

А. Н. ГОЛИКОВ

МЕТОД ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПРОДУКЦИОННЫХ СВОЙСТВ ПОПУЛЯЦИЙ ПО РАЗМЕРНОЙ СТРУКТУРЕ И ЧИСЛЕННОСТИ

(Представлено академиком Б. Е. Бызовским 17 X 1969)

Необходимость правильной оценки продукционных процессов, протекающих в природных видовых популяциях и экологических системах, привела к выработке ряда способов расчета продукции водных животных (1-10). Большинство авторов пользуется различными модификациями разработанного Бойсеном-Иенсененом метода определения продукции (11), основанного на падении численности постнерестовой популяции и весом приросте выживших и элиминированных особей. Процесс определения продукции известными способами весьма трудоемок и встречает ряд методических затруднений. Прежде всего, из-за неравномерности распределения организмов в биотопе, их численность и биомасса в настоящее время определяются весьма приближенно, и в данные по изменению количественного состава популяций исследуемого участка за те или иные промежутки времени могут вкрадываться ошибки, связанные с недостаточной точностью выборок. В то же время для того, чтобы правильно оценить скорость элиминации особей в популяции и весовой прирост различных размерно-возрастных групп, необходимо проводить выборки по возможности чаще. Это связано с тем, что при оценке прироста особей, исчезнувших из популяции задолго до расчета контрольных выборок, данные по ростовой продукции популяции сильно завышаются, а сам весовой прирост особей в сильнейшей степени зависит от их функционального состояния и изменений физико-химических условий среды, в первую очередь температуры.

Анализ размерно-весовой структуры природных популяций позволяет избежать ряда трудностей при определении продукции и упрощает процесс определения возраста особей разного размера и особенностей их роста. Широко известно, что организмы наиболее стенобионтны в период размножения и на ранних стадиях онтогенеза. Соответственно, подавляющее большинство несинантропных видов, особенно в умеренных и холодных широтах, имеет ограниченные сроки нереста и развития молоди, определяющиеся в первую очередь температурой среды (12-14). Это отражается на структуре видовых популяций, выражаясь в генеративной дискретности их размерно-весового состава. Действительно, появившаяся за некоторый промежуток времени в составе популяции молодь, несмотря на возможную растянутость сроков своего метаморфоза и нереста родителей, составляет единую размерно-весовую группу, отдаленную от родителей размерным промежутком, превышающим индивидуальные вариации в размерах внутри каждой группы. Особи предыдущей генерации таким же образом отличаются от своих родителей и т. д. Испытывая единовременное воздействие факторов, тормозящих и стимулирующих рост и размножение, популяция сохраняет дискретность своей размерно-весовой структуры на всех возрастных уровнях*. Подсчитав в популяции количество размерно-весовых групп, каждая из которых представляет собой генерацию и может быть обозначена вошед-

* Разбивка выборок из природных популяций на размерные классы перед анализом, проводившаяся рядом предшествующих авторов, маскирует истинную структуру популяции и не дает обнаружить ее размерную дискретность.

щим в литературу (^{3, 10}) термином «когорты» (с некоторым расширением смысла этого термина при растянутых сроках размножения на всех особей данной генерации, а не только на одновременно родившихся), нетрудно установить приблизительную продолжительность жизни особей разных размеров, а значит, и предельную и преобладающую продолжительность жизни особей вида в данных условиях. При наличии порционного вымета половых продуктов или двухфазного цикла нереста (например, весеннего и осеннего) особи данного года рождения или макрогенерации будут собраны в соответствующее число размерных групп, значительно меньше различающихся по размерам друг от друга, чем от особей предыдущего года рождения. При замедлении скорости роста с возрастом частота распределения размерных групп пропорционально увеличивается, а при остановке роста с продолжением жизнедеятельности соответственно увеличивается численность последней размерной группы. Таким образом, рассмотренный принцип позволяет, по-видимому, при достаточном числе количественных выборок из данного участка определить продолжительность жизни особей в популяциях большинства видов с прерывистым размножением, независимо от степени выраженности морфологических признаков возраста.

На основании построенной после анализа размерно-весовой структуры популяции гистограммы, в которой по оси ординат отложена плотность поселений, а по оси абсцисс — ростовые показатели (размеры или вес), нетрудно установить ростовую кривую особей популяции. Характеристики весового роста и расчет изменений численности особей каждой когорты с возрастом служат материалами для определения ростовой продукции популяции. Последняя, при условии стационарной популяции, выражается в весовом приросте всех особей популяции за год ко времени анализа ее исходного состояния и может быть описана формулой

$$P_g = \frac{1}{\Delta t} [N_0(w_1 - w_0) + N_1(w_2 - w_1) + \dots + N_{i-1}(w_i - w_{i-1})],$$

где P_g — ростовая продукция, N — численность особей данного возраста, $(w_i - w_{i-1})$ — весовой прирост особей данного размера за год (Δw), Δt — годовой промежуток времени. Очевидно, что данные по весовому приросту когорты за год могут быть выражены и в средних величинах ($\Delta \bar{w}$). Расчет ростовой продукции популяции по данным однократной выборки дает приближенное представление о продукции каждой когорты и в сумме популяции за год к данному сезону и не отражает среднегодовой продукции вида в данных условиях. Для установления последней необходимо выяснить состояния и структуры популяции по крайней мере в каждый сезон, так как процесс продуцирования резко меняется в зависимости от времени года и связанных с ним изменений физико-химических условий и функционального состояния организмов. При получении соответствующих данных средняя годовая продукция популяции выразится формулой $P_{г\text{ср}} = (P_{g_1} + P_{g_2} + P_{g_3} + \dots + P_{g_n})/n$, где n — число рассчитанных выборок. Предлагаемый способ расчета годовой ростовой продукции стационарной популяции позволяет не принимать во внимание сезонные изменения в скорости роста, констатируя наличие определенного состояния популяции в отношении размерно-весовой структуры и численности, к которому она приходит за год к моменту наблюдения. Недостатком способа является невозможность при малой частоте выборок учесть время элиминации особей из той или иной когорты, в результате чего данные по ростовой продукции могут быть завышенными.

О количестве вещества, образовавшегося и оставшегося в пределах той или иной популяции, более точные результаты дает оценка прироста биомассы за год без учета той части элиминации в каждой из когорт, которая обусловлена исчезновением особей из данной популяции и экосистемы. Принцип расчета этой продукции остается таким же, как и в первом случае, но к данному моменту времени за год определяются не ростовые воз-

возможности компонентов когорт, а реальное количество оставшейся молодежи, особей в возрасте до 1 года (включительно) и весовой годовой прирост наличных особей старших возрастов ($w_i - w_{i-1}$). Соответственно, полученная величина, которую можно обозначить как балансирующую или поддерживающую продукцию (supporting production) рассчитывается по формуле:

$$P_s = \frac{1}{\Delta t} [N_0 w_0 + N_1 w_1 + N_2 (w_2 - w_1) + \dots + N_i (w_i - w_{i-1})],$$

где $N_1 w_0$ и $N_1 w_1$ — биомасса молодежи и особей в возрасте 1 года. При наличии нескольких выборок в разные сезоны среднегодовая поддерживающая продукция, как и в первом случае, определяется как сумма результатов продукционного процесса за год к моменту каждой из выборок, деленная на число выборок: $P_{ср} = (P_{s_1} + P_{s_2} + \dots + P_{s_n})/n$. Скорость оборота органического вещества (коэффициент P/B) поддерживающей продукции связана обратной зависимостью с возрастом преобладающих в популяции особей (а приближенно — и со средним весом одной особи) и может быть рассчитана после выяснения последней величины по уравнению прямой (рис. 1). В популяциях с возрастом преобладающих особей около года полный оборот органического вещества происходит примерно за 1 год и коэффициент P/B близок к единице. Величина годового коэффициента P/B пропорционально уменьшается у популяций видов с большей продолжительностью жизни и, очевидно, должна возрастать у организмов, образующих несколько поколений в течение года. Колебания величины P/B при определении поддерживающей продукции за год к разным сезонам значительно меньше, чем при определении ростовой продукции при прочих равных условиях. Это создает реальную возможность расчета приближенной среднегодовой поддерживающей продукции на основании однократной выборки. Очевидно, что поддерживающая продукция необходима популяции для поддержания динамического равновесия ее численности при скорости оборота органического вещества, обеспечивающей сохранение заданной видовыми свойствами возрастной структуры популяции.

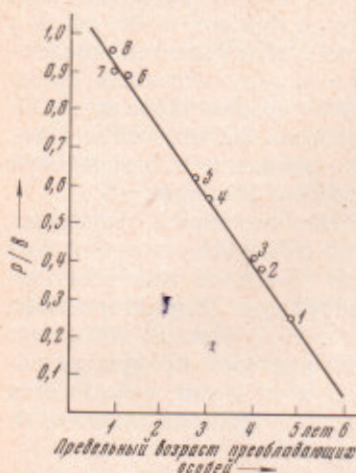


Рис. 1. Соотношение между предельным возрастом преобладающих в популяции особей и коэффициентом P/B поддерживающей продукции. 1 — *Collisella dorsuosa*, 2 — *Littorina squalida*, 3 — *Poreotrophen candelabrum*, 4 — *Littorina brevicula*, 5 — *Homalopoma sangarense*, 6 — *Epheria turrita*, 7 — *Thapsiella plicosa*, 8 — *Falsisungula athera*

Взаимоотношения между ростовой и поддерживающей продукцией довольно сложны и зависят не только от возраста и размерно-весовых характеристик особей в популяциях, но и от особенностей весового роста, и, главным образом, от динамики численности когорт. По-видимому, в том случае, если потеря органического вещества максимальна на размерно-весовых уровнях со значительной скоростью весового прироста, ростовая продукция может быть выше поддерживающей и, наоборот, при наибольшей элиминации на уровнях с малым весовым приростом поддерживающая продукция оказывается больше ростовой. Можно предположить, что соотношение между ростовой и поддерживающей продукцией свидетельствует о направлении развития популяции: к климаксу или к дегенерации.

Чтобы проиллюстрировать изложенный материал, мы приводим данные по расчету продукции двух видов брюхоногих моллюсков: одного — *Epheria turrita* (A. Adams) с относительно коротким 2—3-летним жизненным цик-

лом. В популяции этого моллюска преобладают особи в возрасте 1 года, что соответствует высокой скорости оборота органического вещества. В популяции *Thapsiella plicosa* преобладают особи в возрасте 3—4 лет, что соответствует более низкому уровню скорости оборота органического вещества.

лом и другого — *Littorina squalida* Brod et Sow. с длительным жизненным циклом, достигающим 5—6 и даже 8 лет. Материал собирался водолазным количественным методом (15, 16) в разные сезоны годы в заливе Посыет (Японское море). Вес особей данного размера определялся прямым взвешиванием и контролировался по уравнению параболы: $w = qL^b$, где L — высота раковины, q — значение начальной ординаты и b — угловой коэффициент. Возраст особей в размерных группах (когортах), изменение раз-

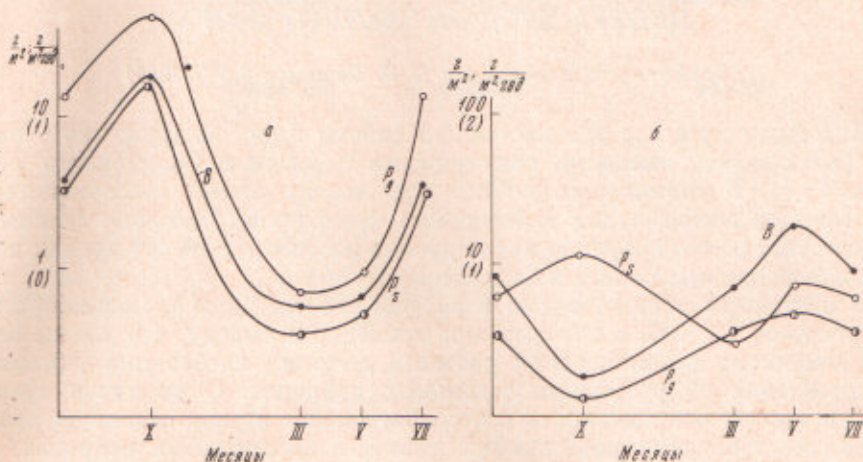


Рис. 2. Изменение биомассы (B) и годовой поддерживающей (P_s) и ростовой (P_g) продукции по сезонам: а — *Epheria turrita*, б — *Littorina squalida*

мерно-весовых параметров с ростом и ростовая и поддерживающая продукция определялись описанным выше методом с учетом общих закономерностей пойкилотермных животных (10, 17, 18). Основные результаты исследования продукционных свойств видов рассматриваемых видов приведены на рис. 2. Изложенный метод требует дальнейшей разработки и апробируется на разных группах животных.

Зоологический институт
Академии наук СССР
Ленинград

Поступило
18 VIII 1969

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Е. В. Борудский, Тр. Лимнол. станции в Косине, 22 (1939). ² G. L. Clarke, W. T. Edmondson, W. E. Ricker, Ecol. Monogr., 16, 4 (1946). ³ Б. С. Гресе, Тр. Гидробиол. общ., 3 (1951). ⁴ H. Sanders, Bull. Bingham Oceanogr. Coll., 15 (1956). ⁵ J. Nees, R. S. Digdall, Ecol., 40, 3 (1959). ⁶ А. С. Константинов, Научн. доклады высш. школы, биол. науки, 4 (1960). ⁷ Г. Г. Винберг, Зоол. журн., 41, 11 (1962). ⁸ Б. С. Гресе, Зоол. журн., 17, 19 (1963). ⁹ H. Masse, C. R., 266, 7 (1968). ¹⁰ Г. Г. Винберг, Методы определения продукции водных животных, Минск, 1968. ¹¹ Boysen-Jensen, Rep. Danish. Biol. St., 26 (1919). ¹² A. Appelloff, The Depths of Ocean, London, 1912. ¹³ J. H. Orton, J. Mar. Biol. Assoc., 12 (1920). ¹⁴ Rünström, S. Bergens, Mus. Arbok. Naturvid., 10 (1929). ¹⁵ О. А. Скарлато, А. Н. Голиков, Е. Н. Грузов, Океанология, 4 (1964). ¹⁶ А. Н. Голиков, О. А. Скарлато, Исслед. фауны морей, 3, 11 (1965). ¹⁷ L. Bertalanffy, Science, 113, 2943 (1951). ¹⁸ Г. Г. Винберг, Усп. совр. биол., 61, 2 (1966).