно приходящей солнечной радиации.

С. И. Кузнецов показал, что образование первичной продукции за счет хемосинтеза бактерий в озерах разного типа составляет не более 1,5—3 % интенсивности фотосинтеза водорослей планктона. Таким образом, было подтверждено положение, высказанное Г. Г. Винбергом в 1934 г. [17], о том, что хемосинтез в водоемах следует рассматривать как второстепенный процесс. Роль хемосинтетиков заключается не столько в создании первичной продукции, сколько в трансформации энергии, аккумулируемой фотосинтетиками, и мобилизации той ее части, которая не вовлекается в круговорот другими организмами. Главный источник первичной продукции в водоемах — фотосинтез фотоавтотрофов.

В процессе фотосинтеза энергия солнечной радиации, поглощенная растениями, трансформируется в потенциальную энергию органических веществ, синтезируемых ими с участием ферментных систем, связанных с хлорофиллом. Этот процесс и его конечный результат могут быть выражены в виде



При расщеплении воды образуется газообразный кислород, из диоксида углерода и восстановленного из воды водорода синтезируются углеводы ( $\text{CH}_2\text{O}$ ) и вновь образуется вода. В темноте фотосинтез прекращается, прекращается потребление  $\text{CO}_2$  из среды и выделение эквивалентного количества кислорода. Процессы дыхания у растений в темноте идут с той же скоростью, что и на

свету. Поэтому, сравнивая результаты жизнедеятельности водного сообщества на свету и в темноте, можно рассчитать значение первичной продукции.

Первичную продукцию, представляющую собой результат «истинного фотосинтеза», т. е. скорость образования при фотосинтезе органических веществ, называют *валовой первичной продукцией*. Однако часть образованных продуктов фотосинтеза тут же подвергается окислению в процессе дыхания фотосинтезирующих организмов. Оставшаяся часть, которая представляет собой разность между валовой первичной продукцией фитопланктона, макрофитов или других автотрофов и тратами на обмен, идущую на прирост биомассы фотосинтезирующих организмов, называют *чистой или эффективной первичной продукцией*. Для макрофитов валовая первичная продукция представляет собой весь их урожай на корню. Для планктона чистая продукция — это разность между валовой первичной продукцией и дыханием (деструкцией) всего планктона. В этом случае оценивается не только дыхание водорослей планктона, но и дыхание зоо- и особенно бактериопланктона. При этом мы получаем представление о результирующем значении процессов образования деструкции органических веществ в планктоне в целом. Поэтому в этом случае более строго называть первичную продукцию *первичной продукцией планктона*.

Исходя из приведенного уравнения фотосинтеза по количеству кислорода, выделенного при фотосинтезе, или ассимилированного углерода нетрудно рассчитать количество образовавшихся углеводов, в частности глюкозы ( $C_6H_{12}O_6$ ). Согласно этому уравнению, одна молекула  $CO_2$  эквивалентна одной молекуле  $O_2$ . В этом случае ассимиляционный коэффициент ( $AK = O_2/CO_2$ ) и дыхательный коэффициент ( $DK = CO_2/O_2$ ) оказываются равными единице. В то же время углеводы представляют собой первичный продукт фотосинтеза, из которого создаются затем органические вещества растений. Для этих веществ средние значения ассимиляционного и дыхательного коэффициентов составляют 1,18 и 0,85 соответственно. С учетом этих значений следует рассчитывать количество синтезированных органических веществ по объему выделенного кислорода или ассимилированного в процессе фотосинтеза углерода. Эти же значения необходимо учитывать при сопоставлении первичной продукции и деструкции в водоемах.

Продукция планктона может быть выражена в различных эквивалентных единицах. При переходе от одних единиц к другим принимается, как уже говорилось выше, что энергетический эквивалент кислорода при окислении органических веществ смешанного состава равен 14,2 Дж/мг  $O$ , а также, что в органическом веществе содержится 41 % углерода от его массы. При этом 2,15 мг органических веществ (ОВ) соответствует 1 мг углерода. При средних значениях  $DK = 0,85$  и  $AK = 1,18$  переходные коэффициенты имеют следующие значения: 3,15 мг  $O_2/\text{мг С}$ ; 44,77 Дж/мг С; 0,69 мг ОВ/мг  $O_2$ .

## МЕТОДЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ПЛАНКТОНА

Для определения первичной продукции планктона широкое распространение получил метод измерения скорости фотосинтеза в воде, заключенной в специальные сосуды (склянки), в его кислородной и радиоуглеродной модификациях.

*Кислородная модификация* метода обычно применяется при исследованиях на озерах и водохранилищах. Она была предложена Г. Г. Винбергом в 1934 г. в результате исследований на подмосковном озере Белом. На этом озере 25 мая 1932 г. были впервые сделаны измерения фотосинтеза планктона методом склянок с целью получения количественного выражения скорости образования органических веществ в этом водоеме или его первичной продукции. Эта пионерская работа открыла целую эпоху в гидробиологии и положила начало планомерным производственным исследованиям различных водоемов.

В основе метода лежит определение кислорода в воде из водоема, помещенной в склянки. Для наблюдения используют склянки из белого стекла объемом 100—200 мл с притертymi пробками, причем объем каждой склянки должен быть точно известен. При этом третья часть всех склянок должна быть специально затемнена. Обычно для этого их заранее тщательно заворачивают в плотную светонепроницаемую материю, дерматин. Три склянки — контрольную (исходную), светлую (незатемненную) и темную — заполняют водой из одного батометра, взятого из исследуемого водоема. В контрольной склянке раствором хлористого магния и едкой щелочи немедленно «фиксируют» растворенный в воде кислород для определения исходного содержания кислорода в воде. Заполненные водой темные и светлые склянки обычно помещают в воду исследуемого водоема на определенное время. Время экспозиции склянок чаще всего составляет одни сутки, так как за это время проходят все циклические суточные изменения условий в водоеме (освещенности, температуры и т. д.). В отдельных случаях время экспозиции может быть больше и меньше суток. После экспозиции склянок в них фиксируется растворенный в воде кислород. Валовую первичную продукцию ( $A$ ) за время экспозиции склянок определяют по разности содержания кислорода в светлой и темной склянках в конце экспозиции. По уменьшению содержания растворенного кислорода в воде затемненной склянки по сравнению с исходным определяют скорость деструкции органических веществ, связанной с тратами на обмен организмов планктонного сообщества ( $R$ ). Чистую первичную продукцию представляет собой разность  $A - R$ . Чистую продукцию планктона следует отличать от чистой продукции фитопланктона, которая представляет собой валовый фотосинтез за вычетом затрат кислорода на дыхание только фитопланктона. Последняя величина не поддается прямому измерению и чаще всего остается неизвестной или оценивается косвенным образом. Обычно принимают, что

затраты на дыхание фитопланктона в среднем достигают 15—20 % валовой первичной продукции.

*Пример расчета.* Исходное содержание кислорода в воде ( $O_{\text{исх}}$ ) составляло 10,1 мг/л. За время суточной экспозиции склянок в озере содержание кислорода в светлой склянке ( $O_{\text{св}}$ ) возросло до 12,4 мг/л, а в темной ( $O_{\text{тм}}$ ) понизилось до 8,2 мг/л. Отсюда валовая первичная продукция  $A = O_{\text{св}} - O_{\text{тм}} = 12,4 - 8,2 = 4,2$  мг  $O_2/(л \cdot \text{сут})$ , или 59,75 Дж/(л·сут), или 2,9 мг ОВ/(л·сут), или 13,4 мг С/(л·сут); скорость дыхания планктонного сообщества  $R = O_{\text{исх}} - O_{\text{тм}} = 10,1 - 8,2 = 1,9$  мг  $O_2/(л \cdot \text{сут})$ ; чистая первичная продукция  $A - R = O_{\text{св}} - O_{\text{исх}} = 12,4 - 10,1 = 2,3$  мг  $O_2/(л \cdot \text{сут})$ .

Применение кислородного метода в олиготрофных водах ограничено из-за его невысокой чувствительности. Этот метод можно уверенно использовать для водоемов, содержание хлорофилла *a* в воде которых не менее 1 мг/м<sup>3</sup>.

*Радиоуглеродная модификация* скляночного метода изучения первичной продукции планктона применяется на олиготрофных водоемах, включая основные морские и океанические воды. Впервые эта модификация была использована Стиман-Нильсеном в 1950 г. во время работ датской морской экспедиции на судне «Галатея».

Радиоуглеродная модификация сводится к следующему. В пробу воды вносят изотоп углерода  $^{14}\text{C}$  в виде карбоната или гидрокарбоната натрия с известной радиоактивностью. После некоторой экспозиции склянок воду из них отфильтровывают через мембранный фильтр и определяют на фильтре радиоактивность клеток планктона. Скорость фотосинтеза (мг С/л) рассчитывается по формуле

$$A = (r_d/R_d) C,$$

где  $C$  — содержание  $\text{CO}_2$  в воде (мг С/л);  $r_d$  — радиоактивность планктона на фильтре;  $R_d$  — радиоактивность вещества, внесенного в склянку.

*Пример расчета.* В светлую и темную склянки внесли раствор  $\text{Na}^{14}\text{CO}_3$  радиоактивностью 1 млн имп/мин ( $R_d$ ). После суточной экспозиции радиоактивность планктона в светлой склянке ( $r_{d1}$ ) составила 20 тыс. имп/мин, а в темной склянке ( $r_{d2}$ ) — 2 тыс. имп/мин. По радиоактивности планктона в темной склянке можно судить о значении темновой ассимиляции  $\text{CO}_2$  микрофлорой и адсорбции  $^{14}\text{CO}_2$  фильтрами. Концентрация диоксида углерода в воде составляет 20 мг С/л. Учитывая сказанное, можно получить, что накапленная водорослями радиоактивность  $r_d = r_{d1} - r_{d2} = 20 \cdot 10^3 - 2 \cdot 10^3 = 18 \cdot 10^3$  имп/мин, скорость фотосинтеза  $A = 18 \cdot 10^3 / 10^6 \cdot 20 = 0,36$  мг С/(л·сут). Это эквивалентно 16,11 Дж/л, или 0,78 мг ОВ/л, или 1,12 мг  $O_2/(л \cdot \text{сут})$ .

Радиоуглеродная модификация скляночного метода почти на два порядка чувствительнее кислородной модификации. Это позволяет использовать ее для наблюдений за первичной продукцией олиготрофных водоемов и на таких глубинах в более продуктивных водах, где фотосинтез по приросту кислорода неощущим. Погрешность радиоуглеродной модификации может быть связана с наличием так называемой внеклеточной продукции, не учитываемой стандартными методами, и разрушением клеток фитопланктона при фильтрации проб воды через мембранные фильтры. Вне-

клеточной или экстрацеллюлярной продукцией называют приживленное выделение клетками водорослей во внешнюю среду продуктов фотосинтеза.

Стандартные методы не способны учитывать растворенные продукты фотосинтеза, что приводит к ошибке от 1 до 50 %. Продукция растворенных органических веществ (РОВ), отождествляемая часто с внеклеточной продукцией фитопланктона, в олиготрофных водах может быть соизмерима с продукцией взвешенного органического вещества. Разработаны специальные методы определения внеклеточной продукции, достаточно подробно изложенные в работе В. В. Бульона [14].

Одна из слабых сторон радиоуглеродной модификации состоит в том, что часть ассимилированного радиоуглерода, выделяемого водорослями при дыхании, не учитывается. Поэтому с помощью этой модификации получают неопределенные значения первичной продукции, которые оказываются близкими к значениям либо чистой, либо валовой продукции.

Для определения валовой первичной продукции измеряют скорость фотосинтеза планктона на нескольких горизонтах фотической зоны. Эта зона ограничена поверхностью воды и глубиной, которой достигает 1 % приходящей солнечной радиации, т. е. глубиной, равной примерно 2,5  $S$  ( $S$  — прозрачность воды (м), измеренная с помощью белого диска). Обычно наблюдения за скоростью фотосинтеза проводятся на горизонтах, соответствующих глубинам, равным 0,25  $S$ , 0,5  $S$ , 1  $S$ , 2  $S$ , 3  $S$ . Склянки с пробами прикрепляют с помощью специальных приспособлений (штативов, зажимов, крючков и т. п.) к тросу, который устанавливается в водоеме в вертикальном положении. Системы крепления должны обеспечивать возможность быстрого и удобного прикрепления и снятия склянок.

Расчеты первичной продукции под 1 м<sup>2</sup> поверхности водоема учитывают скорость фотосинтеза планктона на нескольких горизонтах фотической зоны, выбранных в соответствии с прозрачностью воды.

Для определения «потенциального фотосинтеза» с помощью радиоуглеродной модификации скляночного метода склянки могут экспонироваться вне водоема в специальных аквариумах. Данные о потенциальном фотосинтезе дают возможность оценить относительную продуктивность исследуемых вод.

С помощью обеих модификаций скляночного метода обычно получают следующие важнейшие характеристики первичной продукции: 1) суточную скорость фотосинтеза в 1 м<sup>3</sup> воды у поверхности водоема ( $A_s$ ); 2) суточную скорость фотосинтеза в 1 м<sup>3</sup> на глубине с оптимальными световыми условиями ( $A_{\text{opt}}$ ), причем часто эти два показателя совпадают; 3) суточный фотосинтез под 1 м<sup>2</sup> поверхности водоема ( $\Sigma A$ ); определение этой величины необходимо, например, для сравнения энергии первичной продукции с энергией солнечной радиации, падающей на поверхность водоема; 4) количество первичной продукции за сезон или за год ( $\Sigma \Sigma A$ ).

Расчет  $\Sigma A$  в малых и средних озерах и водохранилищах производится с учетом площадей горизонтов, на которых определялась скорость фотосинтеза. Скорость фотосинтеза на каждой изученной глубине умножают на площадь соответствующего горизонта ( $K_n$ ), выраженную в долях площади зеркала озера, которая принимается за единицу (табл. 3).

Таблица 3  
РАСЧЕТ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ПЛАНКТОНА ПОД 1 м<sup>2</sup> (ИЗ [13])

$h$ м	$A$	$K_n$	$AK_n$
0,0	1,00	1,00	1,00
0,5	1,54	0,80	1,23
1,0	1,07	0,42	0,45
2,5	0,50	0,14	0,07
4,0	0,20	0,09	0,02
5,0	0,00	0,66	0,00

Примечание.  $h$  — глубина,  $A$  — скорость фотосинтеза в относительных единицах (за единицу принята скорость фотосинтеза на поверхности водоема), остальные пояснения см. текст.

Рассчитанные значения произведения  $AK_n$  наносятся на график (рис. 3). Площадь фигуры  $ABCDE$ , ограниченной осями координат и кривой изменения  $AK_n$  с глубиной, пропорциональна интегральному фотосинтезу под 1 м<sup>2</sup>, выраженному в относительных единицах. Полученное значение площади умножают на скорость фотосинтеза в 1 м<sup>3</sup>, принятую за единицу.

Площадь фигуры  $ABCDE$  может быть рассчитана с помощью различных приемов численного или графического интегрирования, например уже упоминавшегося способа трапеций, сторонами которых в данном случае служат скорости фотосинтеза на последовательных горизонтах, а основаниями — расстояния (м) между соответствующими глубинами, на которых велись наблюдения скорости фотосинтеза планктона. Площадь фигуры  $ABCDE$  как сумма площадей трапеций равна

$$\frac{1+1,23}{2} \cdot 0,5 + \frac{1,23+0,45}{2} \cdot 0,5 + \frac{0,45+0,07}{2} \cdot 1,5 + \\ + \frac{0,07+0,02}{2} \cdot 1,5 + \frac{0,02+0,00}{2} \cdot 1,0 = 1,445.$$

Для определения интегральной продукции за год или вегетационный сезон значения суточных продукции  $\Sigma A$  за отдельные дни наблюдений наносят на график, т. е. строят кривую сезонной или годовой динамики первичной продукции (рис. 4). Продукция за исследуемый период времени  $\Sigma \Sigma A$  будет представлять собой площадь фигуры, ограниченной кривой сезонного хода первичной продукции и осью абсцисс, которая также может быть рассчитана

методами численного или графического интегрирования. В последнем случае количество первичной продукции за сезон или год может быть рассчитано исходя из кривой сезонного хода первичной продукции с использованием величины максимальной продукции за этот период ( $A_{\max}$ ):

$$\Sigma \Sigma A = A_{\max} kT,$$

где  $T$  — продолжительность (сут);  $k$  — коэффициент, рассчитанный по соотношению площадей фигур  $ACE/ABDE$ , которые могут быть

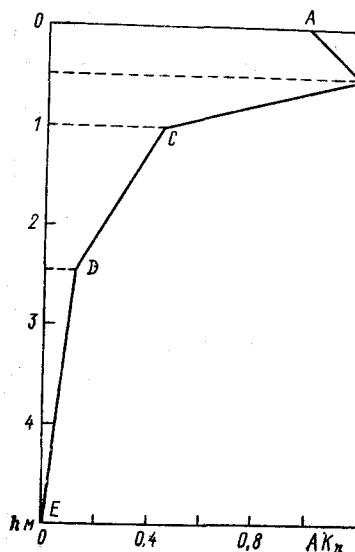


Рис. 3. Изменения  $AK_n$  с глубиной  $h$  (пояснения см. текст) (из [14]).

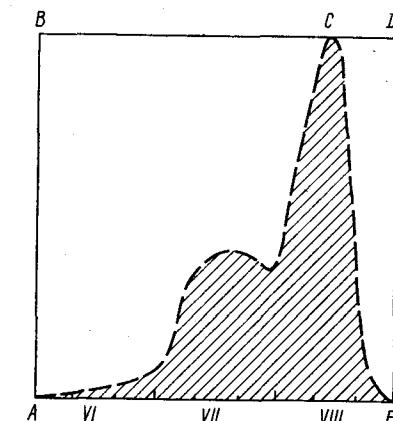


Рис. 4. Сезонная динамика первичной продукции ( $\Sigma A$ ) планктона под 1 м<sup>2</sup> (из [14]).

вычислены методами численного интегрирования или взвешивания. Для этого определяется масса листа бумаги, занятого фигурой  $ABDE$ , площадь которой легко рассчитывается, а затем изменяется масса фигуры  $ACE$ .

В большинстве водоемов интегральная продукция за год мало отличается от продукции за вегетационный сезон, так как подледом и покрывающим его слоем снега фотосинтез планктона практически прекращается. Исключение составляют лишь некоторые водоемы, например оз. Байкал, ряд озер Забайкалья, в которых из-за малого количества снега и прозрачного льда подледный фотосинтез имеет большое значение для годовой первичной продукции [14].

*Расчет продукции по содержанию хлорофилла в планктоне.* Определение содержания хлорофилла в планктоне позволяет:

- 1) выразить биомассу фитопланктона в абсолютных единицах

массы; 2) рассчитать значения первичной продукции планктона по концентрации хлорофилла, которая закономерно связана со скоростью образования органических веществ в процессе фотосинтеза.

Впервые содержание хлорофилла было определено Е. М. Крепсом и Н. А. Вержбицкой в 1930 г. при изучении планктона Баренцева моря. В настоящее время определение содержания хлорофилла *a* в планктоне широко используется при исследованиях первичной продукции планктона в различных водоемах.

Суть метода заключается в том, что тем или иным способом экстрагируют хлорофилл и концентрацию хлорофилла *a* определяют на спектрофотометрах или флуориметрах. Обычно фитопланктон из известного объема воды концентрируют фильтрованием на мембранном фильтре, высушивают, а затем экстрагируют из него пигменты в определенном объеме 90 %-ного ацетона.

Уравнение для расчета количества хлорофилла *a*, принятое рабочей группой ЮНЕСКО, имеет вид [14]

$$C_{\text{хл}} = (11,64E_{663} - 2,16E_{645} + 0,1E_{630}) \frac{v}{Vl},$$

где  $C_{\text{хл}}$  — концентрация хлорофилла *a* ( $\text{мг}/\text{м}^3$ );  $E_{663}$ ,  $E_{645}$ ,  $E_{630}$  — экстинкция (ослабление света) при длине волн 663, 645, 630 нм соответственно;  $v$  — объем экстракта (мл);  $V$  — объем пробы (л);  $l$  — длина светового пути в экстракте (см). В значения, полученные в красной части спектра при указанных значениях экстинкции, следует вносить поправку, вычитая из них оптическую плотность экстракта на длине волны 750 нм. Учитывается неспецифическое поглощение света на этой длине волны, связанное с мутностью, различными взвесями и т. п.

Пример. Планктон из 0,5 л озерной воды ( $V=0,5$  л) был сконцентрирован на мембранным фильтре. Пигменты экстрагировали в 5 мл ацетона ( $V=5$  мл). С помощью спектрофотометра в кюветах длиной 1 см были получены следующие значения оптической плотности экстракта:  $E_{663}=0,050$ ;  $E_{645}=0,030$ ;  $E_{630}=0,010$ ;  $E_{750}=0,002$ . После внесения поправок на экстинкцию (вычитая  $E_{750}$ ) получаем

$$C_{\text{хл}} = (11,64 \cdot 0,048 - 1,16 \cdot 0,028 + 0,1 \cdot 0,008) - \frac{5}{0,5} = 5,28 \text{ mg/m}^3.$$

Для расчета первичной продукции по содержанию хлорофилла в планктоне необходимо знать так называемое ассимиляционное число. Ассимиляционное число (АЧ) представляет собой отношение всего количества хлорофилла *a* к скорости фотосинтеза и выражается в миллиграммах органического вещества, синтезированного за 1 ч, на 1 мг хлорофилла в условиях освещенности, к которым данная система приспособлена. Ассимиляционное число принято выражать в  $\text{mg C}/\text{mg хлорофилла } a$  за сутки (САЧ) или час. Некоторые исследователи выражают его в единицах массы кислорода, выделяемого при фотосинтезе, или  $\text{CO}_2$ , ассимилированного в его процессе.

Максимальные значения АЧ для озер разных широт находятся в пределах 3,2—33  $\text{mg O}/(\text{мг} \cdot \text{ч})$ , или 1—10  $\text{mg C}/(\text{мг} \cdot \text{ч})$ . Среднее ассимиляционное число на глубине оптимального фотосинтеза зависит от трофического статуса водоема и физиологического состояния водорослей и равно примерно 2  $\text{mg C}/(\text{мг} \cdot \text{ч})$ . Содержание хлорофилла *a* ( $\text{мг}/\text{м}^3$ ) в озерах и водохранилищах находится в следующих пределах: олиготрофные — 1, мезотрофные — 1—10, эвтрофные — 10—100, высокоэвтрофные — 100. Значение первичной продукции для слоя воды, где условия для фотосинтеза наиболее благоприятны, может быть получено умножением значения содержания хлорофилла *a* на АЧ или САЧ. Поскольку ниже и выше этого слоя условия для фотосинтеза ухудшаются, общая продукция в столбе воды или на единицу поверхности зеркала водоема может быть рассчитана только с учетом отклонения освещенности от оптимального значения на различных участках фотической зоны.

### ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ ПЛАНКТОНА В ВОДОЕМАХ

Продукция фитопланктона в водоемах, естественно, зависит от скорости фотосинтеза, которая в значительной степени определяется световыми условиями. С глубиной освещенность уменьшается и соответственно уменьшается и скорость фотосинтеза. Максимальная скорость фотосинтеза в единице объема воды ( $A_{\max}$ ) в водоемах высоких или более южных широт при пасмурной погоде наблюдается обычно вблизи поверхности воды. В водоемах умеренных и южных широт фотосинтез у поверхности нередко угнетается избыточной инсоляцией. В этих водоемах  $A_{\max}$  отмечается на некоторой глубине, где достигается световое насыщение фотосинтеза. Например, в Рыбинском водохранилище и в некоторых озерах Латвии первичная продукция на глубине 0,1—0,25 м выше, чем в самом поверхностном слое воды. В озерах Белоруссии  $A_{\max}$  наблюдается на глубинах, где интенсивность солнечной радиации составляет 10—35 % радиации, падающей на поверхность зеркала озера.

С глубиной условия освещения быстро ухудшаются и ниже определенных горизонтов водоросли испытывают световое голодаание. Световое голодаание представляет собой долю (%) скорости фотосинтеза при данных условиях освещенности от скорости фотосинтеза при оптимальной освещенности. Так, степень светового голодаания фитопланктона в Рыбинском водохранилище на средней глубине в штилевую погоду составляла 62 %, при ветре 3 балла — 87 %, при ветре 5 баллов — 90 %.

На основании исследования зависимости скорости фотосинтеза от освещенности можно разработать ряд расчетных методов определения первичной продукции планктона в водоемах.

Глубины, на которых наблюдается фотосинтез в водоемах, определяются прозрачностью воды. Прозрачность воды нередко зависит от обилия клеток фитопланктона и, следовательно, косвенным

образом от величины фотосинтеза. Для озерных водоемов СССР связь между отнсением  $\sum A/A_{\max}$  и прозрачностью воды по диску Секки ( $S$ ) (рис. 5) описывается уравнением [13]

$$\sum A = A_{\max} S.$$

Приведенное уравнение заметно упрощает расчеты первичной продукции под  $1 \text{ м}^2$ , так как представляет ее как функцию только двух переменных —  $A_{\max}$  и  $S$ .

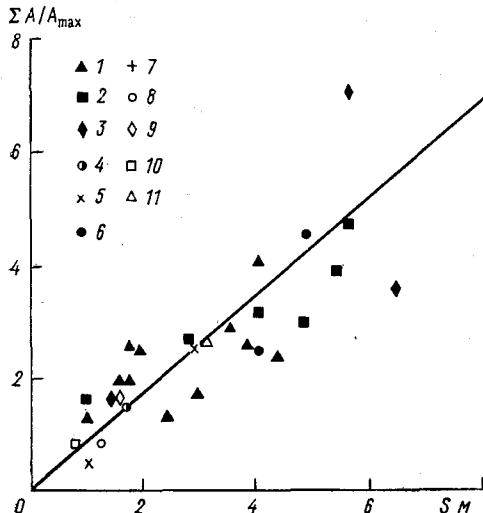


Рис. 5. Зависимость отношения  $\sum A/A_{\max}$  от прозрачности воды  $S$  (по диску Секки) в водоемах разного типа (из [14]).  
1—7 — озера; 8—11 — водохранилища.

Прозрачность воды в значительной степени определяется количеством взвешенных в воде частиц, в том числе и содержанием хлорофилла  $a$   $C_{\text{хл}}$  ( $\text{мг}/\text{м}^3$ ) и сестона.

Прозрачность воды и содержание хлорофилла  $a$  находятся между собой в обратной зависимости (рис. 6), которая для вод с низкой цветностью может быть описана уравнением

$$C_{\text{хл}} = 57,7 S^{-2,17}. \quad (1)$$

Для отдельных водоемов уравнение (1) может быть использовано для ориентировочной оценки содержания хлорофилла  $a$  в планктоне по результатам измерений прозрачности воды с помощью диска Секки.

Связь между прозрачностью воды и содержанием в планктоне хлорофилла  $a$  может быть нарушена присутствием в воде безхлорофильной взвеси. Обратная зависимость прозрачности воды от концентрации (мг/л) взвешенных органических веществ ( $C_{\text{вов}}$ ) достаточно хорошо выражена (рис. 7) и описывается уравнением

$$S = 3,9 C_{\text{вов}}^{-0,70}. \quad (2)$$

Из уравнений (1) и (2) легко получить, что содержание хлорофилла  $a$  и концентрация взвешенных органических веществ в воде находятся между собой в прямой зависимости:

$$C_{\text{хл}} = 3,0 C_{\text{вов}}^{1,515} \quad (3)$$

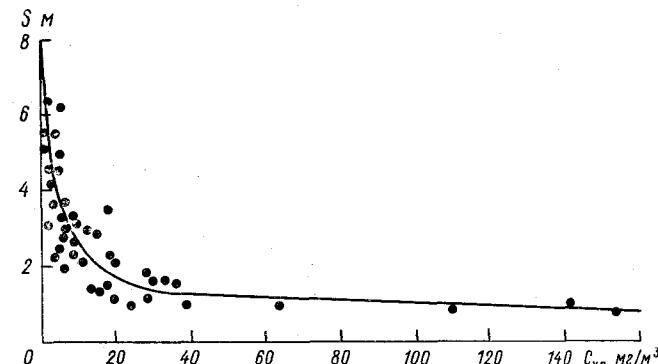


Рис. 6. Зависимость прозрачности воды  $S$  от содержания хлорофилла  $a$   $C_{\text{хл}}$  (из [14]).

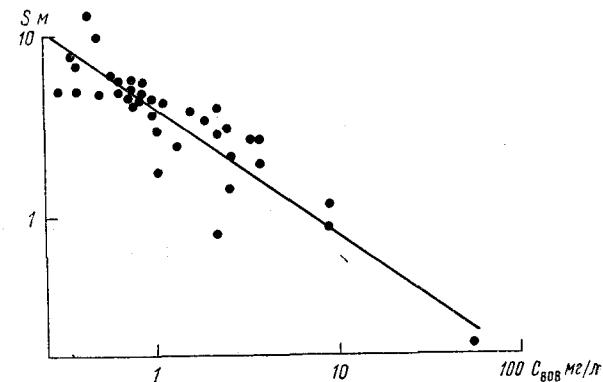


Рис. 7. Зависимость прозрачности воды  $S$  от содержания органического вещества в сестоне  $C_{\text{вов}}$  в разных озерах (из [14]).

или

$$C_{\text{хл}}/C_{\text{вов}} = 3,0 C_{\text{вов}}, \quad (4)$$

т. е. с уменьшением содержания органических веществ в сестоне доля хлорофилла  $a$  во взвешенном органическом веществе уменьшается. Действительно, в олиготрофных озерах доля хлорофилла  $a$  от количества взвешенных в воде органических веществ составляет 0,1—0,2 %, в морских водоемах, где фитопланктон развит слабо,— 0,09—0,17 %, в продуктивных озерах — 1—2 %.

Определение концентрации хлорофилла *a* в планктоне используется как экспресс-метод оценки степени эвтрофирования и качества вод в водоемах. Это оправдано тем, что количество хлорофилла достаточно хорошо отражает нагрузки водоемов биогенными элементами, особенно фосфором и азотом. На примере Великих озер Америки, озер Швеции и Финляндии была показана прямая зависимость между средней за лето концентрацией хлорофилла *a*

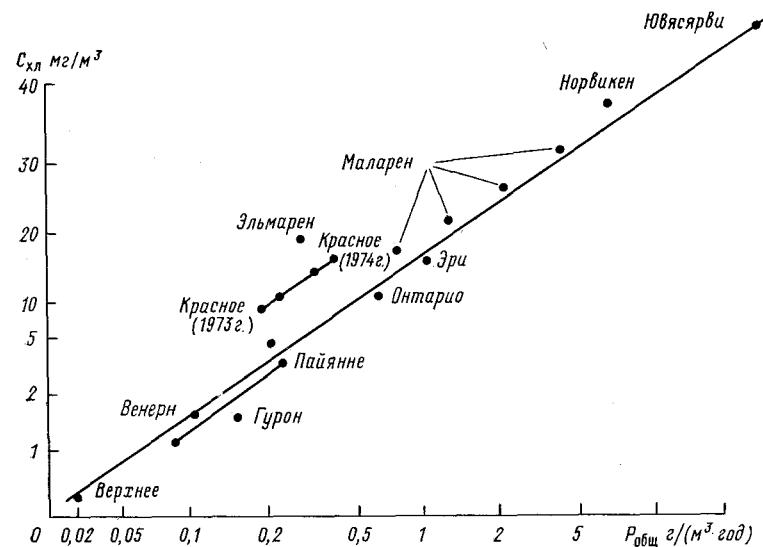


Рис. 8. Зависимость летней концентрации хлорофилла *a*  $C_{хл}$  (средней за июнь—август) от годовой фосфорной нагрузки на озеро  $P_{общ}$  (из [88]).

и фосфорной нагрузкой за год (рис. 8). Диллон и Риглер [107] аналитически рассчитали эту зависимость и выразили ее в виде степенного уравнения

$$C_{хл} = 0,073P_{общ}^{1,45}, \quad (5)$$

где  $P_{общ}$  — среднегодовая концентрация ( $\text{мг}/\text{м}^3$ ) общего фосфора в воде.

Дальнейшие исследования показали, что такого вида зависимость, изображаемая на графике вогнутой кривой, представляет собой лишь левую часть общей S-образной кривой, более точно отражающей эту зависимость. Скорее всего должен существовать некоторый верхний предел концентрации хлорофилла *a*, количественная оценка которого пока еще не проведена и требует дополнительных специальных исследований. В таком случае связь концентраций хлорофилла *a* и общего фосфора, вероятнее всего, может

быть выражена уравнением асимптотической функции, сходной с кривой роста фитопланктона:

$$y = a(1 + bc^{-cx}), \quad (6)$$

где  $y$ ,  $x$  — концентрации ( $\text{мг}/\text{м}^3$ ) хлорофилла *a* и общего фосфора;  $a$ ,  $b$ ,  $c$  — коэффициенты.

Поскольку при эвтрофикации интенсивно развивается фитопланктон и возрастает количество хлорофилла в планктоне, происходит и неизбежное изменение оптических свойств воды, в частности ее прозрачности.

Температурные условия в водоемах неоднозначно влияют на первичную продукцию. С одной стороны, при высоких температурах скорость роста водорослей возрастает и тем самым увеличиваются их продукционные возможности, а с другой — летом температурная стратификация с явно выраженным термоклином и скачком плотности воды создает условия, препятствующие опусканию водорослей в более глубокие слои. Это приводит к увеличению их количества в зоне оптимальной освещенности. В периоды гомотермии происходит сильное перемешивание вод и рассредоточение водорослей во всем столбе воды, что приводит к увеличению количества водорослей, находящихся в условиях светового голодаания. Значение первичной продукции при этом, естественно, уменьшается. При стратификации увеличение количества водорослей в поверхностных слоях воды приводит к быстрому истощению запасов биогенов и уменьшению первичной продукции. При гомотермии может сложиться такая ситуация, что водорослям, находящимся в условиях светового голодаания, становятся доступны биогены в глубинных слоях водоема. Это стимулирует фотосинтез водорослей и приводит к увеличению первичной продукции в глубинных слоях, которая при определенных условиях может оказаться выше, чем в поверхностных. В таких случаях отмечаются два пика фотосинтеза — в поверхностных и более глубоких слоях воды.

Значения первичной продукции в одном водоеме могут варьировать в широком диапазоне. Это может быть обусловлено межгодовыми изменениями факторов внешней среды (погодных условий, освещенности, количества биогенов и т. д.). Так, первичная продукция в Рыбинском водохранилище в разные годы изменялась от 1212 до 7733 кДж/( $\text{м}^2 \cdot \text{год}$ ), в оз. Красном под Ленинградом — от 2592 до 5016 кДж/( $\text{м}^2 \cdot \text{год}$ ), в оз. Байкал — от 2926 до 6897 кДж/( $\text{м}^2 \cdot \text{год}$ ).

Результаты исследований продуктивности озер, расположенных в различных географических зонах, которые были выполнены в СССР по Международной биологической программе, показали, что первичная продукция планктона закономерно возрастает от северных водоемов к южным. Первичная продукция в субарктическом оз. Зеленецком (побережье Баренцева моря) составляла 83,6 кДж/( $\text{м}^2 \cdot \text{год}$ ), а в южном оз. Инките (Закавказье) —

29 974 кДж/(м<sup>2</sup>·год), т. е. различалась более чем в 300 раз. Однако в каждой географической зоне могут встречаться как олиготрофные, так и эвтрофные водоемы (рис. 9).

Данные о первичной продукции планктона и содержания хлорофилла *a* положены в основу классификации водоемов по их продуктивности (табл. 4).

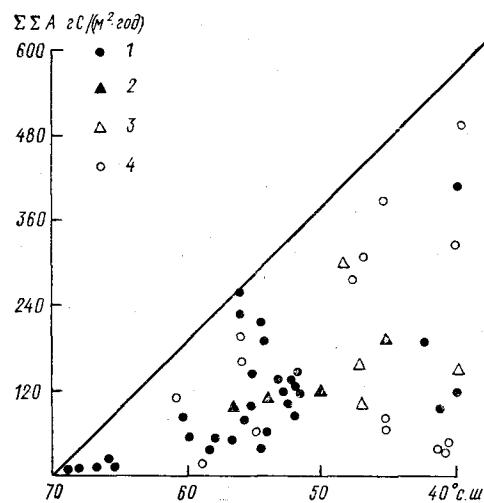


Рис. 9. Зависимость первичной продукции планктона  $\Sigma \sum A$  от широты (из [14]).

1 — озера; 2—4 — водохранилища: 2 — волжские, 3 — днепровские, 4 — прочие.

Таблица 4

СКОРОСТЬ ФОТОСИНТЕЗА ПРИ ОПТИМАЛЬНЫХ СВЕТОВЫХ УСЛОВИЯХ ( $A_{opt}$ ), ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ ЗА ГОД  $\Sigma \sum A$  И КОНЦЕНТРАЦИЯ ХЛОРОФИЛЛА *a* В ОЗЕРАХ И ВОДОХРАНИЛИЩАХ С РАЗЛИЧНОЙ ТРОФНОСТЬЮ (ПО [13])

Водоем	$A_{opt}$ мг С/(м <sup>2</sup> ·сут)	$C_{XLL}$ мг/м <sup>3</sup>	$A$ кДж/(м <sup>2</sup> ·год)
Олиготрофный	<30	<1	<1255
Мезотрофный	30—300	1—10	1255—4184
Эвтрофный	300—3000	10—100	4184—14644
Высокоэвтрофный	>3000	>100	>14644

Следует отметить, что классификация океанических вод по первичной продукции и концентрации хлорофилла *a* существенно отличается от классификации континентальных водоемов (табл. 5).

По этим показателям трофический статус океанических вод находится на более низком уровне по сравнению с внутренними водоемами.

В Мировом океане значения первичной продукции в разных районах существенно различаются. Наиболее продуктивны прибрежные зоны и особенно зоны апвеллинга (табл. 6).

Таблица 5

ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ ( $P$ ) И КОНЦЕНТРАЦИЯ ХЛОРОФИЛЛА ( $C_{XLL}$ ) В ОКЕАНИЧЕСКИХ ВОДАХ (ПО [55])

Воды	$P$ мг С/(м <sup>3</sup> ·сут)	$C_{XLL}$ мг/м <sup>3</sup>
Олиготрофные	<0,1—10	0,09—0,21
Мезотрофные	<0,1—100	0,15—0,35
Эвтрофные	1,0—100	2,5—8,5

Таблица 6

СРЕДНЕЕ ЗНАЧЕНИЕ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ В РАЗЛИЧНЫХ РАЙОНАХ МИРОВОГО ОКЕАНА (ПО [6])

Район	Доля общей площади, %	Первичная продукция, кДж/(м <sup>2</sup> ·год)
Открытый океан	90	2092
Прибрежная зона	9,9	4184
Зона апвеллинга	0,1	12552

Таблица 7

ЧИСТАЯ ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ БОЛЬШИХ БИОМОВ ЗЕМЛИ (ПО [81])

Экосистема	Площадь 10 <sup>6</sup> км <sup>2</sup>	Чистая продукция, средняя за год, г/м <sup>2</sup>	Суммарная продукция, 10 <sup>9</sup> т/год сухого органического вещества
Континенты			
тропические леса	24,5	2200	49,4
хвойные леса умеренной зоны	5,0	1300	6,5
листопадные леса умеренной зоны	7,0	1200	8,4
леса северного полушария (тайга)	12,0	800	9,6
саванны	15,0	900	13,5
тундра	8,0	140	1,1
пустыни, полярные зоны	24,0	3,0	0,07
озера, реки	2,0	250	0,5
Общее для континентов	149,0	773	115
Океан			
открытый	332	125	41,5
зоны апвеллинга	0,4	500	0,2
коралловые рифы и заросли водорослей	0,6	2500	1,6
шельф	26,6	360	9,6
эстуарии	1,4	1500	2,1
Общее для океанов	361,0	152	55,0
Всего	510,0	333	170

Максимальная продукция в тропических зонах апвеллинга Тихого океана отмечается при скорости подъема глубинных вод около  $1,2 \cdot 10^{-3}$  см/с и слабом турбулентном перемешивании. При отсутствии подъема вод и сильном турбулентном перемешивании в поверхностном слое до 200 м первичная продукция резко уменьшается из-за дефицита биогенов или выноса значительной части водорослей из зоны интенсивного фотосинтеза. Продукция мелководных эстуариев, коралловых рифов может достигать значительных величин ( $16\,736$ — $20\,920$  кДж/(м<sup>2</sup>·год)), в среднем около  $10\,460$  кДж/(м<sup>2</sup>·год)).

В океане первичная продукция планктона составляет довольно значительную долю общей первичной продукции основных биомов Земли и в некоторых его районах оказывается сравнимой с первичной продукцией, например, тропических лесов (табл. 7).

### ПРОДУКЦИЯ МАКРОФИТОВ

К макрофитам обычно относят высшие цветковые растения, произрастающие в воде и имеющие специфические особенности морфологии, связанные с обитанием в водной среде, а также крупные по размерам водоросли, такие, например, как фукусы, ламинарии, хара, а также водные мхи, плауны, хвощи и др. В основном макрофиты — это многолетние растения.

Продукция макрофитов определяется по их максимальной биомассе. Поэтому изучение макрофитов с целью определения их продукции начинается с составления геоботанической карты водоема, определения площадей в водоеме, занимаемых каждым видом растений, и проведения фенологических наблюдений за ними. Периодически определяется биомасса отдельных видов растений в расчете на единицу площади дна (1 м<sup>2</sup> площади, занимаемой конкретным видом, всеми растениями, всего водоема). Для этого проводятся укосы растений на конкретной площади, например на площади 0,25 м<sup>2</sup>. Биомасса хары или мхов может быть определена с помощью различного вида дночерпателей или специальной аппаратуры. Однако наилучшие результаты могут быть получены при помощи аквалангистов или с использованием подводных исследовательских приборов. Периодическое определение биомассы позволяет проследить ее нарастание в течение вегетационного сезона и определить ее значения в периоды вегетации, цветения и плодоношения каждого вида растений.

Максимальная биомасса макрофитов в водоемах умеренной зоны непосредственно связана с их кумулятивной продукцией за вегетационный сезон, а также за год. Продукция макрофитов за вегетационный сезон или год обычно принимается равной их максимальной биомассе, соответствующей фитомассе в период плодоношения. Биомасса растения может быть выражена в единицах массы сухого вещества, абсолютно сухого вещества и массы беззольной органики или в единицах энергии. В последнем случае

необходимо принимать во внимание их калорийность. Калорийность органических веществ макрофитов находится в пределах 17,9—19,4 кДж/г, с учетом их зольности — от 3,0 до 4,1 кДж/г, а у хары она составляет 11,2 кДж/г воздушно-сухого веса. В ряде случаев биомассу макрофитов выражают в единицах хлорофилла. Результаты исследований продуктивности макрофитов, выполненных по Международной биологической программе [125], показали, что максимальная биомасса макрофитов в водоемах умеренной зоны обычно не превышает 700 г сухой массы на 1 м<sup>2</sup> и лишь в редких случаях при преобладании хары составляет 1000 г сухой массы на 1 м<sup>2</sup> площади зарослей или 100—3000 мг хлорофилла *a* на 1 м<sup>2</sup>, что существенно выше, чем в сообществах планктона.

Продукция макрофитов может быть определена по скорости фотосинтеза. Фотосинтез макрофитов исследуется только в лабораторных экспериментах. В темные и светлые сосуды помещаются отдельные растения или их части и, так же как в случае планктона, определяется скорость их фотосинтеза с применением кислородной или радиоуглеродной модификаций. Однако следует помнить, что в замкнутых сосудах, в которые помещаются в экспериментах макрофиты, на скорость их фотосинтеза, в отличие от фитопланктона, влияют такие факторы, как диффузия кислорода или диоксида углерода из воздуха и межклеточных пространств, а также движение воды. Скорость фотосинтеза у макрофитов в значительной степени зависит от скорости циркуляции воды и турбулентности. Поэтому было предложено учитывать влияние этих факторов на скорость фотосинтеза ( $N_s$ ), используя равенство [125]

$$N_s = (k \sqrt{v}) + N_0,$$

где  $v$  — линейная скорость движения воды,  $N_0$  — специфическая скорость фотосинтеза при  $v=0$ ,  $k$  — коэффициент.

Большинство выполненных измерений фотосинтеза у макрофитов в условиях эксперимента показало, что максимальная скорость их фотосинтеза составляет от 6 до 40 мг О/г сухой массы за 1 ч. Эти значения следует рассматривать скорее всего как низкие. В удобренных водах в течение периода быстрого роста растений средняя скорость чистого фотосинтеза обычно находится в пределах от 2 до 10 г сырой массы органического вещества на 1 м<sup>2</sup> за сутки, или от 3 до 15 г О<sub>2</sub>/(м<sup>2</sup>·сут) в расчете на зону водоема, занимаемую макрофитами.

Годовая продукция макрофитов для умеренной зоны обычно рассчитывается из максимальной за сезон биомассы и средней скорости фотосинтеза и чаще всего составляет примерно 1300 г О/(м<sup>2</sup>·год), причем не превышает даже в теплых водах 2000 г О/(м<sup>2</sup>·год).

## ПРОДУКЦИЯ ПЕРИФИТОНА

Существуют различные определения перифитона, однако все они сходны в одном: перифитон — это экологическая группировка организмов, связанных с обитанием на границе твердого субстрата и воды. Из многих определений перифитона наиболее конструктивным представляется предложенное А. А. Протасовым [80]: «Перифитон — это специфическая экологическая группировка гидробионтов, жизнедеятельность которых протекает на разделе жидкой (вода) и твердой (субстрат различного характера и происхождения) фаз, в сообществах которых прикрепленные формы являются эдафицирующими».

Методы исследования перифитона можно разделить на три основные группы: прямые исследования и сбор перифитона; исследования с помощью экспериментальных субстратов; экспериментальные исследования функционирования и структуры сообщества перифитона. При изучении продуктивности перифитона применяются все три группы методов. Исследования, естественно, начинаются с анализа состава, определения численности и биомассы составляющих сообществ организмы. Это может быть выполнено с помощью различных способов качественных и количественных сборов, среди которых наиболее прогрессивен водолазный метод. Методы с применением экспериментальных субстратов также дают возможность качественной и количественной оценки населения твердых субстратов, вносимых в воду. Однако самым существенным является то, что с их помощью могут быть получены представления о скоростях заселения твердых субстратов и зависимости их от изменяющихся условий среды. Они позволяют определить пространственные и временные характеристики среды обитания. Среди третьей группы методов при изучении продуктивности перифитона особое значение имеют методы изучения скорости фотосинтеза водорослей.

Среди водорослей перифитона различают *эпилитон* — сообщество водорослей на каменистых грунтах, *эпифитон* — водоросли на живых или отмерших водных растениях, к перифитону в ряде случаев можно отнести и *эпипелон* — водоросли, развивающиеся в зоне раздела вода—дно, которые часто называют *фитобентосом*. Наибольшее развитие перифитон получает в литоральной зоне водоемов, а также в реках, во многих из которых он представляет собой единственный источник первичной продукции.

Для определения производственных возможностей перифитона А. В. Ассман [10, 11] успешно использовала предложенный ею метод светлых и темных сосудов, кислородная и радиоуглеродная модификации которого широко применяются для этих целей и в настоящее время. С этой же целью применяется и количественное определение хлорофилла, особенно хлорофилла *a*.

Скорость фотосинтеза, содержание хлорофилла и первичная продукция перифитона уменьшаются с глубиной, т. е. по мере уменьшения освещенности, что было наглядно показано на при-

мере перифитона каменистой литорали оз. Зеленецкого (побережье Баренцева моря) (табл. 8).

Таблица 8

НЕКОТОРЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ПЕРИФИТОНА<sup>1</sup> В ОЗ. ЗЕЛЕНЕЦКОМ, ТЕМПЕРАТУРА ВОДЫ 14 °C (ИЗ [73])

Глубина, м	Биомасса водорослей, мг/м <sup>2</sup>	Первичная продукция, мг О/(м <sup>2</sup> ·сут)	Концентрация хлорофилла, мг/м <sup>2</sup>	Хлорофилл, % сухой биомассы водорослей	САЧ
0,3	6260	650,0	5,28	0,41	37,0
1,0	2024	393,0	3,01	0,75	39,3
2,0	2287	290,4	4,56	1,00	19,1
3,0	1027	42,1	3,36	1,60	3,7
4,0	377	12,5	2,30	3,00	1,6
5,0	425	38,4	2,82	3,30	4,0
7,0	334	50,2	1,77	1,70	13,3

<sup>1</sup> Расчет под 1 м<sup>2</sup> проводится по значениям в 1 м<sup>3</sup> с учетом глубины.

В большинстве водоемов нижняя граница распространения перифитона совпадает с величиной, равной 1—1,5 м. Однако в некоторых водоемах (например, в озерах Иссык-Куль и Нарочь) не наблюдается уменьшение перифитона с глубиной.

В летнее время во многих водоемах продукция перифитона лимитируется отсутствием биогенов в воде и низкой освещенностью, обусловленной развитием макрофитов или цветением воды. В густых зарослях макрофитов, например, перифитону доступно менее 1% фотосинтетически активной радиации. В зарослях тростника роль перифитона в образовании первичной продукции становится существенной лишь в относительно хорошо освещенных местах. В связи с этим здесь максимум биомассы перифитона отмечается весной или в начале лета, а в середине лета, наоборот, наблюдается ее уменьшение.

Скорость фотосинтеза (г О<sub>2</sub>/(м<sup>2</sup>·сут)) водорослей перифитона в разных водоемах может варьировать в широком диапазоне [125]:

оз. Боракс . . . . .	17,3
Пруд (хара) . . . . .	20,3—47,6
оз. Лаврено, эпифитон . . . . .	0,59—5,42
оз. Марион, эпипелон . . . . .	0,04—1,50
р. Траке, эпифитон . . . . .	4,7—16,5
р. Темза . . . . .	12
р. Раба, эпилитон . . . . .	5,76—38,4
Киевское водохранилище, фитобентос . . . . .	0,56—3,35

Продукция водорослей перифитона может быть значительной, особенно в литоральной зоне озер, где иногда она оказывается сопоставимой с продукцией фитопланктона (табл. 9).

Таблица 9

ЗНАЧЕНИЕ ПЕРВИЧНЫХ ПРОДУЦЕНТОВ В ЛИТОРАЛЬНЫХ ЗОНАХ ВОДОЕМОВ (ПО [56])

Водоем	Продукция, %		
	Макрофиты	Фитопланктон	Перифитон
Пруды	53—83,5	7—36	5,5—21
оз. Кубенское	66	22	12
оз. Красное	54,7	35,8	9,5
оз. Миколайское	57,0	20,0	23,0

### ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ В РАЗНЫХ ВОДОЕМАХ

Общая первичная продукция водоемов представляет собой сумму продукции планктона, перифитона и макрофитов. Все это является первопищей, созданной в водоеме, составляющие которой различаются путями утилизации.

В реках и некоторых озерах общая первичная продукция в основном определяется продуктивностью макрофитов и перифитона, в озерах же основная роль в образовании первичной продукции принадлежит водорослям планктона (табл. 10).

В целом отмечается тенденция к увеличению роли макрофитов и перифитона в образовании первичной продукции в довольно мелководных озерах. В более глубоководных озерах первичная

Таблица 10

РОЛЬ ФИТОПЛАНКТОНА, МАКРОФИТОВ И ПЕРИФИТОНА В ОБРАЗОВАНИИ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ В РАЗНЫХ ВОДОЕМАХ (ИЗ [125])

Водоем	Средняя глубина, м	Первичная продукция		
		Макрофиты	Перифитон	Фитопланктон
Берес-Стрим, Англия	—	90	10	—
Рут-Спринг, США	—	0	100	—
Сильвер-Спринг, США	—	30	70	—
р. Темза, Англия	—	2	8,0	90
оз. Лоуренс, США	5,9	51	23	26
оз. Марион, Канада	2,4	27	61	12
оз. Боракс, США	0,7	0,7	43	57
оз. Латниярви, Швеция	16,5	20	15	60
оз. Миколайское, Польша	11,0	12	6,0	82
оз. Баторин, СССР	3,0	3,6	2,4	94
оз. Нарочь, СССР	11,0	38	32,0	31
оз. Красное, СССР	7,0	12	8,0	80
оз. Пяярви, Финляндия	14,0	18	5,0	77
Киевское водохранилище, СССР	4,0	6,4	24	44

продукция образуется в основном за счет фотосинтетической активности фитопланктона.

Значение перифитона среди первичных продуцентов зависит от особенностей конкретных водоемов, и в некоторых озерах перифитон может создавать от 5 до 70 % общей продукции.

Значения  $P/B$ -коэффициентов для водорослей планктона, рассчитанные за период вегетации, могут существенно изменяться и в разных водоемах варьируют от 11 до 100 в зависимости от возможных скоростей деления клеток при конкретных условиях внешней среды. При этом чаще всего  $P/B$ -коэффициенты выше в менее продуктивных водоемах и ниже в более продуктивных. Так, например,  $P/B$ -коэффициент в олиготрофном оз. Кривом (побережье Белого моря) за вегетационный сезон (около 100 сут) был равен 85, а в эвтрофном оз. Дривяты (Белоруссия) также за вегетационный сезон (около 150 сут) не превышал 22 [29].

Значения  $P/B$ -коэффициентов за вегетационный сезон для перифитона колеблются от 5 до 33. Суточный  $P/B$ -коэффициент перифитона не зависит от субстрата, на котором развивается перифитон, и в оз. Иссык-Куль составлял 0,16, в оз. Зеленецком — 0,27, в оз. Онежском — 0,2, в Братском водохранилище — 0,17, в оз. Глубоком — 0,05 и т. д. [73]. Годовые значения  $P/B$ -коэффициента для макрофитов равны примерно единице.

### СООТНОШЕНИЕ МЕЖДУ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИЕЙ ПЛАНКТОНА И ДЕСТРУКЦИЕЙ ОРГАНИЧЕСКИХ ВЕЩЕСТВ ПЛАНКТОНОМ

Кислородно-скляночный метод дает возможность определения наряду с первичной продукцией планктона и скорости потребления кислорода планкtonом, или деструкции. Скорости фотосинтеза ( $A$ ) и деструкции ( $R$ ) выражают в одних и тех же единицах. Соотношения между ними ( $A : R$ ) при учете относительных объемов воды отражают эффективность продукционных процессов в водоеме в целом. Суммарные за год или вегетационный сезон значения продукции и деструкции связаны между собой вполне определенной зависимостью. В олиготрофных озерах баланс органического вещества часто отрицательный, т. е.  $A - R < 0$  или  $A/R < 1$ , в эвтрофных водоемах  $A/R \approx 1$ . Исключение составляют некоторые водохранилища с неустойчивым режимом, в которых  $R > A$ .

В водоемах, в которых  $A/R < 1$ , в биотических процессах важную роль играют аллохтонные органические вещества. В планктоне этих водоемов велика доля бактерий, продукция которых нередко сопоставима с продукцией фитопланктона. Для мезотрофных и эвтрофных озер характерно отношение  $A/R \approx 1$ . Отношение  $A/R$  за год выше единицы только в редких случаях.

УЧАСТИЕ ВОДНЫХ ЖИВОТНЫХ В ПРОЦЕССАХ  
ТРАНСФОРМАЦИИ И ДЕСТРУКЦИИ  
ОРГАНИЧЕСКИХ ВЕЩЕСТВ В ВОДОЕМАХ

В процессе дыхания животные рассеивают в окружающее пространство энергию, количество которой эквивалентно потребленному ими кислороду или деструкции определенного количества органических веществ. Таким образом, зная скорость обмена веществ у отдельных особей и их количество, можно оценить минерализационную работу популяций конкретных видов или сообществ животных.

Скорость потребления кислорода животными — наиболее доступный показатель скорости обмена веществ (метаболизма) у них. Это особенно справедливо для гидробионтов, поскольку содержание кислорода в воде измеряется сравнительно простыми методами, а получаемые результаты достаточно точны. Скорость потребления кислорода животными — количество кислорода, потребленного одной особью за единицу времени (скорость газообмена или скорость обмена). Скорость обмена, отнесенную к единице массы тела животного, называют интенсивностью обмена или удельной скоростью обмена. Умножая количество потребленного животным кислорода на оксикалорийный коэффициент, получаем количество энергии, рассеянной в процессе дыхания, с достаточной точностью (возможные отклонения не превышают  $\pm 3\%$ ).

Многочисленными экспериментальными исследованиями для разных представителей животного мира установлено наличие степенной зависимости между скоростью или интенсивностью обмена и массой животных. Пригодность степенного уравнения для описания рассматриваемой зависимости теперь не вызывает сомнения. Особое значение в этом отношении имела работа Хеммингсена [113], который показал, что для всех многоклеточных пойкилтермных животных, несмотря на различия в их строении, образе жизни и среде обитания и очень большой диапазон индивидуальных масс — от  $10^{-5}$  до  $10^5$  г, — т. е. для животных, отличающихся по массе тела на 10 порядков величины, зависимость скорости потребления кислорода от их массы может быть передана уравнением

$$Q = Q_1 W^k = 2,97 W^{0,751}, \quad (7)$$

где  $Q$  — скорость потребления кислорода (Дж/ч) при температуре  $20^\circ\text{C}$ ;  $Q_1$  — потребление кислорода животным массой, равной единице;  $W$  — масса тела (г). При оксикалорийном коэффициенте 20,30 Дж/мл О уравнение (7) приобретает вид

$$Q = 0,594 W^{0,751}. \quad (7a)$$

Из уравнения (7a) нетрудно получить зависимость интенсивности обмена от массы животных, разделив обе его части на  $W$ :

$$Q/W = 0,594 W^{-0,249}, \quad (7b)$$

где  $Q/W$  — интенсивность обмена (мл О/(ч·г)).

Уравнение Хеммингсена, конечно, не означает, что скорость, или интенсивность, обмена у всех животных самого разного систематического положения, но с одинаковой массой строго одинакова. Различия в скорости обмена у таких животных могут быть достаточно велики. Уравнение Хеммингсена, так же как и другие подобные уравнения, описывает только некоторую среднюю интенсивность обмена, характерную для животных определенной массы.

В дальнейшем разными исследователями были выполнены многочисленные измерения скорости обмена у различных гидробионтов, что позволило рассчитать параметры уравнений, отражающих зависимость скорости обмена от их массы (табл. 11). В этих

• Таблица 11

ПАРАМЕТРЫ ( $Q_1$ ,  $k$ ) УРАВНЕНИЙ ЗАВИСИМОСТИ СКОРОСТИ ПОТРЕБЛЕНИЯ КИСЛОРОДА ОТ МАССЫ ТЕЛА ДЛЯ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ВОДНЫХ ЖИВОТНЫХ (ПРИ ТЕМПЕРАТУРЕ  $20^\circ\text{C}$ )

Гидробионт	$Q_1$ мл О/ч	$k$	Источник
Infusoria	0,107	0,750	[95]
Rotatoria	0,0767	0,750	[36]
Oligochaeta	0,074	0,750	[54]
Crustacea	0,125	0,759	[86]
Bivalvia	0,066	0,721	[1]
Gastropoda (пресноводные)	0,099	0,770	[9]
Chironomidae	0,038	0,820	[12]
Pisces	0,307	0,810	[19, 21]

уравнениях значения константы  $k$  в среднем близки 0,75, т. е. значению, полученному Хеммингсеном для пойкилтермных животных. Есть основания считать, что в качестве единого показателя степени для водных беспозвоночных животных следует принять  $k=0,75$ .

Сравнение скоростей обмена у разных животных по степенным уравнениям, отражающим связь  $Q$  и  $W$ , осуществимо лишь только в том случае, если в сравниваемых уравнениях  $k$  имеют одинаковое значение. Только при этом условии можно говорить о сходстве или различиях уровней обмена ( $Q_1$ ) у конкретных гидробионтов. Разумеется, при этом все члены сравниваемых уравнений должны быть приведены к одним и тем же единицам измерений. Если, например, в уравнении  $Q = Q_1 W^k$  масса животных выражена в миллиграммах и необходимо выразить ее в граммах, следует рассчитать новое значение параметра  $Q_1$ , используя соотношение  $Q_1 = Q/1000^k$ .

Сложнее обстоит дело в тех случаях, когда значения  $k$  различаются между собой и уравнения рассчитаны для разных диапазонов  $W$ . В этих случаях следует принимать во внимание пределы этих диапазонов. Известно, что чем больше диапазон  $W$ , тем точнее рассчитываются значения  $k$ .

Рассмотрим, как изменение  $k$  влияет на рассчитываемые значения  $Q$  и  $Q_1$ . Допустим, что были проведены эксперименты по изучению обмена у мелких планктонных животных в диапазоне их индивидуальных масс от  $W=10^{-5}$  г до  $W=10^{-3}$  г, при этом средняя масса в выборке, служившей для расчетов  $Q$  и  $k$ , составляла  $10^{-4}$  г. Примем, что  $k=0,67$  и  $Q=10^{-4}$  мл О/ч на 1 экз. Тогда  $Q=10^{-4}/(10^{-4})^{0,67}=0,0478$  мл О/(ч·г). Следовательно,  $Q=0,0478 W^{0,67}$  мл О/ч (уравнение А).

Возьмем теперь  $k=0,75$  при условии, что  $Q$  при  $W=10^{-4}$  г останется прежним. Для того чтобы при новых условиях величина  $Q$  не изменялась, следует найти новое значение  $Q_1=10^{-4}/(10^{-4})^{0,75}=0,1$  мл О/(ч·г) или, следовательно,  $Q=0,1 W^{0,75}$  (уравнение Б). Новое значение  $Q_1$  в 2,09 раза больше, чем по уравнению А. Если взять  $W=10^{-3}$  по уравнению А, то можно получить  $Q=4,67 \cdot 10^{-4}$  мл О/ч, а по уравнению Б —  $Q=5,62 \times 10^{-3}$  мл О/ч, что больше всего на 20 %. Таким образом, убеждаемся, что в диапазоне исходных масс животных замещение  $k=0,67$  на  $k=0,75$  приводит к относительно небольшим различиям между значениями  $Q$ , рассчитанными по уравнениям А и Б, и к существенным различиям значений  $Q_1$ . Поэтому при неосмотрительном сопоставлении значений  $Q_1$  в этих уравнениях может возникнуть опасная иллюзия, что уровень обмена во втором случае вдвое выше, чем в первом. На самом деле эта разница во многом обусловлена разными значениями коэффициента  $k$ .

Рассмотренный пример показывает, что невозможно судить об уровне обмена по коэффициенту пропорциональности ( $Q_1$ ) в степенных уравнениях с разными значениями  $k$ . Для сравнения уровней обмена необходимо рассчитать их новые значения (параметры  $Q_1$ ) при одинаковых значениях показателя степени  $k$  с учетом средних значений масс в диапазонах, для которых было рассчитано каждое из сравниваемых уравнений.

Приняв для водных животных показатель степени равным 0,75 и сделав необходимые преобразования, получим, что у изученных животных уровень обмена  $Q_1$  (мл/(ч·г)) оказывается наибольшим у ракообразных и наименьшим у двустворчатых моллюсков:

Рыбы . . . . .	0,476
Ракообразные . . . . .	0,133
Гастropоды (пресноводные) . . . . .	0,095
Олигохеты . . . . .	0,115
Хирономиды . . . . .	0,189
Двустворчатые моллюски . . . . .	0,057

Для рыб приведение уравнения к показателю степени 0,75 может быть сделано только условно, так как по совокупности всех данных характерное для них значение этого показателя равно примерно 0,8.

Закономерное увеличение уровня обмена в направлении от двустворчатых моллюсков к личинкам хирономид может получить различное толкование. Возможно, это обусловлено увеличением подвижности животных, которая в свою очередь связана с увеличением скорости стандартного, или основного, обмена.

Так, большинство рыб постоянно находится в движении и даже самые малоподвижные из них способны за небольшие промежутки времени развивать высокие скорости. С другой стороны, двустворчатые моллюски или черви — в основном малоподвижные организмы, характеризующиеся самым низким уровнем обмена.

На поддержание жизнедеятельности организма и выполнение его основных жизненных функций расходуется определенное количество энергии — траты на обменные процессы (траты на обмен). Они могут быть рассчитаны по количеству кислорода, потребленного животным. Для перехода от непосредственно измеряемых величин потребленного кислорода к тратам на обмен следует использовать следующие соотношения:

$$R = R_1 W^k \text{ или } R = Q q t / W c, \quad (8)$$

где  $R$  — траты на обмен в единицу времени особи массой  $W$ ;  $R_1$  — траты на обмен в единицу времени особью массой, равной единице;  $Q$  — скорость потребления кислорода особью массой  $W$ ;  $c$  — калорийность вещества тела животного;  $t$  — время;  $q$  — оксикалорийный коэффициент.

Пример. Личинка хирономиды *Chironomus riparius* массой тела 5 мг в соответствии с уравнением зависимости скорости потребления кислорода от массы тела (см. табл. 11) при температуре воды 20 °C потребляет 0,0005 мл О/ч, или 0,012 мл О/сут, что эквивалентно рассеянию энергии 0,010 Дж/ч, или 0,241 Дж/сут. Калорийность единицы сырой массы личинки равна примерно 2510 Дж/г. По уравнению (8) нетрудно рассчитать, что за сутки траты на обмен у личинки будут составлять  $0,012 \cdot 20,3 / 2510$ , что равно 0,1 мг и составляет 2 % массы тела.

С помощью уравнений зависимости скорости потребления кислорода от массы тела различных гидробионтов и соответствующих значений оксикалорийных коэффициентов нетрудно рассчитать количество энергии, затрачиваемое животными на обменные процессы, и эквивалентное количество органических веществ, подвергающихся окислению, а значит, и деструкции. Зная размерную структуру популяции конкретного вида и численность животных в ней, можно определить вклад этих животных в деструкционные процессы в водоеме.

Пример. В оз. Круглом (побережье Белого моря) плотность популяции двустворчатых моллюсков *Sphaerium sphaericum* в июне составляла 255 экз/м<sup>2</sup>, при этом средняя масса одной особи в популяции не превышала 0,067 г. По уравнению для двустворчатых моллюсков (см. табл. 11) определяем, что одна особь средней массой 0,067 г за сутки потребляет 0,226 мл О, что эквивалентно рассеянию 4,586 Дж энергии, а вся популяция расходует количество энергии, равное  $4,586 \cdot 255 = 1169,4$  Дж/сут при температуре воды 20 °C, что эквивалентно деструкции 0,05 г беззольного органического вещества.

Следует еще раз отметить, что в этом и ранее приведенном примерах скорость обмена рассчитывается для температуры 20 °C. Однако хорошо известно, что скорость обмена непосредственно зависит от температуры воды, и для получения истинных значений скоростей обмена животных конкретного вида в условиях

конкретного водоема необходимо вносить соответствующие поправки в расчетные значения обмена при изменениях температуры. Для сравнения изменений скоростей биологических процессов, в том числе и обмена с изменением температуры, широко используется коэффициент Вант-Гоффа ( $Q_{10}$ ). Он показывает, во сколько раз увеличивается скорость процесса при повышении температуры на 10 °C. Значения этого коэффициента могут быть определены из соотношения

$$V_2/V_1 = Q_{10}^{(T_2 - T_1)/10},$$

где  $V_1$  и  $V_2$  — скорости процесса при температурах  $T_1$  и  $T_2$ .

Г. Г. Винберг [31] показал, что для обмена в диапазоне толерантных температур для конкретных видов значение  $Q_{10}$  может быть принято равным 2,25. Исходя из этого могут быть рассчитаны скорости обмена при температурах, отличающихся от тех, для которых рассчитаны уравнения зависимости обмена от массы животных.

В нашем примере с двустворчатыми моллюсками температура воды в июне составляла 16 °C. Принимая  $Q_{10}=2,25$  и учитывая рассчитанную нами скорость обмена моллюсков при температуре 20 °C, легко определить скорость обмена популяции моллюсков при температуре 16 °C:

$$\begin{aligned} V_2/V_1 &= Q_{10}^{(T_2 - T_1)/10} = 1169,4/V_1 = 2,25^{(20-16)/10} = \\ &= 1169,4/2,25^0,4 = 1169,4/1,383 = 845,6 \text{ Дж/сут.} \end{aligned}$$

Аналогичным образом могут быть рассчитаны траты на обменные процессы популяциями различных гидробионтов и оценена их доля в общих деструкционных процессах в конкретных водоемах при изменении температурных условий.

## Глава 2 ВТОРИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ

---

В результате утилизации первичной продукции гетеротрофными организмами происходит образование органических веществ, входящих в состав их тел, или вторичной продукции. Принятое в гидробиологической литературе понятие интегральной вторичной продукции, в принципе, аналогично предложенному Тинеманом [126]. Продукция популяции гетеротрофов за определенное время представляет собой сумму приростов всех особей данной популяции, как бывших в наличии к началу рассматриваемого отрезка времени, так и рожденных за это время, причем в продукцию включают прирост не только особей, оставшихся к концу периода, но и тех особей, которые в силу выедания, отмирания и других причин не вошли в конечную биомассу популяции.

Это определение продукции эквивалентно определению чистой интегральной продукции. Из него следует, что, если речь идет о вторичной продукции, то нет оснований говорить о валовой продукции, поскольку она учитывает не только прирост особей, но и их траты на обменные процессы и соответствует понятию ассимиляции. Деление продукции на чистую и валовую сохранилось лишь для первичной продукции, поскольку кислородно-скляночный метод позволяет рассчитывать чистую продукцию.

Из приведенного определения следует, что во вторичной продукции необходимо различать *соматическую* и *генеративную* составляющие. Соматическая продукция представляет собой прирост массы (энергии) тела, генеративная — прирост массы (энергии) выметанных половых продуктов. Кроме того, в продукцию входит также и прирост массы других отторгаемых продуктов (экзувии, слизь, метаболиты).

Продукция популяции животных в любой момент времени или за любой отрезок времени представляет собой сумму соматической ( $P_s$ ) и генеративной ( $P_g$ ) продукции, а также продукции отторгаемых продуктов ( $P_e$ ) в этот момент или отрезок времени:

$$P = P_s + P_g + P_e.$$

В некоторых случаях используют понятие *потенциальной продукции*. Она представляет собой расчетную продукцию в идеальных условиях при отсутствии ограничений роста и размножения организмов. Потенциальная продукция позволяет получить представление о продукционных возможностях вида, и иногда может быть полезным сравнить ее значение с фактической продукцией вида в конкретных условиях.

Термин «продукция» обычно используют применительно к популяции или сообществу гидробионтов, так как продукция популяции создается за счет соматического и генеративного роста особей. В. Е. Заика [44] предложил называть ростом особи только

соматический рост. Исходя из этого он использовал термин «продукция» применительно к особи. Таким образом был введен термин *продукция особи*. Продукцией особи В. Е. Заика называет сумму прироста тканей тела (соматический рост) и отчуждаемых продуктов (гамет, экзувииев, экскретируемых органических метаболитов). Он понимает продукцию как итог процессов ассимиляции и диссимиляции ( $A=R+P$ ). Однако надежные экспериментальные методы определения ассимиляции у животных пока еще не разработаны. В силу этого в большинстве работ ассимиляция у гетеротрофных гидробионтов рассчитывается как сумма прироста и трат на обмен ( $A=P+R$ ). Поэтому термин «продукция» в дальнейшем будет относиться к популяции и сообществу гидробионтов, а применительно к отдельной особи вместо термина «продукция особи» будет использоваться термин «прирост». Очень существенно, что на популяционном уровне проявляется такая форма отчуждения продукции, как элиминация особей.

Продукционный процесс в популяции протекает за счет прироста биомассы, обусловленного увеличением массы особей и их численности в результате размножения.

Продукция популяции складывается из индивидуальных приростов особей, входящих в ее состав, включая прирост половых продуктов и других органических образований, которые за рассматриваемое время отделились от тела особи. Поэтому для расчета продукции популяции животных необходимы количественные данные о росте, продолжительности развития отдельных стадий, плодовитости, а также о зависимости этих величин от условий внешней среды. При этом следует учитывать закономерности роста животных и руководствоваться представлениями о типах роста, а также общими представлениями о зависимости продолжительности развития животных, плодовитости от температуры и других характеристик среды.

#### ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ РОСТА ЖИВОТНЫХ

Рост особи — это приращение массы или увеличение линейных размеров развивающегося животного. Поэтому различают линейный рост и рост массы организма, скорость которых определяется стадией его развития, физиологическим состоянием и условиями внешней среды.

*Аллометрический рост.* В онтогенезе животных отдельные части их тела растут с разными скоростями относительно друг друга в соответствии с законом аллометрического роста, установленного Гексли в 1932 г. Аналитически этот закон записывается в виде

$$Y = aX^\beta,$$

где  $X, Y$  — размеры изучаемых частей (органов) тела;  $a, \beta$  — константы уравнения.

В этом уравнении нет явной зависимости от времени. Здесь время заменяется неким функционалом времени ( $X$ ), который начинает играть роль «физиологического» времени, т. е. скорость изменения другого функционала ( $Y$ ) измеряется уже не относительно абсолютного времени, а относительно другого функционала, выступающего в роли «физиологического» времени. Поскольку же каждый функционал в процессе роста животных изменяется относительно реального времени, в рассматриваемом уравнении отсутствие зависимости от времени кажущееся, а не действительное.

Различают положительную ( $\beta > 1$ ), отрицательную ( $\beta < 1$ ) аллометрию и изометрию ( $\beta = 1$ ). При изометрии в процессе роста сохраняется геометрическое подобие формы тела растущего организма, при аллометрии форма тела изменяется.

Исследователи на практике часто имеют дело с данными о линейном росте животных, и в ряде случаев возникает необходимость соотнесения их с данными об увеличении массы животного. С этой целью используются уравнения аллометрического роста.

Соотношение между линейными размерами ( $L$ ) и массой ( $W$ ) различных животных может быть аппроксимировано степенной функцией

$$W = qL^b, \quad (9)$$

где  $q, b$  — константы уравнения;  $q$  — константа, равная  $W$  при  $L=1$ .

Когда в процессе роста животного сохраняется геометрическое подобие формы его тела,  $b=3$ , когда форма тела меняется,  $b \neq 3$  ( $b < 3$  есть отрицательная аллометрия,  $b > 3$  есть положительная аллометрия).

Важно помнить, что  $q$  — расчетная величина. Репрезентативные значения  $q$  и  $b$  как в этом, так и в других уравнениях такого вида не могут быть получены в тех условиях, когда диапазон линейных размеров исследуемых животных мал. Даже когда минимальное и максимальное значения  $L$  различаются на два порядка,  $q$  и  $b$  могут быть рассчитаны лишь очень приблизительно. Чем шире диапазон линейных размеров, тем точнее можно определить значения параметров уравнения (9). Уравнение (9) будет наиболее надежно для расчетов массы животных по их линейным размерам в интервале значений линейных размеров, которые служили для количественного выражения параметров уравнения. Таким образом, можно с достаточной степенью точности рассчитывать массу различных животных исходя из измерений их линейных размеров. В табл. 12 приведены значения параметров уравнения (9) для различных представителей водных животных.

Массу тела личинок хирономид можно, например, получить также по уравнению зависимости их массы  $W$  (мг) от ширины головной капсулы  $D_k$  (мм), которое было рассчитано Е. В. Балушкиной [12]:

$$W = 23,74D_k^{3,169}.$$

Таблица 12  
ПАРАМЕТРЫ УРАВНЕНИЯ (9) ЗАВИСИМОСТИ МАССЫ ТЕЛА ОТ ДЛИНЫ ДЛЯ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ВОДНЫХ ЖИВОТНЫХ

Гидробионт	<i>q</i>	<i>b</i>	Источник
Crustacea	0,075	2,925	[70]
Daphnia			
Simocephalus	0,075	3,170	[70]
Moina	0,074	3,050	[70]
Ceriodaphnia	0,141	2,766	[70]
Scapholeberis	0,133	2,630	[70]
Macrothrix	0,083	2,331	[70]
Chydorus	0,203	2,771	[70]
Eury cercus	0,127	3,076	[70]
Alona, Alonella	0,091	2,646	[70]
Bythotrephes	0,077	2,911	[70]
Leptodora kindtii	0,006	2,850	[70]
Bosmina	0,176	2,975	[70]
Sida crystallina	0,074	2,727	[70]
Polyphemus pediculus	0,448	2,686	[70]
Cyclops strenuus	0,039	2,313	[70]
C. vicinus	0,034	2,838	[70]
C. scutifer	0,031	2,515	[70]
Acanthocyclops	0,039	3,156	[70]
Mesocyclops	0,034	2,924	[70]
Limnocalanus	0,070	3,174	[70]
Hemidiaptomus	0,073	2,548	[70]
Eudiaptomus gracilis,	0,036	2,738	[70]
E. graciloides			
E. coeruleus	0,058	3,086	[70]
Arctodiaptomus	0,038	3,178	[70]
Macrocyclops albidus	0,045	2,750	[70]
Gammarus lacustris	0,084	2,500	Данные автора
Idotea baltica basteri juv.	0,049	2,578	[96]
самка	0,023	2,912	[96]
самец	0,054	2,566	[96]
I. granulosa juv.			
самец	0,020	3,024	[96]
самка	0,059	2,747	[96]
I. ochotensis juv.,			
Cymodoea acuta	0,019	2,750	[96]
самец	0,085	2,850	[96]
самка	0,090	2,840	[96]
Acellus aquatitus	0,133	2,400	[96]
Tylos ponticus	0,054	2,991	[96]
Mesidotea entonom	0,063	2,650	[96]
Oligochaeta			
Stylaria lacustris	0,035	2,100	[71]
Isochaetides newaensis	0,051	1,800	[71]
Megaloptera			
Sialis fluviatula	0,080	2,700	[71]
Ephemeroptera			
Ephemerella vulgata	0,038	2,700	[71]
Baetis vernus	0,011	3,000	[71]
Cloeon inscriptum	0,031	3,000	[71]

Гидробионт	<i>q</i>	<i>b</i>	Источник
Baetidae ( <i>Cloeon simile</i> , sp.)	0,018	2,950	[71]
<i>Procloeon ornatum</i> , <i>Baëtis</i>			
Plécoptera	0,0251	2,800	[71]
Trichoptera	0,0156	2,992	[71]
Odonata			
<i>Pyrrosoma nymphula</i>	0,030	2,850	[71]
<i>Coenagrion hastulatum</i>	0,023	2,695	[71]
<i>Enallagma cyathigerum</i>	0,023	2,643	[71]
<i>Aeschna grandis</i>	0,056	2,639	[71]
<i>Epitheca bimaculata</i>	0,102	2,714	[71]
<i>Cordulia aenea</i> <i>turtiosa</i>	0,093	2,731	
Chironomidae			[12]
<i>Chironomus plumosus</i>	0,015	2,675	[12]
<i>Ch. dorsalis-thummi</i>	0,003	2,967	[12]
<i>Ch. cingulatus</i>	0,003	3,268	[12]
<i>Glyptotendipes gr. gripekoveni</i>	0,003	3,510	[12]
<i>Limnochironomus gr. nervosus</i>	0,010	2,783	[12]
Endochironomus	0,013	2,602	[12]
<i>Cladotanytarsus mancus</i>	0,009	2,738	[12]
<i>Sergentia coracina</i>	0,007	2,977	[12]
<i>Procladius</i>	0,012	2,695	[12]
<i>Tanypus punctipennis</i>	0,021	2,460	[12]
Chironomidae	0,0095	2,781	[12]
Bivalvia, Unionidae	0,230	2,850	[71]
Anodontinae	0,050	3,100	[71]
Dreissenidae	0,180	2,870	[71]
Sphaeriidae	0,310	3,020	[71]
Margaritiferidae	0,130	3,000	[71]

При расчетах индивидуальной массы коловраток по их линейным размерам принимается, что для них характерен изометрический рост ( $b=3$ ). Значения константы  $q$  в уравнении (9) для некоторых видов коловраток приведены в табл. 13.

Для определения массы науплиев копепод следует приравнивать ее объему эллипсоида, допуская, что их плотность равна единице, и используя простое равенство

$$V = 4/3\pi abc,$$

где  $V$  — объем ( $\text{мм}^3$ );  $a$ ,  $b$ ,  $c$  —  $1/2$  длины, ширины, высоты тела ( $\text{мм}$ ).

#### МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ РОСТА И ВОЗРАСТА ЖИВОТНЫХ

При изучении роста водных животных используют обычно следующие методы: 1) наблюдения в лабораторных условиях или в садках, выставляемых в местах обитания животных; 2) наблюдения в естественных условиях по измерениям роста меченых животных;

Таблица 13

ЗНАЧЕНИЯ ПАРАМЕТРА  $q$  В УРАВНЕНИИ ЗАВИСИМОСТИ МАССЫ ТЕЛА ОТ ДЛИНЫ  $L$  ДЛЯ КОЛОВРАТОК (ИЗ [70])

Коловратка	$q$	Коловратка	$q$
Anuraeopsis	0,030	<i>Keratella quadrata</i>	0,220
Ascomorpha	0,120	<i>K. cochlearis</i> (с шипом)	0,020
Asplanchna	0,023	<i>Notholca</i> (без зубцов)	0,035
Brachyonus	0,012	<i>Ploesoma hudsoni</i>	0,100
Conochilus	0,026 *	<i>P. triacanthum</i>	0,230
Collotheca ***	0,180 **	<i>Polyarthra</i>	0,280
Euchlanis	0,100	<i>Pompolix</i>	0,150
Filinia	0,130	<i>Synchaeta</i>	0,100
Gastropus	0,200	<i>Testudinalia</i>	0,080
Hexathra	0,130	<i>Trichocerca</i> (без шипа)	0,520
Kellicotia (без шипа)	0,030		

\* Вместо  $L^3$  берется  $L_d$ , где  $d$  — ширина тела.

\*\* Вместо  $L^3$  берется  $d^3$ .

\*\*\* Без домика.

3) определение приростов по фиксированным возрастным признакам (морфологическим, структурным, физико-химическим); 4) анализ размерно-возрастной структуры популяций. Все эти методы могут быть использованы и для определения возраста животных.

1. При наблюдениях за ростом животных в садках или аквариумах проводят периодические промеры и взвешивания животных, на основании которых судят о характере и скорости их роста. При лабораторных экспериментах следует строго соблюдать неизменными условия внешней среды, особенно температуру и обеспеченность пищей, а также ее качество.

Серии продолжительных наблюдений с небольшими интервалами между последовательными измерениями позволяют детально изучить рост животных и выявить его индивидуальную изменчивость.

Время наблюдений может быть сокращено за счет одновременного использования в экспериментах животных, относящихся к разным возрастным группам. При этом подопытные животные всех возрастных групп оказываются в одинаковых условиях. Данные такого рода не дают представления о росте конкретной особи, но характеризуют осредненную зависимость линейных размеров или массы от времени роста некоторой средней особи данной группы.

2. При наблюдениях за ростом мечевых животных в природных условиях их периодически отлавливают и измеряют. Получение данных обычно осложняется малым возвратом животных при последующих поимках. Этот метод можно использовать примени-

тельно к крупным животным и животным с прочными наружными покровами или наружным скелетом (это, например, крупные ракообразные, моллюски, рыбы). В качестве меток используются различные красители, краски, бирки и т. п.

3. Методы определения прироста по возрастным признакам основываются на анализе циклических элементов, чаще всего так называемых колец или линий роста, которые отмечаются, например, на раковинах моллюсков, чешуе или отолитах рыб. Эти элементы образуются через определенные периоды времени — обычно через год. Для определения характера и скорости роста животных измеряется расстояние между соседними кольцами. Эти методы требуют точного определения периодичности формирования указанных образований и установления продолжительности временного цикла.

4. Рост многих животных может быть изучен путем анализа серии гистограмм частотно-размерного состава популяций, полученных в течение сезона или года. Достоверные результаты получают в тех случаях, когда на гистограммах каждый возрастной класс может быть уверенно выделен в любые периоды времени. Наиболее четко различимы на гистограммах размерно-возрастные группы в популяциях быстро растущих животных, для которых характерен сжатый период нереста. В силу этого на гистограммах таких видов молодь составляет единую размерную группу, надежно отличающуюся по размерам от животных предыдущего поколения. У животных, медленно растущих, с большой продолжительностью жизни и растянутым по времени нерестом чаще всего размерные группы трудно различимы. На гистограммах таких видов обычно наблюдается множество зубцов, трудно соотносимых с возрастом.

В определенной степени трудности выделения отдельных размерных групп на гистограммах выборок из популяции могут быть преодолены путем применения метода так называемой вероятностной бумаги, предложенного Хардингом [112] и развитого Касси [104, 105]. В основе этого метода лежит вполне реальное допущение о том, что в пределах каждой возрастной группы размеры особей распределены в соответствии с законом нормального распределения. Для различия отдельных размерных групп на гистограммах Хардинг предложил использовать «вероятностную бумагу» — график, на оси абсцисс которого отложена функция нормального распределения. Длина каждого отрезка на этой шкале пропорциональна площади, ограниченной кривой нормального распределения, вся площадь которой принимается за 100 %. На оси ординат откладывается частота встречаемости животного каждого размера. В такой системе координат точки любого нормального распределения ложатся вдоль прямой линии. При нанесении на вероятностную бумагу данных гистограмм полимодальных частотно-размерных распределений животных в популяции следует ожидать на ней столько прямых линий, сколько имеется в данной популяции отдельных размерных групп животных, соответствующих конкретным возрастным группам (рис. 10).

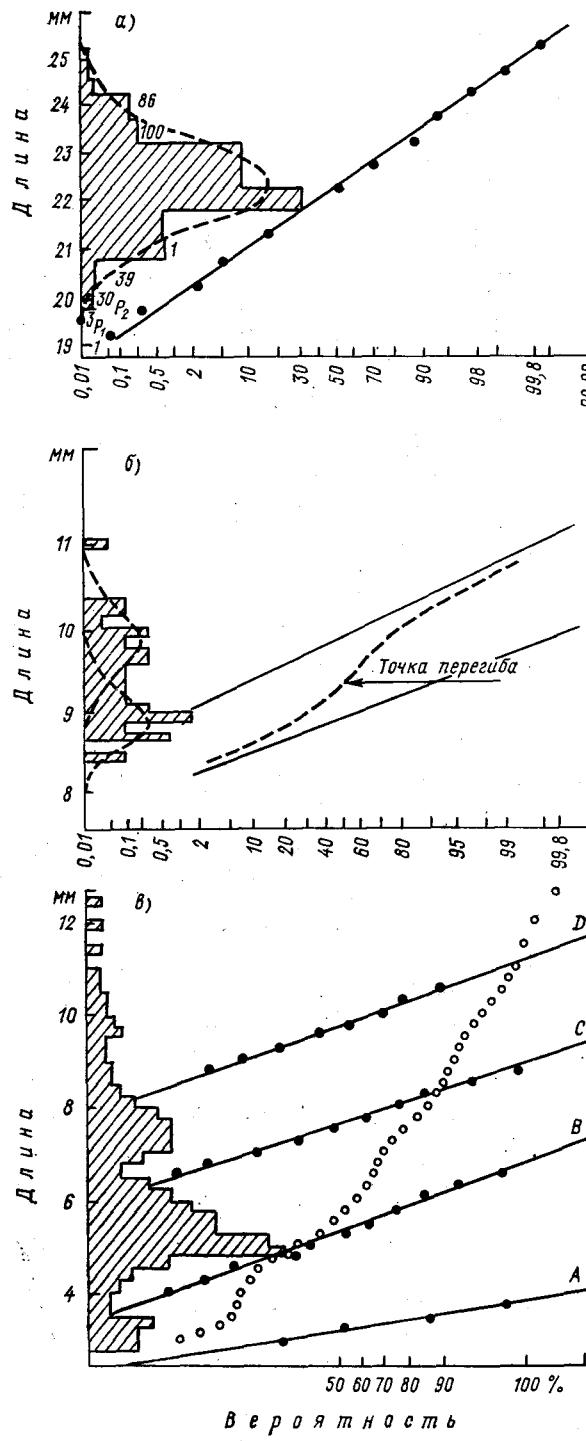


Рис. 10. Мономодальные (а), бимодальные (б) и полимодальные (в) распределения особей в популяции и их трансформация на графике «вероятностной бумаги» (из [106]).

М. Б. Иванова [50] разработала метод определения продолжительности развития особи планктонных веслоногих ракообразных по относительному количеству в планктоне животных на отдельных стадиях развития.

Численность раков каждой стадии рассчитывается в процентах от суммарной численности всей популяции. Время между максимумами численности двух смежных стадий равно полу сумме продолжительности развития каждой из них. Необходимо установить продолжительность прохождения первой науплиальной стадии с тем, чтобы по данным проб, собранных в водоеме, определить продолжительность развития особей всех остальных стадий. Достаточно точно продолжительность развития каждой стадии веслоногих можно найти, пользуясь данными об их относительной продолжительности. У всех видов веслоногих раков относительная продолжительность отдельных стадий развития, выраженная в процентах от общей продолжительности от момента выхода из яйца до последней линьки (при постоянных условиях — температуре воды, концентрации пищи), имеет следующие значения:

Стадия	Доля общей продолжительности, %	Стадия	Доля общей продолжительности, %
Науплии			
H1	2,7±0,2	K1	9,5±0,6
H2	4,7±0,3	K2	10,1±0,5
H3	8,1±0,8	K3	11,6±0,4
H4	7,9±0,5	K4	13,4±0,4
H5	8,8±0,3	K5	14,8±1,0

#### ТИПЫ РОСТА ЖИВОТНЫХ

Данные о росте животных, представляющие собой количественную характеристику онтогенетического развития, в гидробиологических исследованиях используют при определении и изучении продукции водных животных, так как продукция их популяций есть результат роста отдельных особей.

Общие принципы изучения роста животных, в том числе и гидробионтов, были подробно разработаны Г. Г. Винбергом [22, 26]. Обширная информация о росте животных и некоторые закономерности их роста представлены в сводке М. В. Мина и Г. А. Клевезаль [72], а также в работе Г. Г. Винберга и А. Ф. Алимова [32].

Для водных животных различают три типа роста: экспоненциальный, параболический и симмоидальный, или S-образный, каждый из которых определенным образом связан со скоростью энергетического обмена у животных. Названия типов роста

определяются видом функций и кривых, с помощью которых могут быть описаны эмпирические данные о росте животных.

Для животных определенного систематического положения обычно характерен один из перечисленных типов роста. Однако не обязательно рост конкретного вида должен соответствовать одному из указанных типов в ходе всего онтогенетического развития. Так, например, возможно, что в период эмбрионального развития рост особи конкретного вида может быть описан экспоненциальной функцией, а на последующих стадиях — либо степенной, либо S-образной функциями.

Важнейшая характеристика роста — прирост линейных размеров ( $L_2 - L_1$ ) или массы животного ( $W_2 - W_1$ ) за отрезок времени ( $t_2 - t_1$ ):

$$\frac{L_2 - L_1}{t_2 - t_1} = \frac{\Delta L}{\Delta t}, \quad \frac{W_2 - W_1}{t_2 - t_1} = \frac{\Delta W}{\Delta t},$$

где  $L_2$  и  $W_2$  — линейный размер и масса животного в конечный момент времени  $t_2$ ;  $L_1$  и  $W_1$  — то же в начальный момент времени  $t_1$ . При  $\Delta t \rightarrow 0$  значения  $\Delta L$  и  $\Delta W$  уменьшаются и скорости ( $\Delta L/\Delta t$  и  $\Delta W/\Delta t$ ) приближаются к абсолютной скорости линейного роста ( $dL/dt$ ) или скорости роста массы ( $dW/dt$ ), представляющим собой первые производные функций  $L = f(t)$  или  $W = f(t)$ , с помощью которых описывается рост животных. Относительную или удельную скорость линейного роста ( $C_L$ ) или роста массы ( $C_W$ ) получают делением абсолютной скорости роста на линейный размер или массу животного в момент времени  $t$ :

$$C_L = \frac{1}{L} \frac{dL}{dt}, \quad (10)$$

$$C_W = \frac{1}{W} \frac{dW}{dt}. \quad (10')$$

Приняв во внимание, что, по уравнению (7),  $W = qL^b$  и  $d(qL^b) = qbL^{(b-1)}$ , по уравнениям (10) и (10') получим важное соотношение

$$C_W = bC_L. \quad (11)$$

Следовательно, удельная скорость роста массы животного всегда выше, чем удельная скорость его линейного роста, на величину показателя степени в уравнении связи массы и линейных размеров.

При всех типах роста средняя за период времени ( $t_2 - t_1$ ) удельная скорость роста ( $\bar{C}$ ) для линейного роста рассчитывается как

$$\bar{C}_L = \frac{\ln L_2 - \ln L_1}{t_2 - t_1} = \frac{\lg L_2 - \lg L_1}{0,4343 (t_2 - t_1)}, \quad (12)$$

а для роста массы — как

$$\bar{C}_W = \frac{\ln W_2 - \ln W_1}{t_2 - t_1} = \frac{\lg W_2 - \lg W_1}{0,4343 (t_2 - t_1)}. \quad (13)$$

Уравнения (12), (13) могут быть получены исходя из общего для любого типа роста определения средней удельной скорости роста:

$$\bar{C} = \frac{1}{t_2 - t_1} \int_{t_1}^{t_2} \left( \frac{1}{Y} \frac{dY}{dt} \right) dt = \frac{\ln Y_2 - \ln Y_1}{t_2 - t_1},$$

где  $Y_1$ ,  $Y_2$  — масса животного или его линейные размеры в моменты времени  $t_1$  и  $t_2$  соответственно.

Однако следует напомнить, что средняя удельная скорость роста лишь в случае экспоненциального роста совпадает с удельной скоростью роста в момент времени  $t_1$  или  $t_2$ . Для других типов роста средняя удельная скорость роста не передает изменение удельной скорости роста на интервале времени ( $t_1$ ,  $t_2$ ). Различия между средней удельной скоростью роста за интервал времени ( $t_1$ ,  $t_2$ ) и удельными скоростями в моменты времени  $t_1$  или  $t_2$  возрастают с увеличением этого интервала.

**Экспоненциальный рост.** В тех случаях, когда рост животных не имеет ограничений, он происходит с постоянной удельной скоростью. Такой простейший тип роста животных называют экспоненциальным, так как изменение их размеров (массы) может быть передано экспоненциальной функцией времени ( $t$ ):

$$W_t = W_0 e^{C_W t}, \quad (14)$$

$$L_t = L_0 e^{C_L t}. \quad (14a)$$

На графике зависимости  $L$  или  $W$  от  $t$  экспоненциальный рост выражается возрастающей кривой, левая ветвь которой асимптотически приближается к оси абсцисс (рис. 11).

Экспоненциальный рост характерен для периода эмбрионального и первых стадий постэмбрионального развития животных. В некоторых случаях к нему близок рост личинок насекомых.

Скорость роста  $P_L = dL/dt = C_L L$  или  $P_W = dW/dt = C_W W$  возрастает пропорционально  $L$  или  $W$ :

$$\frac{dL}{dt} = L_0 C_L e^{C_L t} \quad \text{и} \quad \frac{dW}{dt} = W_0 C_W e^{C_W t}.$$

При экспоненциальном типе роста средний линейный размер ( $\bar{L}$ ) и среднюю массу тела ( $\bar{W}$ ) растущего животного за время ( $t_2 - t_1$ ) рассчитывают из равенств

$$\bar{L} = \frac{L_2 - L_1}{\ln L_2 - \ln L_1}, \quad \bar{W} = \frac{W_2 - W_1}{\ln W_2 - \ln W_1}. \quad (15)$$

Из уравнений (14) и (11), (12) хорошо видно, что при этом типе роста среднюю за время  $(t_2 - t_1)$  скорость можно определить как

$$\bar{P}_L = C_L \bar{L} = \frac{L_2 - L_1}{t_2 - t_1}, \quad \bar{P}_W = C_W \bar{W} = \frac{W_2 - W_1}{t_2 - t_1}.$$

Для того, чтобы определить, можно ли исследуемый ряд эмпирических величин  $L_1, L_2, \dots, L_n$  или  $W_1, W_2, \dots, W_n$ , соответствующую

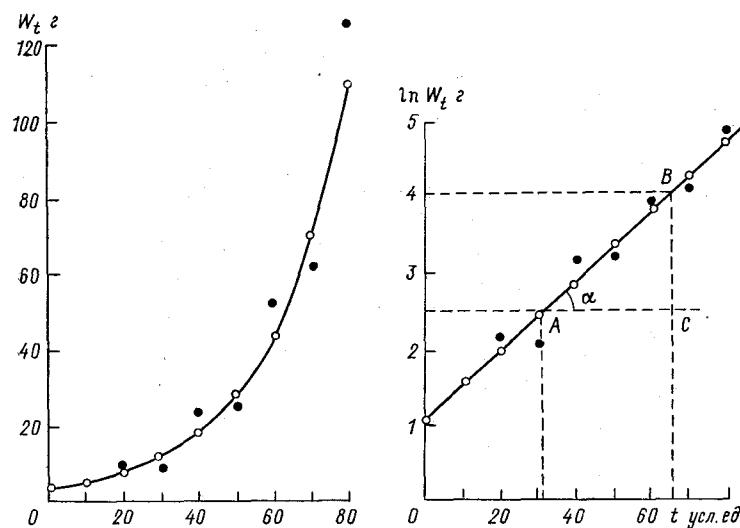


Рис. 11. Пример кривой экспоненциального роста.

зих моментам времени  $t_1, t_2, \dots, t_n$ , передать экспоненциальной функцией, строят в полулогарифмическом масштабе график зависимости  $\ln L$  или  $\ln W$  от  $t$ . Прологарифмировав уравнения (14) и (14a), получим

$$\ln L_t = \ln L_0 + C_L t \quad \text{и} \quad \ln W_t = \ln W_0 + C_W t.$$

Приведенные уравнения представляют собой уравнения прямой линии ( $y = a + bx$ ). В этих уравнениях  $y = \ln L_t$  или  $y = \ln W_t$ ,  $a = \ln L_0$  или  $a = W_0$ ,  $b = C_L$  или  $b = C_W$ .

Таким образом, когда эмпирические точки на графике  $\ln W_t = f(t)$  располагаются вдоль прямой линии, рассматриваемый случай соответствует экспоненциальному типу роста.

Параметры уравнения экспоненциального роста могут быть рассчитаны аналитически или графически. Параметр  $W_0$  представляет собой массу или линейный размер животного при  $t=0$ . Параметр  $C_W = \tan \alpha$  связан с углом ( $\alpha$ ) наклона прямой линии на графике  $\ln W_t = f(t)$ .

**Пример.** В результате измерений массы ( $W$ ) тела животного в период эмбрионального и на первых стадиях постэмбрионального развития были получены следующие значения:

$t$ сут . . . . .	10	20	30	40	50	60	70	80
$W$ мг . . . . .	1,80	9,36	8,0	23,40	25,0	52,9	62,2	126,18

На полулогарифмическом графике (см. рис. 11) эмпирические данные достаточно хорошо расположились вокруг прямой линии, т. е. рост массы животного проходил по экспоненциальному типу. Рассчитаем графическим методом параметры уравнения экспоненты. Параметр  $W_0$  легко определить по логарифму массы при  $t=0$ :  $\ln W_0 = 1,1$ , потенцируя, получаем  $W_0 = 3,00$  мг. Второй параметр  $C_W$  находим через  $\tan \alpha$ :  $C_W = \tan \alpha = \frac{BC}{AC} = \frac{\ln W_2 - \ln W_1}{t_2 - t_1} = \frac{4,05 - 2,5}{65 - 31} = 0,045$  сут.<sup>-1</sup>

Таким образом, получаем уравнение, с помощью которого может быть описана эмпирическая зависимость массы животного от времени его развития:  $W_t = 3,0 e^{0,045t}$ .

В соответствии с этим уравнением, нетрудно рассчитать значения  $W_t$  при разных  $t$ :

$t$ сут . . . . .	10	20	30	40	50	60	80
$W_t$ мг . . . . .	4,71	7,38	11,57	18,15	28,46	44,64	109,79

**Параболический рост.** У многих животных удельная скорость энергетического обмена не остается постоянной в процессе их развития, а снижается по мере увеличения массы тела пропорционально массе в некоторой степени ( $W^{-n}$ ), обычно равной примерно 0,25 ( $n$  — константа уравнения зависимости интенсивности обмена у животных от их массы). Соответственно по мере роста животного и увеличения его массы снижается и удельная скорость роста. В тех случаях, когда удельная скорость роста изменяется пропорционально  $W^{-n}$ , рост животных относится к так называемому параболическому типу, при котором  $C_W = NW^{-n}$ , где  $N$  и  $n$  — константы, при этом  $N$  численно равно  $C_W$ , когда  $W$  равно единице массы.

При параболическом типе роста зависимость скорости роста ( $dW/dt = C_W W$ ) от массы будет описываться как

$$dW/dt = NW^{1-n}, \quad (16)$$

а зависимость массы тела от времени роста — как

$$W_t = W_1 t^{1/n}. \quad (17)$$

Согласно (17), скорость роста в зависимости от времени будет рассчитываться как

$$dW/dt = W_1 1/n t^{1/(n-1)}, \quad (18)$$

где  $t$  — время, отсчитываемое от его «начала», т. е. когда  $W=0$ ;  $W_1 = (Nn)^{1/n}$  — масса тела при  $t=1$ ;  $1/n$  — константа параболического роста ( $1/n = C_W/t$ ).

Величина  $t$ , или время, отсчитываемое с момента  $W=0$ , при наблюдениях за ростом животных остается неизвестной, поскольку

экспериментально полученные значения  $W$  всегда имеют некоторое конечное значение  $W_0$ , достигнутое за некоторое время роста  $t_0$ . При эмпирических наблюдениях всегда имеют дело со временем  $(t-t_0)$ , отсчитываемым от начала наблюдений, например от момента рождения особи или какого-либо начального момента наблюдений, который может быть зафиксирован используемыми методами и инструментами. Если время отсчитывается от момента рождения  $(t-t_0)$ , то это возраст особи ( $\tau$ ). В этом случае время  $t$  с учетом  $\tau$  равно  $t=\tau+t_0$ . Следует помнить, что даже при малых значениях  $W_0$  время  $t_0$  — заметная величина и ею пренебрегать нельзя. Так, например, когда  $W_0$  составляет всего 0,01 %

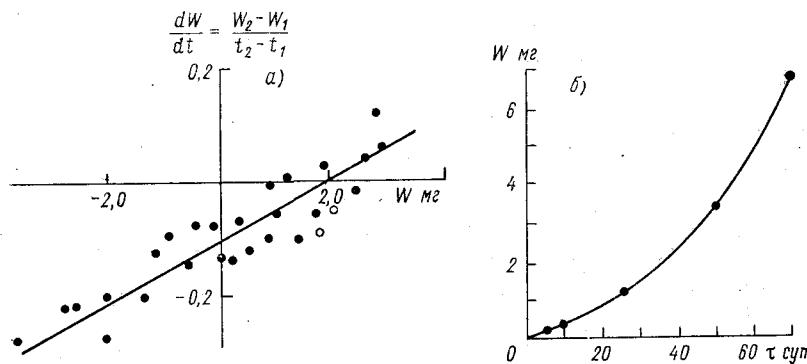


Рис. 12. Пример кривой параболического роста.

*a* — зависимость скорости роста  $dW/dt$  от массы  $W$  у личинок поденок *Cloeon simile*;  
*b* — зависимость массы этих личинок от их возраста  $\tau$ .

$W(t)$ ,  $t_0=10\% t$ . Поэтому даже при малых значениях  $t_0$  нельзя приравнивать нулю.

С учетом  $t_0$  уравнение (17) следует записать следующим образом:

$$W_t = W_1(\tau + t_0)^{1/n}.$$

Масса новорожденного животного ( $W_0$ ) определяется как

$$W_0 = W_1 t_0^{1/n}, \quad (19)$$

откуда

$$t_0 = \left( \frac{W_0}{W_1} \right)^n.$$

Степенная функция на графике представляет собой возрастающую вогнутую кривую, внешне сходную с кривой экспоненциального роста (рис. 12 б).

В ходе наблюдений за ростом животного конкретного вида получают ряд значений  $W_1$  и  $(t_1-t_0)$ ;  $W_2$  и  $(t_2-t_0)$  ...  $W_n$  и  $(t_n-t_0)$ . Для достаточно малого промежутка времени  $(t_2-t_1)$  среднюю скоп-

рость роста можно довольно точно рассчитать по эмпирическим данным:

$$\frac{W_2 - W_1}{t_2 - t_1} = NW^{1-n}$$

или в логарифмической форме:

$$\lg \frac{W_2 - W_1}{t_2 - t_1} = \lg (NW^{1-n}) = \lg N + (1-n) \lg W. \quad (20)$$

Из уравнения (20) следует, что на двойном логарифмическом графике эмпирические данные должны располагаться вдоль прямой линии (рис. 12). По такому графику можно рассчитать значение свободного члена уравнения (20)  $\lg N$ , а значит, и  $N$ , а также значение углового коэффициента  $(1-n)$ , который представляет собой тангенс угла  $\alpha$ , и определить  $n$ . Таким образом, расчетным или графическим методом могут быть найдены параметры уравнений (16) — (20). Значение  $t_0$  можно определить по уравнению (19):

$$t_0 = W_0^n / nN.$$

Пример. Рост личинок поденок *Cloeon simile* изучался в аквариальных условиях при температуре 20 °C [40]. В начале и конце опытов (каждый продолжительностью 5–7 сут) определялись начальная ( $W_1$ ), конечная ( $W_2$ ) и средняя ( $\bar{W} = \frac{W_2 + W_1}{2}$ ) масса животных за время опыта. Абсолютная скорость роста  $dW/dt$  определялась с учетом средней массы животных ( $\bar{W}$ ) и удельной скорости их роста  $C_W = \frac{\ln W_2 - \ln W_1}{t_2 - t_1}$ ,  $dW/dt = C_W \bar{W}$ . Полученные значения приведены в табл. 14.

Таблица 14

РОСТ ЛИЧИНОК *CLOEON SIMILE* (ПО [40])

$W_1$ мг	$W_2$ мг	$(t_2 - t_1)$ сут	$\bar{W}$ мг	$dW/dt$ мг/сут	$W_1$ мг	$W_2$ мг	$(t_2 - t_1)$ сут	$\bar{W}$ мг	$dW/dt$ мг/сут
1,69	2,04	5	1,87	0,071	2,17	2,72	6	2,44	0,092
2,04	2,57	7	2,31	0,093	0,30	0,53	5	0,42	0,047
0,63	1,08	5	0,86	0,089	0,53	0,92	7	0,72	0,055
1,08	1,59	7	1,33	0,097	0,92	1,22	6	1,07	0,060
1,59	1,99	6	1,79	0,082	1,31	1,84	7	1,57	0,076
1,63	2,21	7	1,92	0,108	0,83	1,16	5	1,00	0,065
0,51	0,75	5	0,63	0,049	1,16	1,59	7	1,37	0,082
0,75	1,16	7	0,96	0,077	0,18	0,38	5	0,28	0,039
1,16	1,50	6	1,33	0,070	0,38	0,64	7	0,51	0,049
1,13	1,45	5	1,29	0,065	0,65	0,95	6	0,80	0,062
1,45	1,82	7	1,63	0,053					

По экспериментальным данным методом наименьших квадратов были рассчитаны параметры уравнения (16):

$$dW/dt = 0,069 W^{-0,544},$$

где  $dW/dt$  в мг/сут, а затем — параметры уравнения (17):

$$1/n = 2,193; W_1 = (Nn)^{1/n} = (0,456 \cdot 0,069)^{2,193}.$$

Следовательно,

$$W_t = 0,00051 t^{2,193} \text{ мг.}$$

Масса новорожденной личинки составляла 0,05 мг. Из (19) нетрудно рассчитать значения  $t_0$  (сут):

$$t_0 = \left( \frac{W_0}{W_1} \right)^n = (0,05/0,00051)^{0,456} = 8,1.$$

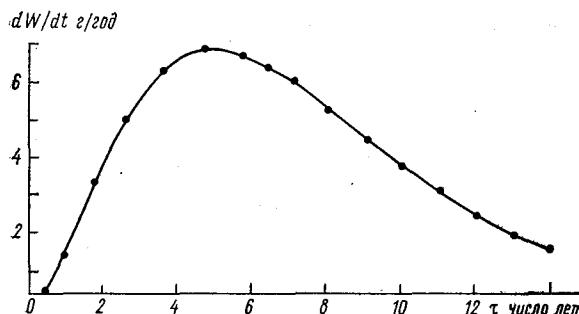


Рис. 13. Зависимость скорости роста  $dW/dt$  от возраста  $t$  при S-образном росте животных.

Уравнение параболического роста можно использовать для описания роста на отдельных этапах развития животных различного систематического положения. В ряде случаев оно хорошо описывает рост животных на протяжении всего их онтогенеза. Это относится к таким животным, рост которых по достижении определенного возраста прекращается, но они продолжают жить еще некоторое время. Так, например, протекает рост у большинства водных личинок насекомых, рост которых прекращается при окукливании. Среди ракообразных такой тип роста свойствен веслоногим ракам, у которых рост тела прекращается при пятой (последней) линьке копеподитов.

*Асимптотический, или S-образный, рост.* В онтогенезе подавляющего большинства водных животных различного систематического положения удельная скорость роста с увеличением массы тела уменьшается больше, чем удельная скорость энергетического обмена, пропорциональная  $W^{-n}$ . Скорость роста таких животных в начальный период растет, достигает максимума, которому соответствует точка перегиба на кривой роста (рис. 13), а затем понижается. Правая часть кривой роста представлена восходящей выгнутой кривой, приближающейся асимптотически к характерному для данного вида в конкретных условиях максимальному значению  $W_\infty$ , находящемуся в определенном соотношении с дефинитивными размерами животного.

Подобный характер роста может быть описан с помощью различных математических приемов, причем наиболее широко используется уравнение Берталанфи.

Зависимость  $W$  от времени роста при S-образном росте имеет вид

$$W_t = W_\infty (1 - e^{-k_1 t})^{1/n}, \quad (21)$$

где  $W_\infty$  — асимптота кривой,  $n$  — то же, что и в уравнениях (16) — (20);  $k$  — константа роста ( $k = N/W_\infty^n$ );  $t$  — время.

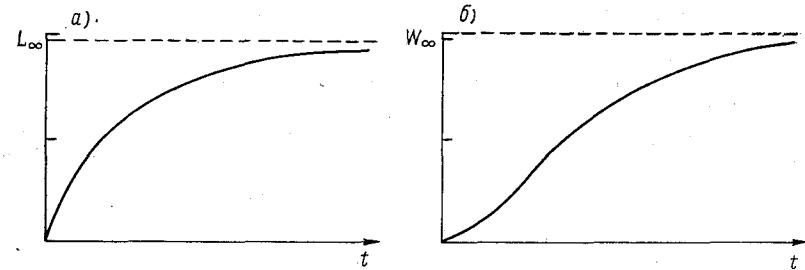


Рис. 14. Пример кривой асимптотического роста.

$$a - \text{линейный рост } [L_t = L_\infty (1 - e^{-k_1 t})], \quad b - \text{рост массы животного } [W_t = W_\infty (1 - e^{-k_1 t})^b].$$

Заменив в уравнении (21)  $W$  на  $qL^b$  из (9), после преобразования получим зависимость от времени линейного размера ( $L$ ):

$$L_t = L_\infty (1 - e^{-k_1 t})^{1/n^b}. \quad (22)$$

Поскольку  $nb$  близко к единице, часто можно пользоваться более простым уравнением

$$L_t = L_\infty (1 - e^{-k_1 t}), \quad (23)$$

где

$$k_1 = kn = k/b.$$

В этом случае линейный рост выражен монотонно восходящей выгнутой кривой без точки перегиба (рис. 14). Уравнению (23) соответствует частный случай уравнения роста массы (21), когда  $1/n = b$ :

$$W_t = W_\infty (1 - e^{-k_1 t})^b. \quad (24)$$

Иногда, например, при изучении роста двусторчатых моллюсков, можно успешно использовать уравнение (24), пренебрегая малой по сравнению с размерами взрослых животных величиной личинки.

Согласно уравнению (21), зависимость скорости роста массы ( $dW/dt$ ) от массы тела животного ( $W$ ) может быть выражена в виде

$$dW/dt = NW^{1-n} - kW = NW^{1-n}(W_\infty^n - W^n)/W_\infty^n. \quad (25)$$

Как и при параболическом типе роста, скорость роста сначала возрастает, но по мере увеличения массы и приближения к  $W_\infty$  все большее значение приобретает тормозящий фактор  $(W_\infty^n - W^n)/W_\infty^n$ . Из уравнения (25), разделив обе его части на  $1/W$ , можно легко получить зависимость удельной скорости ( $C_W$ ) от массы:

$$C_W = \frac{dW}{dt}/\frac{1}{W} = N(W^{-n} - W_\infty^{-n}) = k(W_\infty^n/W^n - 1). \quad (26)$$

Скорость роста в любой момент времени  $t$  может быть рассчитана или по уравнению (21):

$$\frac{dW}{dt} = W_\infty 1/n (1 - e^{-kt})^{1/(n-1)} nke^{-kt}, \quad (27)$$

или по уравнению (24):

$$\frac{dW}{dt} = W_\infty b (1 - e^{-kt})^{b-1} ke^{-kt}. \quad (28)$$

На графике эта зависимость передается в виде восходящей кривой до момента времени, соответствующего точке максимума.

Чаще всего время роста отсчитывают от некоторого момента  $t_0$ , например от момента рождения особи или окончания личиночного периода. В этом случае известно, как уже говорилось ранее, только время  $(t-t_0)$ . К моменту времени  $t_0$  особь достигает среднего размера  $L_0$ . Во многих случаях значения  $t_0$  и  $L_0$  оказываются не столь малыми и ими нельзя пренебречь. Учитывая это обстоятельство и принимая, что до достижения  $t_0$  рост следовал тому же закону, из уравнения (23) получаем

$$L_t = L_\infty - (L_\infty - L_0) e^{-k(t-t_0)}. \quad (29)$$

Расчет параметров уравнения S-образного роста производится разными способами, описание которых можно найти в специальной литературе, причем чаще всего используется способ Валфорда. Рассмотрим его на примере уравнения (23).

Записав уравнение (23) для  $L_{t+1}$  и  $L_t$  и разделив  $(L_{t+1}-L_t)$  на  $(L_t-L_0)$ , получим

$$L_{t+1} = L_\infty (1 - e^{-k_1}) + e^{-k_1} L_t. \quad (30)$$

Выражение (30) представляет собой линейную функцию  $L_{t+1}$  от  $L_t$ , которая используется в графическом варианте способа Валфорда. Строится график зависимости  $L_{t+1}=f(L_t)$ . В том случае, когда изменения линейных размеров могут быть ап-

проксимированы уравнением (22), экспериментальные точки на графике располагаются вдоль прямой линии, которая проходит под углом менее  $45^\circ$  к оси абсцисс.

Опустив перпендикуляр на ось абсцисс из точки пересечения прямой, проведенной через экспериментальные точки, и прямой, проходящей под углом  $45^\circ$  из начала координат, находим один из параметров уравнения роста — теоретический максимальный размер животного ( $L_\infty$ ) при данной скорости роста. Второй параметр —  $k$  — определяется через тангенс угла ( $\alpha$ ) наклона прямой, проходящей через экспериментальные точки:

$$\operatorname{tg} \alpha = e^{-k},$$

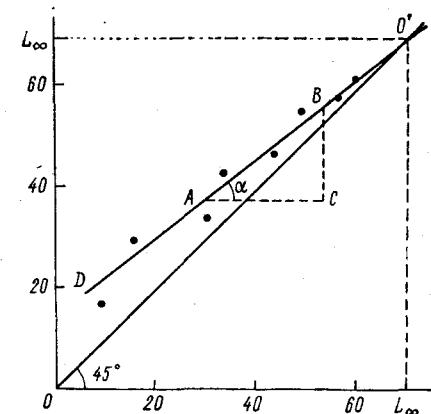


Рис. 15. Графический способ определения значений параметров уравнения роста Берталанфи.

откуда

$$-k = \ln \operatorname{tg} \alpha,$$

или

$$-k = \lg \operatorname{tg} \alpha / 0,4343.$$

*Пример.* В результате измерений длины раковины и определения возраста двустворчатых моллюсков *Unio tumidus* путем подсчета годовых колец на их раковинах были получены следующие значения:

$t$ число лет . . . . .	1	2	3	4	5	6	7	8	9
$L$ мм . . . . .	16	30	34	44	48	56	58	61	62

Полученные значения были нанесены на график (рис. 15). Через экспериментальные точки проведена прямая  $DO'$ , которая пересеклась с прямой  $OO'$  в точке  $O'$ . Опустив перпендикуляр из точки  $O'$  на ось абсцисс, мы определили значение  $L_\infty$ , которое оказалось равным 70 мм. Значение константы роста было рассчитано через  $\operatorname{tg} \alpha = BC/AC = 22,1/28 = 0,789$ ;  $-k = \ln \operatorname{tg} \alpha = -0,223 \text{ год}^{-1}$ . Таким образом, уравнение, с помощью которого может быть описан рост исследованного моллюска, имеет вид  $L_t = 70(1 - e^{-0,223t})$ .

Если принять во внимание, что для изученных моллюсков соотношение между их массой и линейными размерами может быть выражено уравнением  $W = 0,0002 L^3$  (масса в граммах, линейные размеры в миллиметрах), то уравне-

ние, описывающее изменение массы моллюсков в процессе их роста, можно записать в виде

$$W_t = 68,6 (1 - e^{-0,223})^3,$$

откуда нетрудно рассчитать скорость роста в любой момент времени  $t$ , про-дифференцировав уравнение роста массы моллюсков:

$$dW/dt = 68,6 \cdot 3 (1 - e^{-0,223t})^2 \cdot 0,223e^{-0,223t}.$$

Графически изменения скорости роста в онтогенезе моллюсков показаны на рис. 15, из которого следует, что скорость роста животных увеличивается до-достижения ими возраста 4—5 лет.

## РАЗМНОЖЕНИЕ И ПЛОДОВИТОСТЬ ГИДРОБИОНТОВ

При изучении продукционных возможностей популяций отдельных видов животных необходимы количественные характеристики осо-бенностей их размножения и плодовитости, определенные в том числе и при различных условиях внешней среды.

Среди гидробионтов в соответствии с их жизненными циклами и продолжительностью жизни различают моно- и полициклические виды. У моноциклических видов размножение происходит в короткие по сравнению с продолжительностью их развития периоды. У многих видов животных за периодом размножения наступает период индивидуального роста, во время которого не происходит пополнения молоди в популяции. Структурно популяция таких видов представлена либо когортой, т. е. совокупностью одновре-менно рожденных особей, численность которых может только монотонно убывать, либо особями разного возраста при статисти-чески достоверном дискретном распределении возрастных групп. В популяциях последнего вида в любой момент года каждая особь принадлежит к одному из возрастов 0+, 1+, 2+, 3+, 4+ и т. д. Популяция представляет собой совокупность некоторого числа по-колений или когорт. Такой тип популяций характерен, например, для крупных двустворчатых моллюсков и большинства рыб.

В популяциях полициклических видов размножение происходит непрерывно. Поэтому в таких популяциях одновременно присут-ствуют особи всех возрастов с непрерывным их распределением. Выделение отдельных возрастных групп в популяциях таких жи-вотных или крайне затруднительно и может быть только условным (например, в популяции ветвистоусых планктонных ракообразных) или просто невозможно (в популяции бактерий, простейших, мел-ких коловраток).

Количество молоди, поступающей в популяцию, определяется скоро-стью размножения животных ( $B_r$ ), которая зависит от пло-довитости и продолжительности эмбрионального развития конкрет-ного вида:

$$B_r = E_f/D, \quad (31)$$

где  $E_f$  — среднее число наличных яиц, приходящееся на одну самку в популяции;  $D$  — продолжительность эмбрионального раз-вития (сут).

Среднее число яиц, приходящееся на одну самку в популяции, определяется плодовитостью. Абсолютной или индивидуальной плодовитостью называют среднее число яиц, продуцируемое сам-кой за одну кладку. Доля массы или энергетического эквивалента кладок от массы или энергетического эквивалента самки называют относительной или удельной плодовитостью.

Плодовитость животных следует рассматривать как важнейший фактор, в значительной степени определяющий динамику числен-ности популяций отдельных видов животных. Во многих случаях незначительные изменения плодовитости особей в популяции могут привести и приводят к существенным изменениям числен-ности потомков, численности популяции и ее структуры.

Плодовитость пойкилотермных животных непосредственным образом связана с размерами самок, продуцирующих яйца. В то-лерантных условиях абсолютная плодовитость у пойкилотермных животных конкретных видов возрастает с увеличением размеров их тел. Многочисленные исследования гидробионтов различных видов показали, что такая связь может быть выражена в виде уравнения степенной функции. Чаще всего рассматривается за-висимость плодовитости от линейных размеров самок:

$$E_f = m_1 L^{n_1}, \quad (32)$$

где  $m_1$ ,  $n_1$  — константы уравнения. При этом у моллюсков, рако-образных и личинок хирономид  $n_1=1,96\dots 3$ , а у рыб чаще всего  $n_1>3$ .

Однако большое значение имеет именно зависимость плодови-тости животных от их массы, а не от линейных размеров, по-скольку скорость основных процессов в развивающемся организме связана именно с его массой. Зависимость плодовитости животных от их линейных размеров может иметь количественное выражение только вследствие наличия функциональной связи между массой и размерами животных, которая описывается степенными уравне-ниями. Поскольку для целого ряда животных еще не установлены количественные выражения зависимостей их массы от линейных размеров, соотношения между их плодовитостью и линейными раз-мерами особей пока еще остаются единственным способом сравне-ния. Кроме того, для некоторых видов животных, имеющих наруж-ный скелет, в ряде случаев бывает проще получить данные о плодовитости на основании их линейных размеров. Поэтому, не придавая теоретической значимости этой связи, полезно привести ее количественное выражение.

Показатель степени в уравнениях, отражающих связь между плодовитостью животных и их массой, для большинства животных составляет от 0,7 до 0,96. Для различных ракообразных значения этой константы изменяются от 0,35 до 0,96 (рис. 16).

Степенная зависимость плодовитости от массы животных спра-ведлива в пределах лишь определенного размерно-возрастного диапазона. Нижняя граница этого диапазона определяется разме-

рами (массой), которых животные достигают ко времени наступления половозрелости или первого вымета молоди у живородящих гермафродитов. По достижении самок животных определенного размера или возраста число потомков у них начинает уменьшаться, несмотря на продолжающееся увеличение размеров или массы. Это связано с ослаблением репродуктивной способности у особей старших возрастов. Размеры или массу животных, при которых

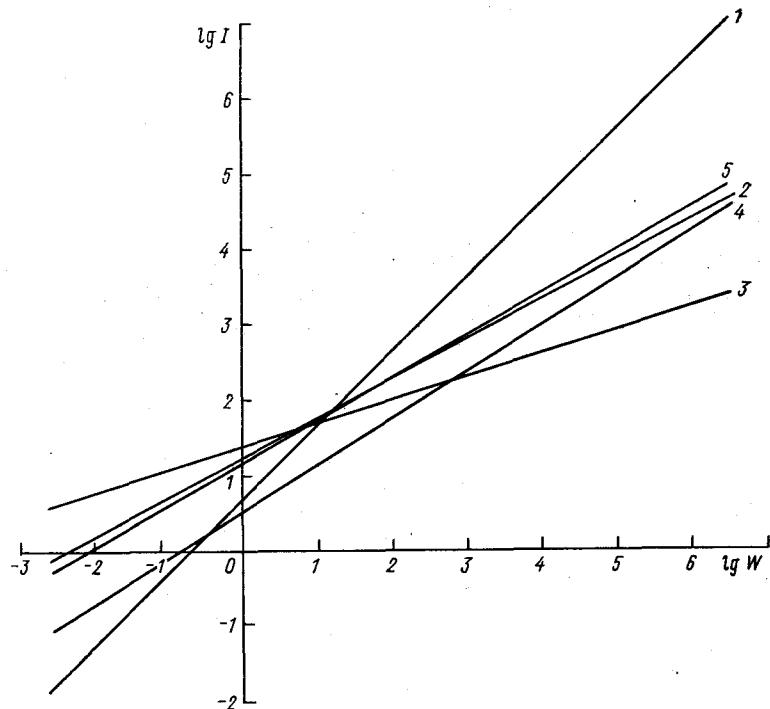


Рис. 16. Зависимость плодовитости  $I$  у некоторых ракообразных от их массы  $W$  (рассчитано по [97]).

1 — *Anostraca*, 2 — *Cladocera*, 3 — *Isopoda*, 4 — *Amphipoda*, 5 — *Decapoda Nat.*

наблюдается уменьшение их плодовитости, можно рассматривать как верхнюю границу размерного диапазона в уравнении зависимости плодовитости животных от их размеров или массы. Однако в естественных условиях большинство особей просто не доживает до такого возраста, при котором отмечается возрастное уменьшение плодовитости. Это особенно характерно для животных, интенсивно выедаемых хищниками.

Кроме физиологических факторов, плодовитость гидробионтов зависит и от внешних условий. Это в первую очередь степень обеспеченности животных пищей, от которой зависит число яиц в кладке. Температура воды скорее всего действует на плодовитость гидробионтов лишь косвенно. Например, размеры тела раз-

множающихся самок разных видов ракообразных, как правило, уменьшаются с повышением температура, что приводит к уменьшению их плодовитости [97].

Скорость генеративного роста, под которой понимается увеличение массы или энергетического эквивалента особи за счет образования яиц в единицу времени у ракообразных, находится в степенной зависимости от массы их тела [97]:

$$P_{ov} = 55,19 W^{0,76}, \quad (33)$$

где  $P_{ov}$  — скорость генеративного роста одной особи (Дж/сут),  $W$  — масса сырого вещества самки (г).

Генеративный рост за время жизни животного с момента наступления половозрелости может быть определен как число или масса яиц или молоди, выметанных им за это время. Суммарная масса яиц, выметанных за всю жизнь, например у *Cladocera* (без Chidoridae), достигает 125 %, у *Copepoda* — 50 %, у моллюсков унионид — 1,9 % дефинитивной массы животного, у живородящих моллюсков сферид суммарная масса выметанной молоди достигает 65—133 % дефинитивной массы животного. Энергия, заключенная в выметанных унионидами яйцах, составляет 2,4 %, энергосодержание молоди, выметанной живородящими сферидами, достигает 50 % энергии, которая расходуется унионидами и сферидами в течение их жизни на обменные процессы. Таким образом, при переходе к живорождению у моллюсков уменьшается индивидуальная плодовитость при одновременном увеличении доли энергии, заключенной в генеративных продуктах или молоди, от общих энергетических затрат этих животных на обменные процессы. Это обеспечивает возможность вымета вполне сформированных молодых животных, достаточно защищенных с самого начала самостоятельной жизни от неблагоприятных воздействий внешней среды.

Продолжительность развития пойкилотермных животных зависит от температуры воды, меняющейся в естественных условиях в широком диапазоне. Зависимость продолжительности периода развития от температуры воды обычно имеет вид кривой, свидетельствующий об уменьшении продолжительности этого периода с повышением температуры (рис. 17). При изучении влияния температуры на продолжительность периода развития удобнее пользоваться скоростью развития, представляющей собой величину, обратную продолжительности развития ( $V=1/D$ ). График зависимости скорости развития от температуры представляет собой практически S-образную кривую (рис. 17). Для экологов интерес представляют как температуры, при которых животные могут существовать неограниченно долго, т. е. термотолерантный диапазон, так и температуры вне этого диапазона. При температурах выше и ниже толерантных наблюдаются снижение скорости развития животных и увеличение смертности особей, что имеет существенное значение для регуляции численности популяций.

В диапазоне толерантных температур можно выделить участок оптимальных для конкретных видов температур, при которых наблюдается наибольшее число выживших особей. Эту часть кривой зависимости скорости развития от температуры можно аппроксимировать прямой линией [24]. В пределах температурного оптимума действует правило «сумм температур», согласно которому сумма градусо-дней или градусо-часов, необходимая для прохождения той или иной стадии развития конкретного вида, постоянна:

$$S = D(T - T_0) = \text{const}, \quad (34)$$

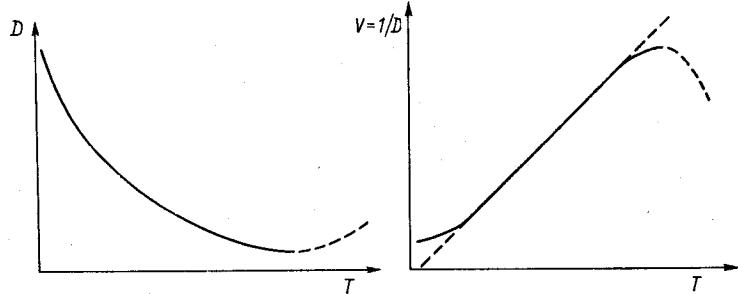


Рис. 17. Зависимость продолжительности развития  $D$  и скорости развития  $V$  от температуры  $T$  у пойкилотермных животных (из [24]).

где  $S$  — сумма градусо-дней (градусо-часов);  $D$  — продолжительность развития при температуре  $T$ ;  $T_0$  — начальная, или эффективная, температура, или температура условного «биологического нуля», или нижнего «термического порога». Значение  $T_0$  будет расположено в точке пересечения прямой линии, аппроксимирующей данные скорости развития в диапазоне оптимальных температур, с осью абсцисс, на которой нанесены значения температуры. Когда данные аппроксимируются линейной функцией, скорость развития будет определяться как

$$V = (T - T_0)/S, \quad (35)$$

а при  $T_0 = T$   $V = 0$ .

По правилу «сумм температур», продолжительность развития животных находится в гиперболической зависимости от температуры. Сумма градусо-дней характерна для каждого конкретного вида животных (табл. 15). Число градусо-дней, необходимое для развития, у одного и того же вида может существенно различаться, что объясняется условиями выращивания и, в первую очередь, количеством и составом корма. Так, например, в зависимости от корма сумма градусо-дней, необходимая для развития *Acanthocyclops viridis*, изменяется у самцов от 260 до 486, у самок — от 334 до 680, а у самцов *Cyclops abyssorum* — от 584 до 846 и у самок — от 644 до 795 [49].

Таблица 15

СУММА ГРАДУСО-ДНЕЙ, НЕОБХОДИМЫХ ДЛЯ РАЗВИТИЯ НЕКОТОРЫХ ВОДНЫХ ЖИВОТНЫХ

Гидробионт	$S$	$T_0$	Источник
<i>Sopépoda</i>			
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	400—448	3—4	[49]
<i>E. graciloides</i>	362—389	2—4	[49]
<i>Diaptomus pallidus</i>	271	6	[49]
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	338—442	5—8	[49]
<i>Cyclops vicinus</i>	444	4,5	[49]
<i>C. scutifer</i>	1763—1779	6—15	[49]
<i>Acartia clausi</i>	359—373	1	[49]
<i>Chironomidae</i>			
<i>Procladius ferrugineus</i>	784—786	4	[87]
<i>Cricotopus silvestris</i>	111—196	3,8—11	[87]
<i>Limnochironomus nervosus</i>	330—460	5,4—9	[87]
<i>Chironomus annularius</i>	382—705	4,5—7	[87]
<i>Ch. dorsalis</i>	304—450	5—6,3	[87]
<i>Ch. plumosus</i>	604—900	5	[87]
<i>Ch. dorsalis</i>	306—350	6	[57, 58]
<i>Ch. plumosus</i>	615—640	5	[57, 58]
<i>Limnochironomus nervosus</i>	330—382	9	[57, 58]

При описании зависимости скорости развития животных от температуры широко применяют коэффициент  $Q_{10}$ . Если зависимость продолжительности развития от температуры подчиняется правилу «сумм температур», значение  $Q_{10}$  будет изменяться от наибольших при низких температурах до наименьших при высоких. Для планктообразных зависимость  $Q_{10}$  от температуры может быть описана уравнением степенной функции [49].

С биологической точки зрения важно, что в диапазоне толерантных температур значение  $Q_{10}$  для скорости обмена у пойкилотермных животных остается постоянным, а для скорости развития животных изменяется. Это свидетельствует о том, что коэффициент  $K_2$  может изменяться в зависимости от температуры.

#### ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ ЖИВОТНЫХ

Удельная скорость изменения численности животных в популяции определяется мгновенными удельными скоростями рождаемости ( $b$ ) и смертности ( $d$ ) особей в популяции:

$$r = b - d = (\ln N_t - \ln N_0)/t. \quad (36)$$

При  $d=0$   $r=r_m=b$  и  $b>d$  численность популяции увеличивается и  $r$  положительно, при  $b<d$  численность уменьшается и  $r$  отрицательно. Если увеличение численности происходит за счет рождения молоди с суточной скоростью размножения  $B$ , согласно (31) и при отсутствии смертности за это время, удельную скорость рождаемо-

сти можно рассчитать как  $b = (\ln N_0 - \lg N)/D_0$ , где  $N_0$  и  $D_0$  — численность и продолжительность развития яиц.

По данным М. Б. Ивановой [49], средние за вегетационный сезон значения мгновенных скоростей рождаемости у ветвистоусых ракообразных выше, чем у веслоногих ( $0,048 - 0,246$  сут $^{-1}$  у Cladocera и  $0,018 - 0,174$  сут $^{-1}$  у Copepoda), так же как и значения средних мгновенных скоростей смертности ( $0,047 - 0,237$  сут $^{-1}$  у Cladocera и  $0,016 - 0,229$  сут $^{-1}$  у Copepoda).

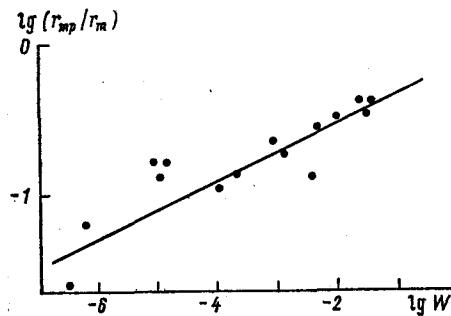


Рис. 18. Зависимость отношения  $r_{mp}/r_m$  от дефинитивной массы  $W$  животных разных видов (из [1]).

Величина  $r$  может быть в течение года и положительной, и отрицательной в зависимости от преобладания в отдельные периоды рождаемости или смертности особей в популяции. В периоды, совпадающие с периодами наиболее интенсивного размножения животных, величина  $r$  положительна и достигает наибольших значений. В это время численность особей в популяции увеличивается с наибольшей удельной скоростью — назовем ее *максимальной удельной скоростью увеличения численности* в природных популяциях ( $r_{mp}$ ). Численность особей при отсутствии лимитирующих факторов увеличивается по экспоненте:  $N_t/N_0 = \exp r_m t$ , где  $r_m$  — максимальная мгновенная скорость роста численности — уменьшается с увеличением дефинитивной массы  $W$  (г) пойкилотермных животных [108]:

$$r_m = 0,0229W^{0,274} \quad (36a)$$

Расчеты значений  $r_{mp}$  и  $r_m$  по уравнению (36а) и их сопоставление показали, что отношение  $r_{mp}/r_m$  может быть использовано в качестве показателя меры реализации в природных популяциях потенциала увеличения численности, характерного для конкретных видов. В этом смысле данное отношение представляет собой количественную оценку степени давления природных факторов на популяцию животных. Значение этого отношения не имеет таксономической специфичности и зависит от массы животных с дефинитивными размерами (рис. 18) [1]:

$$r_{mp}/r_m = (0,607 \pm 0,122) W_{\max}^{(0,16 \pm 0,03)}, \quad (37)$$

где  $W_{\max}$  — максимальная масса (г) животного определенного вида.

Уравнение (37) отражает количественно важную закономерность, подтверждающую тот несомненный факт, что популяции мелких животных больше подвержены воздействиям внешней среды, чем популяции крупных. Один из возможных механизмов поддержания численности, необходимой для существования популяций мелких животных, обладающих высокими ростовыми потенциями и характеризующихся высокими удельными скоростями смертности, — большая популяционная плодовитость по сравнению с более крупными животными.

Одной из важных характеристик динамики развития популяции служит изменение среднего возраста особей в популяции. Обычно как показатель возрастного состава используют среднюю массу особи в популяции. Естественно, это справедливо для популяций животных, у которых имеется вполне четкая связь между размерами и возрастом особей, т. е. практически для большинства водных животных. Средняя масса особи рассчитывается как

$$\bar{W} = \left( \sum_{i=1}^n W_i N_i \right) / \sum_{i=1}^n N_i,$$

где  $W_i$  и  $N_i$  — масса и численность особей  $i$ -го возраста и размера,  $n$  — число возрастных (размерных) групп.

Связь между численностью и средней массой особи может наблюдаться наиболее четко в популяциях, которые по характеру динамики численности сходны с когортой. В когорте изменение численности обусловлено только смертностью особей ( $r = -d$ ). В таких популяциях изменение численности может быть описано функцией  $N_t = N_0 e^{-dt}$ .

В природных местообитаниях популяций различных представителей водных беспозвоночных максимальная скорость увеличения численности особей определяется возрастным составом (средней массой особи) популяции, закономерностями роста животных конкретного вида и условиями их местообитания [1, 49]. При этом скорость увеличения численности в природных популяциях животных определяется главным образом их возрастным составом.

Среди популяций пойкилотермных водных животных по размерно-возрастной структуре различают четыре основных типа [50].

1. Популяции 1-го типа состоят из одновозрастных особей, характерных для видов с коротким периодом размножения и последующим достаточно продолжительным развитием. Такие популяции можно считать состоящими из одной когорты. Примерами могут служить популяции моноциклических копепод, например *Calanus finmarchicus* в Баренцевом море или *Diaptomus salinus* в Аральском, а также популяции многих видов планктонных копепод пресноводных водоемов.

2. В популяциях 2-го типа одновременно присутствуют особи разного возраста при дискретном распределении возрастных групп. Такие популяции характерны для животных с продолжительным развитием и коротким периодом размножения. В этих популяциях

в любой момент года каждая особь принадлежит к одной из возрастной групп: 0+, 1+, 2+, 3+ и т. д. Популяция может рассматриваться как совокупность некоторого числа поколений или когорт определенного года рождения. Такого типа популяции характерны для большинства рыб, долгоживущих двусторчатых моллюсков, словом, для животных, живущих несколько лет и размножающихся ежегодно в определенное время года.

3. В популяциях 3-го типа присутствуют особи всех возрастов, но в результате непрерывного размножения наблюдается не дискретное, а непрерывное распределение особей разного возраста. Такой тип популяций характерен, например, для ветвистоусых планктонных ракообразных, которые размножаются на протяжении всего вегетационного сезона. Поэтому в таких популяциях численность животных, относящихся к каждой отдельной стадии развития, может не только уменьшаться в результате элиминации и перехода в следующую стадию развития, но и возрастать по мере пополнения особями, переходящими в данную стадию развития из младшей.

4. Популяции 4-го типа характеризуются непрерывным размножением и коротким периодом индивидуального развития, в результате чего выделение отдельных размерно-возрастных групп в популяциях сопряжено с большими трудностями и практически невозможно. Этот тип популяций характерен для размножающихся делением простейших и бактерий и для большинства коловраток.

#### СПОСОБЫ РАСЧЕТА ПРОДУКЦИИ ПОПУЛЯЦИИ ВОДНЫХ ЖИВОТНЫХ

Способы расчета продукции популяций учитывают динамику размерно-возрастного состава популяций, а для многоклеточных животных, кроме того,— особенности их роста и развития.

*Продукция гетеротрофных бактерий и простейших планктона*  
Для расчета продукции популяции этих организмов используется скорость их размножения. Поскольку они размножаются простым делением, в результате которого из одной материнской клетки образуются две дочерние, для определения продукции популяции этих организмов необходимо уметь рассчитывать время удвоения численности их клеток. Способы расчета продукции бактериопланктона подробно изложены в методических рекомендациях [69].

Интенсивность размножения бактерий планктона определяют с помощью «прямого» метода, разработанного М. В. Ивановым. Этот метод основан на учете изменений численности (биомассы) бактерий за определенный отрезок времени в двух изолированных пробах воды. В одной пробе размножение бактерий происходит при отсутствии зоопланктона, а в другой— в присутствии зоопланктона, т. е. в ней происходит размножение бактерий и одно-

временное потребление их животными планктона. Зоопланктон из первой пробы удаляется фильтрованием через газ № 49—70 или мембранный фильтр № 6. Обычно опыт проводится в склянках объемом 100 или 250 мл. В начале опыта в воде этих склянок определяется исходное количество бактерий, затем их экспонируют в водоеме в течение 12 или 24 ч на том же горизонте, на котором были отобраны пробы воды. В эвтрофных южных водоемах время экспозиции сокращается до 8 ч.

Время удвоения численности бактерий (скорость генерации) рассчитывается по уравнению

$$g = t \lg 2 / (\lg B_t - \lg B_0),$$

где  $g$  — время удвоения численности бактерий (ч),  $t$  — продолжительность экспозиции (ч),  $B_0$  — начальная концентрация бактерий в фильтрованной воде ( $10^6$  кл/мл),  $B_t$  — конечная концентрация бактерий в той же пробе.

Необходимо учитывать не только численность, но и биомассу бактерий. Для этого измеряется объем клеток до и после постановки опыта. Биомасса  $B$  (мг/л) бактерий определяется как произведение их численности в единице объема воды  $N$  ( $10^6$  кл/мл), среднего объема бактериальных клеток  $V$  ( $\mu\text{м}^3$ ) и плотности бактерий, которая принимается равной единице:

$$B = NV.$$

Расчет суточного прироста бактериальной массы в целом рекомендуется производить по времени, необходимому для удвоения биомассы бактерий, по приведенной выше формуле, в которой  $B_0$  и  $B_t$  представляют собой биомассы бактерий в фильтрованной воде.

Способ расчета продукции бактерий ( $P$ ) по скорости размножения, разработанный Д. З. Гак, учитывает время их генерации:

$$P = \bar{B}kt,$$

где  $\bar{B}$  — средняя биомassa бактерий,  $k$  — константа роста,  $t$  — время экспозиции;  $\bar{B}$  рассчитывается по начальной и конечной концентрациям бактерий за время  $t$  в нефильтрованных пробах воды:  $\bar{B} = (B_0 + B_t)/2$ .

По определению, константа роста

$$k = \ln 2/g = 0,693/g \cdot \text{ч}^{-1} \text{ или } 16,63/g \cdot \text{сут}^{-1}.$$

Продукция популяций инфузорий за единицу времени рассчитывается по формуле

$$P = C_w \bar{N} \bar{W},$$

где  $\bar{N}$  — средняя численность популяции,  $\bar{W}$  — средняя масса особи в популяции,  $C_w = k = \ln 2/g$  — удельная скорость размножения или константа роста. Отсюда  $P = 1/g \ln 2 \bar{N} \bar{W}$ .

В связи со сложностью получения исходных данных для расчета продукции инфузорий по приведенным уравнениям продук-

ции этих животных более надежно определяется с помощью физиологического метода, о котором подробнее будет рассказано далее.

### Продукция популяций многоклеточных животных

Продукция популяций таких животных обычно рассчитывается тремя способами. В основе первых двух лежит расчет продукции когорты, который ведет свое начало от классических исследований Бойсен-Йенсена [103].

Способ Бойсен-Йенсена дает возможность определения интегральной продукции за длительные отрезки времени. Бойсен-Йенсен рассчитывал продукцию популяций массовых видов донных животных (главным образом мелких двустворчатых моллюсков и полихет — кормовых объектов камбалы и угря) в двух бухтах Лим-фьорда (Дания). Биомасса в начале и конце года, а также новое пополнение учитывались им непосредственно по дночерпательным пробам. Продукция ( $P$ ) популяции за год представляла собой сумму прироста особей старших поколений, учтенных в начале года, и прироста вновь от рожденных особей. Продукция популяции за период времени ( $t_1, t_2$ ) рассчитывается как

$$P = (B_2 - B_1) + B_e, \quad (38)$$

где  $B_2 - B_1$  — разность между конечной и начальной биомассами за период времени ( $t_1, t_2$ ). Таким периодом для животных с большой продолжительностью жизни (крупные моллюски, рыбы и т. п.) может служить год, для животных, продолжительность жизни которых близка к году (это, например, озерный бокоплав), — месяц и т. д. Биомасса особей, элиминированных за тот же период  $B_e$ , определяется по уменьшению численности за этот период и средней массе элиминированных особей. Принимают, что уменьшение численности за период ( $t_1, t_2$ ) линейно и что средняя масса элиминированных особей равна средней массе особей в популяции за тот же период:

$$B_e = \bar{W} (N_1 - N_2) = 1/2 (W_2 + W_1) (N_1 - N_2).$$

Прирост биомассы за период ( $t_1, t_2$ ) определяется как

$$B_2 - B_1 = N_2 W_2 - N_1 W_1.$$

Тогда с учетом всего сказанного выше уравнение (38), можно привести к виду

$$P = 1/2 (W_2 - W_1) (N_1 + N_2) = (W_2 - W_1) \bar{N}.$$

Наиболее просто с помощью этого способа рассчитывается продукция моноциклических видов с длительным периодом жизни и коротким периодом нереста. Продукцию молоди, родившейся в год исследования, и продукцию остальных возрастных классов рассчитывают отдельно и суммируют.

В качестве примера рассмотрим расчет продукции популяции моллюсков *Adacna vitrea*, входящих в состав североакаспийского

бентоса, который был выполнен В. Ф. Осадчих и Е. А. Яблонской [76]. Массовое оседание молоди адакны происходит в июне и в последующие месяцы продолжается с меньшей интенсивностью. Одновременно происходит уменьшение численности моллюсков прошлогодней генерации. Уже в июле в результате интенсивного роста особи молодого поколения, рожденные в данном году, смешиваются с остатком наиболее мелких особей прошлогодней генерации, что приводит к увеличению численности всех размерных групп моллюсков. Продукция популяции определялась по способу Бойсен-Йенсена:

$$P = (B_2 - B_1) + B_e,$$

где  $B_e$  — биомасса убыли популяции за май—октябрь,  $B_2$  — биомасса популяции в октябре,  $B_1$  — биомасса популяции в апреле.

Расчет убыли за месяц производился по уравнению

$$N_1 - (N_2 - N_0) = E_n,$$

где  $E_n$  — убыль численности за месяц,  $N_1$  — общая численность популяции в данном месяце,  $N_2$  — общая численность популяции через месяц,  $N_0$  — численность вновь родившейся молоди в течение месяца. Так, в мае популяция состояла из крупных моллюсков поколения предыдущего года, численность их составляла 120 тыс. экз/га. В июне численность возросла до 2640, при этом молодь поколения данного года составляла 2595,1 тыс. экз/га. Остаток моллюсков поколения предыдущего года в июне составил 44,9 тыс. экз/га. Таким образом, убыль моллюсков поколения предыдущего года с июня по октябрь достигла 75,1 тыс. экз/га.

По данным о численности размерных групп и средней массе моллюсков разной длины рассчитывались биомасса всей популяции, средняя масса особи в популяции и средняя масса моллюсков любых размерных групп. Так, для поколения данного года за май и июнь были получены следующие значения:

Месяц	Численность, тыс. экз/га	Биомасса, кг/га	Средняя масса, мг
Май	120	25,7	214,1
Июнь	44,9	8,0	179,0
Убыль с мая по июнь	75,1	14,76	196,5

Аналогичным образом были выполнены расчеты для периода май—октябрь (табл. 16).

К полученному значению убыли биомассы с мая по октябрь прибавляли биомассу за октябрь и вычитали исходную (апрельскую) биомассу:  $126,79 + 31,1 - 21,1 = 136,99$  — это и есть продукция популяции адакны с апреля по октябрь. Средняя биомасса моллюсков за этот же период составила 23,6 кг/га.

Таблица 16

РАСЧЕТ БИОМАССЫ УБЫЛИ МОЛЛЮСКОВ ЗА ПЕРИОД МАЙ—ОКТЯБРЬ

Месяц	Вся популяция			Остаток (без молоди)			Убыль		
	N	B	W̄	N	B	W̄	N	B	W̄
Апрель	110	21,1	191,8	—	—	—	—	—	—
Май	120	25,7	214,1	—	—	—	—	—	—
Июнь	2640	11,7	4,4	44,9	8,0	179,0	75,1	14,76	196,5
Июль	2190	24,1	11,0	1106,0	23,0	20,8	1534,0	19,33	12,6
Август	990	22,6	22,8	637,6	21,9	32,6	1552,4	38,84	21,8
Сентябрь	1070	29,0	27,1	694,4	28,6	41,1	295,6	9,44	31,9
Октябрь	420	31,1	74,5	333,9	31,2	93,6	736,1	44,42	60,3

Примечание. N — численность (тыс. экз/га), B — биомасса (кг/га), W̄ — средняя масса особи (мг).

Расчет продукции как суммы приростов особей. Расчеты по этому способу требуют знания размерно-возрастного состава популяции, а также значений приростов массы тела особей каждой размерно-возрастной группы. Данные о скорости роста животных могут быть получены либо в строго контролируемых условиях, либо в обстановке, максимально приближенной к естественным условиям, например путем наблюдения за ростом животных, выращиваемых в специальных садках, помещаемых в водоем. В результате получают кривые роста животных конкретных видов, которые так же, как и рассчитываемые на их основании кривые скоростей роста, могут быть достаточно надежно построены в результате анализа динамики численности размерно-возрастного состава популяции.

Продукция особей отдельной *i*-й возрастной (размерной) группы представляет собой произведение скорости роста особи данной группы и средней численности ( $\bar{N}_i$ ) животных этой группы:

$$P_i = \frac{dW_i}{dt} \bar{N}_i.$$

Величина  $P_i$  выражается в тех же единицах, что и  $\bar{W}_i$  и относится к тому же моменту времени, что и удельная скорость роста ( $C_W$ ) (для животных планктона и бентоса это обычно сутки).

Продукция всей популяции ( $P$ ) представляет собой сумму продукции за счет соматического роста отдельных возрастных групп ( $P_i$ ) и генеративной продукции ( $P_g$ ). При этом генеративная составляющая продукции учитывается в виде рожденных за единицу времени животных, которые рассматриваются как продукция первой возрастной группы в популяции. Поэтому

$$P = \sum_{i=1}^n P_i. \quad (39)$$

Интегральная продукция популяции за продолжительный период времени (месяц, сезон, год) может быть рассчитана как интеграл по времени функции (39):

$$P' = \int_{t_1}^{t_n} P(t) dt.$$

На графике эта величина пропорциональна площади, ограниченной осью абсцисс, на которой отложено время, и кривой зависимости от времени продукции популяции. Эта площадь может быть определена с помощью численных методов интегрирования, в частности методом трапеций.

Пример расчета. В популяции двустворчатых моллюсков *Sphaerium suecicum* в оз. Круглом (побережье Белого моря) были выделены три размерные группы (по длине раковины): 2,4—4,0; 4,0—6,0 и 6,0—7,0 мм (табл. 17). Кривая роста массы моллюсков популяции была рассчитана по данным наблюдений за их линейным ростом (рис. 19) с учетом зависимости массы моллюсков  $W$  (г) от длины раковины  $L$  (мм):

$$W = 0,0005L^{2,94}.$$

По кривой роста массы особи были определены средние значения удельного и абсолютного приростов для особей каждой размерной группы (см. табл. 17).

Таблица 17

АБСОЛЮТНЫЙ ( $dW/dt$ ) И УДЕЛЬНЫЙ ( $C_W$ ) ПРИРОСТЫ, ЧИСЛЕННОСТЬ ( $\bar{N}$ ) И ПРОДУКЦИЯ ( $P$ ) ОТДЕЛЬНЫХ РАЗМЕРНЫХ ГРУПП В ПОПУЛЯЦИИ *SPHAERIUM SUECICUM* (ОЗ. КРУГЛОЕ, ИЮЛЬ 1968 г.,  $T=15^{\circ}\text{C}$ )

Размеренная группа, мм	$\bar{W}$ г	$C_W$ сут <sup>-1</sup>	$dW/dt$ г/сут	$\bar{N}$ экз/м <sup>2</sup>	$P$ г/(сут · м <sup>2</sup> )
2,4—4,0	0,018	0,028	0,0005	231	0,116
4,0—6,0	0,063	0,022	0,0014	203	0,281
6,0—7,0	0,144	0,021	0,0003	62	0,019

При расчете продукции отдельных возрастных групп учитывалась их численность в конкретное время сбора. Средняя продукция в июле 1968 г. за сутки составила 0,416 г/м<sup>2</sup>, а за месяц — 12,9 г/м<sup>2</sup>. Аналогичным образом с уч-

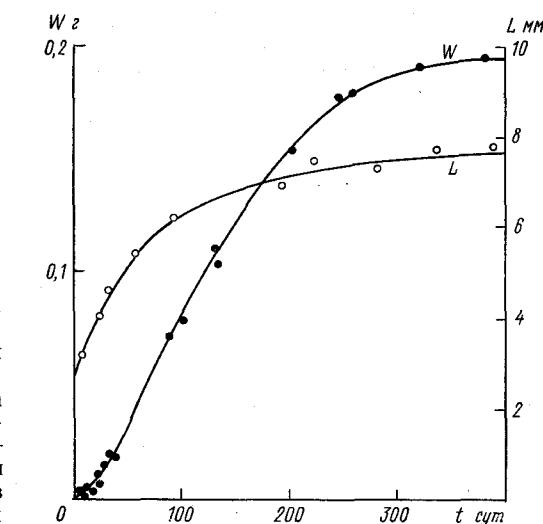


Рис. 19. Кривые линейного роста  $L$  и роста массы  $W$  моллюсков *Sphaerium suecicum* при температуре  $15^{\circ}\text{C}$  (из [1]).

Таблица 18

БИОМАССА ( $B$ ) И ПРОДУКЦИЯ ( $P$ ) ПОПУЛЯЦИИ МОЛЛЮСКОВ *SPHAERIUM SUECICUM* (ОЗ. КРУГЛОЕ, ВЕГЕТАЦИОННЫЙ СЕЗОН 1968 г.)

Месяц	$B$ г/м <sup>2</sup>	$P$ г/(м <sup>2</sup> ·мес)	Месяц	$B$ г/м <sup>2</sup>	$P$ г/(м <sup>2</sup> ·мес)
Июнь	17,2	9,77	Сентябрь	8,8	2,64
Июль	44,0	12,90	Всего	15,8	36,00
Август	13,1	10,69			

том изменения температуры была рассчитана продукция за каждый месяц исследований и в целом за вегетационный сезон (табл. 18).

*Способы приближенной оценки продукции популяций животных*  
Продукция популяции может быть приближенно рассчитана по известным значениям удельной продукции ( $C_b$ ) и средним за исследуемое время значениям биомассы животного конкретного вида:

$$P = C_b \bar{B}; P = \bar{B} \int_{t_1}^{t_2} C_b(t) dt. \quad (40)$$

Удельная продукция находится в обратной зависимости от продолжительности жизни животных (табл. 19):

$$C_b = m\tau^{-n}.$$

Таблица 19

ПАРАМЕТРЫ ( $m$ ,  $n$ ) УРАВНЕНИЯ ЗАВИСИМОСТИ УДЕЛЬНОЙ ПРОДУКЦИИ ОТ ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТИ ЖИЗНИ ЖИВОТНЫХ

Гидробионты	$m$	$n$	Источник
Моногеноидеи, коловратки, полихеты, олигохеты	5	-1	[45]
Нематоды	5,15	-1	[45]
Кладоцеры	5,02	-1	[45]
Копеподы	3,24	-1	[45]
Амфиподы	1,22	-1,76	[45]
Двусторчатые моллюски		-1,69	[1]
Личинки хирономид	3,83	-1,05	[12]

Данные об удельной продукции удобно использовать для сравнительных целей. Напомним, что удельная продукция зависит от условий внешней среды, в частности от температуры. Это необходимо учитывать при расчетах продукции популяций различных животных в конкретные моменты времени и определении на их основе интегральной продукции за продолжительные периоды времени, в течение которых условия внешней среды могут существенно изменяться.

Приближенная оценка продукции может быть получена с помощью так называемого физиологического метода. Расчет продукции с помощью этого метода возможен в тех случаях, когда известны траты животных на обмен ( $R$ ) и их соотношение с продукцией, определяемое коэффициентом использования ассимилированной пищи на рост ( $K_2$ ):  $K_2 = P/(P+R)$ , откуда  $P = R[K_2/(1-K_2)]$ .

Было показано [92], что у водных беспозвоночных животных траты на обмен и продукция за вегетационный сезон или год находятся между собой в следующей зависимости:

$$R = (2,879 \pm 0,046) P,$$

откуда  $P = R/(2,879 \pm 0,046)$  кДж/м<sup>2</sup>.

Это равенство показывает, что энергетический эквивалент продукции популяции в среднем составляет около  $\frac{1}{3}$  энергии, рассеиваемой животными в процессе обмена. Из приведенного равенства легко рассчитать, что среднее значение  $K_2 = 0,26$  и в 99 % случаев составляет 0,22—0,30. Таким образом, если известны траты на обмен и коэффициент  $K_2$ , то можно оценить среднюю за сезон продукцию популяций животных.

*Пример расчета.* Рассчитаем продукцию популяции моллюсков *Sphaerium suecicum* из оз. Круглого за 1968 г. Средняя масса одной особи в этой популяции за вегетационный сезон равна примерно 0,05 г. Зависимость скорости обмена у этих моллюсков от их массы при температуре 20 °C описывается уравнением  $Q = 0,129 W^{0,895}$  мг О/ч. С помощью этой зависимости нетрудно рассчитать, что моллюск массой 0,05 г потребит за сутки 0,212 мг О, а при средней за сезон температуре 15 °C, если сделать поправку на температуру (1,57),  $-0,135$  мг О. Траты на обмен моллюска массой 0,05 г составят  $0,135 \cdot 14,2 = 1,920$  Дж, а за вегетационный сезон (120 сут) — 230,5 Дж. Средняя за этот период численность моллюсков в озере составляла 316 экз/м<sup>2</sup>. Суммарные за это время траты на обмен популяций моллюсков составляли  $230,5 \cdot 316 = 72,8$  кДж/м<sup>2</sup>. Среднее значение  $K_2$  было равно 0,26. Таким образом, можно рассчитать продукцию популяции моллюсков в этом озере за вегетационный сезон:  $P = K_2/(1-K_2) = 17,4 \cdot 0,26/(1-0,26) = 25,56$  кДж/м<sup>2</sup>.

### Продукция рыб

Теоретические основы расчетов продукции популяций рыб, или рыбопродукции, такие же, как и для беспозвоночных животных. Однако здесь имеет смысл специально остановиться на способах расчета рыбопродукции в силу специфики количественных определений отдельных элементов схемы расчета. Именно в этом состоят различия между количественными оценками продукции беспозвоночных животных и рыб. К сожалению, некоторые исследователи, вкладывая какой-то особый смысл в понятие рыбопродукции, еще до сих пор отождествляют такие понятия, как рыбопродуктивность и рыбопродукция, рыбопродукция и уловы рыб прирост ихтиомассы выживших за год рыб и продукция рыб. Такой неоправданный подход приводит к возникновению путаницы, противопоставлению гидробиологии рыбоводственной науке и свидетельствует об отставании последней в исследовании биологической продуктивности.

Рыбопродуктивность — это свойство производить (продуцировать) за некоторое время, например за год, определенное количество органических веществ в виде продукции рыб. Вылов рыб составляет обычно определенную часть интегральной продукции рыб и их запаса в водоеме. Величина вылова, в частности, определяется возможностями орудий лова, которые используются для вылова рыб в конкретных водоемах. Отождествление прироста ихтиомассы выживших за год рыб и продукции рыб означает, что принимаются во внимание не все возможные связи в ихтиоценозе и экосистеме. В этом случае в качестве продукции рыб, по сути дела, рассматривается прирост только тех рыб, которые отмечены исследователями в конце года. При этом не учитывается прирост тех рыб, которые были элиминированы за это время в силу различных причин, среди которых не последнее место принадлежит, например паразитарному фактору.

Продукция популяции рыб, как и беспозвоночных животных, представляет собой сумму продукции рыб отдельных возрастов. Особенность расчетов продукции рыб заключается в трудности определения численности рыб конкретных возрастов. Разработаны различные способы оценки абсолютной численности рыб, подробное описание которых можно найти в специальной литературе (см. [46, 82 и др.]). Однако ни один из разработанных методов не позволяет непосредственно определить абсолютную численность рыб, особенно младших возрастов. При оценке абсолютной численности рыб прибегают к реконструкции численности молоди, моделируя процессы смертности. Здесь мы не будем подробно рассматривать способы реконструкции численности молоди, подчеркнем лишь, что наиболее распространенные из них включают расчет коэффициентов естественной (в промысловых водоемах общей) смертности рыб отдельных возрастов. При определении коэффициентов смертности обычно принимают, что при стабильных запасах рыб численность их отдельных поколений колеблется около среднего значения случайным образом, а коэффициенты смертности рыб изменяются в зависимости от их возраста *U*-образно: достаточно велики в младших возрастных группах, понижаются в средних и снова возрастают в старших. Для практических расчетов предложено следующее уравнение [83]:

$$N_t = N_0 e^{P_n(t)},$$

где  $N_0$  — начальная численность генерации,  $N_t$  — численность ко времени  $t$ ,  $P_n(t)$  — полином 1—3-й степени.

Построив теоретические линии регрессии средней многолетней численности различных возрастных групп в зависимости от их возраста, можно вычислить значения годовых коэффициентов смертности для каждого возраста ( $J_t$ ):

$$J_t = 1 - N_{t+1}/N_t.$$

Данные о скорости роста массы рыб могут быть непосредственно получены на основании рутинного биологического анализа

рыб в уловах. Эти данные характеризуют средние значения и не свободны от колебаний скорости роста рыб, вызванных изменением внешних условий в разные годы. Эти колебания сглаживаются, если для определения скорости роста рыб разных возрастов использовать средние многолетние значения, которые могут быть получены в результате соответствующей статистической обработки исходных данных и путем построения кривой роста рыб на основании описания эмпирических данных с помощью моделей одного из типов роста животных. Рост массы подавляющего большинства видов рыб может быть описан S-образной кривой и соответствующим ей уравнением. Однако в популяциях промысловых рыб обычно не удается обнаружить рыб старших возрастов, и кривая роста средней особи имеет вид параболы. Используя соответствующее уравнение, описывающее тот или иной тип роста, нетрудно вычислить средние многолетние массы и приrostы рыб разных возрастов.

Зная численность рыб отдельных возрастов и их средний прирост, можно рассчитать продукцию рыб по уравнению [83]:

$$P_{t, t+1} = \Delta W_{t, t+1} N_t \frac{J_t}{-\ln(1 - J_t)},$$

где  $P_{t, t+1}$  — продукция рыб в возрасте от  $t$  до  $t+1$ ,  $\Delta W_t$  — средний прирост массы одной особи за время от  $t$  до  $t+1$ ,  $J_t$  — коэффициент смертности рыб за время от  $t$  до  $t+1$ . Поскольку при расчетах период от  $t$  до  $t+1$  обычно составляет год, можно определить продукцию рыб конкретной возрастной группы.

Если принять, что популяция рыб находится в стабильном состоянии, то можно достаточно точно рассчитать продукцию рыб отдельных возрастных групп без учета коэффициентов смертности на основании данных о приросте рыб, элиминированных в результате естественной смертности [27]. При этом принимается, что смертность зависит от возраста и для каждой возрастной группы в течение года остается постоянной. Для расчета используется уже известное нам уравнение

$$P_{t, t+1} = \Delta W_{t, t+1} (N_t + N_{t+1})/2.$$

Однако при расчетах по второму способу должна быть известна численность рыб всех возрастных классов.

Для реконструкции численности младших возрастных групп в стабильной популяции на уровне современных знаний может быть принято, что изменение численности рыб с возрастом подчиняется экспоненциальному закону. В таком случае возможно использование следующего способа для описания одного из наиболее простых вариантов роста. Строится график, на котором по оси абсцисс в линейном масштабе откладывается возраст рыб, а по оси ординат — в логарифмическом масштабе известная численность рыб всех возрастов. В случае, если отмечается экспоненциальное уменьшение численности рыб с увеличением их возраста, эмпирические точки располагаются около прямой линии, прохо-

дящей под некоторым углом к оси абсцисс. Пересечение этой прямой с осью ординат будет соответствовать логарифму численности сеголеток. Эти же данные могут быть получены аналитически с помощью метода наименьших квадратов для определения параметров уравнения экспоненциальной функции:

$$N_t = N_0 e^{-\alpha t},$$

где  $N_0$  — численность сеголеток,  $N_t$  — численность рыб возраста  $t$ ,  $\alpha$  — константа уравнения.

При расчетах продукции рыб с помощью  $P/B$ -коэффициентов необходимо помнить, что значения этих коэффициентов для популяций рыб одного вида изменяются в широком диапазоне и зависят от условий, главным образом трофических, в конкретных водоемах (табл. 20). Поэтому использовать  $P/B$ -коэффициенты для расчетов продукции рыб следует с очень большой осторожностью.

Таблица 20

ЗНАЧЕНИЕ  $P/B$ -КОЭФФИЦИЕНТОВ ДЛЯ ПОПУЛЯЦИИ НЕКОТОРЫХ МАССОВЫХ ВИДОВ РЫБ В ОЗЕРАХ СЕВЕРО-ЗАПАДА ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР (ИЗ [83])

Озеро	Плотва	Окунь	Щука	Ерш
Жемчужное (олиготрофное с признаками мезотрофии)	0,57	0,82	1,05	0,75
Белое (мезотрофное)	0,95	1,18	0,78	0,59
Рачково (мезотрофное с признаками дистрофии)	0,93	0,37	1,00	—
Кривое (мезотрофное с признаками эвтрофии)	0,56	0,69	0,48	0,50
Чернявское (эвтрофное)	1,15	0,61	0,56	0,38
Сомино (эвтрофное с признаками дистрофии)	0,88	0,35	1,52	0,41
Деменец (эвтрофное, с признаками дистрофии)	0,28	0,62	—	—
Среднее	0,75	0,66	0,90	0,49

Значения средних  $P/B$ -коэффициентов для отдельных видов рыб отражают их видовую специфику. Так, например, для щуки, потребляющей высококалорийную животную пищу и ведущей мало-подвижный образ жизни, характерны высокие значения  $P/B$ -коэффициентов.

Физиологический метод используется и для расчета продукции рыб. Однако значения  $K_2$ -коэффициентов сильно зависят от условий нагула рыб и связанных с ними изменений скорости их роста. В результате значения коэффициентов  $K_2$  для одного вида рыб различаются не только в близких по уровню развития кормовой базы озерах, но и в пределах одного озера в разные годы. Так, по данным Г. П. Руденко [83],  $K_2$ -коэффициенты могут различаться в подобных случаях в 3—4 раза. Нетрудно определить, что

при этом значения продукции рыб, рассчитанные с помощью физиологического метода, будут различаться в 5—6 раз. Поэтому использовать этот метод для расчетов продукции рыб следует весьма осторожно. В то же время необходимо подчеркнуть, что, в отличие от рыб, беспозвоночные животные реагируют на изменение кормовых условий в первую очередь изменением плодовитости, а не скорости роста. Поэтому значения  $K_2$  для популяций беспозвоночных животных определяются главным образом их размерно-возрастным составом, и в данном случае использование физиологического метода для расчетов продукции популяций этих животных оказывается более оправданным. Однако с учетом возможных погрешностей, этот метод все же можно использовать для получения ориентировочных оценок продукции рыб.

## ПРОДУКЦИЯ БИОЦЕНОЗОВ

С позиций производственной гидробиологии биоценоз можно определить как систему, состоящую из популяций животных разных видов, локализованную во времени и в пространстве и характеризующуюся некоторой внутренней структурой и взаимосвязями между популяциями входящих в нее видов, среди которых наиболее значимы трофические.

Определение продукции биоценозов животных — один из наиболее сложных и наименее изученных вопросов производственной гидробиологии и экологии в целом. В состав биоценозов входят популяции животных разных видов, которые в наиболее простом случае подразделяются на два трофических уровня: нехищных и хищных животных. Часть продукции отдельных популяций потребляется внутри биоценоза входящими в него хищниками, а часть изымается из него, например потребляется рыбами, не входящими в состав данного биоценоза.

Применительно к энергетическому балансу системы часть продукции нехищных животных, изымаемой хищниками, входящими в состав биоценоза, можно приравнять к количеству ассимилированной ими пищи, так как не усвоенная хищниками пища вновь попадает в круговорот веществ и заключенная в ней энергия остается в системе.

Очевидно, что часть энергии ассимилированной хищниками пищи рассеивается в процессе метаболизма. Согласно общему определению продукции, продукция биоценоза ( $P_b$ ) может быть представлена как разность между продукцией нехищных животных, выраженной в единицах энергии, и энергией, рассеиваемой хищниками в процессе обмена:

$$P_b = P_f + P_p - A_p,$$

где  $P_f$  — продукция нехищных животных,  $P_p$  — продукция хищников,  $A_p$  — ассимилированная хищниками пища. Приняв во внимание

ние, что  $A_p = P_p + R_p$ , где  $R_p$  — траты хищных животных на обмен, получаем

$$P_b = P_f - R_p.$$

Приведенные соотношения справедливы и для количества веществ, продуцированных за длительный период времени.

В более узком смысле продукцию биоценоза животных рассматривают при определении продукции биомассы конкретных видов, доступной для непосредственного потребления хищниками, не входящими в состав данного сообщества, например рыбами. Тогда

$$P_b = P_f + P_p - C_p,$$

где  $C_p$  — рацион хищников, входящих в состав биоценоза.

Последнее равенство широко применяется на практике при проведении гидробиологических исследований в СССР, особенно при оценке кормовой базы для рыб в водоемах. Рассчитанную таким образом продукцию часто называют чистой или реальной продукцией биоценозов или сообществ животных. Однако нет оснований вводить новые дополнительные термины и тем самым вносить лишнюю путаницу в понятие продукции. Как уже говорилось ранее, применительно ко вторичной продукции нет оснований различать валовую и чистую продукцию, поскольку, по определению, вторичная продукция представляет собой именно чистую продукцию. Также не имеет смысла называть эту продукцию реальной, так как какую-либо нереальную продукцию представить себе невозможно. Поэтому при расчетах следует рассматривать просто продукцию биоценозов или сообществ животных.

Авторы описанного метода определения продукции биоценоза [35] предостерегают от переоценки его значения. Дело в том, что величины, учитываемые при оценке продукции биоценоза, при использовании для решения вышеприведенного равенства суммируются. Поэтому ошибка полученного значения продукции превышает ошибки слагаемых. Существенную трудность представляет установление истинной роли хищных и нехищных животных в системе, определение типов питания и состава пищи отдельных видов, так же как и истинных значений ассимиляции и рационов в условиях конкретных водоемов. Достаточно достоверные значения продукции биоценоза в каждом конкретном случае можно получить после тщательного изучения трофических связей и трофической структуры биоценоза. При этом необходимо принимать во внимание, что некоторые виды водных животных могут изменять тип питания в онтогенезе при исчезновении какого-либо вида пищи или резком уменьшении ее количества. Так, например, отдельные виды водных личинок насекомых, обычно питающиеся животной пищей, при ее недостатке легко переходят на потребление детрита, т. е. их следует считать факультативными хищниками.

Сообщества животных планктона или бентоса в целом в конкретном водоеме можно рассматривать как совокупности отдельных биоценозов с определенными трофическими уровнями. Законо-

мерности, характерные для биоценозов, могут быть распространены на все сообщество зоопланктона или зообентоса.

Энергия, получаемая с пищей нехищными животными сообществ (их рацион  $C_f$ ), представляет собой энергию на входе такой системы, в то время как продукция биоценоза или сообщества животных — это полезная энергия на ее выходе.

Уравнение баланса энергии для биоценозов или сообществ животных можно записать следующим образом:

$$C_f = P_b + R_b + f_b,$$

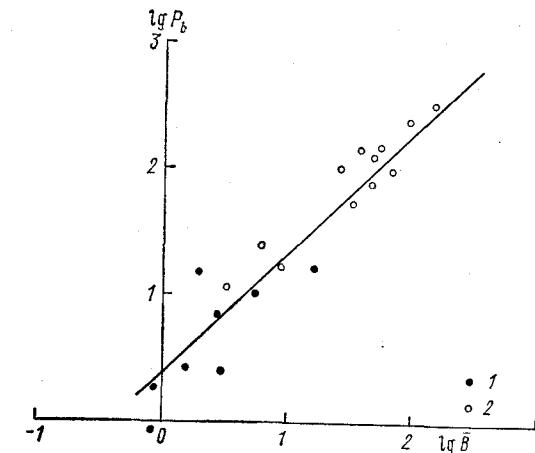


Рис. 20. Зависимость продукции бентоса  $P_b$  за вегетационный сезон от средней за этот же период биомассы  $B$  в озерах (1) и водохранилищах (2) (из [2]).

где  $R_b$  — энергия, использованная животными сообществами на энергетический обмен;  $f_b$  — энергия, выводимая вместе с фекалиями.

В озерах и водохранилищах умеренных широт продукция ( $\text{кДж}/\text{м}^2$ ), создаваемая донным населением за вегетационный сезон, непосредственно зависит от средней за этот период биомассы животных ( $\text{кДж}/\text{м}^2$ ) (рис. 20):

$$P_b = (2,198 \pm 0,496) B. \quad (41)$$

Из уравнения (41) следует, что продукция сообществ бентоса за вегетационный сезон прямо пропорциональна их средней биомассе за это же время и превышает ее примерно в 2,2 раза, т. е.  $P/B$ -коэффициент за этот период для разных водоемов может быть принят равным 2,2. Принимая среднюю продолжительность сезона равной примерно 150 сут, получаем среднее значение удельной продукции —  $0,015 \text{ сут}^{-1}$ .

Удельная продукция сообщества или биоценоза донных животных, кроме всего прочего, зависит от соотношения животных с высокой и низкой калорийностью, в частности личинок хирономид и моллюсков.

Ориентировочная оценка продукции биоценозов или сообществ животных планктона и бентоса может быть выполнена, таким

образом, по данным об удельной продукции и средней биомассе животных, согласно уравнению (41).

Следует подчеркнуть, что такого рода определения продукции биоценозов или сообществ животных используются для расчета баланса энергии в водоемах за вегетационный сезон или год. Для коротких интервалов времени соотношения между продукцией и биомассой необязательно будут следовать, например, уравнению (41). Для таких интервалов времени продукция может быть и отрицательной. Однако следует постоянно иметь в виду, что если по расчету выедание, например рыбами, превышает продукцию кормовых организмов, то это должно выражаться в уменьшении их биомассы к концу исследуемого периода времени.

## Глава 3 СТРУКТУРА И ФУНКЦИИ СООБЩЕСТВ ВОДНЫХ ЖИВОТНЫХ

### ПОТОКИ ЭНЕРГИИ В ПОПУЛЯЦИЯХ И СООБЩЕСТВАХ ВОДНЫХ ЖИВОТНЫХ

При изучении эффективности использования энергии на организменном, популяционном, биоценотическом уровнях организм, популяция и биоценоз рассматриваются как системы, связанные потоками энергии с внешней средой.

Сравнение количества энергии, ассимилированной отдельными видами животных, различающихся по типу роста, дефинитивной массе, продолжительности жизни может быть осуществлено сравнением кумулятивного баланса энергии за время развития животных. Понятие кумулятивного баланса энергии было предложено Клековским [115]:

$$C_c = (P_c + R_c)/a = A_c/a,$$

где  $C_c$ ,  $P_c$ ,  $R_c$ ,  $A_c$  — суммарные (кумулятивные) рацион, прирост, траты на объем и ассимиляция соответственно за время жизни животного.

Кумулятивное значение ассимилированной энергии животными разных видов за постларвальный (постэмбриональный) период их развития ( $A_c$ ) и их дефинитивная масса ( $W_d$ ) находятся между собой в прямой зависимости (рис. 21):

$$A_c = (2,500 \pm 0,097) W_d. \quad (42)$$

Из уравнения (42) следует важный с биологической точки зрения вывод о том, что разные по систематическому положению, дефинитивным размерам и продолжительности жизни многоклеточные беспозвоночные за период развития ассимилируют одинаковое количество энергии в расчете на энергетическую ценность единицы их дефинитивной массы. В среднем количество ассимилированной ими за этот период энергии примерно в 2,5 раза превышает энергетическую ценность их дефинитивной массы.

Дефинитивная масса представляет собой прирост массы животных за период их развития ( $P_c$ ). Поэтому, используя (42), нетрудно определить, что среднее значение коэффициента  $K_2$  за этот период ( $K_2 = P_c/A_c = W_d/A_c$ ) одинаково для животных разного систематического положения и равно 0,4. Это свидетельствует о том, что в среднем в течение жизни животные расходуют 40 % ассимилированной энергии пищи на процессы роста (пластический обмен), а 60 % рассеивают в процессах энергетического обмена.

Поток энергии в биоценозах водных животных ( $A_b$ ) представляет собой сумму продукции сообщества ( $P_b$ ) и суммарных трат на обмен у всех животных ( $R_b$ ), входящих в его состав.

Поток энергии за вегетационный сезон  $A_p$  (кДж/м<sup>2</sup>) в популяциях донных животных и планктонных ракообразных пропорционально

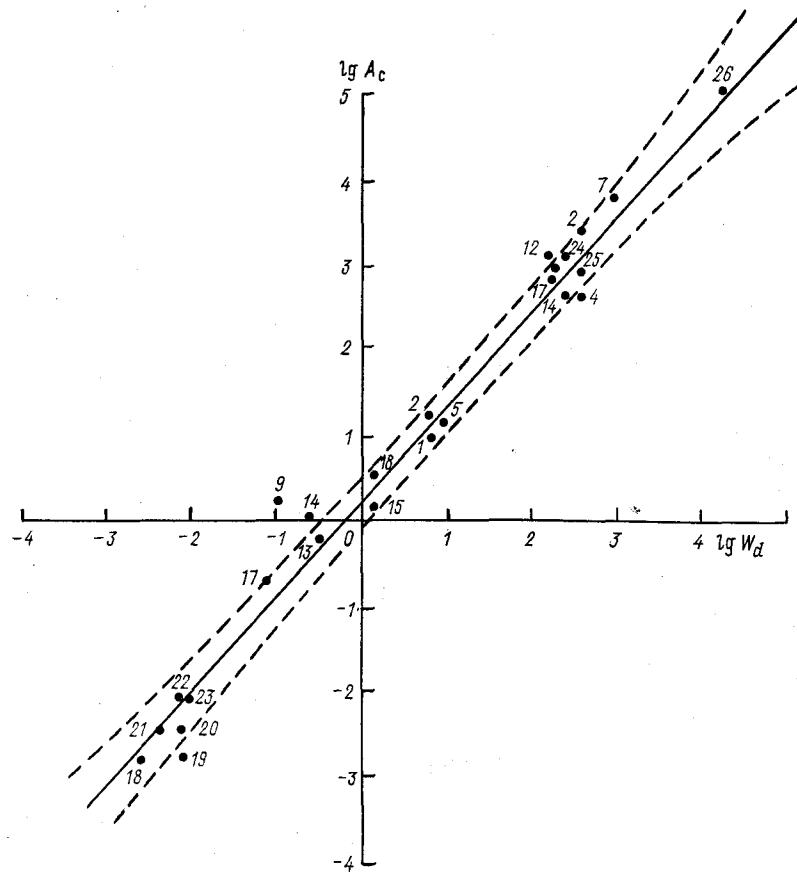


Рис. 21. Зависимость энергии, ассимилированной за период постэмбрионального развития  $A_c$ , от энергетической ценности их дефицитивной массы  $W_d$  (из [3]). 1 — *Cladotanytarsus mancus*; 2 — *Procladius nigritentris*; 3 — *Gammarus lacustris*; 4 — *Sphaerium sueicum*; 5 — *Pisidium crassum*; 6 — *Unio tumidus*; 7, 8 — *Idotea baltica*; 9 — *Semacephalus vetulus*; 10 — *Tribolium castaneum*; 11 — *Lestes sponsa*; 12 — *Asellus aquaticus*; 13, 14 — *Bosmina longirostris*; 15, 16 — *Holopedium gibborum*; 17 — *Daphnia longispina*; 18 — *Plectus palustris*; 24 — *Pontogammarus maeoticus*; 25 — *Pyrrhosoma nymphella*; 26 — *Lymnaea palustris*; штриховые линии — доверительные интервалы ( $p=0,95$ ).

нален их средней биомассе за то же время и превышает ее в первом случае почти в 5, а во втором — более чем в 40 раз (рис. 22):

$$A_p = (4,864 \pm 0,549) \bar{B} \text{ для донных животных}^1, \quad (43)$$

$$A_p = (45,500 \pm 1,699) \bar{B} \text{ для ракообразных планктона.} \quad (44)$$

<sup>1</sup> Приведены также значения потоков энергии и средних биомасс для популяций двух видов наземных изопод (*Armadillium vulgare*, *Porcellio scaber*).

Поскольку  $K_2 = P/A_p$ , откуда  $P = A_p K_2$ , разделив обе части этого равенства на  $\bar{B}$ , получим

$$P/\bar{B} = (A_p/\bar{B}) K_2.$$

Таким образом, коэффициенты  $P/\bar{B}$  и  $K_2$  находятся между собой в прямой зависимости и связаны удельным потоком энергии через популяцию ( $A_p/\bar{B}$ ).

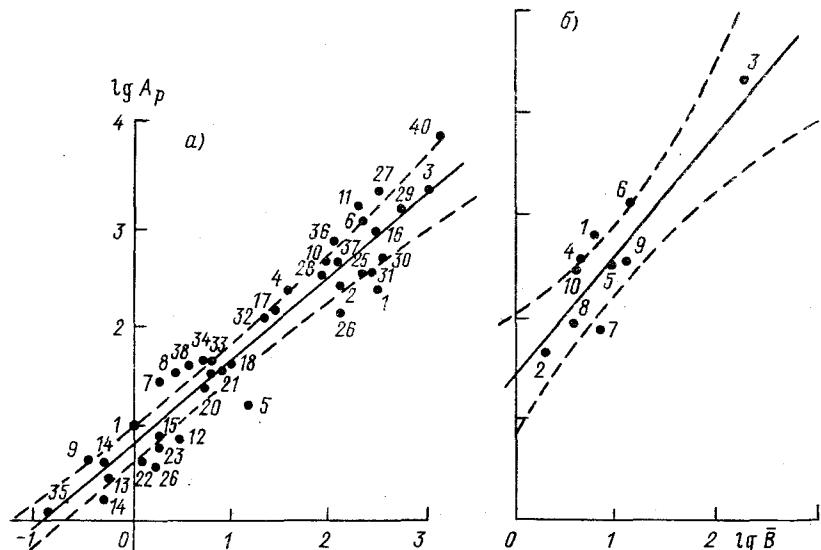


Рис. 22. Зависимость потока энергии  $A_p$  за сезон от средней за сезон биомассы  $B$  (из [3]).

а — донные животные: 1 — *Modiolus demissus*; 2, 3 — *Scrobicularia plana*; 4 — *Pectinaria californiensis*; 5 — *Armadillium vulgare*; 6 — *Carolina herfordi*; 7 — *Ligidium japonicum*; 8 — *Porcellio scaber*; 9 — *Neophilaelius lincatus*; 10 — *Chironomus anthracinus*; 11 — *Glyptotendipes paripes*; 12 — *Heterotrissoladus oliveri*; 13 — *Lauterbornia* sp.; 14 — *Pseudodiamesa arctica*; 15 — *Trissocladius* sp.; 16 — *Strongylocentrotus drobocanensis*; 17, 18 — *Sphaerium sueicum*; 19 — *Pisidium crassum*; 20, 21 — *Gammarus lacustris*; 22, 23 — *Pontoporeia affinis*; 24—26 — *Bivalvia*, побережье Америки; 27—29 — *Scrobicularia plana*; 30, 31 — *Tellina tenuis*; 32 — *Chironomus plumosus*; 33 — *Ch. anthracinus*; 35 — *Balanus improvisus*; 36 — *Uca pugnas*; 37 — *Littorina irrata*; 38, 39 — *Pyrrhosoma nymphella*; 40 — *Pila globosa*; б — планктонные ракообразные: 1 — *Diaptomus gracilis*; 2 — *Limnocalanus macrurus*; 3 — *Molna rectirostris*; 4 — *Daphnia pulex*; 5 — *Copepoda*; 6 — *Epischura baicalensis*; 7 — *Macrohectopus*; 8, 9 — *Eudiaptomus graciloides*; 10 — *Daphnia ambigua*; штриховые линии — доверительные интервалы ( $p=0,95$ ).

В расчете за год или вегетационный сезон коэффициент  $K_2$  для популяций донных животных, как известно, в среднем составляет 0,26 и в 95 % случаев не превышает 0,22—0,30. Приняв эти значения  $K_2$ , из уравнения (43) легко определить, что среднее значение  $P/B$ -коэффициента за вегетационный сезон для некоей средней популяции донных животных составляет  $4,864 \cdot 0,26 = 1,27$  и в 95 % случаев находится в пределах 1,03—1,48.

Поскольку среди изученных были популяции долгоживущих (до нескольких лет) двустворчатых моллюсков и короткоживущих

(несколько месяцев) некоторых видов личинок насекомых, приведенные значения  $P/B$ -коэффициентов вполне реальны.

Составляющие потока энергии в биоценозах водных животных связаны между собой вполне определенной зависимостью.

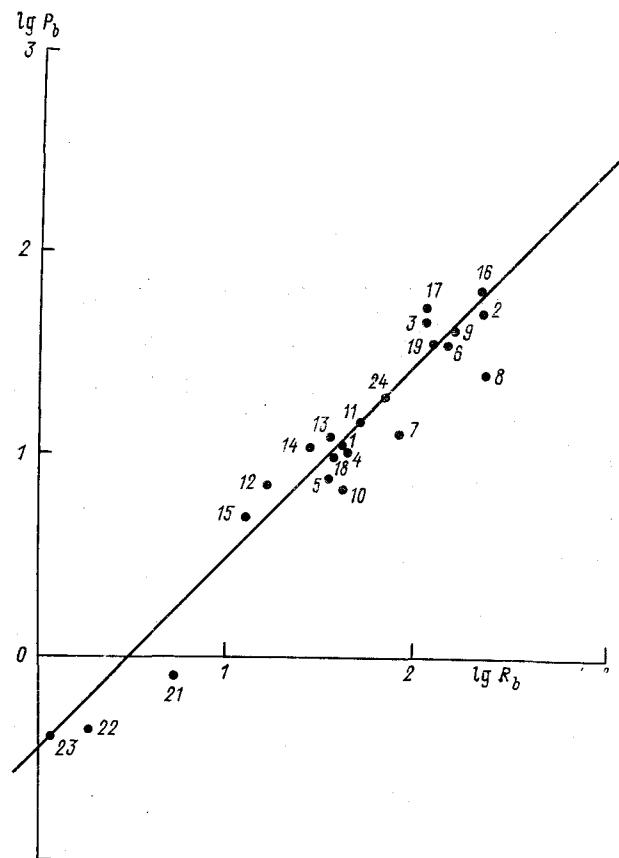


Рис. 23. Зависимость продукции  $P_b$  за сезон от трат на обмен  $R_b$  за сезон в сообществах донных животных в разных водоемах (из [3]).

1—3 — оз. Холинха, 4 — оз. Кривое, 5 — оз. Зеленецкое, 6 — оз. Дривяты (с учетом крупных моллюсков), 7 — то же без их учета, 8—10 — разные биоценозы оз. Онежского, 11—14 — то же, оз. Зеленецкое, 15 — то же, оз. Акулькино, 16 — оз. Красное, 17 — оз. Нарочь, 18 — оз. Мястро, 19 — оз. Баторин, 20 — Киевское водохранилище, 21—23 — биоценозы р. Ижоры, 24 — оз. Харбей.

В биоценозах донных животных, различающихся по структуре, видовому составу и населяющих различные по типу и географическому положению водоемы, продукция ( $\text{кДж}/\text{м}^2$ ) биоценозов за вегетационный сезон пропорциональна количеству энергии, рассеиваемой ими за то же время (рис. 23) [92]:

$$P_b = (0,249 \pm 0,052) R_b. \quad (45)$$

Для сообществ животных зоопланктона эта зависимость описывается уравнением [49]

$$P_b = (0,323 \pm 0,039) R_b. \quad (46)$$

Средние значения в уравнениях (45), (46) достаточно близки, и с вероятностью 95 % их различия статистически недостоверны.

По аналогии с популяциями введем для биоценозов понятие коэффициента эффективности использования ассимилированной энергии на создание продукции биоценоза или эффективности производства, близкого по смыслу к коэффициенту  $K_2 : K_{2b} = P_b / (P_b + R_b)$ . Различие между  $K_2$  для популяций и биоценозов состоит в том, что при расчетах продукции биоценозов учитывается соотношение в них животных, относящихся к разным трофическим уровням, в то время как в популяциях обычно принимается внимание только их размерная или возрастная структура. Однако в популяциях отдельных видов отмечаются случаи каннибализма, что характерно, например, для некоторых популяций окуня. При расчетах продукции таких популяций следует принимать во внимание и их трофическую структуру.

По уравнению (45),  $P_b/R_b = 0,249$ , откуда находим, что среднее за вегетационный сезон значение  $K_{2b}$  равно 0,20 и в 95 % случаев лежит в пределах 0,162—0,243. Аналогичным образом из (46) можно получить, что для планктонных животных среднее значение  $K_{2b}$  составляет 0,24.

Суммарные за вегетационный сезон потоки энергии ( $\text{кДж}/\text{м}^2$ ) в биоценозах бентоса и зоопланктона в разных по характеру и географическому положению водоемах находятся в прямой зависимости от средней за этот период биомассы животных биоценозов (рис. 24), которая аппроксимируется уравнениями

$$A_b = (9,610 \pm 1,088) \bar{B} \text{ для бентоса}, \quad (47)$$

$$A_b = (34,995 \pm 7,340) \bar{B} \text{ для зоопланктона}. \quad (48)$$

Из уравнений (47), (48) следует, что поток энергии в донных биоценозах почти в 10 раз, а в планктонных — в 35 раз превышает среднюю биомассу биоценозов. При этом удельный поток ( $A_b/\bar{B}$ ) в биоценозах зоопланктона в 3,5 раза больше, чем в биоценозах бентоса.

Аналогично тому, как это было сделано для популяций, определим средние за сезон значения  $P/\bar{B}$ -коэффициентов для биоценозов бентоса и планктона. Приняв  $K_{2b}$  для бентоса равным 0,2, а для зоопланктона равным 0,24, из уравнений (47), (48) получим, что  $P/\bar{B} = (A_b/\bar{B})K_{2b}$  для зообентоса равно 1,92, а для зоопланктона равно 8,4. Допуская продолжительность вегетационного сезона, как и ранее, равной 150 сут, получаем удельную продукцию для биоценозов бентоса и зоопланктона соответственно: 0,013 и 0,056  $\text{сут}^{-1}$ . Следует отметить, что рассчитанное ранее другими методами значение удельной продукции биоценозов бентоса ( $0,015 \text{ сут}^{-1}$ ) оказалось примерно равным приведенному.

Практическое значение уравнений (47), (48) заключается в том, что с их помощью возможен расчет продукции биоценозов водных животных по удельной продукции и известной биомассе биоценозов ( $P_b = C_b B$ ). Полученные значения коэффициентов  $K_2$  для биоценозов могут быть использованы для расчетов продукции биоценозов с помощью физиологического метода. Все это во многом упрощает

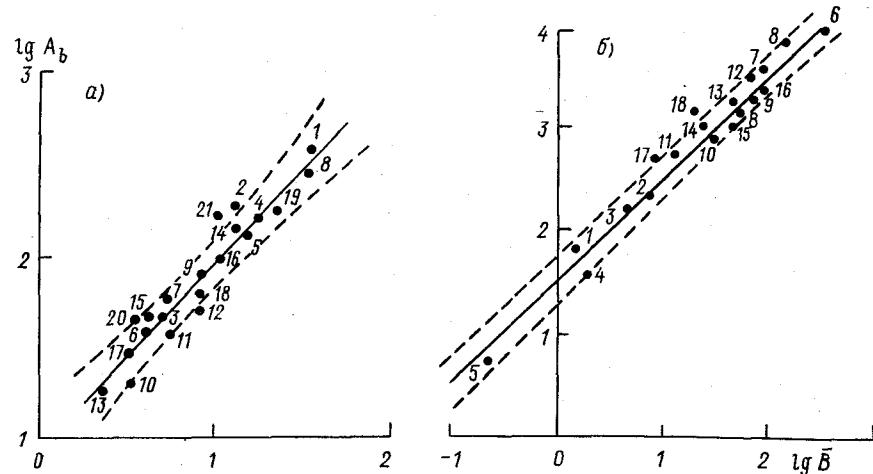


Рис. 24. Зависимость потока энергии  $A_b$  за сезон от средней за это же время биомассы  $\bar{B}$  (из [3]).

— сообщества бентоса озер: 1—3 — биоценозы оз. Онежского, 4—7 — то же, оз. Кривое, 8 — то же, оз. Круглое, 9—12 — то же, оз. Зеленецкое, 13 — то же, оз. Акулькино, 14—18 — то же, оз. Красное, 19 — оз. Нарочь, 20 — оз. Мястро, 21 — оз. Баторин; 6 — сообщества раккового зоопланктона: 1 — оз. Севан, 2 — оз. Кривое, 3 — оз. Круглое, 4 — оз. Зеленецкое, 5 — оз. Акулькино, 6—9 — М. Севан, разные горизонты, 10—13 — оз. Красное, разные годы, 14 — оз. Нарочь, 15 — оз. Мястро, 16 — оз. Баторин, 17 — Рыбинское водохранилище, 18 — оз. Байкал; штриховые линии — доверительные интервалы ( $r=0.95$ ).

расчеты продукции биоценозов. Однако эти методы расчетов продукции могут быть использованы только для предварительных оценок продуктивности биоценозов. Они могут быть пригодны только в тех случаях, когда нет возможности проводить на водоремах различные продолжительные, в том числе и экспериментальные, исследования, а поставленные задачи не требуют высокой точности оценки продукции биоценозов. Наиболее точные результаты могут быть получены только в результате изучения роста животных, динамики численности, размерного, полового состава популяций, спектров питания отдельных видов, их рационов и трофических связей в биоценозах.

Популяции животных, характеризующиеся, в частности, возрастной, размерной, половой структурой, представляют собой более сложную по сравнению с организмом систему взаимодействующих особей. В биоценозах водных животных, кроме того, имеются трофические уровни или трофическая сеть, т. е. для них характерна более сложная по сравнению с популяциями структура.

Таким образом, в ряду особь — популяция — биоценоз наблюдается усложнение структуры систем. В направлении от особи к биоценозу возрастает удельный поток энергии и снижается эффективность использования энергии пищи, ассимилированной животными, на рост и продукцию. Значение куммулятивного коэффициента  $K_2$  за время жизни особи равно примерно 0,4, для популяций донных животных в среднем за вегетационный сезон этот коэффициент не превышает 0,26, а для биоценозов бентоса — 0,2.

Изучение потоков энергии на разных уровнях организации живого показало, что усложнение биологических систем сопровождается увеличением удельного потока энергии и уменьшением эффективности использования животными на образование продукции энергии, заключенной в ассимилированной пище.

#### СТРУКТУРНЫЕ И ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ СООБЩЕСТВ ВОДНЫХ ЖИВОТНЫХ

Система как единое целое, функционирующее благодаря взаимодействию определенным образом организованных элементов, характеризуется структурными и функциональными характеристиками. Определенный уровень организации биосистемы обеспечивается потоками энергии.

Структура сообществ животных определяется их видовым составом, возрастным, размерным составом популяций, динамикой численности, биомассы организмов, их трофическими связями и т. п. Один из возможных показателей структуры сообществ — их разнообразие.

Разнообразие сообществ зависит от сложности их структуры: чем сложнее структура, тем больше разнообразие сообществ. Это обусловлено увеличением числа трофических связей и экологических ниш входящих в их состав животных, что приводит к увеличению внутрисистемных трофических перестроек. Высокий уровень разнообразия сообществ сопровождается специализацией видов, что позволяет им более эффективно использовать источники энергии. Наиболее приспособлены к изменяющимся условиям среди сообщества животных, в которых преобразование энергии связано с сезонными изменениями ее поступления. Однако механизм приспособления к сезонным изменениям условий среды требует затрат энергии на создание специальных структур, протекания особых биологических процессов и замещения одних видов другими. Все это приводит к тому, что разнообразие поддерживается на одном уровне в течение всего года. В тропических районах, где сезонные изменения внешних условий невелики, разнообразие поддерживается на постоянном уровне и животные в сообществах очень специализированы, что облегчает одновременное существование в них разных видов.

Для количественной оценки структуры сообществ животных, характеризуемой их разнообразием, используют разные индексы

разнообразия, среди которых наибольшее распространение в гидробиологии получил информационный индекс Шеннона<sup>1</sup> ( $H$ ):

$$H = -\sum N_i/N \lg_2 N_i/N,$$

где  $N_i$  — численность каждого  $i$ -го вида,  $N$  — общая численность всех видов в сообществе.

Этот индекс суммирует обширную информацию о численности и составе организмов. В отличие от других индексов разнообразия, индекс Шеннона в меньшей степени зависит от величины выборки и хорошо отражает разнообразие искусственных микрокосмов, как это было, например, экспериментально показано Робинсоном и Сандгрином [125].

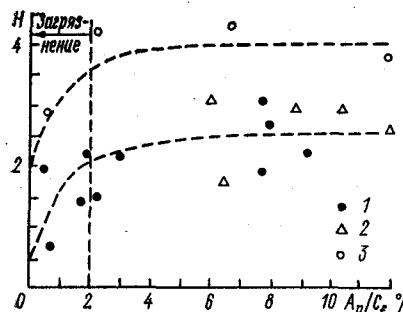


Рис. 25. Зависимость индекса разнообразия  $H$  в сообществах донных животных от отношения  $A_p/C_f$ , где  $A_p$  — ассимиляция хищных животных,  $C_f$  — рацион нехищных животных в р. Ижоре (1), р. Тюп (2), Горской губе Онежского озера (3).

В гидробиологию индекс Шеннона был введен Маргалефом [118] и стал широко применяться при оценке степени загрязнения водоемов и водотоков. Когда поступление энергии извне велико, например при загрязнении или эвтрофировании водоемов, уровень разнообразия сообществ водных организмов понижается, структура сообществ упрощается и тогда они уже включают виды с широкими экологическими спектрами. Под влиянием поступающих загрязнений в сообществах донных животных, например, происходит сокращение трофических связей, выражющееся, в частности, в резком уменьшении количества или полном исчезновении хищных животных и животных-фильтраторов (губок, моллюсков), что приводит к уменьшению значений индекса разнообразия.

Разнообразие сообществ донных животных определенным образом связано с соотношением хищных и нехищных животных (рис. 25). В данном случае роль хищных животных в донных сообществах оценивалась отношением ассимилированной ими энергии ( $A_p$ ) к рациону нехищных животных ( $C_f$ ). Это отношение показывает, какая доля энергии на входе системы ( $C_f$ ) используется внутри нее ( $A_p$ ). Разнообразие сообществ остается на доста-

точно высоком уровне и не меняется до тех пор, пока отношение  $A_p/C_f$  не становится менее 2–3 %. При меньших значениях этого отношения индекс разнообразия резко уменьшается, что, в частности, характерно для загрязненных вод (см. рис. 25).

Неоднократно отмечалась [110, 120, 127, 132], что доля хищных животных больше в более разнообразных (более сложно структурированных) сообществах по сравнению с менее разнообразными (менее структурированными). Особый интерес в этом отношении представляет работа Пайна [120], который экспериментально удалил один вид хищных звезд на участке берега в заливе Мак-

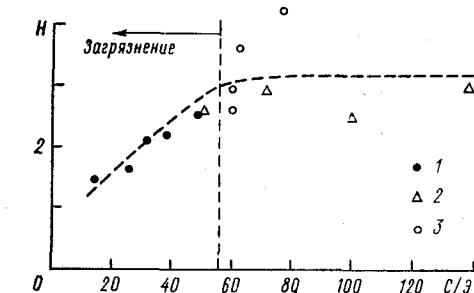


Рис. 26. Зависимость индекса разнообразия  $H$  от соотношения стенобионтных и эврибионтных видов  $C/\mathcal{E}$  в сообществах донных животных в р. Ижоре (1), р. Тюп (2), Горской губе Онежского озера (3).

ка, что привело не только к уменьшению численности и разнообразия моллюсков, но и всех донных животных. Хищники оказываются более чувствительными к нестабильности среды, чем их жертвы, и ухудшение условий внешней среды приводит к уменьшению интенсивности хищничества и разнообразия хищников [127]. Высказанная гипотеза уязвимости хищников используется указанным автором, в частности, для объяснения широтного градиента разнообразия. Согласно этой гипотезе, тропические организмы имеют больше адаптаций к защите от хищников, чем животные умеренных широт, и этим объясняется более высокая доля хищников в экосистемах тропических широт. Такие адаптации животные тропиков смогли выработать благодаря меньшим затратам энергии на создание адаптационных механизмов и систем, направленных на приспособление к давлению отбора со стороны факторов среды, поскольку последние в тропических широтах несравнимо менее изменчивы, чем в умеренных.

В водоемах или участках рек, не подверженных загрязнениям, в сообществах донных и планктонных животных среди доминирующих видов преобладают стенобионтные, а в условиях загрязнения — эврибионтные. Соотношение стенобионтных и эврибионтных видов и сложность сообществ находятся между собой в хорошем соответствии. Разнообразие сообществ животных резко уменьшается, когда отношение стенобионтных видов к эврибионтным оказывается менее 60 % (рис. 26). Аналогичная связь разнообразия с соотношением видов, характерных для олиготрофных и эвтрофных озер, была получена для сообществ зоопланктона в озерах разной про-

<sup>1</sup> Автор не ставил своей целью рассмотреть все индексы разнообразия, используемые в экологических исследованиях. Они достаточно подробно рассмотрены, например, в монографии Ю. А. Песенко [78], к которой автор и отсылает читателя.

дуктивности в Финляндии (рис. 27). Так же, как и в приведенном ранее примере, индекс разнообразия сообществ в этих озерах резко уменьшался, когда отношение видов олиготрофных озер к видам эвтрофных озер равно примерно 0,7—0,8. Поскольку в эвтрофных озерах среди доминантов преобладают эврибионтные виды, полученное соотношение подтверждает, что существенные изменения структуры сообществ водных животных при прочих равных условиях связаны с преобладанием эврибионтных видов.

Разнообразие сообществ донных животных зависит от количества взвешенных в воде органических веществ, бихроматной окисляемости воды, количества органических веществ, сульфатов и ми-

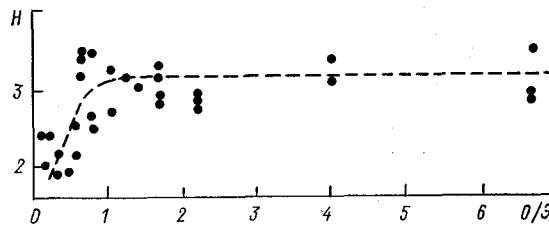


Рис. 27. Зависимость индекса разнообразия  $H$  в сообществах зоопланктона некоторых озер Финляндии от соотношения видов олиготрофных и эвтрофных озер  $O/\theta$  (по данным [111]).

неральных веществ в донных отложениях, размера частиц грунта, температуры, скорости течения воды и прочих абиотических факторов.

Таким образом, структура сообществ водных животных, оцениваемая их разнообразием, зависит от действия биологических и небиологических факторов, в том числе и антропогенных.

В результате исследований функциональных характеристик сообществ водных организмов (продукции, затрат энергии на метаболические процессы, количества потребляемой животными пищи и др.) были установлены закономерности общебиологического значения, многие из которых были рассмотрены в предыдущих главах. Среди них такие, как зависимость скорости обмена от массы животных, соотношение между биомассой и продукцией в популяциях животных разных видов, соотношение между продукцией и тратами на обмен в популяциях и сообществах животных и т. п. Во многих случаях было убедительно продемонстрировано, что при изменениях условий внешней среды в сообществах водных животных наряду со структурными происходят функциональные перестройки, особенно при загрязнении или эвтрофировании водоемов или водотоков. Попробуем проследить взаимосвязь между структурными и функциональными характеристиками сообществ водных животных, обратив особое внимание на изменения этих характеристик в результате антропогенных воздействий на экосистемы.

В качестве обобщенной функциональной характеристики сообществ животных будем использовать отношение продукции сообщества ( $P_b$ ) к суммарным тратам на обмен всеми животными, входящими в его состав ( $R_b$ ). Оно представляет собой соотношение между полезной энергией на выходе из системы (сообщества

животных) и энергией, рассеиваемой животными в процессах обмена в виде тепловой. Важное экологическое значение такого соотношения с термодинамической точки зрения подчеркивалось Одумом [74].

Значения отношения  $P_b/R_b$  и индексов разнообразия ( $H$ ) в сообществах бентосных животных на участках рек, подверженных разной степени загрязнению или находящихся в состоянии самоочищения, связаны между собой обратноэкспоненциальной зависимостью (рис. 28):

$$P_b/R_b = (0,624 \pm 0,096) e^{-(0,285 \pm 0,055) H}. \quad (49)$$

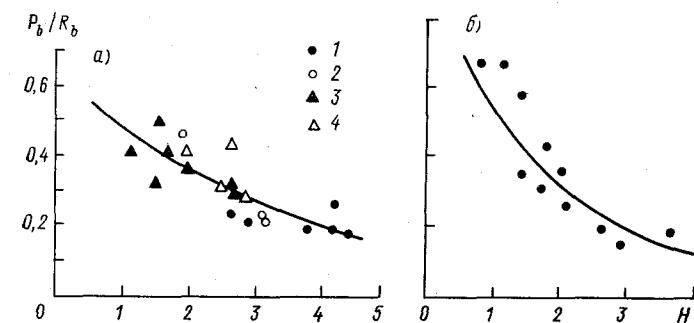


Рис. 28. Зависимость отношения  $P_b/R_b$  от индекса разнообразия  $H$  в донных сообществах Горской губы Онежского озера (1), р. Преголя (2), р. Ижоры (3), Воткинского водохранилища (4) (а) и зоопланктона р. Вилуй (б) [62].

Аналогичное уравнение было получено, например, при изучении разнообразия сообществ зоопланктона в р. Вилуй (Якутская АССР) и ее притоках, отличавшихся различной степенью минерализации вод [62]:

$$P_b/R_b = (0,888 \pm 0,198) e^{-(0,519 \pm 0,044) H}. \quad (50)$$

Из уравнений (49), (50) следует, что отношение  $P_b/R_b$  и индекс разнообразия сообществ животных бентоса и зоопланктона, т. е. их структурные и функциональные характеристики, связаны между собой экспоненциальной зависимостью, которая в общем виде может быть записана как

$$P_b/R_b = \alpha e^{-\beta H}, \quad (51)$$

где  $\alpha$  и  $\beta$  — параметры уравнения.

В тех случаях, когда система представлена популяцией одного вида животных, т. е.  $H=0$ , как следует из уравнений (49), (50), в сообществах донных животных в среднем 62 % ассимилированной энергии пищи расходуется на образование продукции, 38 % тратится на обменные процессы и рассеивается в виде тепловой

энергии. В сообществах зоопланктона эти значения составляют 89 и 11 % соответственно. Исходя из этих значений легко рассчитать, что эффективность продуцирования [ $K_2 = P_b/(R_b + P_b)$ ] для сообществ бентоса оказывается равной 0,38, а для зоопланктона составляет 0,47. Такие значения  $K_2$ -коэффициентов для бентосных и планктонных сообществ вполне вероятны. На загрязненных участках рек, на которых отмечались самые простые по структуре сообщества донных и планктонных животных (оставались только коловратки и олигохеты), индексы разнообразия были меньше единицы, а отношение  $P_b/R_b$  в отдельных случаях достигало 0,65—0,7.

С увеличением сложности сообществ животных отношение  $P_b/R_b$  уменьшается. Когда индекс разнообразия достигает 5 бит/экз (его теоретическая максимальная величина в сообществах животных, рассчитанная Маргалефом [119]), согласно (49), (50), значение  $P_b/R_b$  для донных сообществ не превышает 0,15 ( $K_2 = 0,13$ ), для планктонных — 0,07 ( $K_2 = 0,065$ ). Следует отметить, что среди изученных нами сообществ водных животных самое высокое значение индекса разнообразия не превышало 4,35, а по данным других исследователей — 4,5 бит/экз.

Из всего сказанного выше можно сделать два важных вывода. Во-первых, между структурными и функциональными характеристиками сообществ водных животных имеются строгие количественные связи, позволяющие говорить о закономерных количественных соотношениях между потоками энергии и информации в водных экосистемах. Во-вторых, по мере усложнения структуры сообществ животных уменьшается доля энергии, заключенной в продукции, по отношению к рассеиваемой. Это находится в хорошем соответствии с положением о том, что «...структура биологических объектов сохраняется не за счет образования устойчивых связей между элементами (как у объектов неживой природы), а за счет постоянных затрат энергии на поддержание упорядоченности и воспроизведение элементов и структур организмов» (см. [75], с. 46).

Из уравнения (51), приняв во внимание, что  $K_2 = P_b/(P_b + R_b) = (P_b/R_b)/(1 + P_b/R_b)$ , и сделав необходимые преобразования, получим

$$K_2 = a/(a + e^{\beta H}), \quad (52)$$

из чего следует, что эффективность продуцирования в сообществах находится в обратной зависимости от их разнообразия.

Аналогичным образом нетрудно показать, что значения  $P/\bar{B}$ -коэффициентов для сообществ животных, так же как и  $K_2$ , связаны с их разнообразием. Коэффициент  $P/\bar{B}$  можно записать как  $P/\bar{B} = (P_b/R_b)(R_b/\bar{B})$ . Подставив в это равенство значения  $P_b/R_b$  из (51), получим

$$P_b/\bar{B} = ae^{-\beta H}(R_b/\bar{B}). \quad (53)$$

В первом приближении можно считать, что  $R_b = a\bar{W}^b\bar{N}$ ,  $\bar{B} = \bar{W}\bar{N}$ , где  $\bar{W}$  — средняя масса животного в сообществе,  $\bar{N}$  — средняя чис-

ленность животных в сообществе,  $a$  и  $b$  — параметры уравнения. Тогда  $R_b/b = a\bar{W}^{b-1}$ . Обозначив  $a\bar{W} = \eta$ , из (53) получим

$$P/\bar{B} = \eta e^{-\beta H}\bar{W}^{b-1}. \quad (54)$$

Наличие обратной связи между индексом разнообразия по Шеннону и значением  $P/\bar{B}$ -коэффициента для первичной продукции в водных и наземных экосистемах было показано Маргалефом [119].

Таким образом, из (52), (54) следует, что сложно организованные сообщества отличаются низкой эффективностью продуцирования и в них преобладают животные, для которых характерны низкие значения  $P/B$ -коэффициентов и удельной продукции, и наоборот.

В последнее время было установлено, что в популяциях животных различных видов значения  $P/\bar{B}$ -коэффициентов находятся в обратной зависимости от массы животных по достижении ими половозрелости [100]. Таким образом, учитывая все сказанное ранее, следует ожидать доминирования видов с поздним наступлением половозрелости в более сложных по структуре сообществах животных по сравнению с менее разнообразными и менее сложно организованными сообществами того же типа.

Уравнения (49)—(54) количественно интерпретируют неоднократно отмечавшиеся изменения структуры и функций сообществ водных животных при загрязнении или эвтрофировании водоемов. Так, наиболее низкие значения индексов разнообразия с заменой крупных форм на мелкие отмечаются в сообществах зоопланктона в эвтрофных озерах [8]. При эвтрофировании водоемов происходит замена крупных длинноцикловых форм животных мелкими короткоцикловыми, увеличиваются продукция, биомасса и значения  $P/B$ -коэффициентов во всех звеньях трофической сети, среди рыб преимущество получают планктофаги, лососевые вытесняются окуневыми и карповыми [52].

Для повышения продуктивности люди всегда стремились упростить сообщества растений или животных, доводя их при необходимости до монокультуры. Они сокращали трофические цепи, вводили в культуру быстроразвивающиеся виды с высокой эффективностью роста, искусственно поддерживая наиболее простую структуру сообществ и уменьшая тем самым потери энергии организмами в процессах обмена.

Состояние сообщества организмов, находящегося под воздействием конкретных факторов среды, может быть успешно охарактеризовано его структурными и функциональными показателями. Рассмотренные выше количественные зависимости, выраженные в виде определенных уравнений, предоставляют возможность рассчитывать степень изменения структуры сообществ, необходимую для достижения ими определенного состояния.

## СТАБИЛЬНОСТЬ И УСТОЙЧИВОСТЬ СООБЩЕСТВ ВОДНЫХ ЖИВОТНЫХ

Проблема стабильности и устойчивости экосистем и входящих в их состав сообществ организмов — одна из важнейших в современной экологии и в гидробиологии, в частности. В одних экологических исследованиях устойчивость и стабильность рассматриваются как синонимы, а в других — с помощью этих понятий описываются разные состояния систем. Так, например, считается, что существовать в течение длительного времени могут только устойчивые экосистемы и пределы их устойчивости определяются максимальными нагрузками, которые они могут выдерживать, не нарушаясь.

С позиций исследования взаимосвязей структурных и функциональных характеристик сообществ водных организмов предлагаются все же различать устойчивость и стабильность сообществ. Под *устойчивостью сообщества* как системы следует понимать отклонение ее характеристик от некоего среднего уровня, свойственного данному сообществу как исторически сложившемуся в определенных условиях. Такая трактовка устойчивости сообществ приближается к его физическому (точнее, термодинамическому) понятию. В качестве меры устойчивости сообществ животных ( $S$ ) может быть использовано отношение минимальной за год биомассы животных сообщества к максимальной ( $S = B_{\min}/B_{\max}$ ), которое характеризует изменчивость биомассы в течение года.

В сообществах донных животных неоднократно отмечались сезонные изменения разнообразия, причем индекс разнообразия изменялся не более чем в два раза. Так, на наиболее загрязненном участке р. Ижоры разнообразие сообществ донных животных в течение года изменялось от 1,2 до 1,6 бит/экз. В то же время биомасса животных на этом же участке изменялась от 309,2 до 4335 кДж/м<sup>2</sup> (т. е. в 14 раз), а продукция — от 0,67 до 71 кДж/(м<sup>2</sup>·сут) (в 106 раз). На наиболее чистом участке той же реки индекс разнообразия изменялся от 1,6 до 2,6, биомасса же изменилась в 6 раз, а продукция — в 35 раз. Аналогичные данные, полученные для других водоемов, свидетельствуют о том, что по мере упрощения структуры сообществ возрастает амплитуда сезонных колебаний их функциональных характеристик, в том числе соотношение минимальной и максимальной биомассы животных в течение года. Устойчивость сообществ животных находится в прямой зависимости от прозрачности воды в водоеме (рис. 29), что имеет принципиальное значение, поскольку, как уже было показано выше, первичная продукция водоемов находится в обратной зависимости от прозрачности воды. Таким образом, можно сделать вывод о том, что при увеличении продуктивности или степени эвтрофирования водоемов уменьшается устойчивость сообществ водных животных.

Наиболее устойчивы те сообщества, в которых преобладают стенобионтные, т. е. более специализированные виды. Сообщества

с более высоким разнообразием также оказываются более устойчивыми (рис. 30). Эта связь может быть выражена уравнением

$$S = 0,045e^{0,51H} \quad (55)$$

Из уравнения (55) нетрудно рассчитать, что теоретически максимальной устойчивостью ( $S=1$ ), никогда не достигаемой в естественных условиях, могут обладать те сообщества животных, в которых разнообразие достигает 6,1 бит/экз. Это значение превы-

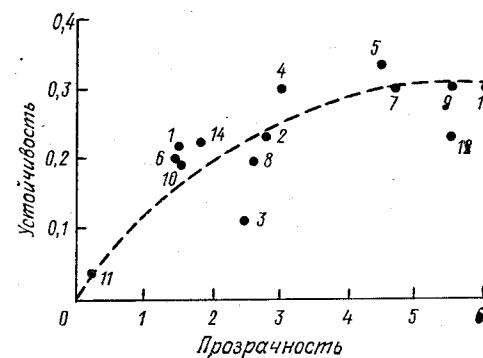


Рис. 29. Зависимость устойчивости сообществ донных животных от средней прозрачности воды в разных водоемах.

1 — Виллюйское водохранилище, 2 — оз. Харбей, 3 — оз. Сосновое, 4 — оз. Белё, 5 — оз. Кривое, 6 — оз. Круглое, 7 — оз. Зеленецкое, 8 — оз. Акулькино, 9 — оз. Нарочь, 10 — оз. Мястро, 11 — оз. Баторин, 12 — Мингечаурское водохранилище, 13 — оз. М. Минбулак, 14 — оз. Красное.

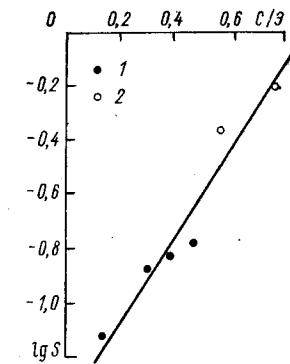


Рис. 30. Зависимость устойчивости  $S$  от соотношения стено- и эврибионтных видов  $C/\mathcal{E}$  в сообществах донных животных в р. Ижоре (1) и Горской губе Онежского озера (2).

шает все известные значения индекса разнообразия для природных сообществ и теоретическое максимальное значение, рассчитанное Маргалефом. Как уже было сказано выше, максимальное значение индекса разнообразия в изученных нами водоемах составляло 4,35 бит/экз, а минимальное — 0,86 бит/экз. В соответствии с уравнением (55) в первом случае  $S=0,6$ , во втором же  $S=0,055$ , т. е. изменение разнообразия сообществ в 5 раз приводит к изменению их устойчивости в 11 раз.

Таким образом, устойчивость сообществ водных животных оказывается связанный с их разнообразием, а значит, и с соотношением продукции и трат на обмен.

Сложность структуры сообществ, оцениваемую их разнообразием, многие исследователи связывают с их стабильностью: чем разнообразнее сообщества, тем они стабильнее. Считается, что сложноорганизованные сообщества с высокоспециализированными видами, характеризующиеся высоким разнообразием и формировавшиеся в течение длительного времени при конкретных условиях среды, — стабильные. Такие сообщества контролируются биотическими факторами. По мнению некоторых исследователей,

наиболее стабильны сообщества тропической зоны, которые характеризуются значительным разнообразием и высокой специализацией видов, поскольку они имели более длительную историю развития, чем, например, сообщества умеренной зоны. Под влиянием антропогенных факторов и при эвтрофировании водоемов разнообразие и стабильность сообществ водных животных уменьшаются. Однако, как было показано на математических моделях [84, 128], стабильность сообществ нельзя связывать только с их разнообразием.

Другое понимание стабильности сообществ — способность их сохранять неизменными структуру и функции, несмотря на влияние нарушающих факторов [43, 114]. Однако следует иметь в виду, что не выявлены еще внутренние механизмы сообществ, обеспечивающие их структурное и функциональное постоянство при воздействии факторов среды, по своим свойствам и силе отличающихся от тех, при которых исторически сложилось конкретное сообщество животных.

Бернес и Манн [101] предлагают различать два состояния стабильности: стабильность системы при отсутствии возмущающих сил и ее стабильность, несмотря на наличие таких возмущений. Такая трактовка стабильности в значительной степени объединяет две рассмотренные ранее концепции стабильности сообществ и экосистем. Стабильность сообществ может быть кратковременной (сукцессионной) и долговременной (эволюционной). При этом в соответствии с гипотезой эволюционного времени следует ожидать наличия прямого соотношения между разнообразием сообществ и их возрастом [127]. Так, например, на ранних стадиях развития озер их видовое разнообразие низкое, а затем оно увеличивается [109]. Однако, согласно другой точки зрения, олиготрофные озера более организованы по сравнению с эвтрофными. Несмотря на то что последние эволюционно более продвинуты, они отличаются меньшим разнообразием [118, 122].

Краткий обзор различных подходов к понятию стабильности сообществ и экосистем продемонстрировал наличие существенных расхождений в понимании этого термина разными исследователями.

Следует отметить, что при определении стабильности и устойчивости биологических систем необходимо принимать во внимание наличие связи между их структурными и функциональными характеристиками. Поэтому предлагается следующая трактовка этих терминов.

В конкретных условиях среды при наличии их сезонной изменчивости, определяющейся особенностями географического положения экосистемы, складывались определенные по структуре сообщества животных. Средние за год или вегетационный сезон значения структурных и функциональных характеристик этих сообществ остаются постоянными в течение достаточно продолжительного времени. Это свидетельствует о стабильности экологических систем в конкретных условиях. Именно с этой точки зре-

ния следует рассматривать стабильность экологических систем, в том числе и сообществ животных. При воздействии определенных факторов среды конкретное сообщество может находиться в стабильном состоянии сколь угодно долго, пока воздействие конкретных факторов находится в пределах, к которым оно исторически адаптировалось. При усилении воздействия или изменения внешних факторов, например при поступлении загрязнений или наличии других антропогенных нагрузок, к которым данное сообщество не адаптировано, его структура и функции изменяются и система перейдет в другое состояние с новыми значениями структурных и функциональных характеристик. При этом она будет оставаться стабильной до тех пор, пока будут действовать данные факторы.

Для лучшего понимания возможных изменений сообществ введем понятие их *выносливости*. Под выносливостью будем понимать способность биологических систем противостоять изменениям внешних условий, сохраняя неизменными свою структуру и функции. Выносливость сообществ гидробионтов связана с их устойчивостью. Наиболее выносливы сообщества животных с малой устойчивостью, поскольку они исторически адаптированы к значительным сезонным и межгодовым колебаниям факторов внешней среды. В таких сообществах преобладают эврибионтные виды с широкими экологическими спектрами. В этом случае наименее выносливыми оказываются сообщества, адаптированные к незначительным колебаниям внешних условий. В таких сообществах преобладают стенобионтные, в ряде случаев узкоспециализированные, виды.

Таким образом, становится понятно, почему, например, тропические сообщества очень уязвимы и легко разрушаются. Они менее выносливы по сравнению с сообществами умеренной зоны, которые, как показывают многочисленные наблюдения, способны выдерживать значительные антропогенные нагрузки. Менее выносливы и арктические, антарктические, а также узкоспециализированные (в подземных водах, горячих источниках, эфемерных водоемах и т. п.) сообщества водных животных.

Если рассматривать стабильность сообществ животных как неизменность во времени средних значений их структурных и функциональных характеристик, то нет основания различать стабильные и нестабильные сообщества. Всякое сообщество или экосистема находятся в стабильном состоянии, пока на него с постоянной силой воздействуют конкретные факторы среды. Переход сообществ из одного стабильного состояния в другое обусловлен изменением внешних условий, в том числе и поступления энергии.

В результате целенаправленной деятельности человека обычно создаются упрощенные экосистемы, отличающиеся по своим структурным и функциональным характеристикам от исторически сложившихся в процессе эволюции в конкретном регионе. Созданные экосистемы, как и входящие в них сообщества организмов, могут

существовать до тех пор, пока внешние условия, обусловившие их появление, будут оставаться неизменными. Их изменение приведет к изменению сообществ животных или экосистем, которые в некоторых случаях будут приближаться по своим структурным и функциональным показателям к тем, которые характерны для условий определенной географической зоны, где локализованы экосистемы. Действительно, по мере самоочищения водоемов происходят изменения структурных и функциональных характеристик сообществ гидробионтов, и они приближаются к сообществам незагрязненных участков водоема. Такую способность биоценозов возвращаться в первоначальное состояние иногда называют *эластичностью* или *упругостью*. Однако это, скорее, физическое понятие, в то время как понятие выносливости более биологично.

Можно привести множество примеров нежелательных изменений экосистем в результате интенсивной деятельности человека, хотя иногда при этом и достигался желаемый, в том числе экономически значимый, результат. Так, можно получить экономический эффект от удобрения водоемов, удаления из них сорных рыб и заселения их ценными видами рыб при прудовом рыбоводстве и т. п. Однако при этом необходимо проведение ряда мероприятий, направленных на поддержание экосистем в новом состоянии, резко отличающемся от исторически сложившегося. Для поддержания такого состояния следует непрерывно прилагать определенные усилия, которые в наиболее общей форме могут быть оценены в виде затрат энергии. В противном случае желаемый эффект или не будет достигнут вовсе или будет лишь кратковременным.

Изложенные представления о стабильности, устойчивости и выносливости сообществ животных, основанные на их структурных и функциональных характеристиках, могут быть перенесены на экосистемы и позволяют достаточно реалистично описать их состояние. Они создают предпосылки для более точного прогнозирования изменения состояния сообществ животных и экосистем, в том числе и в результате антропогенных воздействий.

## Глава 4 БИОТИЧЕСКИЙ БАЛАНС ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ

Энергетический принцип исследования водных экосистем и концепция трофических уровней, получившие широкое распространение в гидробиологии, позволяют представить полученные результаты в виде так называемых биотических балансов водных экосистем. В основе биотических балансов лежат фундаментальные законы природы — законы сохранения. В практике и теории гидробиологических исследований уже накоплен значительный опыт количественного описания потоков энергии и составления биотических балансов энергии водных экосистем, однако потоки веществ в экосистемах и их влияния на функционирование систем в целом изучены еще недостаточно хорошо. Правда, это вовсе не означает, что исследования энергетических потоков имеют какие-то теоретически значимые преимущества перед изучением потоков веществ в экосистемах. Напротив, оценки продуктивности экосистем делаются именно на основании изучения потоков веществ. Это, например, относится к исследованиям круговорота биогенных элементов, углерода и других веществ.

При разработке балансового подхода в гидробиологии было постулировано, что «... различные по своему систематическому положению организмы могут по отношению к общим процессам превращения веществ в водоеме занимать то же место» (см. [18], с. 596). Это революционное положение предшествовало концепции трофических уровней, предложенной Линдеманом и в дальнейшем успешно используемой в экологии и, в частности, в производственной гидробиологии.

В экологических системах потоки энергии и веществ обусловлены наличием трофических связей или трофических уровней. Представители каждого трофического уровня выступают одновременно и как потребители вещества и энергии тех организмов, которые служат им пищей, и как поставщики энергии и вещества для тех, для кого они сами выступают как источники пищи. К потребителям переходит та часть энергии ассимилированной ими пищи (потока энергии), которая создается на конкретном трофическом уровне в виде продукции. Биотический баланс экологической системы может быть представлен как баланс потоков энергии между всеми трофическими уровнями.

Схема биотического баланса водных экосистем была предложена и впервые составлена Г. Р. Винбергом в 1970 г. [25] для оз. Дривяты (Белоруссия) при проведении исследований по Международной биологической программе (табл. 21). В последующие годы эта схема получила широкое распространение в исследованиях советских и зарубежных гидробиологов. Были составлены (и продолжают составляться) биотические балансы для озер и

Таблица 21  
БИОТИЧЕСКИЙ БАЛАНС ОЗ. ДРИВЯТЫ (ПО [25])

Группа	<i>B</i>	<i>P</i>	<i>P/B</i>	<i>K<sub>2</sub></i>	<i>R</i>	<i>R/B</i>	<i>C</i>
Первичная продукция							
фитопланктон	230	5021	22	—	1255	5,5	—
макрофиты	335	418	1,25	—	84	0,25	—
перифитон	29	502	?	—	126	?	—
Всего	—	5941	—	—	1465	—	—
Бактериопланктон	30,1	1849	61	0,5	1849	61	3699
Зоопланктон							
фильтраторы	27,6	502	20	0,4	753	30	1569
хищники	14,43	130	9	0,4	190,4	13,2	403,8
Бентос							
нехищный	8,83	27,2	3,07	0,3	63,2	7,2	113,0
крупные моллюски	62,8	18,8	0,3	0,3	43,9	1,5	79,5
хищники	2,85	10,5	3,68	0,3	24,3	8,5	43,5
Рыбы							
нехищные	79,5	31,4	0,4	0,2	125,5	1,6	196,6
хищные	20,9	6,3	0,3	0,3	14,6	0,7	25,1

Примечание. *B* — биомасса ( $\text{кДж}/\text{м}^2$ ), средняя за вегетационный сезон; *P* — продукция ( $\text{кДж}/\text{м}^2$ ) за вегетационный сезон; *R* — траты на обмен ( $\text{кДж}/\text{м}^2$ ); *C* — рацион ( $\text{кДж}/\text{м}^2$ ).

водохранилищ нашей страны, значение первичной продукции в которых различалось почти в 300 раз: от 117 до 33 472  $\text{кДж}/\text{м}^2$  за вегетационный сезон. Как уже говорилось в главе 1, продукция фитопланктона закономерно возрастает по направлению от северных водоемов к южным. Это, конечно, не означает, что в северных широтах не могут встречаться продуктивные и высокопродуктивные водоемы, а в южных — малопродуктивные. Однако в целом в высоких широтах преобладают малопродуктивные, а в низких — высокопродуктивные водоемы.

Анализ биотических балансов для разных озер и водохранилищ позволил выявить некоторые общие закономерности.

Суммарная биомасса ( $\text{кДж}/\text{м}^2$ ) всех гидробионтов, включая водные растения, бактерии, зоопланктон, зообентос и рыб, в экосистемах различных озер и водохранилищ возрастает пропорционально увеличению первичной продукции ( $P_p$ ) в них за год (рис. 31):

$$B = 0,126P_p. \quad (56)$$

Из рис. 31 и уравнения (56) видно, что в исследованных водоемах разного типа и различной продуктивности суммарная биомасса всех водных организмов в среднем не превышает 13 % первичной продукции за год. Этой общей закономерности подчиняются не все озера. Так, в оз. Каракуль биомасса гидробионтов составляет не более 0,2 % первичной продукции. В этом озере ос-

новная часть первичной продукции создается высшими водными растениями и лишь 0,6 % — водорослями планктона.

В озерах биомасса зоопланктона достигает 0,92 биомассы зообентоса. В водохранилищах, наоборот, биомасса зоопланктона не превышает 0,17 биомассы зообентоса. В озерах до 96 % (в среднем 78 %) энергии, ассимилированной всеми беспозвоночными, приходится на долю зоопланктона, а в водохранилищах — не более 67 % (в среднем 44 %) [49]. Таким образом, следует ожидать, что в озерах основные потоки энергии проходят через сообщества организмов планктона, а в водохранилищах — через сообщества зообентоса. Следует отметить (табл. 22), что в озерных экосистемах отношение первичной продукции к суммарным тратам на обмен всеми гидробионтами в среднем составляет 1,37, изменяясь от 0,49 до 4,54, а в водохранилищах — 0,85, изменяясь от 0,34 до 1,47. Таким образом, в экосистемах водохранилищ траты энергии на обменные процессы всеми гидробионтами превышают количество энергии, содержащейся в первичной продукции. Это связано с тем, что в водохранилищах, в отличие от озер, в продукционных процессах большее значение имеют аллохтонные органические вещества. Кроме того, в водохранилищах доля продукции моллюсков в общей продукции нехищных животных сообществ зообентоса примерно в три раза больше, чем в озерах (табл. 23). Можно предполагать, что количество моллюсков будет больше в тех водоемах, в энергетическом балансе которых важную роль играют аллохтонные органические вещества и основные потоки энергии направлены через детритную пищевую цепь.

По мере увеличения первичной продукции в озерах и водохранилищах увеличивается и поток энергии через бактериопланктон  $A_{bac}$  ( $\text{кДж}/\text{м}^2$  за сезон), составляя в среднем почти 90 % первичной продукции в водоеме (рис. 32):

$$A_{bac} = (0,893 \pm 0,236) P_p.$$

Однако это, конечно, не означает, что почти вся первичная продукция, создаваемая в водоемах, утилизируется в них бактериопланктоном. Приведенное равенство свидетельствует о том, что

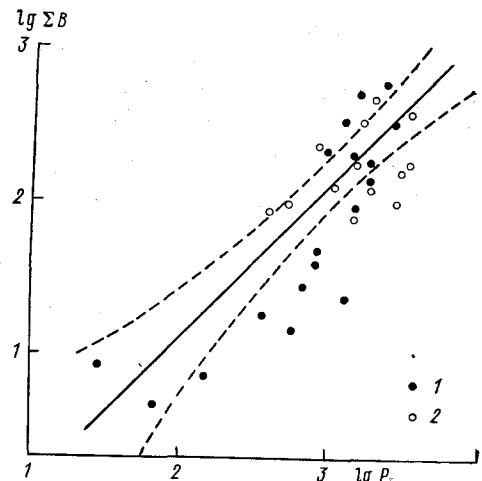


Рис. 31. Зависимость суммарной биомассы гидробионтов  $\Sigma B$  от первичной продукции  $P_p$  за сезон в озерах (1) и водохранилищах (2).

Штриховая линия — доверительный интервал ( $p=0,95$ ).

Таблица 22  
ЭЛЕМЕНТЫ БИОТИЧЕСКОГО БАЛАНСА (кДж/м<sup>2</sup> ЗА СЕЗОН) ОЗЕР И ВОДОХРАНИЛИЩ (ПО [4])

Водоем	Географическое положение	$P_1$	$B$	$R_e$	Озера		Зоопланктон		Зообентос		$A_{bac}$
					$P_f$	$P_p$	$P_f$	$P_p$	$P_f$	$P_p$	
Каракуль	Северный Казахстан	33 472	7,95	7 883	170,7	12,80	98,3	10,5	—	—	—
Нарочь	БССР	6 611	2 25	4 427	231,8	81,6	51,5	2,9	2 845	2,9	2 845
Мястро	"	7 569	720	8 096	488,3	186,6	13,8	2,9	6 766	5,9	5 757
Баторино	"	7 799	573	7 678	577,4	225,1	48,1	5,9	5 004	5,0	5 004
Нарочь	"	5 243	1477	6 142	340,2	113	66,5	13,8	8 619	13,8	8 619
Мястро	"	9 878	2882	8 950	430,9	133,9	105,4	7,1	12 816	7,1	12 816
Баторино	"	10 715	1435	13 991	928,8	239,7	56,9	10,5	3 699	10,5	3 699
Дриквяты	"	5 941	841	4 527	502,1	129,7	46,0	7,9	791	7,9	791
Кривое	Побережье Белого моря	619	29,3	946	71,1	10,9	7,9	1,7	—	—	—
Круглое	Побережье Баренцева моря	272	18,8	561	46,0	8,4	18,8	2,9	573	2,9	573
Зеленецкое	Северный Казахстан	117	33,5	188	13,0	1,7	10,0	0,4	84	0,4	84
Харбей	Коми АССР	1 109	728	1 192	13,8	1,7	13,4	1,3	1 230	1,3	1 230
Аракхлей	Читинская область	3 946	891	5 795	254,4	15,5	15,5	5,0	5 661	5,0	5 661
Красное	Ленинградская область	5 255	92	4 222	370	41,4	81,2	4,2	3 012	4,2	3 012
Шучье (1981 г.)	Бурятская АССР	3 586	1962	1 125	102,9	23,4	118,8	28,5	—	—	—
Шучье (1982 г.)	То же	3 577	1318	1 109	97,9	14,6	121,8	12,9	—	—	—
Чеденъяри	Карельская АССР	6 552	377	—	890,3	71,7	30,1	25,1	2 427	25,1	2 427
Хара-Нур	МНР	1 536	71,1	2 531	121,3	—	75,3	8,4	904	8,4	904
Ногон-Нур	"	2 686	71,1	1 510	27,2	—	75,3	33,5	1 745	33,5	1 745
Дургэн-Нур	"	2 343	54,4	3 841	301	—	16,7	2,1	—	—	—

Водоем	Географическое положение	$P_1$	$B$	$R_e$	Водохранилища		Зоопланктон		Зообентос		$A_{bac}$
					$P_f$	$P_p$	$P_f$	$P_p$	$P_f$	$P_p$	
Киевское	бассейн р. Днепра	13 594	1552	22 681	1448	47,7	713,0	29,7	7 636	29,7	7 636
Рыбинское	бассейн р. Волги	2 205	410	6 406	326	27,2	20,5	1,7	4 351	1,7	4 351
Иванниковское	То же	6 925	1406	5 368	101,3	17,6	76,1	3,3	8 657	3,3	8 657
Угличское	"	3 469	979	1 669	138,1	41,0	399,2	2,09	4 339	2,09	4 339
Рыбинское	бассейн р. Волги	1 665	360	3 054	121,8	19,3	224,7	4,02	2 071	4,02	2 071
Горьковское	То же	7 577	490	8 950	263,2	72,4	305,0	0,84	7 347	0,84	7 347
Куйбышевское	"	12 820	661	11 853	588,3	365,7	1086,6	12,13	7 167	12,13	7 167
Саратовское	То же	6 410	778	11 079	259,0	208,8	1296,6	3,77	8 924	3,77	8 924
Волгоградское	"	4 368	515	7 828	458,6	182,4	532,2	7,94	7 100	7,94	7 100
Цимлянское (1972 г.)	Бассейн р. Дон	14 518	561	14 380	374,5	120,9	971,5	12,97	14 652	12,97	14 652
Цимлянское (1973 г.)	То же	12 121	343	13 129	249,8	71,9	989,1	8,37	11 443	8,37	11 443
Пролетарское	"	7 435	1724	10 054	121,3	1,80	120,5	5,15	5 473	5,15	5 473
Веселовское	Карельская АССР	6 494	310	5 414	100,8	10,88	456,9	11,72	1 929	11,72	1 929
Волдозерское	"	1 862	—	3 176	82,0	12,6	70,3	0,50	1 653	0,50	1 653

Причина.  $P_1$  — первичная продукция,  $R_e$  — затраты на обмен всеми гидробионтами,  $P_f$  — продукция хищных животных,  $P_p$  — продукция хищных животных,  $A_{bac}$  — ассимиляция энергии бактериопланктона.

в озерах и водохранилищах бактериопланктон ассимилирует количество энергии, заключенное в органических веществах как автотронного, так и аллохтонного происхождения, которое эквивалентно 0,893  $P_p$ .

Используя уравнения зависимости продукции  $P_z$  ( $\text{кДж}/\text{м}^2$ ) и потока энергии  $R_z$  ( $\text{кДж}/\text{м}^2$ ) зоопланктона от первичной продукции в водоемах разного типа, рассчитанные М. Б. Ивановой [49], и принимая во внимание, что для изученных в работе [49] водоемов

среднее значение первичной продукции за вегетационный сезон составляло 3393  $\text{кДж}/\text{м}^2$ , легко рассчитать уравнение, отражающее зависимость потока энергии через сообщества животных планктона  $A_z$  ( $\text{кДж}/\text{м}^2$ ) от первичной продукции в водоеме:

$$P_z = 0,042 P_p^{0,887}, \quad (57)$$

$$R_z = 0,140 P_p^{0,907}, \quad (58)$$

$$A_z = P_z + R_z = 0,180 P_p^{0,9}. \quad (59)$$

Из последнего равенства следует, что отношение потока энергии через сообщества зоопланктона к первичной продукции незначительно уменьшается по мере увеличения продукции в водоемах:

$$A_z/P_p = 0,180 P_p^{-0,1}. \quad (60)$$

Таблица 23

СООТНОШЕНИЕ ПРОДУКЦИИ МОЛЛЮСКОВ ( $P_m$ ) И ПРОДУКЦИИ НЕХИЩНЫХ ЖИВОТНЫХ БЕНТОСА ( $P_f$ ) В РАЗНЫХ ОЗЕРАХ И ВОДОХРАНИЛИЩАХ

Озеро	$P_m/P_f$	Водохранилище	$P_m/P_f$
Каракуль	0,0001	Киевское	0,88
Нарочь	0,70	Рыбинское	0,72
Мястро	0,56	Иваньковское	0,28
Баторино	0,02	Угличское	0,92
Дривяты	0,66	Горьковское	0,92
Кривое	0,09	Куйбышевское	0,85
Круглое	0,35	Саратовское	0,93
Зеленецкое	0,01	Волгоградское	0,62—0,79
Харбей	0,102	Среднее	0,77
Среднее	0,28		

Продукция бентоса, рассчитанная, как и продукция зоопланктона, с учетом продукции нехищных и хищных животных, а также

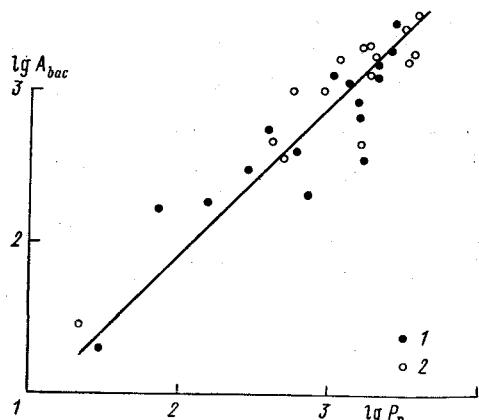
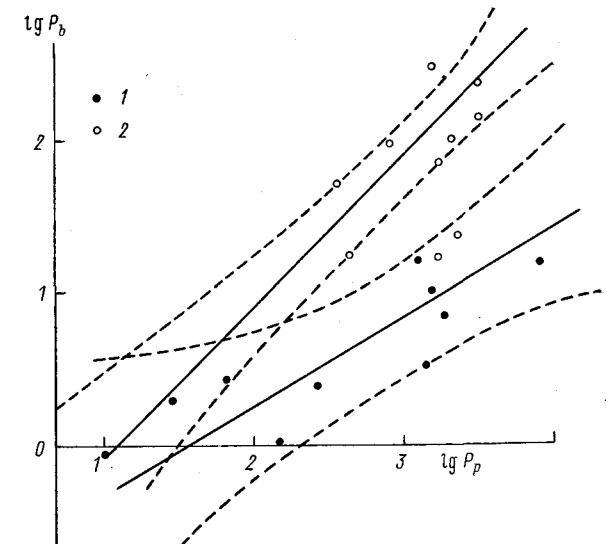


Рис. 32. Зависимость потока энергии через бактериопланктон  $A_{bac}$  за сезон от первичной продукции  $P_p$  за сезон в озерах (1) и водохранилищах (2).



тока энергии через сообщества зоопланктона к первичной продукции незначительно уменьшается по мере увеличения продукции в водоемах:

$$A_z/P_p = 0,180 P_p^{-0,1}. \quad (60)$$

Таблица 23

СООТНОШЕНИЕ ПРОДУКЦИИ МОЛЛЮСКОВ ( $P_m$ ) И ПРОДУКЦИИ НЕХИЩНЫХ ЖИВОТНЫХ БЕНТОСА ( $P_f$ ) В РАЗНЫХ ОЗЕРАХ И ВОДОХРАНИЛИЩАХ

Озеро	$P_m/P_f$	Водохранилище	$P_m/P_f$
Каракуль	0,0001	Киевское	0,88
Нарочь	0,70	Рыбинское	0,72
Мястро	0,56	Иваньковское	0,28
Баторино	0,02	Угличское	0,92
Дривяты	0,66	Горьковское	0,92
Кривое	0,09	Куйбышевское	0,85
Круглое	0,35	Саратовское	0,93
Зеленецкое	0,01	Волгоградское	0,62—0,79
Харбей	0,102	Среднее	0,77
Среднее	0,28		

$$P_b = (0,131 \pm 0,100) P_p^{(0,575 \pm 0,163)}, \quad (61)$$

а для второй группы — выражением

$$P_b = (0,080 \pm 0,090) P_p. \quad (62)$$

Эти две группы водоемов достоверно различаются по продукции бентоса (при  $p=0,95$ ), когда первичная продукция в них превышает 418  $\text{кДж}/\text{м}^2$ . Поэтому, как видно из рис. 33, например, северные малопродуктивные озера Круглое и Зеленецкое, относящиеся ко второй группе, правомерно могут быть отнесены и к водоемам первой группы.

Таким образом, продукция сообществ зообентоса в водохранилищах прямо пропорциональна их первичной продукции и составляет в среднем около 8 % ее величины. В наиболее продуктивном из озер (оз. Каракуль) продукция зообентоса не превышает 0,2 % первичной продукции, а в наименее продуктивном (оз. Зеленецком) достигает 2 %. При среднем среди исследованных озер уровне первичной продукции продукция бентоса составляет около 1 % ее величины. Уровень продуккции хищных животных в озерах примерно в 10 раз ниже, чем в водохранилищах,

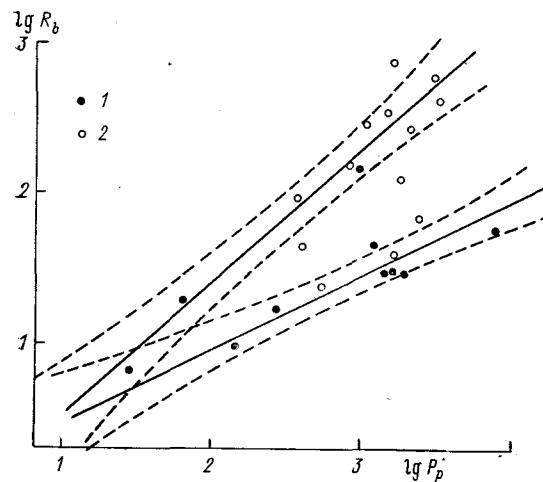


Рис. 34. Зависимость трат на обмен животными бентоса  $R_b$  за сезон от первичной продукции  $P_p$  за сезон в озерах (1) и водохранилищах (2).

при одинаковых значениях первичной продукции в этих водоемах [2]. Продукция хищных животных бентоса в озерных экосистемах составляет 10 % продукции нехищных животных.

В водохранилищах связь между продукцией хищных и нехищных животных донных сообществ прослеживается лишь в тех случаях, когда не принимается во внимание продукция моллюсков, которые, как уже говорилось, в этих водоемах играют важную роль. Среди хищных животных бентоса в озерах и водохранилищах преобладают личинки насекомых, для которых моллюски не могут рассматриваться как объекты питания. В таком случае, т. е. без учета продукции моллюсков, продукция хищников бентоса в водохранилищах не превышает 5 % продукции нехищных животных.

Количество энергии, рассеиваемой животными бентоса за вегетационный сезон в процессах обмена, связано со значениями первичной продукции ( $\text{кДж}/\text{м}^2$ ) в водоемах первой и второй группы соответственно за тот же период (рис. 34):

$$R_b = (0,995 \pm 0,598) P_p^{(0,487 \pm 0,092)}, \quad (63)$$

$$R_b = (0,460 \pm 0,320) P_p^{(0,873 \pm 0,102)}. \quad (64)$$

Среди исследованных озер в наименее продуктивном (оз. Зеленецком) траты на обменные процессы у животных бентоса составили около 9 % первичной продукции, а в наиболее продуктивном (оз. Каракуль) — около 0,5 %; в наименее продуктивном водохранилище (Рыбинском) — 17,9 %, а в наиболее продуктивном (Цимлянском) — 13,6 %. В тех водоемах, первичная продукция которых близка к средней для изученных озер и водохранилищ, траты на обменные процессы в сообществах животных бентоса не превышают 3 и 20 %.

В соответствии с уравнениями (61) — (64) с учетом среднего значения первичной продукции изученных озер и водохранилищ и после приведения показателя степени в уравнениях (61), (63) и (62), (64) к одинаковым значениям легко рассчитать соответствующие уравнения, отражающие зависимости потоков энергии в бентосных сообществах от первичной продукции в водоемах первой и второй группы соответственно:

$$A_b = 0,667 P_p^{0,575}, \quad (65)$$

$$A_b = 0,274 P_p, \quad (66)$$

Поток энергии через сообщества животных бентоса в наиболее продуктивном из водоемов первой группы составляет не более 1,0 % первичной продукции, а в наименее продуктивном — 8,8 %, в водоемах со средней продуктивностью (3833  $\text{кДж}/\text{м}^2$  за сезон) — 2,0 %. В водоемах же второй группы это значение равно примерно 27 %.

Приведенные данные свидетельствуют о том, что в малопродуктивных озерах роль животных планктона и бентоса в утилизации органических веществ, образованных в результате первичного продуцирования, более значима, чем в высокопродуктивных.

Соотношение продукции сообществ зоопланктона и зообентоса в озерах находится в прямой зависимости от отношения первичной продукции планктона к продукции макрофитов в них. По мере уменьшения доли макрофитов в первичной продукции увеличивается значение сообществ зоопланктона для зообентоса (рис. 35). В мелководных хорошо прогреваемых озерах с развитой подводной растительностью в образовании вторичной продукции важную роль играют сообщества бентоса. В глубоководных озерах, в которых макрофиты развиты слабо, приурочены лишь к узкой литоральной зоне или вовсе отсутствуют, увеличивается значение сообществ зоопланктона. В прибрежных районах таких озер в тех случаях, когда хорошо развиты заросли погруженных и полупогруженных растений, резко возрастает роль сообществ донных животных. Такие особенности развития сообществ животных планктона и бентоса в разных водоемах скорее всего связаны с различной значимостью в них детритной пищевой цепи. Озера с развитой подводной растительностью обычно богаты детритом, который может активно потребляться зообентосом и в меньшей мере доступен зоопланктону. В большинстве водохранилищ

развитие детритной пищевой цепи обусловлено поступлением аллохтонных органических веществ, что и обеспечивает хорошие условия для развития сообществ донных животных.

В этом отношении существенное значение имеют данные о скорости осаждения взвешенных органических веществ в воде разных водоемов. Так, например, в мелководном (средняя глубина около 3 м) оз. Щучьем (Бурятская АССР) в летний период доля ежесуточно осевших органических веществ составляла 88—129 % количества образованного за то же время в результате фотосинтеза

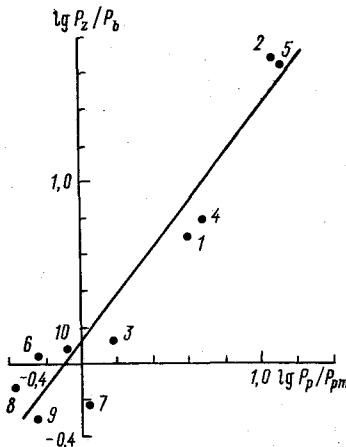


Рис. 35. Зависимость отношения продукции зоопланктона к продукции бентоса  $P_z/P_b$  от отношений первичной продукции планктона к продукции макрофитов  $P_p/P_{pm}$  в разных озерах (из [33]).  
Озера: 1 — Красное, 2 — Мястро, 3 — Харбей, 4 — Арахлей, 5 — Дривяты, 6 — Щучье, 7 — Б. Еравнное, 8 — М. Еравнное, 9 — Сосновское, 10 — Исинга.

планктона. В других озерах эта величина изменялась от 30 до 100 % и уменьшалась с глубиной (табл. 24).

Таблица 24

ДОЛЯ ОСАЖДАЮЩИХСЯ ОРГАНИЧЕСКИХ ВЕЩЕЙ (ООВ) ОТ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ПЛАНКТОНА В РАЗНЫХ ОЗЕРАХ

Озеро	Глубина, м	ООВ %	Источник
Щучье (Бурятская АССР)	7,0	88—129	[93]
Лох-Еве (Шотландия)	15—25	33	[124]
Лоуренс (США)	12,5	50	[131]
Миколайское (Польша)	25	100	[116]

В морских экосистемах доля первичной продукции, достигающей разных глубин, зависит также от продуктивности воды и глубины и изменяется в мало- и среднепродуктивных водах от 0,8 до 12 %, а в высокопродуктивных может достигать 53—60 % (табл. 25). При этом доля органических веществ, отлагающихся в донных осадках, и скорость седиментации взвешенных органических ве-

Таблица 25

ДОЛЯ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ (%), ДОСТИГАЮЩЕЙ РАЗНЫХ ГЛУБИН В МОРСКИХ ЭКОСИСТЕМАХ (ИЗ [129])

Зона	Глубина, м	Доля первичной продукции, %
Воды низкой и средней продуктивности		
Экваториальная Атлантика	5000	0,8
Саргассово море	200	1,0
Циркуляционные течения Тихого океана	5600	1,5
	1050	9,0
	3500	2,1
Залив Аляска	до 3132	4—6
Северо-западная Атлантика	1500	3—4
Побережье Калифорнии	1300	12
Панамский залив	1700	2
	3791	2
Воды средней и высокой продуктивности		
Зона перуанского апвеллинга	50	10
Калифорнийское течение	300	53
при наличии апвеллинга	700	34
без апвеллинга	—	59
Нью-Йоркская бухта	2—65	30—60
Прибрежные и неритические воды		

ществ выше в более продуктивных водах (табл. 26). Вероятно, различиями в осаждении органических веществ можно объяснить то, что в экосистемах субполярных водоемов значения потока энергии через бентос выше, чем через планктон, а в тропических

Таблица 26

СКОРОСТЬ СЕДИМЕНТАЦИИ ОРГАНИЧЕСКИХ ВЕЩЕЙ В МОРСКИЕ ОТЛОЖЕНИЯ (ИЗ [129])

Район	Доля первичной продукции в отложениях, %	Скорость седиментации, мм/год
Океанические воды		
Абиссальная равнина (среднее)	0,03—0,4	0,001
Центральная часть Тихого океана	0,01	0,002—0,006
Северо-западная Африка, Орегон, Аргентина	0,1—2,0	0,02—0,7
Зона перуанского апвеллинга, Балтика	11—18	1,4
Соленые марши		
Кейп-Код (США)	5,3	1,0
Лонг-Айленд (США)	37	2,0—6,3

и субтропических водоемах — наоборот, причем среднее положение занимают воды умеренных широт [121].

С помощью уравнений (56), (59), (60), (65), (66) нетрудно определить, что суммарное количество энергии, ассимилируемое гетеротрофными организмами в малопродуктивных озерах, в среднем достигает 119 % первичной продукции, в озерах средней продуктивности — 102 %, в высокопродуктивных — около 100 (98,8) %, в водохранилищах — 138 %. Приведенные цифры говорят о том, что пищевые потребности гетеротрофов в малопродуктивных озерах и водохранилищах не могут быть обеспечены только за счет первичной продукции без использования аллохтонных органических веществ.

Количество пищевого материала, потребляемого гетеротрофами в морских экосистемах, составляет достаточно большую долю первичной продукции и зависит от характера водоема и типа растений, в результате фотосинтетической активности которых создается первичное органическое вещество (табл. 27). Кроме того, как видно из табл. 27, морские гетеротрофные организмы по сравнению с наземными более эффективно используют органические вещества, образованные в результате первичного продуцирования.

Таким образом, с учетом рассмотренных соотношений потоков энергии и первичной продукции в озерах и водохранилищах, морских и наземных экосистемах можно сделать вывод о том, что наиболее эффективно утилизируются органические вещества, производимые в процессе фотосинтеза зеленых растений, в экосистемах пресноводных водоемов.

Количество пищи, необходимое хищникам зоопланктона, т. е. их рацион  $C_c$  ( $\text{кДж}/\text{м}^2$ ), в течение вегетационного сезона в среднем в разных водоемах достигает около половины продукции нехищных животных планктона (рис. 36):

$$C_c = (0,491 \pm 0,107) P_f. \quad (67)$$

В сообществах донных животных рацион хищных животных также составляет некоторую долю продукции нехищных животных в озерах и водохранилищах соответственно (рис. 37):

$$C_c = (0,452 \pm 0,210) P_f, \quad (68)$$

$$C_c = (0,152 \pm 0,029) P_f. \quad (69)$$

В ихтиоценозах также различают хищных и нехищных рыб. Однако по сравнению с зоопланкtonом и зообентосом рыбы представляют собой следующий трофический уровень, выступая как хищники. Вместе с тем, в данной монографии для удобства изложения продукция нехищных рыб и рацион хищных рыб обозначаются так же, как и для сообществ зоопланктона и бентоса. Следует отметить, что надежных данных о продукции и рационах как составляющих балансового равенства для ихтиоценозов получено еще недостаточно. В первом приближении установлена

Таблица 27

ДОЛЯ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ, ПОТРЕБЛЯЕМОЙ НЕХИЩНЫМИ ГЕТЕРОТРОФАМИ В МОРСКИХ И НАЗЕМНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ (ИЗ [129])

Экосистема	Доля первичной продукции, %	Число трофических уровней
Наземные экосистемы		
Опадающие леса		
Теннесси, США	2,6	3
Онтарио, Канада	1,5—2,5	3
Старые поля		
Южная Каролина, США (1—7 лет)	12	3
Мичиган, США (20 лет)	1,1	3
Теннесси, США	12,5	3
Африканские пастбища		
Серенгети, Танзания	14,5—38,2	3
Американские пастбища		
Вересковые и влажные луга	0,1—19	3
Великобритания, Польша	9,0—30	3
Пастбищные земли		
Колорадо, Великобритания	5,6—26,7	3
Морские экосистемы (прибрежная зона)		
Сосудистые растения, морские травы		
Северное море	4,0	3
Соленые марши		
Северная Каролина, США	58,0	—
Джорджия, США	4,6	3—4
Мангровые болота (только листья и почки)		
Флорида, США	9—27	—
Фитопланктон		
Лонг-Айленд, США	73	4
залив Наррагансетт, США	До 30	4
Кочин-Баквотер, Индия	10—40	—
прибрежная зона Калифорнии	7—52	—
перуанский апвеллинг	92,54—61	—
Морские экосистемы (открытый океан)		
Фитопланктон		
Банка Джорджа	50—54	4
Северное море	75—80	4—6
Саргассово море	100	5
Восточная часть тропической зоны Тихого океана	39—140	5

вполне определенная связь между рационами хищных рыб ( $\text{кДж}/\text{м}^2$  за сезон) и продукцией нехищных рыб в ихтиоценозах некоторых водоемов (рис. 38), которая может быть аппроксимирована уравнением

$$C_c = (0,581 \pm 0,116) P_f. \quad (70)$$

Обращают на себя внимание довольно большие значения относительных ошибок в уравнениях (67)–(70), которые чаще всего

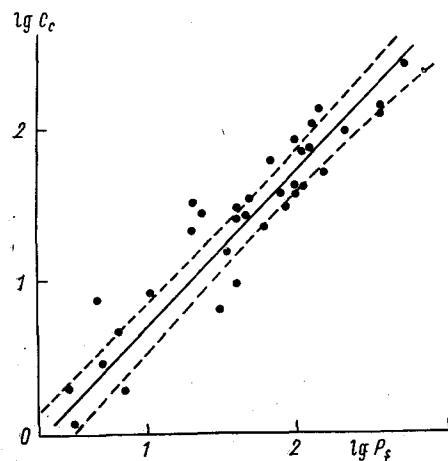


Рис. 36. Зависимость рациона хищников  $C_c$  за сезон от продукции нехищных животных  $P_f$  за сезон в сообществах зоопланктона в разных водоемах (из [3]).

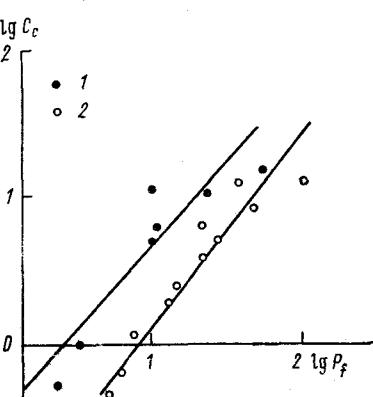


Рис. 37. Зависимость рациона хищников  $C_c$  за сезон от продукции донных животных  $P_f$  за сезон в сообществах донных животных в озерах (1) и водохранилищах (2) (из [3]).

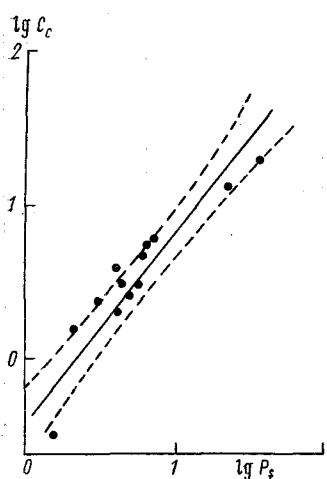


Рис. 38. Зависимость рациона хищных рыб  $C_c$  за сезон от продукции нехищных рыб  $P_f$  за сезон в ихтиоценозах разных водоемов (из [3]).

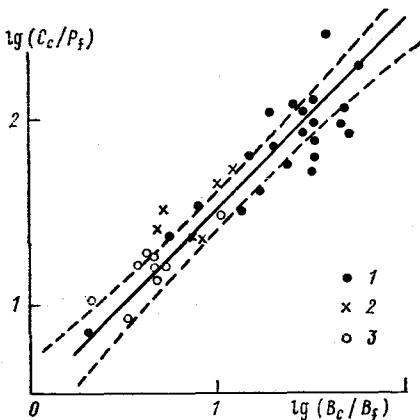


Рис. 39. Соотношение между  $C_c/P_f$  и  $B_c/B_f$  в сообществах зоопланктона в разных водоемах (1), а также зообентоса в озерах (2) и водохранилищах (3) (из [3]).

составляют около 20 %, а в уравнении (68) достигают почти 50 %. Это обусловлено разными причинами и, в первую очередь, недостаточной изученностью спектров питания гидробионтов в различных водоемах. Известно, что многие животные, считающиеся

облигатными хищниками, при недостатке животной пищи могут легко переходить на другие источники питания. Это характерно как для планктонных и донных животных, так и для рыб. Отметим, что в озерах, богатых и бедных бентосом, окунь переходит на хищное питание в разном возрасте. В озерах европейской части СССР, в которых биомасса животных бентоса составляет 3,3–15 г/м<sup>2</sup>, окунь-эврифаги переходят на хищное питание в 4–5-летнем возрасте. Хищное питание также характерно и для окуней в тех водоемах, в которых биомасса бентоса менее 2,5–3,3 г/м<sup>2</sup> [63]. В озерах, бедных бентосом, они становятся хищниками уже в возрасте 1+, во многих случаях активно потребляя собственную молодь.

Из уравнений (67)–(70) можно сделать ряд важных выводов. В сообществах планктонных, донных животных и рыб пищевые потребности хищников пропорциональны продукции нехищных животных. В озерах и водохранилищах пищевые потребности хищников планктона, бентоса и рыб за вегетационный сезон в среднем не превышают 53 % продукции нехищных животных за то же время и, как правило, составляют 37–74 %. Только в сообществах донных животных водохранилищ в среднем рацион хищников не превышает 15 % продукции нехищных животных.

В некоторых водоемах в сообществах зоопланктона, зообентоса, а иногда и рыб пищевые потребности хищников превышают продукционные способности их потенциальных жертв ( $C_c/P_f > 1$ ). При таком положении для удовлетворения своих пищевых потребностей, кроме продукции жертв, хищники должны потреблять и их биомассу или переходить на другой вид пищи. При этом следовало бы ожидать уменьшения биомассы животных в сообществах. Однако ни один исследователь еще не установил такой тенденции для сообществ гидробионтов.

Отношение рациона хищников к продукции их жертв ( $C_c/P_f$ ) тесно связано с соотношением биомасс этих животных ( $B_c/B_f$ ) (рис. 39):

$$C_c/P_f = (3,35 \pm 0,78)(B_c/B_f). \quad (71)$$

Из равенства (71) видно, что в сообществах планктонных и бентосных животных значение отношения  $C_c/P_f$  превышает значение соотношения биомасс хищных и нехищных животных примерно в 3,4 раза. Это дает возможность, минуя промежуточные расчеты и специальные исследования, по данным о биомассе хищных и нехищных животных в сообществах получить представление о степени использования хищниками кормовой базы.

Из уравнения (71) следует, что

$$C_c = 3,35 B_c (P_f/B_f). \quad (72)$$

Согласно уравнению (72), рацион хищников пропорционален их биомассе и значению  $P/B$ -коэффициента нехищных животных. Пищевые потребности хищников, возрастающие пропорционально увеличению их биомассы, могут быть удовлетворены при потреб-

лении ими жертв, для которых характерны высокие  $P/B$ -коэффициенты (это либо мелкие животные, либо животные с высокой скоростью роста). Следовательно, хищникам выгодно потреблять именно таких животных, численность популяций которых благодаря особенностям роста и размножения поддерживается на необходимом уровне.

Некицких рыб естественно рассматривать по отношению к зоопланктона и зообентосу как хищников. Принятое разделение рыб на планктон- и бентофагов в определенной степени условно. На ранних стадиях развития все рыбы потребляют в основном зоопланктона или мелкий зообентос. Известно, что рыбы, относимые к планктон- или бентофагам, и на более поздних стадиях развития потребляют в определенных соотношениях смешанную пищу. Поэтому при сопоставлении пищевых потребностей рыб с возможной для них кормовой базой в конкретных водоемах необходимо учитывать всю продукцию сообществ зоопланктона и зообентоса. В тех водоемах, в составе бентоса которых большое значение имеют крупные моллюски, при определении продукции некицких животных, следует учитывать третью часть их продукции. Рыбы-бентофаги, питающиеся моллюсками, способны утилизировать около 30 % продукции крупных моллюсков, используя в пищу этих животных на ранних стадиях их развития [1].

Суммарный за вегетационный сезон рацион рыб в среднем в озерах достигает 76 %, а в водохранилищах — 46 % суммарной продукции сообществ зоопланктона и зообентоса за то же время (табл. 28). Таким образом, в течение вегетационного сезона рыбы способны утилизировать не более 76 % продукции, создаваемой в сообществах животных планктона и бентоса. Близкие значения были получены, например, для оз. Белого, в котором рыбы-планктонфаги за вегетационный сезон использовали почти 65 % продукции кормового зоопланктона [79], в Цимлянском водохранилище рыбы утилизировали в разные годы 46—59 % суммарной продукции зоопланктона и зообентоса [64], в озерах Якутии рыбы использовали около 60 % продукции зоопланктона [85] и т. д.

Неверно представлять, а тем более применять в расчетах, что вся продукция сообществ животных может быть использована непосредственно внутри этих сообществ, так же как невозможно полное использование рыбами продукции, создаваемой зоопланктоном и зообентосом. Если мы примем предположение о полном использовании, например рыбами, продукции кормовых организмов, то автоматически не учтем элиминацию продукции биомассы этих сообществ за счет естественной смертности, вылета имаго насекомых, активности паразитов или питания околоводных животных (амфибий, птиц, млекопитающих). Тем самым мы неоправданно упростим трофические связи, реально сложившиеся в экосистемах.

Приведенные соотношения между пищевыми потребностями хищников и продукционными возможностями объектов их питания необходимо принимать во внимание при ориентировочных оценках

Таблица 28

СУММАРНАЯ ПРОДУКЦИЯ (кДж/м<sup>2</sup> ЗА СЕЗОН) СООБЩЕСТВ ЗООПЛАНКТОНА ( $P_z$ ), ЗООБЕНТОСА ( $P_b$ ) И РАЦИОН РЫБ ( $C_F$ ) В РАЗЛИЧНЫХ ВОДОЕМАХ

Водоем	$P_z$	$P_b$	$P_z + P_b$	$P'_b$	$P'_z + P'_b$	$C_F$	$\frac{C_F}{P_z + P_b}$	$C_F$	$\frac{C_F}{P_z + P_b}$
Озера									
Каракуль	143,5	65,3	208,8	—	—	109,6	0,53	—	
Нарочь	58,6	42,3	100,9	—	—	60,7	0,60	—	
Мястро	92,5	4,6	97,1	—	—	87,5	0,90	—	
Баторино	100,0	29,3	129,3	—	—	120,5	0,93	—	
Дривяты	228,0	13,0	241,0	0,42	228,4	196,6	0,82	0,86	
Водохранилища									
Иваньковское	106,3	71,6	177,9	57,7	164,0	107,1	0,60	0,65	
Угличское	65,7	396,2	461,9	152,00	217,7	80,3	0,174	0,37	
Рыбинское	111,7	208,4	320,1	110,50	222,2	66,1	0,21	0,30	
Горьковское	272,0	303,8	575,8	114,98	387,0	48,1	0,08	0,12	
Куйбышевское	254,4	1480,0	1734,4	432,2	686,6	94,1	0,05	0,14	
Саратовское	111,3	1284,5	1398,8	482,0	593,3	94,1	0,07	0,16	
Волгоградское	399,2	507,1	906,3	290,8	690,0	169,5	0,19	0,25	
Волжерозерское	30,5	24,3	54,8	—	—	45,2	0,83	—	
Пролетарское	104,2	74,5	178,7	—	—	36,8	0,21	—	
Веселовское	420,1	19,2	439,3	—	—	83,7	0,17	—	

Примечание.  $P'_b$  — суммарная продукция сообществ зообентоса с учетом  $1/3$  продукции крупных моллюсков.

продуктивности, в том числе и рыбопродуктивности водоемов. Недооценка, равно как и переоценка, прессы хищников на сообщества водных животных может привести к ошибочным представлениям относительно степени использования или недоиспользования кормовой базы рыбами в различных водоемах.

Во многих исследованиях, особенно выполненных учреждениями рыбохозяйственного профиля, оценка кормовой базы для рыб в конкретных водоемах часто основывается лишь на результатах определения биомасс кормовых объектов. При этом не изучаются их продукционные возможности и не принимаются во внимание трофические связи в сообществах животных. В то же время такие результаты служат для обоснования рекомендаций по рыбопромышленному использованию водоемов с целью увеличения их рыбопродуктивности, вылова ценных видов рыб, акклиматизации определенных видов для более эффективного использования якобы недоиспользуемой рыбами кормовой базы. Во многих случаях проводимые — нередко дорогостоящие — мероприятия,

основанные на необоснованных прогнозах, не дают ожидаемого результата, а иногда и приводят к отрицательным последствиям. Таким образом, очевидно, что без оценки производственных возможностей популяций животных и их сообществ невозможно дать обоснование и рекомендации для проведения конкретных хозяйственных мероприятий.

Вторая трудность, с которой встречаются при оценке использования рыбами кормовой базы в водоемах, заключается в следующем. Согласно применяемым методам, пищевые потребности рыб оцениваются за год, поскольку именно за это время обычно рассчитываются их приросты. Продукционные возможности кормовых организмов определяются чаще всего за вегетационный сезон как сумма их продукции за более короткие периоды времени (декаду, месяц). При этом, однако, не производится оценка точности определений рационов рыб и продукции их кормовых объектов. Сравнение обычно проводится с использованием средних за рассматриваемые периоды значений рационов рыб и продукции кормовых объектов. В результате часто приходят к выводам о несоответствии пищевых потребностей рыб их кормовой базе в водоеме и необходимости проведения соответствующих акклиматизационных мероприятий, направленных на устранение такого несоответствия. А. А. Умнов [90, 91] на примере оз. Щучьего путем последовательного применения математических методов показал, что без определения точности каждой из рассматриваемых величин невозможно оценивать соответствие или несоответствие кормовой базы пищевым потребностям рыб.

При оценке пищевых потребностей рыб в этом озере были приняты 50 %-ные диапазоны ошибок определения средней массы, средних приростов, удельной смертности и численности всех возрастных групп рыб. Такой диапазон ошибок был выбран из тех соображений, что в этом случае отношение крайних величин составляет около 2—3, что характерно для изменчивости, например, массы или прироста рыб в пределах отдельных возрастных групп. Продукция сообществ кормовых объектов в озере оценивалась с ошибками экспериментально определенных значений 30 %, что соответствовало экспертным оценкам точности определения исходных величин, использованных в расчетах. Сделанные предположения относительно ошибок определения исходных величин во многом условны и требуют дальнейших специальных исследований. Вместе с тем следует отметить, что с учетом этих ошибок в течение двух лет наблюдений оценки пищевых потребностей рыб и оценки производственных возможностей кормовой базы озера не противоречили друг другу и вопроса о их несоответствии не возникло. В то же время было убедительно показано, что при недочете погрешностей или их игнорировании полученные результаты носили случайный характер. Так, без учета погрешностей пищевые потребности рыб в расчете на всю площадь водоема в 1981 г. были равны  $753 \cdot 10^6$  кДж/год, а производственные возможности кормовой базы не превышали  $649 \cdot 10^6$  кДж/год; а в 1982 г. эти зна-

чения составляли  $669 \cdot 10^6$  и  $774 \cdot 10^6$  кДж/год соответственно. Таким образом, в одном и том же озере в первом случае рыбам не хватало корма, а во втором — его было в избытке. Вместе с тем сколько-нибудь существенных изменений скорости роста рыб в эти годы отмечено не было. Таким образом, не следует делать заключения о несоответствии кормовой базы пищевым потребностям рыб. Приведенный пример показывает, насколько следует быть осторожными в выводах, основанных на подобных данных.

Следует отметить, что о рыбопродукции в водоемах чаще всего судят по вылову рыб. Однако в действительности вылов рыб составляет лишь некоторую долю их продукции. В первом приближении принимают, что в морских и пресных водах, за исключением прудов, вылов ( $Y_f$ ) не превышает примерно 30 % продукции рыб ( $P_f$ ):  $Y_f = \frac{1}{3} P_f$ . Определение рыбопродукции связано со значительными методическими трудностями, причем основная из них — отсутствие надежных методов определения абсолютных запасов рыб, в то время как вылов их относительно легко поддается учету и в промысловых водоемах регистрируется. Как правило, вылов сопоставляют с первичной продукцией планктона, поскольку в большинстве крупных промысловых водоемов она играет более важную роль, чем продукция макрофитов, микрофитобентоса и водорослей перифитона. В богатых макрофитами водоемах, в которых их значение в образовании первичной продукции достаточно велико, эффективность утилизации макрофитов гидробионтами намного меньше, чем водорослями планктона, так как только небольшая часть продукции макрофитов поступает в пасть биоценозу трофическую цепь. Исключение составляют некоторые тропические водоемы с хорошо развитой водной растительностью, которая активно потребляется рыбами-фитофагами.

Количественная связь между выловом рыб и рыбопродуктивностью озер, водохранилищ и морей была впервые установлена В. В. Бульоном и Г. Г. Винбергом [15] путем обобщения данных по 22 озерам, 14 водохранилищам и 6 морям. В результате было получено уравнение, отражающее эту зависимость:

$$Y_f = (1,8 \pm 0,9) \cdot 10^{-3} P_p. \quad (73)$$

По имевшимся на то время данным, рыбопродуктивность (в процентах от первичной продукции) водоемов, оцениваемая в виде вылова рыб, имела следующие характерные значения: Мировой океан — 0,01—0,02, озера, водохранилища, внутренние моря — 0,1—0,3, пруды — 0,5—2.

Позднее В. В. Бульон [14] обобщил материалы по 43 озерам, 20 водохранилищам, 8 морям и 19 прудам. Он показал, что относительный вылов в озерах не превышает 0,02—0,4 % первичной продукции и, так же как первичная продукция, находится в обратной зависимости от широты. В водохранилищах вылов составляет от 0,02 до 0,5 % первичной продукции, которая, как и вылов, максимальна в тропических водоемах Индии и минимальна —

в верхневолжских водохранилищах. В морских и океанических водах вылов рыб, так же как в озерах и водохранилищах, изменяется от 0,02 до 0,4 % и по абсолютной величине оказывается максимальным в Азовском море, а минимальным — в Белом море и Мировом океане. В. В. Бульону не удалось обнаружить больших различий в абсолютных значениях первичной продукции и вылова

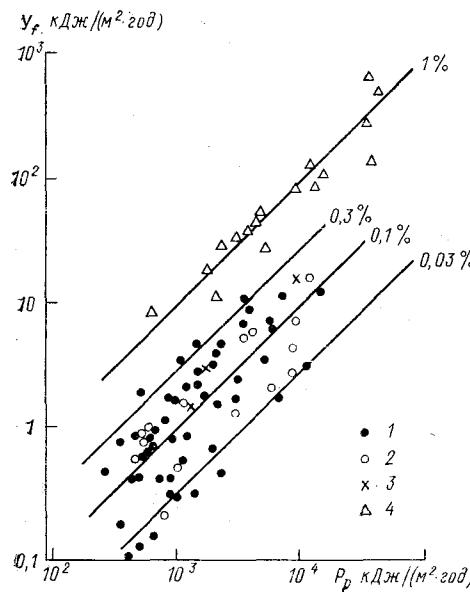


Рис. 40. Соотношение между первичной продукцией  $P_p$  и выловом рыб  $Y_f$  в озерах (1), водохранилищах (2), морях (3) и прудах (4) (из [14]).

ются очень высокие значения первичной продукции, достигающие 125 520 кДж/(м<sup>2</sup>·год).

В тропических водах возрастает роль растительноядных рыб, которые теоретически должны эффективнее использовать первичную продукцию. Однако и в тропических рыбоводных прудах вылов рыбы в среднем составляет не более 1 % первичной продукции. Можно предположить, что в этих высокопродуктивных прудах, характеризующихся узким трофогенным слоем, большая часть первичной продукции минерализуется за счет дыхания гетеротрофных организмов и лишь незначительная ее часть достается рыбам-фитофагам.

Вылов в рыбоводных прудах можно определить с большей точностью, чем в других водоемах. В результате облова прудов из них изымается почти вся продукция рыб. Поэтому для прудов, в отличие от озер и водохранилищ, можно в первом приближении принять, что  $Y_f \approx P_F$ . Как уже говорилось, в озерах и водохранилищах  $Y_f \approx 0,33 P_F$ . Приведенные соотношения позволяют рас-

считать, что в озерах, водохранилищах и внутренних морях продукция рыб составляет в среднем 0,06—1,2 % первичной продукции, а в рыбоводных прудах — около 3 %.

Увеличение рыбопродуктивности природных водоемов возможно путем повышения первичной продукции при сохранении естественных трофических цепей и ее рационального перераспределения, оптимизации вылова рыб за счет отлова конкретных размерных групп, а также акклиматизации беспозвоночных для изменения кормовых условий в водоеме или рыб с целью оптимального использования кормовой базы водоема.

Следует отметить, что все указанные пути повышения рыбопродуктивности водоемов используются в практической деятельности. Однако желаемого результата достигают редко. Это, возможно, обусловлено, в частности, тем, что во всех указанных случаях не принимается во внимание обязательное изменение структуры сообществ и экосистем в целом, которое влечет за собой изменения их функционирования. При этом изменения структуры и функционирования экосистем происходят в результате приложения определенных усилий и затрат, энергетических и материальных. Поэтому для получения желаемого практически значимого результата необходимо уметь выражать количественно эти усилия и затраты и оценивать их экономическую эффективность. Отсутствие исследований в этом направлении затрудняет и иногда даже делает невозможным выдачу рыбохозяйственным организациям надежных научно обоснованных и экономически выгодных рекомендаций по увеличению рыбопродуктивности естественных водоемов.

Используя приведенные значения отношения продукции рыб к первичной продукции в разных водоемах, попытаемся в первом приближении оценить относительные значения потоков энергии в ихтиоценозах. Для этого воспользуемся коэффициентом  $K_2$  и, как и другие исследователи, для ихтиоценозов примем его в среднем равным 0,2. Поскольку  $K_2 = P/(P+R)$ , нетрудно рассчитать, что в тех случаях, когда, например, в озерах, водохранилищах и внутренних морях продукция рыб составляет 0,06 % первичной продукции, затраты на обмен рыб ихтиоценоза не превышают 0,24 % первичной продукции. Аналогичным образом, когда продукция рыб составляет 1,2 % первичной продукции, затраты на обмен у рыб составляют 4,8 % первичной продукции. В ихтиоценозах рыбоводных прудов затраты на обмен у рыб равны примерно 12 % первичной продукции. Приведенные значения следует рассматривать лишь как ориентировочные, т. е. как показатель определенных тенденций. Исходя из них можно рассчитать, что потоки энергии в ихтиоценозах в озерах и водохранилищах составляют примерно 0,3—6 % первичной продукции, а в прудах — 15 %.

Рост продукции рыб и потока энергии в ихтиоценозах рыбоводных прудов обеспечивается проведением различных мероприятий, направленных, с одной стороны, на увеличение их продуктивности, а с другой — на сокращение трофических цепей в экосистемах этих водоемов. При этом уменьшаются потери энергии на обмен-

ные процессы у гидробионтов. Иными словами, увеличение продукции рыб и их вылова в рыбоводных прудах обеспечивается изменениями структуры и функции природных экосистем. Такое состояние может поддерживаться только за счет постоянного притока внешней энергии, в том числе и в результате хозяйственных мероприятий.

Потоки энергии в сообществах водных организмов пропорциональны их биомассе. Так, поток энергии за вегетационный сезон ( $\text{кДж}/\text{м}^2$ ) в сообществах бактериопланктона озер и водохрани-

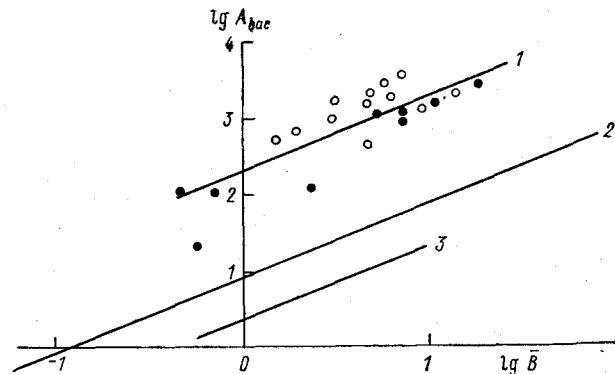


Рис. 41. Зависимость потока энергии в сообществах бактериопланктона  $A_{bac}$  (1), потока энергии в сообществах зоопланктона (2) и бентоса (3) от средней за сезон биомассы в этих сообществах  $B$ .

лищ превышает среднюю за то же время биомассу бактерий примерно в 214 раз (рис. 41):

$$A_{bac} = 213,8 \bar{B}, \quad (74)$$

а в сообществах зоопланктона и зообентоса — в 8,4 и 2,3 раза соответственно [3]:

$$A_z = 8,36 \bar{B}, \quad (75)$$

$$A_b = 2,297 \bar{B}. \quad (76)$$

Отношение  $A/\bar{B}$  для сообществ животных, представляющее собой, так же как и для их популяций [1], удельный поток энергии, оказывается большим в сообществах более мелких организмов, характеризующихся высокими значениями удельной продукции и  $P/\bar{B}$ -коэффициентов.

Рассмотрение  $P/\bar{B}$ -коэффициентов для бактериопланктона в исследованных озерах и водохранилищах показало, что за вегетационный сезон в разных водоемах их значения варьируют в довольно широком диапазоне — от 22 до 132. Однако наиболее часто отмечались значения, равные примерно 50 или 100, а среднее

составляло 74. Из уравнения зависимости продукции зоопланктона от его биомассы, рассчитанного М. Б. Ивановой [49], приняв с достаточным основанием показатель степени равным единице, легко определить, что среднее значение  $P/\bar{B}$ -коэффициента для разных водоемов за вегетационный сезон в сообществах зоопланктона равно примерно 14,2, а для сообществ зообентоса в среднем превышает 2,2 [2]. Приняв в водоемах умеренной зоны продолжительность вегетационного сезона равной 150 сут, нетрудно рассчитать, что средняя удельная продукция в разных озерах для бактериопланктона составляет 0,493 сут $^{-1}$ , зоопланктона — 0,095 сут $^{-1}$ , зообентоса — 0,015 сут $^{-1}$ . Рассчитанная средняя удельная продукция для бактериопланктона близка к характерной для мезотрофных озер, так как в водоемах разной продуктивности отмечены следующие значения удельной продукции бактериопланктона (сут $^{-1}$ ) [60]:

Олиготрофные . . . . .	0,2—0,3
Мезотрофные . . . . .	0,4—0,6
Эвтрофные . . . . .	0,7—0,9

Таким образом, для сообществ гидробионтов, состоящих из более мелких организмов, характерны более высокие значения удельной продукции (сут $^{-1}$ ) и потоков энергии:

Сообщество	$A_b/\bar{B}$	$C_b$
Бактериопланктон	1,425	0,493
Зоопланктон	0,070	0,095
Зообентос	0,019	0,015

В результате исследований биотических балансов экосистем водоемов разного типа и географического положения были выявлены некоторые общие закономерности, часть которых была выражена в виде количественных зависимостей, представленных соответствующими уравнениями. Для большинства этих зависимостей характерен довольно большой разброс эмпирических данных — достаточно широкий доверительный интервал. Среди возможных причин отклонений исходных данных от средних значений главная — точность измерений. Специально проведенные исследования точности определения исходных данных [77] показали, что, например, среднее за вегетационный сезон содержание хлорофилла *a* в фитопланктоне Рыбинского водохранилища может быть определено с точностью около 10 %, а за отдельные периоды — с точностью от 10 до 60 %. Точность определения биомассы бентоса составляет 15—20 %. Погрешности оценок абсолютной численности рыб вследствие больших различий их плотности в разных биотопах одного водоема обычно составляют 250—300 %, оценок рационов рыб, рассчитанных исходя из численности, — более 100 %, оценок рыбопродукции после обработки озер ихтиоци-

дами — около 10—25 %. Погрешность расчетов рационов рыб исходя из индексов потребления достигает 50 %. Рационы отдельных особей могут быть рассчитаны с наименьшими ошибками по балансовому равенству с использованием коэффициентов  $K_1$  и  $K_2$ . В этом случае погрешность оценки рационов не превышает 15—50 %.

Приведенные значения показывают, что погрешности исходных данных могут быть значительными и зависят как от предмета исследования, так и от использованных методов.

Отклонение эмпирических данных от ожидаемых средних значений может быть обусловлено также наличием каких-либо факторов, не учтенных при конкретных исследованиях. При изучении количественной связи продукции и трат на обмен в сообществах зоопланктона в бассейне р. Вилюй было показано, что разброс данных обусловлен структурными различиями сообществ отдельных участков рек, которые были оценены индексом разнообразия Шеннона [62]. Соотношение биомасс личинок хирономид и моллюсков, отражающее структурные различия сообществ макробентоса, в значительной степени определяет удельную продукцию макробентоса в озерах разной продуктивности и различного географического положения.

Вполне очевидна необходимость получения оценок погрешностей измерений и проведения количественного анализа различных факторов, влияющих на исследуемые функциональные взаимосвязи, среди которых важную роль играют структурные характеристики сообществ водных организмов. Так, наибольшую научную значимость имеют исследования причин индивидуальных отклонений эмпирических данных от средних значений функциональных зависимостей.

При последовательном применении балансового подхода в ходе изучения биологической продуктивности водных экосистем были проведены количественные исследования взаимосвязи отдельных составляющих биотического баланса этих систем. В результате удалось выявить ряд общих закономерностей, представленных в виде уравнений регрессий, которые могут широко применяться в различных разделах гидробиологии, в частности для прогнозирования основных направлений развития экосистем и их составляющих. Так, по ранее приведенным уравнениям конкретных зависимостей можно в первом приближении оценить возможные изменения продукции и потоков энергии в сообществах планктона, бентоса и рыб при эвтрофировании водоемов, которые будут находиться в пределах доверительного интервала при принятой степени вероятности. Вне всякого сомнения, такие оценки крайне необходимы и дают возможность определить направление общих процессов в экосистемах. Однако не следует надеяться на то, что с помощью приведенных выше уравнений можно рассчитать или оценить изменения состояния экосистемы конкретного водоема. Такого рода задача может быть точно решена лишь в результате изучения именно данной конкретной экосистемы.

## ЭВТРОФИРОВАНИЕ И ЗАГРЯЗНЕНИЕ ВОДОЕМОВ

Особое внимание всех гидробиологов привлекают водоемы, находящиеся под сильным антропогенным влиянием. Антропогенное воздействие на водоем может привести к его эвтрофированию или загрязнению.<sup>1</sup> Необходимость различать эти процессы была специально подчеркнута Г. Г. Винбергом [28].

При эвтрофировании водоемов происходит резкое увеличение биомассы фитопланктона и первичной продукции, отмечается масштабное развитие сине-зеленых водорослей, что приводит к цветению воды. В результате прозрачность воды уменьшается, происходит накопление в гиполимнионе органических веществ, на окисление которых расходуется кислород, что при возникновении стагнации может привести к дефициту кислорода или даже полностью анаэробным условиям. Изменение газового и светового режимов неизбежно сопровождается структурными изменениями и состава сообществ гидробионтов.

Рассматривая в общей форме последствия поступления в водоем органических веществ, Г. Г. Винберг [28] различает три возможных случая.

В первом случае, когда в водоем поступают органические вещества и биогенные элементы с нормальным соотношением С:N:P, они подвергаются полной минерализации, продукты которой служат для фотосинтеза эквивалентного количества органических веществ при одинаковом количестве поглощенного и выделенного кислорода. Стационарное состояние системы может сохраняться лишь при условии удаления из нее конечной продукции, количество которой эквивалентно количеству поступающих органических веществ и биогенов. Это может осуществляться путем захоронения в иловых отложениях, вылета насекомых, имеющих водных личинок, биостока, вылова рыб и т. п. Если поступление органических веществ не компенсируется удалением конечной продукции, происходит эвтрофирование водоема.

Во втором случае в водоем поступает избыточное количество биогенных веществ. В результате их минерализации и фотосинтеза образуется эквивалентное количество органических веществ и остается избыток биогенов, который послужит для новообразования органических веществ и поступления в воду эквивалентного количества кислорода. В водоеме образуется больше органических веществ, чем поступает извне. Наблюдается преобладание продукции над деструкцией, положительный биотический баланс органических веществ и более высокая по сравнению с первым случаем скорость эвтрофирования водоема.

<sup>1</sup> В данной работе рассматриваются только загрязнения органическими веществами. Токсичные загрязнения выходят за пределы интересов автора и данной работы. Многими гидробиологами токсикология, оценивающая влияние токсичных веществ на экосистемы, рассматривается как особая научная дисциплина.

В третьем случае, когда в водоем поступают органические вещества с дефицитом биогенов, из продуктов их минерализации синтезируется меньшее количество органических веществ и выделяется меньшее количество кислорода при фотосинтезе, недостаточное для окисления органических веществ. Поэтому на их окисление будет расходоваться растворенный кислород, его содержание в воде будет понижаться, а содержание диоксида углерода, наоборот, увеличиваться. При таких условиях деструкция превысит продукцию, энергетический баланс будет отрицательным и произойдет загрязнение водоема.

При сильном эвтрофировании, особенно во втором случае, происходит так называемое вторичное загрязнение. Оно наблюдается, например, при массовом гниении сине-зеленых водорослей, заморах рыб и т. д.

В начале процесса эвтрофирования происходит увеличение биологической продуктивности, лимитируемое нехваткой биогенных элементов, но при этом еще не происходит резкой перестройки экосистемы. На этой стадии при определенных условиях водоем может быть успешно использован в рыбохозяйственных целях. Однако нельзя забывать о том, что без специальных мероприятий, направленных на предотвращение дальнейшего эвтрофирования, водоем быстро перейдет в следующую стадию, которая уже не будет благоприятной для рыбного хозяйства.

При эвтрофировании и загрязнении водоемов происходят изменения видового состава биоценозов, их структуры и функционирования. При этом при эвтрофировании смена видов может происходить без уменьшения видового разнообразия, а иногда даже наблюдается увеличение общего числа видов. По мере увеличения загрязнения происходит замещение одних видов другими и резкое уменьшение их числа. Как правило, остаются лишь эврибионтные виды, способные существовать в условиях низкого содержания кислорода и высокой концентрации растворенных и взвешенных органических веществ. Увеличение общей биомассы гидробионтов и их продукции при эвтрофировании водоема пропорционально увеличению количества первичной продукции, а в случае загрязнения — притоку органических веществ извне.

Эвтрофирование многих водоемов обусловлено увеличением фосфорной нагрузки. Для большинства олиготрофных вод именно фосфор считается лимитирующим биогенным элементом. Правда, воды некоторых озер содержат относительно много фосфатов и их продуктивность лимитируется нехваткой азота. Примером такого озера может служить Севан.

В работе Фолленвейдера [130] приведен график (рис. 42), демонстрирующий связь между средней глубиной нескольких хорошо изученных (в основном европейских) озер и годовым поступлением в них общего фосфора. На графике различаются области значений, полученных для эвтрофных и олиготрофных озер. Эти области ограничены прямыми линиями, между которыми лежат значения, полученные для мезотрофных озер. Прямые, проходя-

щие через указанные области значений, могут быть описаны уравнениями

$$L_k' = 0,025z^{0,6} \quad (77)$$

и

$$L_k'' = 0,050z^{0,6}, \quad (78)$$

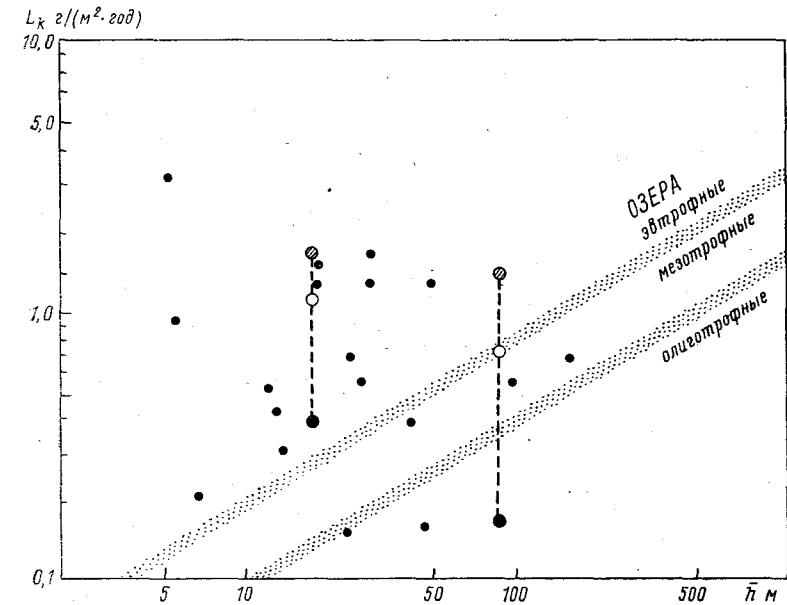


Рис. 42. Зависимость критической нагрузки фосфора  $L_k$  в различных озерах от их глубины  $h$  (по [130]).

где  $\bar{z}$  — средняя глубина (м);  $L_k'$ ,  $L_k''$  — допустимые нагрузки фосфора ( $g/(m^2 \cdot \text{год})$ ).

Приведенные уравнения следует рассматривать не более как первое приближение, и они могут быть полезны при ориентировочных оценках эвтрофирования озер.

Далее будет показано, что максимально допустимая нагрузка фосфора на олиготрофные озера, кроме того, зависит и от их проточности. При одной и той же средней глубине эвтрофирование озер с высокой проточностью наступает при более высоких нагрузках фосфора по сравнению с озерами с низкой проточностью. Фолленвейдер (цит. по [30]) рассмотрел эти соотношения на математической модели перемешивающегося озера. Затем на основании данных для озер США и Канады он показал, что полученные с помощью модели результаты хорошо согласуются с эмпирическими данными.

Рассмотрев соотношение между временем пребывания воды и временем пребывания общего фосфора в озере, нагрузку фосфора на озеро  $L_k$  ( $mg/(m^2 \cdot \text{год})$ ), пограничную между нагрузкой, харак-

терной для олиготрофных и мезотрофных озер, Фолленвейдер выразил уравнением

$$L_k = [\bar{P}]_k^b q_s \left(1 + \sqrt{\bar{Z}/q_s}\right), \quad (79)$$

где  $q_s = \bar{z}/\tau_b$  — гидравлическая нагрузка (м/год);  $\tau_b$  — время пребывания воды;  $[\bar{P}]_k^b$  — концентрация общего фосфора в воде во время весеннеї циркуляции ( $\text{мг}/\text{м}^3$ ).

Поскольку можно принять, что для олиготрофных вод  $[\bar{P}]_k^b \leq 10 \text{ мг}/\text{м}^3$ , а для мезотрофных  $[\bar{P}]_k^b \leq 20 \text{ мг}/\text{м}^3$ , то для этих вод соответственно можно записать

$$L_k = 10 q_s \left(1 + \sqrt{\bar{Z}/q_s}\right),$$

$$L_k = (10 \dots 20) q_s \left(1 + \sqrt{\bar{Z}/q_s}\right).$$

Из приведенных уравнений видно, что для озер с небольшой средней глубиной значения  $L_k$  определяются в основном проточностью, а для озер с умеренной проточностью — средней глубиной.

Как уже говорилось, для многих озер была установлена прямая зависимость между содержанием в воде фосфора во время весеннеї циркуляции и за год и содержанием хлорофилла  $a$ , которая описывается степенным уравнением (5).

При загрязнении водоемов, как мы уже отмечали, происходят существенные структурные перестройки сообществ водных животных, приводящие к резким функциональным изменениям. Под влиянием поступающих загрязняющих веществ обычно уменьшается число видов, при этом исчезают стенобионтные и оксифилы, а массовое развитие получают эврибионтные виды. Это дало возможность использовать индикаторные организмы для оценки степени загрязнений и качества вод в водоемах и водотоках. Рассмотрение методов, основанных на использовании организмов-индикаторов не входит в задачи данной работы. Более подробно эти вопросы рассмотрены в работе А. В. Макрушина [66], в которой обобщены различные способы оценки качества вод по гидробиологическим показателям, а также в сборнике «Методы биологического анализа пресных вод» [68], где рассмотрены методы оценки загрязнений и приведены примеры их практического применения. Однако на одном из методов оценки степени загрязнения вод остановимся специально, поскольку в нем учитываются структурные изменения, возникающие в биоценозах донных животных под воздействием поступающих загрязняющих веществ.

Для биологического анализа вод наиболее перспективным представляется метод, разработанный Вудивиссом [133] для реки Трент (Великобритания) и успешно примененный для различных рек Европы и европейской части СССР. Метод основан на анализе загрязнения вод по составу донных животных. Именно сообщества донных животных, в отличие от бактерио- и зоопланктона, в силу присущей им инертности служат индикаторами продолжительных загрязнений.

Несомненно, достоинство метода Вудивисса заключается в том, что он объединяет принципы учета индикаторного значения отдельных немногих таксонов и уменьшения разнообразия фауны в условиях загрязнения, т. е. учитывает наиболее часто наблюдаемую последовательность исчезновения из сообществ отдельных групп животных по мере увеличения загрязнения. Здесь же находит отражение упрощение трофических связей по мере загрязнения, например уменьшение численности хищных животных, животных-фильтраторов или их полное исчезновение и т. п. Понятие «группа» животных в системе Вудивисса довольно широкое. Под термином «группа», используемым для определения биотического индекса (табл. 29), подразумевается систематическое положение

Таблица 29  
БИОТИЧЕСКИЙ ИНДЕКС Р. ТРЕНТ (КЛАССИФИКАЦИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ ПРОБ) (ПО [37])

Наличие индикаторных групп	Число видов индикаторных групп	Биотический индекс по наличию общего числа групп <sup>3</sup>				
		0—1	2—5	6—10	10—15	16 и более
Личинки веснянок	Более одного вида	—	7	8	9	10
	Только один вид	—	6	7	8	9
Личинки поденок	Более одного вида <sup>1</sup>	—	6	7	8	9
	Только один вид <sup>1</sup>	—	5	6	7	8
Личинки ручейников	Более одного вида <sup>2</sup>	—	5	6	7	8
	Только один вид <sup>2</sup>	4	4	5	6	7
<i>Gammarus</i>	Все вышеуказанные виды отсутствуют	3	4	5	6	7
<i>Asellus</i>	То же	2	3	4	5	6
Тубифициды и (или) личинки моллюска	"	1	2	3	4	—
Все вышеуказанные группы отсутствуют	Возможно наличие только одного вида ( <i>Eristalis</i> )	0	1	2	—	—

<sup>1</sup> За исключением поденок *Baëtis rhodani*.

<sup>2</sup> *Baëtis rhodani* включается только для сравнения.

<sup>3</sup> Понятие „группа“ включает: все известные виды плоских червей (*Plathelminthes*); черви (*Annelida*), за исключением рода *Nais*; род *Nais* (черви); все известные виды пиявок (*Hirudinea*); все известные виды улиток (*Mollusca*); все известные виды ракообразных (креветки); все известные виды веснянок (*Plecoptera*); все известные виды поденок (*Ephemeroptera*), за исключением *Baëtis rhodani*; поденки *Baëtis rhodani*; все семейства ручейников (*Trichoptera*); все виды личинок *Megaloptera* (вислокрылки); семейство *Chironomidae* (личинки звонцов), за исключением *Chironomus sp.*, *Ch. thummi*; личинки комаров-дергунов (*Chironomus sp.*, *Ch. thummi*); семейство *Simuliidae* (личинки москек); все известные виды других личинок мух; все известные виды *Coleoptera* (жуки и их личинки); все известные виды водяных клещей (*Hydracarina*); все известные виды *Hemiptera*.

водных животных, которое определяется без анализа деталей их строения, что исключает необходимость проведения трудоемких таксономических исследований. Поэтому «группа» для одних животных — это отдельные виды (например, личинки Plecoptera, Ephemeroptera), а для других — крупные таксоны (например, семейство тубифицид).

Данные, полученные по методу Вудивисса, довольно объективно отражают реальную ситуацию в различных реках. Рассчитанные значения биотического индекса достаточно хорошо коррелируют с такими показателями, как количество растворенного

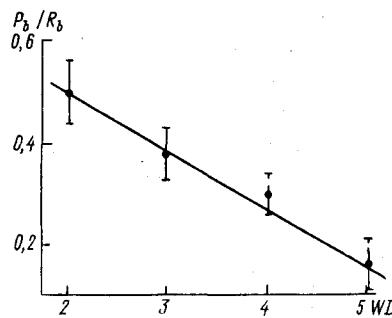


Рис. 43. Зависимость отношения  $P_b/R_b$  от значений индекса Вудивисса  $WD$  на разных станциях р. Ижоры (пояснения см. текст). Вертикальные линии — тройное значение среднего квадратичного отклонения.

в воде кислорода, БПК<sub>5</sub>, перманганатная и бихроматная окисляемость, содержание аммонийного азота [37, 94]. Существенно, что биотический индекс позволяет удовлетворительно оценивать загрязнения токсичными промышленными стоками, хотя в этом случае функциональное значение этого индекса несколько отличается от такового при чисто органическом загрязнении [37, 38].

Биотический индекс Вудивисса отражает и функциональные изменения в сообществах донных животных (соотношение продукции и трат на обмен). Исследования сообществ бентоса на различных участках р. Ижоры, в различной степени подверженных загрязнению [5], показали, что между значениями отношения  $P_b/R_b$  в этих сообществах и биотическим индексом Вудивисса ( $WD$ ) имеется вполне четкая связь (рис. 43), которая может быть выражена уравнением

$$P_b/R_b = 0,74 - 0,12WD. \quad (80)$$

Полученные ранее данные позволили рассчитать параметры уравнения зависимости  $P_b/R_b$  от  $H$  (см. уравнение (51)) для сообществ донных животных в р. Ижоре:

$$P_b/R_b = 0,776e^{-0,414H}. \quad (81)$$

Из уравнений (80), (81) нетрудно вывести уравнение, отражающее зависимость биотического индекса от индекса разнообразия:

$$WD = 6,17 - 6,47e^{-0,414H}. \quad (82)$$

Таким образом, биотический индекс Вудивисса отражает структурные и функциональные изменения в сообществах донных животных, обусловленные загрязнением вод. Несомненно, это делает его теоретически наиболее обоснованным для оценки степени загрязнения по сравнению с другими методами с использованием индикаторных систем. Совместные советско-английские исследования показали, что биотический индекс позволяет получить адекватную оценку качества вод, не требует больших материальных затрат, доступен для гидробиологов, не обладающих высокой квалификацией, дает высокую репрезентативность результатов [38]. Этот индекс был успешно использован для исследований на реках Европы и европейской части СССР, а положенный в его основу принцип, несомненно, может быть использован для разработки аналогичных индексов для других регионов нашей страны. Так, например, несколько модифицированный биотический индекс был удачно применен для оценки качества вод Красноярского водохранилища, и с его помощью была получена наиболее реальная информация о степени загрязнения отдельных участков [41].

#### САМООЧИЩЕНИЕ И ФОРМИРОВАНИЕ КАЧЕСТВА ВОД

В водоемах и водотоках, подвергающихся загрязнению, протекают процессы самоочищения, в результате которых формируется определенное качество вод. Качество вод можно определить с помощью физических, химических и биологических показателей. Изучение самоочищения предполагает исследование механизма этого процесса. Самоочищение вод осуществляется за счет жизнедеятельности микроорганизмов, растений и животных, населяющих конкретные водоемы. Поэтому на основании знаний функциональных особенностей отдельных организмов и их сообществ, а также взаимоотношений между ними механизмы самоочищения могут быть всесторонне изучены и использованы для практических целей.

Процессы биологического самоочищения водоемов и водотоков могут рассматриваться только при количественном учете роли популяций и сообществ гидробионтов в биотическом круговороте вещества и трансформации энергии в них. Следует отметить, что биотический круговорот в загрязненных и чистых водах имеет общую основу. Поэтому для понимания механизмов изменения круговорота веществ при загрязнении, равно как механизмов биологического самоочищения, необходимо использовать общие закономерности биологического круговорота, многие из которых были рассмотрены ранее. Для выяснения роли популяций отдельных видов или сообществ водных организмов в этих процессах следует количественно описать их функциональное значение на основе биотического баланса.

Рассмотрим роль гидробионтов в процессах самоочищения вод. Известно, что многие животные с фильтрационным типом питания в водоемах играют роль естественных биофильтров, очищая воду

от находящихся в ней взвешенных частиц. Одновременно они создают биогенную циркуляцию, способствующую перемешиванию водных масс.

Скорость фильтрации воды ( $F$ ) двустворчными моллюсками и ракообразными планктона находится в прямой зависимости от их массы:

$$F = mW^n. \quad (83)$$

Используя значения параметров уравнения (83), рассчитанные для моллюсков и ракообразных (табл. 30, 31), нетрудно определить

Таблица 30

ПАРАМЕТРЫ ( $m$ ,  $n$ ) УРАВНЕНИЙ ЗАВИСИМОСТИ СКОРОСТИ ФИЛЬТРАЦИИ ВОДЫ ОТ МАССЫ (СЫРОЙ ВМЕСТЕ С РАКОВИНОЙ) ОСОБЕЙ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ ПРИ ТЕМПЕРАТУРЕ 20 °C (ИЗ [42])

Моллюски	$m$ мл/(г · ч)	$n$
<b>Пресноводные</b>		
<i>Unionidae, Dreissenidae, Sphaerlastrum</i>	85,5	0,605
<i>Pisidium</i>	24,1	0,598
<i>Sphaerium</i>	12,8	0,625
<i>Musculium</i>	7,45	0,58
<b>Морские</b>		
<i>Pecten irradians</i>	1250	0,62
<i>Mutilus edulis</i>	368—650	0,60—0,62
<i>M. californianus</i>	406	0,42
<i>Mercinaria mercinaria</i>	334—370	0,42—0,66
<i>Modiolus modiolus</i>	240	0,61
<i>Arctica islandica</i>	180	0,7
<i>Cerastoderma edule</i>	225	0,6

Таблица 31

ПАРАМЕТРЫ ( $m$ ,  $n$ ) УРАВНЕНИЙ ЗАВИСИМОСТИ СКОРОСТИ ФИЛЬТРАЦИИ ВОДЫ ОТ СУХОЙ МАССЫ ПРЕСНОВОДНЫХ РАКООБРАЗНЫХ ПРИ ТЕМПЕРАТУРЕ 20 °C (ИЗ [42])

Вид	$m$ мл/(мг · сут)	$n$
<i>Daphnia longispina</i>	752	0,667
<i>D. pulex</i>	271	0,728
<i>D. magna, D. pulex, D. schodleri, D. galeata mendotae</i>	499	1,05
<i>D. rosea</i>	677	1,06
<i>D. magna</i>	240	0,887
<i>Daphnia</i>	322	0,776

литъ, сделав необходимые поправки на изменения температуры воды, количество воды, фильтруемое популяциями этих животных в различных водоемах. В водоемах различного типа двустворчатые моллюски способны профильтровывать и освобождать от взвешенных веществ большие объемы воды, иногда превышающие объем самого водоема (табл. 32). Планктонные ракообразные раз-

Таблица 32

ФИЛЬТРАЦИОННАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ В ВОДОЕМАХ РАЗЛИЧНОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ (ИЗ [1])

Водоем	Первичная продукция, кДж/м <sup>2</sup>	$V_m/V_b$
<b>Озера</b>		
Красное	5 255	0,30
Миколайское	12 970	1,10
Дривяты	5 941	0,80
Круглое	272	0,21
Зеленецкое	117	0,01
<b>Водохранилища</b>		
Учинское	—	2,00
Волгоградское	4368	0,32

П р и м е ч а н и е.  $V_m$  — объем воды, отфильтрованный за вегетационный сезон моллюсками;  $V_b$  — объем воды в водоеме.

ных водоемов, по биомассе доминирующие в зоопланктоне, также способны профильтровывать значительные объемы воды. Фильтрационная деятельность ракообразных в водоемах разной продуктивности за сутки составляет от 5 до 90 % (в среднем 50 %) объема воды озера [42].

В процессе фильтрации из воды удаляются значительные количества взвешенных веществ. В оз. Миколайском все двустворчатые моллюски за сезон осаждали из фильтруемой ими воды 164,5 т сухой массы сестона; в Штеттенском заливе они отлагали на дно в виде фекальных и псевдофекальных масс до 51,5 г сырой массы органических веществ; в Учинском водохранилище в разные годы дрейссены осаждали от 1610 до 4700 т органических веществ в год [1]. Осаждаемые моллюсками органические вещества в виде агломератов попадают на большие глубины, входят в состав донных отложений и некоторая их часть используется донными животными в пищу. Рачки-фильтраторы в планктоне оз. Красного за 6 месяцев периода открытой воды изымают около 7 тыс. т взвесей, из которых около 4 тыс. т ассимилируется раками,

а 2,7 тыс. т в виде неусвоенной пищи вновь возвращается в круговорот [7].

Приведенные примеры показывают, какую важную роль животные-фильтраторы играют в процессах самоочищения вод и насколько эти процессы ослаблены в результате исчезновения фильтраторов вследствие загрязнения водоемов и водотоков.

Количественная оценка участия популяций отдельных видов в процессах самоочищения может быть сделана только на основании изучения биотического баланса популяций в конкретных условиях среды.

На одном из участков р. Преголи (выше г. Калининграда) в августе исследовалась популяция двустворчатых моллюсков *Dreissena polymorpha*. Вода в реке на этом участке характеризовалась следующими показателями: скорость течения составила около 0,15 м/с, прозрачность — 0,75 м, температура — 16,3 °С, насыщение воды кислородом — 68,1 %, бихроматная окисляемость воды — 41,8 мг О<sub>2</sub>/л, сестона — 2,16 мг О<sub>2</sub>/л. На глубине около 1,5 м численность дрейссен достигала 1750 экз/м<sup>2</sup>, биомасса — 1170 г/м<sup>2</sup>, средняя масса моллюсков в популяции составляла 0,668 г, удельная продукция — 0,0014 сут<sup>-1</sup>, калорийность — 1 кДж/г сырой массы вместе с раковиной. Продукция популяции составляла 1,64 г/м<sup>2</sup> или 6,862 кДж/(м<sup>2</sup>·сут), траты энергии моллюсками на обменные процессы — около 35,2 кДж/м<sup>2</sup>, поток энергии в популяции — 42,06 кДж/(м<sup>2</sup>·сут). В течение суток на площади 1 м<sup>2</sup> популяция способна отфильтровать до 1,96 м<sup>3</sup> воды, содержание сестона в которой составляет 31,30 кДж/л, т. е. моллюски за сутки могут удалить из воды количество взвешенных органических веществ, эквивалентное количеству энергии 61,5 кДж. Основываясь на вполне реальных предпосылках и допуская, что моллюски фильтруют воды в течение 20 ч, получаем, что за сутки они удаляют из фильтруемой воды количество сестона, эквивалентное 50,1 кДж. На этом участке реки средняя скорость течения составляла 0,54 км/ч. Таким образом, за 1 ч 51 мин (время прохождения воды 1 км) моллюски потребят количество взвешенных веществ, эквивалентное 3,94 кДж, а количество энергии затраченное ими на обменные процессы составит 2,71 кДж. Траты на обменные процессы популяцией моллюсков эквивалентны минерализации ими 0,116 г беззольной органики. В незагрязняемых озерах разной продуктивности траты энергии на обменные процессы для двустворчатых моллюсков составляют в среднем около 5 %, для водных личинок насекомых — от 4 до 16 %, для зоопланктона — от 16 до 38 % энергии, заключенной в первичной продукции этих водоемов [1]. На основании данных об энергетическом балансе популяций отдельных видов нетрудно изучить биотический баланс сообществ гидробионтов, а значит, и оценить их роль в процессах самоочищения вод. Рассмотрим например сообщество водных организмов р. Ижоры.

На р. Ижоре исследования проводились в течение нескольких лет на четырех станциях — Иж1, Иж2, Иж3, Иж4, — подвержен-

ных загрязнению разной степени (Иж1 — наиболее чистая, Иж2 — наиболее загрязненная, Иж3, Иж4 — станции, на которых наблюдаются процессы самоочищения). Каждая из станций характеризовалась своим специфичным набором видов планктонных и донных животных. Среди донных животных на этих станциях были выделены конкретные сообщества, различавшиеся по своим структурным и функциональным характеристикам (табл. 33).

Таблица 33

НЕКОТОРЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ СООБЩЕСТВ ДОННЫХ ЖИВОТНЫХ Р. ИЖОРЫ (из [5])

Сообщество	Станция	число видов	<i>B</i> г/м <sup>2</sup>	<i>R<sub>b</sub></i>	<i>P<sub>b</sub></i>	<i>C<sub>f</sub></i>
<i>Baetis rhodani</i>	Иж1	51	53	5,61	0,84	0,46
<i>Tubifex tubifex</i> — <i>Limnodorilus hoffmeisteri</i>	Иж2	24	484,2	54,02	28,74	165,60
<i>T. tubifex</i> — <i>Nais simplex</i>	Иж3, левый берег	30	69	3,77	1,80	10,96
<i>T. tubifex</i> — <i>L. helveticus</i>	Иж3, правый берег	50	38,6	2,34	0,50	4,98
<i>L. hoffmeisteri</i> — <i>T. tubifex</i>	Иж4	29	16,5	1,26	0,50	3,60

Примечание. *R<sub>b</sub>*, *P<sub>b</sub>*, *C<sub>f</sub>* в кДж/(м<sup>2</sup>·сут).

С помощью данных о составляющих энергетического баланса была оценена роль сообщества зообентоса в процессах самоочищения. В качестве показателей участия животных в этих процессах использовались отношение *C<sub>f</sub>* к количеству сестона и количество органических веществ, минерализуемых зообентосом в процессах обмена.

Рассмотрим роль сообществ гидробионтов в процессах самоочищения на примере сообщества бентоса на участке р. Ижоры между станциями Иж2 и Иж3, расположенным на расстоянии 10 км друг от друга. Скорость течения в районе станции Иж2 составляет около 0,5 м/с, станции Иж3 — 0,2 м/с, средняя скорость течения на рассматриваемом участке реки — около 35 м/с. Вода проходит этот участок реки за 7,9 ч или сменяется три раза в сутки. Рацион нехищных животных, например в августе 1973 г., рассчитанный согласно балансовому равенству, составлял около 20,9 кДж/(м<sup>2</sup>·ч). При этом количество энергии, затраченной на обменные процессы, достигало 3,72 кДж/ч, что эквивалентно окислению 0,6 мг беззольного органического вещества. За время добегания воды энергия потребленной животными пищи составила 82,4, а траты на обменные процессы — 29,3 кДж (4,7 г органического вещества). В табл. 34 приведены средние за время исследований (1973—1975 гг.) оценки роли сообществ бентосных

Таблица 34

СРЕДНИЕ ЗА ВРЕМЯ ДОБЕГАНИЯ ВОДЫ ЗА ИЗУЧЕННЫЙ ПЕРИОД ЗНАЧЕНИЯ ОТНОШЕНИЯ  $C_f$  К КОЛИЧЕСТВУ СЕСТОНА И ТРАТ НА ОБМЕН ( $R$ ) В СООБЩЕСТВАХ ДОННЫХ ЖИВОТНЫХ НА РАЗНЫХ УЧАСТКАХ Р. ИЖОРЫ

Участок	Расстояние, км	Время добегания воды, ч	$C_f/\text{сестон, \%}$	$R \text{ г органического вещества}$
Иж1—Иж2	3,6	1,0	6,03	0,01
Иж2—Иж3	10,0	7,9	27,50	0,43
Иж3—Иж4	15,0	28,6	12,24	0,15

животных в процессах самоочищения, из которой видно, что роль зообентоса наиболее значима на участке реки между станциями Иж2—Иж3.

Значение донных животных в процессах самоочищения р. Ижоры сопоставимо с ролью животных планктона (табл. 35).

Таблица 35

РОЛЬ ЖИВОТНЫХ ПЛАНКТОНА (ЧИСЛИТЕЛЬ) И БЕНТОСА (ЗНАМЕНАТЕЛЬ) В ПРОЦЕССАХ САМООЧИЩЕНИЯ НА РАЗНЫХ УЧАСТКАХ Р. ИЖОРЫ

Участие в самоочищении	Иж1 — Иж2	Иж2 — Иж3	Иж3 — Иж4
Потребление сестона, %	5,6 6,0	9,5 27,5	29,0 12,2
Минерализация органических веществ, г	0,02 0,01	0,39 0,49	0,87 0,15

Примечание. Участие зоопланктона рассчитано по [48].

В результате жизнедеятельности этих животных за время добегания воды на изученном участке этой реки потребляется от 12 до 41 % от взвешенных в воде веществ и минерализуется от 30 мг до 1 г органического вещества.

По данным В. В. Бульона и В. Н. Никулиной [16], за время добегания воды на участке Иж2—Иж3 окисляемость взвешенных в воде органических веществ уменьшается от 9,9 до 4,4 г О<sub>2</sub>/м<sup>3</sup>, а БПК<sub>5</sub> — от 8,5 до 3,0 г О<sub>2</sub>/м<sup>3</sup>. За это время органическое вещество минерализоваться не может, так как при ΔВОВ = 5,5 г О<sub>2</sub>/м<sup>3</sup> и ΔБПК<sub>5</sub> = 5,5 г О<sub>2</sub>/м<sup>3</sup> биологическое потребление кислорода на станциях Иж2 и Иж3 за сутки не превысит 2,6 и 1,2 г О<sub>2</sub>/м<sup>3</sup> соответственно. В связи с этим авторы сделали вывод о том, что на участке между этими станциями происходит осаждение органической взвеси и ее активная минерализация за счет жизнедеятельности бентосных организмов, включая сапрофитных бактерий.

В процессах самоочищения вод, как правило, важную роль играет фотосинтетическая аэрация за счет жизнедеятельности водорослей планктона, которая на р. Ижоре была незначительной. На р. Свислочь с сильно развитой водной растительностью суточная фотосинтетическая аэрация составляла 33,2 мг О<sub>2</sub>/м<sup>2</sup>, а атмосферная аэрация — 15,8 м О<sub>2</sub>/м<sup>2</sup> [34]. В сильно загрязненной гавани г. Сан-Диего в результате фотосинтеза вода ежесуточно получает 59,7 т О<sub>2</sub>, а из атмосферы — 45 т О<sub>2</sub>; в гавани г. Болтимора атмосферная аэрация в 3,2 раза ниже фотосинтетической. В Волгоградском водохранилище образование кислорода за счет фотосинтеза за вегетационный период составляло 10,5 млн. т, что примерно равно его поступлению из атмосферы [59].

Роль фотосинтетических процессов в самоочищении вод наиболее значительна в водах с замедленным стоком или в бессточных водоемах, особенно в прудах биологической очистки. По продукции водорослей на единицу освещенной поверхности пруды лишь незначительно уступают специальным установкам по культивированию планктонных водорослей. Приблизительное представление об интенсивности фотосинтетической аэрации вод за счет фитопланктона может быть получено по данным измерения содержания хлорофилла в планктоне. Г. Г. Винберга и Т. Н. Сивко [34] на примере р. Свислочь показали, что рассчитанные и экспериментально полученные методом склянок значения фотосинтетической аэрации оказались близкими и находились в прямой зависимости от концентрации хлорофилла в планктоне. При этом составляющие кислородного баланса рассчитывались исходя из равенства

$$\Phi = \Phi_p + \Phi_g = (\bar{O}_2 - O_2') + X + Y - P,$$

где  $(\bar{O}_2 - O_2')$  — изменение содержания кислорода за период времени  $t$ ;  $\Phi$  — фотосинтетическая реаэрация, включающая фотосинтез планктона ( $\Phi_p$ ) и прикрепленных растений ( $\Phi_g$ );  $X$  — биохимическое потребление кислорода;  $Y$  — потребление кислорода дном;  $P$  — обмен с атмосферой.

Значения  $\Phi_p$  и  $X$  обычно получают экспериментально, остальные же рассчитываются по данным суточных наблюдений за изменением содержания кислорода в воде. Атмосферная аэрация может быть рассчитана по формуле

$$P = -2,3k_2\bar{D}t,$$

где  $k_2$  — константа аэрации,  $\bar{D}$  — средний дефицит кислорода,  $t$  — время (сут). При этом следует иметь в виду, что значение константы аэрации сильно зависит от воздействия различных факторов среды.

При формировании качества воды огромное значение имеют растворенные органические вещества, которые выделяются гидробионтами в процессе жизнедеятельности. Эти вещества имеют различную природу и включают липиды, витамины, различные высокомолекулярные соединения.

комолекулярные соединения. В результате окисления РОВ образуются различные биологически активные вещества, часть которых может быть токсичной для организмов, а также выступать в качестве стимуляторов или ингибиторов биологических процессов. Биологически полноценной считается вода, содержащая соли, микроэлементы, белки, витамины, ферменты и другие продукты жизнедеятельности организмов.

## АКВАКУЛЬТУРА

По мере увеличения народонаселения, потребностей человека и расширения возможностей происходит все более интенсивное освоение водоемов как источников биологического сырья. Использование водоемов как культурно возделываемых угодий, подобно тому как это делается в сельском хозяйстве, можно назвать *аквакультурой* в широком смысле. В узком смысле под аквакультурой понимается выращивание гидробионтов в промышленных масштабах по определенной технологии. Культивирование морских организмов называется *марикультурой*, а разведение пресноводных гидробионтов — *лимнокультурой*. К аквакультуре относится рыбоводство в озерах и водохранилищах, прудовое рыбоводство, садковое выращивание рыб, культивирование моллюсков (это мидии, устрицы, морские гребешки), ракообразных, водорослей и других гидробионтов.

Во всех случаях необходимо уметь определять оптимальные условия выращивания гидробионтов, рассчитывать их продукционные возможности, соотношения с кормовыми условиями, ожидаемый урожай и т. п. Все это может быть успешно решено с помощью методов производственной гидробиологии, которые чаще всего еще до сих пор не используются на практике при организации хозяйств аквакультуры.

Проведению хозяйственных мероприятий должны предшествовать производственно-гидробиологические исследования, и только на их основе эти мероприятия должны планироваться и проводиться, однако на практике это, как правило, не делается. Чаще наблюдается обратная картина — сперва принимаются вполне конкретные решения по проведению хозяйственных мероприятий, а уж затем под них стараются подвести научную базу.

При создании хозяйств аквакультуры необходимо уметь рассчитывать оптимальные количества выращиваемых или разводимых гидробионтов, при которых будет достигаться максимальный экономический эффект. Так, на основании данных о росте рыб, динамике численности их популяций, а также расчетов продукции с помощью математической модели А. А. Умнов [89] продемонстрировал на примере конкретного водоема, что для достижения того или иного экономического эффекта необходимы разные количества исходного посадочного материала. Проведенный им анализ популяции пеляди в оз. Щучьем Бурятской АССР (пло-

щадью 210 га) показал, что при наличии в озере кормовой базы для получения наибольшего количества икры количество посаженных сеголеток должно составлять около 80 тыс. экз/год в расчете на озеро. Наибольшие уловы товарной рыбы и рыбопродукции могут быть получены при посадке около 100 тыс. экз/год, а наибольший общий улов — при посадке 200 тыс. экз/год на озеро. Следует отметить, что приведенные режимы эксплуатации стада пеляди в оз. Щучьем обеспечивают стабильные уловы и сбор икры без оскудения запасов рыб в озере.

В последнее время все шире развиваются хозяйства марикультуры, причем особое место отводится выращиванию моллюсков-фильтраторов. При организации и планировании таких хозяйств, естественно, необходимо уметь рассчитывать их потенциальные и реально возможные мощности. В качестве примера приведем расчет возможного количества моллюсков в условиях марикультуры в бухте Миноносок (зал. Посыета, Японское море), выполненный Л. Г. Макаровой [65]. В этой бухте культивирование гребешков ведется с 1970 г., а мидий — с 1978 г.

Л. Г. Макарова провела специальные экспериментальные исследования роста, питания, фильтрационной активности, обмена у гребешков и рассчитала по балансовому равенству рационы для моллюсков разных размеров. Аналогичные данные для мидий были взяты из литературы. Полученные результаты приведены в табл. 36.

Таблица 36  
СКОРОСТИ ФИЛЬТРАЦИИ ВОДЫ, ПИЩЕВЫЕ ПОТРЕБНОСТИ И БИООТЛОЖЕНИЯ МОЛЛЮСКОВ, КУЛЬТИВИРУЕМЫХ В БУХТЕ МИНОНОСОК (ПО [65])

Характеристика	Гребешки			Мидии	
	0+	1+	2+—6+	0+	1+
$\bar{W}$ г	1	15	237	1,2	8
$F$ л/(ч·экз)	0,37	2,44	16,8	0,22	0,59
$C$ Дж/(сут·экз)	48,1	318,4	2195,8	28,03	78,66
$N$ экз	$4 \cdot 10^6$	$510 \cdot 10^3$	$615 \cdot 10^3$	$1,5 \cdot 10^6$	$1,5 \cdot 10^6$
$C_s \cdot 10^3$ кДж/сут	194,4	164,4	1358,1	42,3	118,0
$f \cdot 10^3$ кДж/сут	38,72	29,54	210,9	12,64	50,63

Примечание. Здесь  $\bar{W}$  — средняя масса,  $F$  — скорость фильтрации воды,  $N$  — численность моллюсков в культуре,  $C$  — рацион одной особи,  $C_s$  — суммарный рацион моллюсков,  $f$  — биоотложения моллюсков.

Бухта Миноносок полузакрытого типа, мало подвержена действию ветров, среднегодовая температура составляет примерно  $10^{\circ}\text{C}$  (колебания температуры от  $-1,2^{\circ}\text{C}$  в феврале до  $22\text{--}23^{\circ}\text{C}$

в августе), средняя концентрация взвешенных в воде органических веществ  $5,4 \text{ Дж/л}$ . Объем воды в бухте достигает  $6,2 \cdot 10^6 \text{ м}^3$ . При этом за счет приливных колебаний ежесуточно сменяется около 10 % объема воды, содержащей около  $3,3 \cdot 10^6 \text{ кДж}$  взвешенных органических веществ. Это значение можно рассматривать как потенциально возможную трофическую базу для моллюсков-фильтраторов в бухте. Если принять во внимание данные табл. 36 и допустить, что моллюски способны полностью утилизировать все взвешенные в воде органические вещества, нетрудно определить, что в этой бухте в принципе можно вырастить около 70 млн. экз. спата гребешков или 10,5 млн. экз. годовиков, или 1,5 млн. экз. товарных гребешков, или 119 млн. экз. спата мидий, или 43 млн. экз. годовиков этих моллюсков.

Согласно рекомендованной биотехнологии, гребешки в возрасте 1+ рассаживаются в садки по 20—25 экз. в каждый. Из садков составляются гирлянды длиной 2,5 м. Под 1 м<sup>2</sup> поверхности воды размещаются две такие гирлянды, занимающие объем воды 2,5 м<sup>3</sup>, в которых содержится в среднем 450 моллюсков. Эти моллюски способны за 1 ч профильтровать около 1098 л воды или весь объем примерно за 2 ч. Следует учитывать, что поскольку в этой бухте за сутки сменяется около 10 % объема воды, то по направлению от одной гирлянды садков к другой происходит ее обеднение взвешенными веществами при одновременном обогащении метаболитами моллюсков. Отмечалось замедление роста моллюсков на участках в глубине бухты. Это обстоятельство следует учитывать при размещении подвесных конструкций в акватории бухт. Кроме того, при большом количестве культивируемых моллюсков происходит заселение бухт за счет накопления продуцируемых ими биоотложений. Это в ряде случаев может привести к возникновению безкислородных зон и образованию сероводорода в придонных слоях воды.

Садки с гребешками обрастают различными организмами, активно потребляющими пищевой материал. Масса обрастаий на каждом садке с гребешками может достигать 5,8 кг/год, а на одном погонном метре канатов толщиной 100 и 40 мм — 1,35 и 0,87 кг/год соответственно.

В настоящее время в бухте общая площадь подвесных плантаций составляет 8 га, а общее число культивируемых моллюсков — 8,1 млн. экз., из них 4 млн. составляет спат гребешков, 0,5 млн.— в возрасте 1+ и 0,62 млн.— товарных моллюсков, а также 3,0 млн. спата и годовиков мидий. Все эти моллюски профильтровывают за сутки 5,5 % объема воды в бухте. Их пищевые потребности достигают  $1876,9 \cdot 10^3 \text{ кДж/сут}$ , что составляет 56 % потенциально возможной трофической базы в этой бухте. Учитывая все сказанное выше и принимая во внимание, что, кроме рассмотренных нами моллюсков, в бухте обитает и много других донных животных, среди которых имеется значительное число фильтраторов, можно считать: разработанная технология выращивания моллюсков соответствует трофическим возможностям бухты.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Из всего сказанного выше становится очевидным, что решение важнейших экологических и хозяйственных проблем в области охраны и рационального использования биологических ресурсов водоемов возможно только при условии использования принципов и методов продукции гидробиологии. В этой области экологических знаний достигнуты некоторые успехи, получены вполне конкретные результаты, выявлены количественные закономерности. Вместе с тем, уже определены возможности и недостатки полученных представлений и установленных закономерностей, осознана необходимость их дальнейшего развития и уточнения.

Одна из важнейших экологических и хозяйственных задач — прогнозирование возможных изменений в экосистемах под влиянием антропогенной деятельности, планирование рационального использования и повышения продуктивности экосистем с целью получения экономического эффекта, обоснование проведения или разработки необходимых мероприятий, направленных на разумное использование природных ресурсов и т. д. Необходима теория экологического прогнозирования, которая в настоящее время находится лишь в начальном состоянии. Достаточно сказать, что пока еще не имеется четкого представления о том, что такое экологическое прогнозирование. И все же недостатка в прогнозах такого рода нет. Подавляющее большинство подобных прогнозов оказалось либо ошибочным, либо просто не оправдалось. Некоторые из них приводили к убыткам, а в случае реализации планируемых мероприятий могли привести к неправильным и даже катастрофическим последствиям. В ряде случаев хозяйствственные или строительные организации, принимая решения на создание тех или иных гидротехнических сооружений, довольствуются удобными для них экологическими прогнозами, обычно выполненными на низком профессиональном уровне. Часто, не ожидая прогнозов, приступают к реализации проектов, иногда соглашаясь с необходимостью проведения экологических исследований в процессе строительства, отлично сознавая, что вносить изменения в проект в процессе его реализации крайне затруднительно и, как правило, практически нереально. Наиболее наглядные примеры таких неоправданных действий — работы по переброске части стока северных и сибирских рек в южные районы страны или соединения залива Кара-Богаз-Гол с Каспийским морем. В обоих случаях принятые решения не имели надежных экологических обоснований.

Несомненно, что экологический прогноз должен быть количественным. При его составлении должны широко использоваться количественные закономерности продукции гидробиологии, как его теоретической основы. Однако для этого все направления продукции гидробиологии должны развиваться равномерно. Необходимо активное развитие количественных представлений о балансах различных веществ в экосистемах и об их взаимосвязи с энергетическими балансами, а также проведение всесторонних исследований потоков энергии, и вещества и информации в экосистемах. Большое значение имеют исследования структурных характеристик экосистем и сообществ гидробионтов и выявление количественных закономерностей их изменений, в том числе и под влиянием деятельности человека. Эти исследования связаны с изучением трофических связей с экосистемах и закономерностей популяционной экологии. В то же время понимание динамики численности организмов, в том числе и хозяйствственно важных, невозможно без знания законов популяционной экологии и их количественного выражения. Нельзя прогнозировать динамику численности популяций отдельных видов без умения рассчитывать скорости рождаемости и смертности особей в конкретных условиях естественных водоемов. Однако эти вопросы пока рассматриваются лишь в общем виде и преимущественно для случаев, когда рост численности не ограничивается внешними факторами. К сожалению, закономерности динамики численности естественных популяций пока еще остаются недостаточно изученными, что затрудняет проведение теоретических разработок.

Большие успехи к настоящему времени достигнуты в деле составления биотических балансов на разных уровнях организаций жизни. С их помощью были получены важные результаты экологического и хозяйственного значения. Вместе-

с тем, балансы такого рода обычно составлялись и все еще составляются главным образом за продолжительные периоды времени (например, за сезон, год, время жизни особи), поскольку составление такого рода балансов для коротких отрезков или моментов времени все еще представляет большие сложности. Это, несомненно, связано с неполнотой наших знаний в области популяционной экологии, экологической физиологии отдельных гидробионтов, трофодинамики и т. п., а также с неумением выражать и рассчитывать динамику их изменений. Поэтому определенные надежды возлагались на математические модели водных экосистем и их составляющих. Считалось, что именно с помощью математического моделирования будут решены все наиболее важные экологические проблемы и рассчитаны оптимальные варианты хозяйственного использования водоемов и водотоков. Однако пока еще не построено математической модели водной экосистемы, способной адекватно воспроизводить ее функционирование и дающей возможность рассчитать направления ее изменений под влиянием конкретных антропогенных факторов, действующих с определенной силой. Разработан ряд моделей отдельных составляющих экосистем (биоценозов, трофических уровней, популяций), с помощью которых удалось решить важные экологические задачи. Это, например, модель сообщества пелагических рыб озера Дальнего [61], модели популяций некоторых видов животных и т. д. Вполне определенные результаты были получены с помощью математической модели экосистемы нарочанских озер [53], балансовой модели круговорота веществ в экосистеме оз. Щучьего [89] и т. д.

Математические модели следуют рассматривать как необходимый инструмент экологических исследований, такой же, как, например, микроскоп для биологов. При этом наиболее информативны будут частные модели составляющих элементов экосистемы, а не общие модели, с помощью которых моделируются все элементы экосистем и их взаимосвязи, а также процессы, протекающие в экосистемах. Только с помощью математических моделей может быть всесторонне исследована динамика популяций, прослежено направление и динамика во времени и в пространстве потоков энергии и вещества в экосистемах, изучены трофические взаимоотношения и их возможные изменения при изменении условий среды и т. п.

Важно понять и правильно оценить взаимоотношения между гидробиологами и специалистами по математическому моделированию, т. е. определить правила пользования инструментом исследований. Первоначально гидробиологи возлагали на математические модели огромные надежды, считая, что только с их помощью станет возможным решение многих насущных проблем, в том числе и имеющих важное хозяйственное значение и математики со своей стороны их в этом не разочаровывали. Напротив, многие из них считали, что математические модели действительно могут позволить решить многие животрепещущие проблемы даже без специальных детальных биологических исследований. Однако очень скоро наступило некоторое охлаждение как со стороны гидробиологов, так и со стороны математиков. Оказалось, что во многих случаях гидробиологи не могут наполнить необходимым биологическим содержанием создаваемые модели, а без этого модели будут представлять собой просто некие математические абстракции, непонятные и ненинтересные биологам. Сейчас уже стало очевидным, что первоначальные гипертрофированные представления с обеих сторон оказались неоправданно оптимистическими и что без создания и анализа математических моделей экосистем и их составляющих решение многих гидробиологических и общеэкологических проблем, по существу, невозможно. При этом, конечно, успеха можно добиться лишь в том случае, когда поставленная задача формулируется совместно биологами и математиками, а кроме того, совместно разрабатываются программы работ, способные обеспечить наполнение моделей необходимым биологическим содержанием. Как показывает опыт, успех математическим моделям обеспечен лишь при полном взаимопонимании и совместной деятельности математиков и биологов. Только путем совместной работы гидробиологов и специалистов по моделированию можно исследовать конкретные проблемы, а также сформулировать задачи будущих исследований и рассматривать возможные пути и направления их решения.

Многие проблемы промышленной гидробиологии, к которым автор привлекает внимание читателя, все еще до конца не исследованы. Насущной и наиболее важной проблемой современной гидробиологии и экологии в целом можно смело считать создание теории функционирования экологических систем, на основе

которой может быть разработана теория экологического прогнозирования. При этом основным методологическим подходом здесь является системный подход, который рассматривает водоем (водную экосистему) как многоуровневую иерархическую систему. Таким образом, при разработке теории прогнозирования и составления прогнозов следует применять системный, функционально-энергетический и структурно-функциональный подходы, уже успешно используемые в промышленно-гидробиологических исследованиях, а также теорию биологической продуктивности водных экосистем.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алимов А. Ф. Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков.—Л., 1981.—248 с.
2. Алимов А. Ф. Продуктивность сообществ беспозвоночных макробентоса в континентальных водоемах СССР.—Гидробиол. журн., 1982, т. 18, № 2, с. 7—18.
3. Алимов А. Ф. Соотношение между трофическими уровнями в сообществах пресноводных животных.—Журн. общ. биол., 1983, т. 44, № 4, с. 435—444.
4. Алимов А. Ф. Исследования биотических балансов экосистем пресноводных водоемов СССР.—Гидробиол. журн., 1987, т. 23, № 6, с. 3—9.
5. Алимов А. Ф., Финогенова Н. П. Количественная оценка роли сообществ донных животных в процессах самоочищения пресноводных водоемов.—В кн.: Гидробиологические основы самоочищения вод. Л., 1976, с. 5—14.
6. Андерсон Дж. М. Экология и науки об окружающей среде: биосфера, экосистемы, человек.—Л., 1985.—185 с.
7. Айдронникова И. Н. Количественная оценка участия зоопланктона в процессах самоочищения (на примере оз. Красного).—В кн.: Гидробиологические основы самоочищения вод. Л., 1976, с. 30—35.
8. Айдронникова И. Н. Изменения в сообществе зоопланктона в связи с процессом эвтрофирования.—В кн.: Эвтрофирование мезотрофного озера. Л., 1980, с. 78—98.
9. Аракелова Е. С. Количественные закономерности обмена, роста и питания пресноводных брюхоногих моллюсков.—Автореф. дисс. на соискание ученой степени канд. биол. наук. Л., 1986. 22 с.
10. Ассман А. В. Роль водорослевых обрастаний в образовании органического вещества в водоемах.—ДАН СССР, 1951, т. 76, № 6, с. 905—908.
11. Ассман А. В. Роль водорослевых обрастаний в образовании органического вещества в Глубоком озере.—Труды Всесоюзн. гидробиол. об-ва, 1953, т. 5, с. 138—157.
12. Балушкина Е. В. Функциональное значение личинок хирономид в континентальных водоемах.—Автореф. дисс. на соискание ученой степени канд. биол. наук. Л., 1985. 27 с.
13. Бульон В. В. Первичная продукция планктона.—В кн.: Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Фитопланктон и его продукция. Л., 1981, с. 16—32.
14. Бульон В. В. Первичная продукция планктона внутренних водоемов.—Л., 1983. 150 с.
15. Бульон В. В., Винберг Г. Г. Соотношение между первичной продукцией и рыбопродуктивностью водоемов.—В кн.: Основы изучения пресноводных экосистем. Л., с. 5—10.
16. Бульон В. В., Никулина В. Н. Роль фитопланктона в процессах самоочищения в водотоках.—В кн.: Гидробиологические основы самоочищения пресноводных водоемов. Л., 1976, с. 15—24.
17. Винберг Г. Г. Опыт изучения фитосинтеза и дыхания в водной массе озера: К вопросу о балансе органического вещества. Сообщение 1.—Труды лимнол. станции в Косине, 1934, т. 18, с. 5—24.
18. Винберг Г. Г. Некоторые общие вопросы продуктивности озер.—Зоол. журн., 1936, т. 15, № 4, с. 587—603.
19. Винберг Г. Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб.—Минск, 1956. 253 с.
20. Винберг Г. Г. Первичная продукция водоемов.—Минск, 1960. 329 с.
21. Винберг Г. Г. Новые данные об интенсивности обмена у рыб.—Вопросы ихтиологии, 1961, т. 1, № 1, с. 157—165.
22. Винберг Г. Г. Скорость роста и интенсивность обмена у животных.—Успехи современ. биологии, 1966, т. 61, № 2, с. 274—293.
23. Винберг Г. Г. Особенности водных экологических систем.—Журн. общ. биол., 1967, т. 28, № 5, с. 538—545.
24. Винберг Г. Г. Рост, скорость развития и плодовитость в зависимости от условий среды.—В кн.: Методы определения продукции водных животных. Минск, 1968, с. 9—19.
25. Винберг Г. Г. Общие особенности экологической системы оз. Дриеваты.—В кн.: Биологическая продуктивность эвтрофного озера. М., 1970, с. 185—196.
26. Винберг Г. Г. Взаимосвязь роста и энергетического обмена у пойкилотормных животных.—В кн.: Количественные закономерности роста организмов. М., 1975, с. 7—25.
27. Винберг Г. Г. Соотношение между продукцией морских животных и «ростовой» и «поддерживающей» продукциями.—Океанология, 1976, т. 16, вып. 5, с. 854—867.
28. Винберг Г. Г. Евтрофирование озер и первые итоги гидробиологических исследований на р. Тюп и Тюпском заливе оз. Иссык-Куль.—В кн.: Гидробиологические исследования на р. Тюп и Тюпском заливе озера Иссык-Куль. Л., 1977, с. 132—139.
29. Винберг Г. Г. Общие характеристики природных экосистем, основанные на советских исследованиях по программе МБП. Функционирование пресноводных экосистем.—Лондон, Нью-Йорк, 1980. (Winberg G. G. General characteristics of freshwater ecosystems based on Soviet IBP studies. The functioning of freshwater ecosystems. London, New-York, 1980, p. 481—491).
30. Винберг Г. Г. Успехи лимнологии и гидробиологические методы контроля качества внутренних вод.—В кн.: Научные основы контроля качества вод по гидробиологическим показателям. Л., 1981, с. 16—45.
31. Винберг Г. Г. Температурный коэффициент Вант-Гоффа и уравнение Аррениуса в биологии.—Журн. общ. биол., 1983, т. 44, № 1, с. 3—42.
32. Винберг Г. Г., Алимов А. Ф. Методические основы расчета характеристик роста водных животных. Зообентос и его продукция.—В кн.: Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Л., 1983, с. 29—51.
33. Винберг Г. Г., Алимов А. Ф., Умнов А. А., Норенко Д. С. Продуктивность и рациональное использование озер Еравно-Харгинской системы.—В кн.: Исследование взаимосвязи кормовой базы и рыбопродуктивности на примере озер Забайкалья. Л., 1986, с. 212—219.
34. Винберг Г. Г., Сивко Т. Н. Участие фотосинтезирующих организмов планктона в процессах самоочищения загрязненных вод.—В кн.: Гидробиология и ихтиология внутренних водоемов Прибалтики. Рига, 1963, т. 7, с. 61—65.
35. Винберг Г. Г., Печень Г. А., Шушкина Э. А. Продукция планктонных ракообразных в трех озерах разного типа.—Зоол. журн., 1965, т. 44, № 5, с. 676—687.
36. Винберг Г. Г., Хлебович Т. В. Уровень энергетического обмена у многоклеточных беспозвоночных животных и у простейших.—ДАН СССР, 1984, т. 274, № 2, с. 497—499.
37. Вудивис Ф. С. Биотический индекс р. Трент. Макробеспозвоночные и биологические обследования.—В кн.: Научные основы контроля качества поверхностных вод по гидробиологическим показателям. Л., 1977, с. 132—162.
38. Вудивис Ф. С. Совместные англо-советские биологические исследования в Ноттингеме в 1977 г.—В кн.: Научные основы контроля и качества поверхностных вод по гидробиологическим показателям. Л., 1981, с. 177—189.
39. Гигиняк Ю. Г. Калорийность водных беспозвоночных животных.—В кн.: Общие основы изучения водных экосистем. Л., 1979, с. 43—57.
40. Голубков С. М. Скорость роста и калорийность тела некоторых личинок поденок сем. Baetidae.—В кн.: Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер. Л., 1979, с. 157—168.
41. Гольд З. Г. Оценка качества воды Красноярского водохранилища по биологическим критериям.—В кн.: Биологические процессы и самоочищение Красноярского водохранилища. Красноярск, 1980, с. 175—189.

42. Гутельмакер Б. Л., Алимов А. Ф. Количественные закономерности фильтрационного питания водных животных.— В кн.: Общие основы изучения водных систем. Л., 1979, с. 57—78.
43. Данилов Н. Н. Функциональные показатели нарушения равновесия экологических систем.— В кн.: Биологические методы оценки природной среды. М., 1978, с. 181—189.
44. Заика В. Е. Удельная продукция водных беспозвоночных.— Киев, 1972, 144 с.
45. Заика В. Е. Сравнительная продуктивность гидробионтов.— Киев, 1983, 206 с.
46. Засосов А. В. Динамика численности промысловых рыб.— М., 1976, 312 с.
47. Зенкевич Л. А. Материалы по питанию рыб Баренцева моря.— В кн.: Докл. первой сессии океанограф. ин-та, 1931, 4, с. 1—2.
48. Иванова М. Б. Опыт оценки участия планктонных животных в процессах самоочищения воды (на примере зоопланктона прибрежных участков р. Ижоры).— В кн.: Гидробиологические основы самоочищения вод. Л., 1976, с. 36—42.
49. Иванова М. Б. Продукция планктонных ракообразных в пресных водах.— Л., 1985, 223 с.
50. Иванова М. Б., Умнов А. А. Способы определения продукции популяций водных животных.— В кн.: Общие основы изучения водных экосистем. Л., 1979, с. 119—133.
51. Ивлев В. С. Биологическая продуктивность водоемов.— Успехи современ. биол., 1945, т. 19, вып. 1, с. 98—120.
52. Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого озера.— М., 1982, 248 с.
53. Иконников В. Ф., Умнов А. А. Математическая модель экосистемы озер.— Экологическая система Нарочанских озер. Минск, 1985, с. 246—262.
54. Камлюк Л. В. Энергетический обмен у свободноживущих плоских и колючих червей и факторы, его определяющие.— Журн. общ. биол., 1974, т. 35, № 6, с. 874—885.
55. Кобленц-Мишке О. И., Ведерников В. И. Первичная продукция.— В кн.: Биология моря. Т. 2. М., 1977, с. 183—209.
56. Комаркова Я., Марван П., Рычкова М. А. Первичная продукция и роль водорослей в литоральной зоне водоемов различного типа.— В кн.: Гидробиологические процессы в водоемах. Л., 1983, с. 91—106.
57. Константинов А. С. Биология хирономид и их разведение.— Саратов, 1958, 362 с.
58. Константинов А. С. Влияние температуры на скорость роста и развитие личинок хирономид.— ДАН СССР, 1958, т. 120, № 6, с. 1362—1365.
59. Константинов А. С. Общая гидробиология.— М., 1979, 480 с.
60. Кожова О. М., Мамонтова Л. М. К вопросу об определении бактериальной продукции.— В кн.: Проблемы экологии Прибайкалья. Ч. 1. Иркутск, 1979, с. 13—15.
61. Крогиус Ф. В., Крохин Е. М., Меншуткин В. В. Сообщество пелагических рыб озера Дальнего (Опыт кибернетического моделирования).— Л., 1969, 86 с.
62. Кузьмич В. Н., Дзюменко З. М. Эколо-функциональная характеристика зоопланктона рек бассейна реки Вилюй.— В кн.: Трофические связи и их роль в продуктивности природных водоемов. Л., 1983, с. 11—22.
63. Кузьмич В. Н., Бойнский В. С. Питание рыб. Исследование взаимосвязи кормовой базы и рыбопродуктивности на примере озер Забайкалья.— Л., 1986, с. 125—153.
64. Лапицкий И. И. Направленное формирование ихтиофауны и управление численностью популяций рыб в Цимлянском водохранилище.— Волгоград, 1970, 280 с.
65. Макарова Л. Г. Продукционные характеристики приморского гребешка *Micropodus yessoensis* (Jay) как объекта марикультуры.— Автореф. дисс. на соискание ученой степени канд. биол. наук. Л., 1986, 20 с.
66. Макрушин А. В. Биологический анализ качества вод.— Л., 1974, 60 с.
67. Методы определения продукции водных животных.— Минск, 1968, 246 с.
68. Методы биологического анализа пресных вод.— Л., 1976, 168 с.
69. Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Бактериопланктон и его продукция.— Л., 1982, 22 с.
70. Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция.— Л., 1982, 33 с.
71. Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зообентос и его продукция.— Л., 1983, 52 с.
72. Мина М. В., Клевезаль Г. А. Рост животных.— М., 1976, 291 с.
73. Никулина В. Н. Перифитон северного побережья озера Иссык-Куль.— В кн.: Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер. Л., 1979, с. 50—57.
74. Одум Ю. Основы экологии.— М., 1975, 740 с.
75. Оноприенко Ю. И. Закон сохранения информации в биологии.— Владивосток, 1985, 160 с.
76. Осадчик В. Ф., Яблонская Е. А. О продукции некоторых видов северокаспийского бентоса.— В кн.: Методы определения продукции водных животных. Минск, 1968, с. 219—225.
77. Оценка погрешностей методов гидробиологических и ихтиологических исследований.— Рыбинск, 1982, 166 с.
78. Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях.— Л., 1982, 287 с.
79. Пихтова Т. С. Количественная оценка трофических связей между зоопланктоном и рыбами-планктофагами в озере Белом (Вологодская область).— В кн.: Основы изучения пресноводных экосистем. Л., 1981, с. 35—38.
80. Протасов А. А. Перифитон. Терминология и основные определения.— Гидробиол. журн., 1982, т. 18, № 1, с. 9—13.
81. Рамад Ф. Основы прикладной экологии.— Л., 1981, 544 с.
82. Риккер У. Методы оценки и интерпретации биологических показателей популяций рыб.— М., 1979, 408 с.
83. Руденко Г. П. Методы определения ихтиомассы, прироста рыб и рыбопродукции.— В кн.: Продукция популяций и сообществ водных организмов и методы ее изучения. Свердловск, 1985, с. 111—138.
84. Свиридов Ю. М., Логофет Д. О. Устойчивость биологических сообществ.— М., 1978, 352 с.
85. Силина Н. И. Динамика и продуктивность зоопланктона озер Центральной Якутии.— Автореф. дисс. на соискание ученой степени канд. биол. наук. Л., 1981, 25 с.
86. Сущеня Л. М. Интенсивность дыхания ракообразных.— Киев, 1972, 195 с.
87. Тодораш И. К. Функциональное значение хирономид в экосистемах водоемов Молдавии.— Кишинев, 1984, 172 с.
88. Трифонова И. С. Изменение в структуре и продуктивности фитопланктона как показателя процесса эвтрофирования.— В кн.: Эвтрофирование мезотрофного озера. Л., 1980, с. 59—77.
89. Умнов А. А. Балансовая модель биотического круговорота веществ в экосистеме оз. Щучьего.— В кн.: Исследование взаимосвязи кормовой базы и рыбопродуктивности на примере озер Забайкалья. Л., 1986, с. 203—212.
90. Умнов А. А. Оценка оптимальных норм посадки и вылова рыб в нагульных водоемах.— В кн.: Исследование взаимосвязи кормовой базы и рыбопродуктивности на примере озер Забайкалья. Л., 1986, с. 203—211.
91. Умнов А. А. Оценка пищевых потребностей рыб и их кормовой базы в оз. Щучьем.— В кн.: Исследование взаимосвязи кормовой базы и рыбопродуктивности на примере озер Забайкалья. Л., 1986, с. 194—202.

92. Умнов А. А., Алимов А. Ф. Соотношение продукции с общим потоком энергии через популяцию. Общие основы изучения водных экосистем. Л., 1979, с. 133—139.
93. Умнова Л. П. Седиментация взвешенных веществ в оз. Щучьем.— В кн.: Исследование взаимосвязи кормовой базы и рыбопродуктивности на примере озер Забайкалья. Л., 1986, с. 42—49.
94. Финогенова Н. П., Алимов А. Ф. Оценка степени загрязнения вод по составу донных животных.— В кн.: Методы биологического анализа пресных вод. Л., 1976, с. 95—106.
95. Хлебович Т. В. Скорость потребления кислорода инфузориями.— В кн.: Общие основы изучения водных экосистем. Л., 1979, с. 25—31.
96. Хмелева Н. Н. Биология и энергетический баланс морских равноночих ракообразных (*Idotea baltica basteri*).— Киев, 1973. 184 с.
97. Хмелева Н. Н., Голубев А. П. Продукция кормовых и промысловых ракообразных.— Минск, 1984. 216 с.
98. Шерстюк В. В. Калорийность кормовых организмов Кременчугского водохранилища.— Гидробиол. журн., 1971, т. 7, № 6, с. 99—103.
99. Эвтрофирование мезотрофного озера.— Л., 1980. 248 с.
100. Banse K., Mosher S. Adult body mass and production relationships of field population.— Ecol. monogr., 1980, v. 50, N 3, p. 355—379.
101. Barnes R. S. K., Mann K. H. Prologue. Fundamental of aquatic ecosystems. Oxford—London—Edinburgh, 1980, p. 1—3.
102. Bloom S. A. Seasonality and structure of macrobenthics seagrass community of Florida Gulf coast.— Int. Rev. ges. Hydrobiol., 1983, v. 68, N 4, p. 539—564.
103. Boysen-Jensen P. Valuation of the Limfjord. I. Studies on the fishfood in Limfjord 1909—1917.— Rep. Danish Biol., St. 26, 1919, p. 1—44.
104. Cassie R. M. The analysis of polymodal frequency distribution by the probability paper method.— N. Z. Sci. Rev., 1950, v. 8, p. 89—91.
105. Cassie R. M. Some uses of probability paper in analysis of size frequency distribution.— Austr. J. Mar. and Freshw. Res., 1954, v. 5, N 3, p. 513—522.
106. Cerrato R. M. Demographic analysis of Bivalve population. Skeletal growth of aquatic organisms.— New-York, London, 1980, p. 417—465.
107. Dillon P. J., Rigler F. H. The phosphorus-chlorophyll relationship in lakes.— Limnol. Oceanogr., 1974, v. 19, N 5, p. 767—773.
108. Fenichel T. Intrinsic rate of natural increase: the relationship with body size.— Oecologia, 1974, v. 14, N 14, p. 317—326.
109. Goulden C. E. Temporal changes in diversity. Diversity and stability in ecological systems.— Brookhaven simposia in biology, 1969. Brookhaven, 1973, p. 96—102.
110. Grace G. D., Hart A. D. The abundance seasonal occurrence and distribution of the epizooplancton between New York and Bermuda.— Ecol. monogr., 1962, v. 32, p. 287—309.
111. Hakkari L. On the productivity and ecology of zooplankton and its role as food fish in some lakes in central Finland.— Biol. Res. Rep. Univ. Jyväskylä, 1978, N 4, p. 3—87.
112. Harding J. P. The use of probability paper for the graphical analysis of polymodal frequency distribution.— J. Mar. Biol. Ass. U.K. 1949, v. 28, N 1, p. 141—153.
113. Hemmingsen A. M. The relation of standard (basal) energy metabolism to total fresh weight of living organisms.— Rep. Stenoel. Memor. Hospital., Copench., 1960, v. 4, p. 7—58.
114. Holling C. S. Resilience and stability of ecological systems.— Ann. Rev. Ecol. Syst., Palo Alto, 1973, v. 4, p. 1—23.
115. Klekowski R. Z. Bioenergetic budgets and their application for estimation of production efficiency.— Pol. Arch. Hydrobiol., 1970, v. 17, N 1—2, p. 55—80.
116. Lawasz W. The characteristic of sinking materials and the formation of bottom deposits in a eutrophic lake.— Mitt. Internat. Verein Limnol., 1969, v. 17, p. 319—331.
117. Lindemann R. The trophic-dynamic aspect of ecology.— Ecology, 1942, v. 23, N 4, p. 399—418.
118. Margalef R. Correspondence between the classic types of lakes and the structural and dynamics properties of their population.— Verh. Internat. Verein. Limnol., 1964, v. 15, pt. 1, p. 169—175.
119. Margalef R. Diversity and stability: a practical proposal and model of interdependence. Diversity and stability in ecological systems.— Brookhaven simposia, 1969. Brookhaven, 1973, p. 25—37.
120. Paine R. T. Food web complexity and species diversity.— Amer. natur., 1966, v. 100, N 10, p. 65—75.
121. Petersen G. H. Energy flow in comparable aquatic ecosystems from different climatic zones.— Rapp. et Proc.-verb. Cons. Int. Explor. Mer., 1984, v. 183, p. 119—125.
122. Reed C. Species diversity of aquatic microecosystems.— Ecology, 1978, v. 59, N 3, p. 481—488.
123. Robinson J. V., Sandgrea C. D. On experimental evaluation of diversity indices as environmental discriminators.— Hydrobiologia, 1984, v. 108, N 2, p. 187—197.
124. Steele J. H., Baird I. E. Sedimentation of organic matter in a scottish sea loch.— Mem. Inst. Ital. Idrobiol., suppl. 29, 1972, p. 73—78.
125. The function of freshwater ecosystems.— London, 1980. 340 p.
126. Thienemann A. Produktionsbegriff in der Biologie.— Arch. Hydrobiol., 1931, Bd 22, s. 616—621.
127. Thiery B. C. Environmental instability and community diversity.— Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc., 1982, N 4, p. 691—710.
128. Ulanowicz R. E. Complexity, stability and self-organization in natural communities.— Oecologia, 1979, v. 43, N 3, p. 295—298.
129. Valielas I. Marine ecological processes.— New-York, 1984. 546 p.
130. Vollenweider R. A. Advances in defining critical loading levels for phosphorous in lake eutrophication.— Mem. Inst. Ital. Idrobiol., 1976, v. 33, p. 53—83.
131. Wetzel R. G., Rich P. H., Miller M. C., Allen H. L. Metabolism of dissolved and particulate detrital carbon in a temperate hard-water lake.— Mem. Inst. Ital. Idrobiol., suppl. 29, 1972, p. 185—243.
132. Wolff W. J., Sandel A. J. J. The development of a benthic ecosystem.— Hydrobiologia, 1977, v. 52, N 1, p. 107—115.
133. Woodiwiss F. S. The biological system of stream classification used by Trent River Board.— Chemistry and Industry, 1964, v. 11, p. 443—447.

# ОГЛАВЛЕНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ . . . . .	3
ВВЕДЕНИЕ . . . . .	4
Основные понятия . . . . .	—
Калорийность гидробионтов . . . . .	12
ГЛАВА 1. ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ . . . . .	16
Методы определения первичной продукции планктона . . . . .	19
Первичная продукция планктона в водоемах . . . . .	25
Продукция макрофитов . . . . .	32
Продукция перифитона . . . . .	34
Первичная продукция в разных водоемах . . . . .	36
Соотношение между первичной продукцией планктона и деструкцией органических веществ планктомоном . . . . .	37
Участие водных животных в процессах трансформации и деструкции органических веществ в водоемах . . . . .	38
ГЛАВА 2. ВТОРИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ . . . . .	43
Общие закономерности роста животных . . . . .	44
Методы изучения роста и возраста животных . . . . .	47
Типы роста животных . . . . .	51
Размножение и плодовитость гидробионтов . . . . .	62
Динамика численности популяций животных . . . . .	67
Способы расчета продукции популяций водных животных . . . . .	70
Продукция биоценозов . . . . .	81
ГЛАВА 3. СТРУКТУРА И ФУНКЦИИ СООБЩЕСТВ ВОДНЫХ ЖИВОТНЫХ . . . . .	85
Потоки энергии в популяциях и сообществах водных животных . . . . .	—
Структурные и функциональные характеристики сообществ водных животных . . . . .	94
Стабильность и устойчивость сообществ водных животных . . . . .	98
ГЛАВА 4. БИОТИЧЕСКИЙ БАЛАНС ВОДНЫХ ЖИВОТНЫХ . . . . .	103
Эвтрофирование и загрязнение водоемов . . . . .	127
Самоочищение и формирование качества вод . . . . .	133
Аквакультура . . . . .	140
ЗАКЛЮЧЕНИЕ . . . . .	143
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ . . . . .	146

Монография

Александр Федорович Алимов

## ВВЕДЕНИЕ В ПРОДУКЦИОННУЮ ГИДРОБИОЛОГИЮ

Редактор О. Э. Александрова. Художник С. М. Малахов. Художественный редактор  
В. В. Быков. Технический редактор Л. М. Шишкова. Корректор А. В. Хюркес

ИБ № 1914. Сдано в набор 28.09.88. Подписано в печать 02.01.89. М-17501. Формат 60×90<sup>1/16</sup>.  
бумага тип. № 1. Гарнитура литературная. Печать высокая. Печ. л. 9,5. Кр.-отт. 9,76.  
Уч.-изд. л. 10,97. Тираж 1300 экз. Индекс МОЛ-170. Заказ № 585. Цена 1 р. 70 к. Гидро-  
метеоиздат. 199226. Ленинград, ул. Беринга, 38.

Ленинградская типография № 4 ордена Трудового Красного Знамени Ленинградского  
объединения «Техническая книга» им. Евгении Соколовой Союзполиграфпрома при Госу-  
дарственном комитете СССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли.  
190000, Ленинград, Прачечный переулок, 6.

Впервые показаны количественные связи между структурными и функциональными характеристиками сообществ водных животных, оценена их стабильность и устойчивость. Эти представления могут быть использованы для прогноза возможных изменений экосистем под влиянием антропогенной деятельности. Рассмотрены общие положения биотических балансов водных экосистем и показаны пути их использования для решения практических задач.



Ленинград Гидрометеиздат 1989