

А. Ф. АЛИМОВ, Н. П. ФИНОГЕНОВА

ПРОДУКТИВНОСТЬ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ЭНЕРГИИ ПИЩИ
В ДОННЫХ БИОЦЕНОЗАХ ДВУХ СЕВЕРНЫХ ОЗЕР

(Представлено академиком Б. Е. Бызовским 24 VI 1970)

При изучении экологических систем разной степени организации необходимым требованием является исследование особенностей распределения энергии на отдельных трофических уровнях.

В данной работе приводятся результаты определения балансов энергии в биоценозах бентоса озер Кривого (площадь 50 га, максимальная глубина 30,5 м, средняя 11,7 м) и Круглого (площадь 9,9 га, максимальная глубина 4 м, средняя — около 2 м), расположенных на побережье Белого моря вблизи Беломорской биологической станции Зоологического института АН СССР. Исследования проводились в течение вегетационного сезона (июнь — сентябрь) 1968 г. Бентос озер собирался еженедельно на установленных станциях дночерпателем с площадью захвата 1/40 м².

Таблица 1

Название биоценоза	Глубина обитания, м	Субстрат	Занимаемая площадь, га	Число видов	Биомасса руковод. видов, % к общ.
Оз. Кривое					
Tanytarsus mancus v. d. Wulp.	0—0,5	Макрофиты	1,2	16	61
Gammarus lacustris Sars — Ephemera vulgata L.					
Sphaerium suecicum Clessin — E. vulgata L.	0,5—4	Ил с растит. остатками	9,6	41	71
Pontoporeia affinis Lindstr.	4—7	То же	4,5	30	61,3
Sergentia coracina Zett. P. affi- nis Lindstr.	7—18 18—30,5	Бурый ил Ил и заиленная глина	22,5 12	31 12	61,4 70
Оз. Круглое					
Sphaerium suecicum Clessin — E. vulgata L.	0—1,5	Ил с гру- быми растит. остатками	3,4	45	80—90
Pisidium crassum Stelfox	1,5—4	Бурый ил	6,5	12	62

Анализ распределения донной фауны в озерах позволил выделить в оз. Кривом 5, а в оз. Круглом 2 биоценоза животных бентоса. В табл. 1 приведены некоторые характеристики биоценозов.

При выделении биоценозов для оценки различия между ними использовался показатель фаунистического сходства (5):

$$c = 100d / (a + b - d),$$

где a и b — число видов в одном и другом сообществе; d — число общих видов.

В изученных биоценозах этот показатель (между двумя любыми из них) варьировал от 15 до 20%, что свидетельствует о достаточно резких различиях в видовом составе сообществ. Важно отметить, что руководящие виды биоценозов по своей биомассе составляли 60—90% от общей биомассы животных сообщества. Все это указывает на наличие определенной структуры, характерной для каждого биоценоза.

Таблица 2*

Название популяции	P/B	K_2
<i>Sphaerium sueticum</i> Clessin	1,53	0,33
<i>Gammarus lacustris</i> Sars	0,60	0,14
<i>Ephemera vulgata</i> L.	1,20	0,10
<i>Sergentia coracina</i> Zett	3,0	0,16
<i>Tanytarsus mancus</i> v. d. Wulp.	2,3	0,32
<i>Procladius nigriventris</i> Kieff.	4,5	0,25
<i>Pontoporeia affinis</i> Lindstr.	1,0	0,27
<i>Candona candida</i> Müller	3,24	0,33
<i>Sialis flavilateria</i> L.	1,22	0,10
<i>Pisidium crassum</i> Stelfox	1,26	0,24

* $K_2 = P/A$, где P — продукция, B — биомасса, A — ассимилированная энергия. Усвояемость пищи, как показали опыты, у Фильтраторов и детритофагов 0,6, а у хищников 0,8. Принято: для Trichoptera $P/B = 1,2$; $K_2 \approx 0,1$; для олигохет соответственно 2,5 и 0,25, для *Hydracarina* 3,0 и 0,25.

Таблица 3*

Название популяции	B	P	P/B	T	T/B	A	K_2	R
«Мирные животные»								
<i>Sphaerium sueticum</i> Clessin	3,60	1,84	0,51	4,28	1,19	6,12	0,30	10,03
<i>Ephemera vulgata</i> L.	0,38	0,05	0,13	1,20	3,14	1,25	0,05	2,05
<i>Pisidium crassum</i> Stelfox	0,07	0,05	0,72	0,12	1,76	0,17	0,29	0,27
Cironomidae	0,35	0,28	0,80	0,51	1,49	0,79	0,35	1,29
Ohigochaeta	0,01	0,01	1,00	0,02	2,40	0,03	0,25	0,05
Gastropoda	0,01	0,007	0,72	0,02	1,40	0,02	0,29	0,04
Trichoptera	0,005	0,001	0,13	0,02	4,80	0,03	0,04	0,04
Микробентос	0,466	0,450	0,99	1,40	3,0	1,850	0,24	3,304
	Σ 4,90	2,85	0,58	7,57	1,54	10,26	0,28	17,07
«Хищные животные»								
<i>Procladius</i> Skuse	0,22	0,13	0,6	0,54	2,29	0,67	0,2	0,84
<i>Hydracarina</i>	0,02	0,02	1,0	0,06	3,0	0,08	0,25	0,10
	Σ 0,24	0,15	0,63	0,6	2,44	0,75	0,22	0,94

* $P = P_x + P_m - R_x = 2,06$ ккал/м².
 B — биомасса; P — продукция, ккал/м²; T — траты на обмен; $A = T + P$ — ассимилированная энергия, R — рацион, $R = 1/U(T + P)$, где $1/U$ — усвояемость пищи.

Специально проведенные экспериментальные исследования питания, роста и интенсивности обмена доминирующих в биоценозах видов позволили рассчитать потоки энергии через популяции этих животных. Поскольку биоценозы бентоса можно рассматривать как системы популяций животных, обитающих в одинаковых условиях, то для расчета баланса энергии в биоценозах были использованы данные об эффективности использования энергии отдельными популяциями (табл. 2).

В каждом биоценозе можно различать по крайней мере два трофических уровня. Детритофаги и фильтраторы считаются представителями «мирного» бентоса, а некоторые личинки хирономид (в основном рода

Procladius Skuse) вислокрылки и водные клещи относятся к «хищному» бентосу. Из представителей микрозообентоса были оценены лишь популяции остракод *Candona candida* O. F. Müller. Однако известно, что биомасса микрозообентоса в озерах Карелии, по типу близких к нашим, составляет 10% от биомассы всего бентоса (2). Используя это соотношение между макро- и микрозообентосом и данные об использовании энергии популяциями остракод, мы попытались оценить энергетическую значимость микрозообентоса.

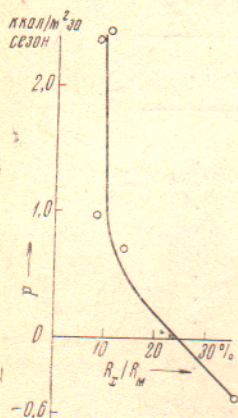


Рис. 1. Зависимость продукции биоценоза (P) от соотношения ратионов «хищного» (R_x) и «мирного» (R_m) бентоса

хорошо согласуется с положением о том, что чем сложнее система, тем большее количество энергии она должна рассеивать для своего существования.

Отношение ратионов «хищных» и «мирных» животных (R_x/R_m) изменяется в узких пределах от 3 до 15% (за исключением биоценоза *Pisidium crassum* Stelfox, где оно равно 36,8%). В этой связи интересно отметить, что в оз. Дривяты для животных бентоса R_x/R_m около 20% (нет учета мик-

Расчет баланса энергии в биоценозах проводился по схеме, предложенной Г. Г. Винбергом (1). Продукция биоценоза (P) определялась как: $P = P_m + P_x - R_x$, где P_m — продукция «мирных», P_x — продукция «хищных» животных, R_x — рация хищников.

В табл. 3 приведен пример расчета энергетического баланса биоценоза *Sphaerium sueticum* Clessin-*Ephemera vulgata* L. в оз. Кривом (июнь 1968 г., ккал/м²). Аналогичным образом были рассчитаны энергетические балансы для всех биоценозов, и в табл. 4 приведены их основные характеристики (ккал/м²) за сезон (за исключением биоценоза *Tanytarsus tancus* v. d. Wulp, который не является характерным для оз. Кривого, так как макрофиты развиты очень слабо).

Из табл. 4 видно, что в оз. Кривом с уменьшением на глубине суммы тепла снижается количество энергии, рассеиваемой биоценозами, одновременно происходит упрощение их структуры. Это

Таблица 4

Название биоценоза	Сумма тепла (град/день)	V	T	T/V	R_x/R_m , %	P	P/T , %
Оз. Кривое							
<i>Gammarus lacustris</i> Sars —	1541 L.	4,0	34,2	7,7	7,98	0,97	3,0
<i>Ephemera vulgata</i> L.							
<i>Sphaerium sueticum</i> Clessin —	1324	3,8	28,3	7,4	8,97	2,39	8,5
<i>E. vulgata</i> L.							
<i>Pontoporeia affinis</i> Lindstr.	836	0,99	8,5	8,6	13,10	0,7	8,2
<i>Sergentia coracina</i> Zett — P.	571	1,13	11,7	10,0	3,70	2,48	22,0
<i>affinis</i> Lindstr.							
Оз. Круглое							
<i>Sphaerium sueticum</i> Clessin —	1624	8,73	62,17	7,1	9,42	6,77	10,8
<i>E. vulgata</i> L.							
<i>Pisidium crassum</i> Stelfox	1550	0,31	2,46	8,1	36,8	-0,46	-18,4

робентоса) (1), в озерах Нарочь, Мястро, Баторин его величина от 4 до 16% (4), в оз. Красном (Карельский перешеек) 5% (3). Если сравнить продукцию изученных нами биоценозов, рассчитанную по приведенной выше формуле, с отношением ратионов «хищных» и «мирных» животных (рис. 1), то можно заметить, что продукция биоценоза положительна при $R_x/R_m < 25\%$.

Если $R_x/R_m > 25\%$, то продукция отрицательна. Такой результат был получен при расчете продукции биоценоза *Pisidium crassum* Stelfox в оз. Круглом. Отрицательная величина продукции указывает, по-видимому, на то, что хищные животные должны либо заниматься каннибализмом, либо в их рацион должна входить и пища не животного происхождения. В противном случае нарушается энергетический баланс системы, и ее полная энергия выхода (продукция) становится отрицательной, что не может быть в сложившемся биоценозе.

Отношение полной энергии (продукции) передаваемой биоценозом на следующий трофический уровень, к тратам энергии им на обменные процессы можно рассматривать как коэффициент полезного действия биоценоза (системы). В наших биоценозах это отношение варьировало от 3 до 22%, в среднем оно близко к 13%. Величиной, близкой к постоянной, в исследованных биоценозах оказалось отношение трат на обмен всеми животными к средней (за сезон) биомассе сообщества.

В разных биоценозах оно менялось от 7,1 до 10 (в среднем 8,2). Характерно, что при всем разнообразии видового состава отдельных биоценозов, различий в возрастном составе, численности и биомассе популяций животных это отношение сохранялось постоянным.

На основании изучения структуры и энергетического баланса донных биоценозов озер Кривого и Круглого можно сказать, что зообиоценоз есть сообщество популяций животных, локализованное в пространстве и времени, имеющее определенную структуру и сбалансированное по количеству рассеиваемой им энергии и соотношению хищных и мирных животных.

Зоологический институт
Академии наук СССР
Ленинград

Поступило
15 VI 1970 г.

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Г. Г. Винберг, ДАН, 186, № 1, 198 (1969). ² А. Е. Михайлов, Уч. зап. Псковск. гос. пед. инст., 22, 88 (1969). ³ I. N. Andronikova, W. G. Drabkova et al., Prel. pap. UNESCO — IBP Symp. Productivity Problems of Freshwaters, Poland, 1970, 1, 1970, p. 1. ⁴ Т. М. Мичеева, О. Ф. Якушко et al., Prel. pap. UNESCO — IBP Symp. Productivity Problems of Freshwaters, Poland, 1970, 2, 1970, p. 269. ⁵ K. Zaczwilichowska, Acta hydrobiol., 10, № 3, 319 (1968).