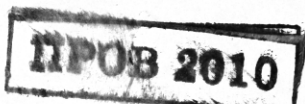


595.34:591.13
Ш 163



ОРДЕНА ЛЕНИНА АКАДЕМИЯ НАУК
УКРАИНСКОЙ ССР
ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ
им. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

На правах рукописи

ШАДРИН Николай Васильевич

ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ И УСЛОВИЙ ПИТАНИЯ НА ДИНАМИКУ ПОПУЛЯЦИЙ КОПЕПОД

03.00.18 — Гидробиология

А в т о р е ф е р а т
диссертации на соискание ученой
степени кандидата биологических наук

Севастополь-1982

Нордген Мамари Сергеевич
с глубоким уважением
и искренней благодарностью

17.11.82

Шмедь

Работа выполнена в отделе функционирования морских экосистем Института биологии южных морей АН УССР.

Научный руководитель — доктор биологических наук, член-корр. АН УССР Т. С. ПЕТИПА.

Официальные оппоненты:
доктор биологических наук В. В. МЕНШУТКИН
доктор биологических наук К. М. ХАЙЛОВ

Ведущее учреждение: Институт зоологии АН БССР.

Защита диссертации состоится «11» мая 1982 года в 15 часов на заседании специализированного совета Д 016.12.01 при Институте биологии южных морей АН УССР, 335000, г. Севастополь, проспект Нахимова, 2.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института биологии южных морей АН УССР.

Автореферат разослан «20» марта 1982 г.

Ученый секретарь

в.ета
IKO

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

АКТУАЛЬНОСТЬ ПРОБЛЕМЫ. Прогрессирующее загрязнение природной среды, истощение ресурсов, увеличивающаяся потребность человечества в пище, чистой воде — эти и другие проблемы, связанные с рациональным природопользованием, предстоит решить, опираясь на экологические знания. Быстрейшее развитие экологии поэтому — насущная потребность времени. В настоящее время развитие экологии характеризуется двумя процессами: 1) лавинообразное накопление фактов, 2) рост числа математических моделей экологических систем и процессов. Однако эти два процесса не взаимодействуют в должной мере из-за недостаточного обобщения данных и слабой разработки биологических предпосылок моделирования.

Оценка продукционных возможностей экосистем, их динамики под действием различных факторов невозможно без математических моделей, базирующихся на четкой биологической основе. Популяции можно рассматривать как основные биологические элементы экосистем. Главными биологическими предпосылками моделирования популяций можно считать следующие:

1. Принципиальная возможность выведения основных популяционных параметров из эколого-физиологических характеристик особи.

2. Учет закономерностей, возникающих впервые на популяционном уровне.

3. Обоснованный выбор факторов, наиболее сильно влияющих на процессы жизнедеятельности особи и динамику популяции. Это, как правило, — температура, концентрация и природа пищевых объектов, плотность популяции потребителя.

4. Выбор при математическом описании биологических процессов параметров, имеющих четкую биологическую интерпретацию.

Использование таких предпосылок позволит выяснить основные пути и механизмы воздействия факторов среды на динамику численности популяций. Подобные знания, в свою очередь, важны для управления популяциями в искусственных и природных экосистемах и прогнозирования их развития.

Институт биологии
южных морей АН УССР

БИБЛИОТЕКА

В качестве объекта моделирования были выбраны веслоногие ракообразные, которые играют существенную роль как в пресноводных, так и в морских экосистемах. Кроме того, представители этой группы наиболее перспективны для массового культивирования в качестве живых кормов для молоди морских рыб (Сажина, 1975).

ЦЕЛЬ И ЗАДАЧИ РАБОТЫ. Целью работы являлось создание простой модели влияния температуры и условий питания на популяционные характеристики представителей веслоногих ракообразных. В связи с этой целью основными задачами работы были следующие:

1. Рассмотрение возможностей существования регуляторных механизмов в популяциях копепод.

2. Экспериментальное изучение действия температуры и плотности рачков в сосудах на двигательную активность и интенсивность питания копепод.

3. Оценка по литературным и полученным нами данным влияния температуры, концентрации и природы пищевых объектов, плотности популяции на рацион, обмен и длительность развития копепод.

ПРЕДМЕТ И МАТЕРИАЛ ИССЛЕДОВАНИЯ. Предметом исследования послужило изучение влияния температуры и условий питания на элементы энергетического баланса особи и динамику популяций веслоногих ракообразных, в частности, *Acartia clausi* Qiesbr. Основное внимание было уделено процессу питания.

Работа выполнялась в отделе функционирования морских экосистем Института биологии южных морей АН УССР в 1975—1981 гг. Материалом для работы послужили экспериментальные данные по влиянию температуры и условий питания на рацион и двигательную активность веслоногих ракообразных, полученные автором совместно с Т. А. Мельник и С. А. Пионтковским, данные машинных экспериментов, а также экспериментальные материалы сотрудников отдела и литературные сведения.

НАУЧНАЯ НОВИЗНА работы заключается в следующем:

1. Предложена качественная схема взаимосвязи параметров структуры популяции с эколого-физиологическими характеристиками особей.

2. Создана модель, позволяющая анализировать действие температуры и условий питания на динамику популяции.

3. Впервые экспериментально получены количественные

зависимости двигательной активности и интенсивности питания от температуры и плотности копепод в сосуде.

4. Предложено уравнение, связывающее скорость потребления пищи с концентрацией и размером пищевых частиц. В уравнении учтены характеристики поведения рачков.

5. По литературным данным рассчитано уравнение связи скорости движения акарции в период питания с концентрацией водорослей.

ПРАКТИЧЕСКАЯ ЦЕННОСТЬ. Предложенная модель может служить основой для разработки теоретической базы массового культивирования копепод. Результаты исследования могут быть применены при прогнозировании динамики копепод в природе.

АПРОБАЦИЯ РАБОТЫ. Материалы диссертации докладывались на:

1. III Всесоюзном симпозиуме по поведению водных беспозвоночных (Борок, 1978 г.),

2. Всесоюзном симпозиуме «Основы изучения пресноводных экосистем» (Ленинград, 1979 г.),

3. Областных научно-технических конференциях молодых ученых (Севастополь, 1978, 1980 гг.),

4. Семинаре лаборатории экспериментальной и пресноводной гидробиологии ЗИН АН СССР (Ленинград, 1980 г.),

5. Семинарах отдела функционирования морских экосистем ИнБЮМ АН УССР (1976—1981 гг.).

ПУБЛИКАЦИИ. По теме диссертации опубликовано 6 работ.

Объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 5 глав и выводов. В работе 23 таблицы и 18 рисунков. Рукопись содержит 126 страниц и список литературы из 219 названий, из которых 63 иностранных.

Глава I. Принципы моделирования популяций на основе балансового равенства.

Основная цель данной главы — показать принципиальную схему возможного выведения из эколого-физиологических характеристик особей закономерностей влияния на динамику популяции факторов внешней среды. Такая постановка задачи связана с вопросом соотношения двух уровней организации живого — особи и популяции. Этот вопрос имеет две стороны; 1) выводимы ли популяционные законы из организменных; 2) сводимы ли популяционные законы к организменным. В первой главе не рассматривается вопрос сводимости популяционных законов к организменным.

На примере выведения влияния температуры на динамику популяции показана принципиальная схема перехода от организменных характеристик к популяционным. Предложена простая математическая модель, сделанная на базе уравнения энергетического баланса особи. Модель сделана в расчете на идеальное животное, структура энергетического баланса которого в онтогенезе не меняется, а рост и размножение разобщены во времени. Популяция представлена одной когортой. Такой тип популяции характерен для моноциклических копепоид. Рост и развитие рассматривали как процессы, относительно независимые. В основу модели положено три уравнения (1) — (3).

Скорость увеличения массы тела рачка является разностью между скоростью ассимиляции и скоростью трат энергии на обмен. Учтя зависимость скоростей ассимиляции и трат на обмен от температуры, зависимость скорости роста от температуры можно представить уравнением (Заика, 1973, 1975):

$$\frac{dW}{dt} = A_0 \cdot e^{-\frac{M_1}{T}} \cdot W^{b_1} - R_0 \cdot e^{-\frac{M_2}{T}} \cdot W^{b_2} \quad (1)$$

где $\frac{dW}{dt}$ — скорость увеличения массы тела животного,

W — масса тела животного,

T — абсолютная температура,

$A_0, R_0, M_1, M_2, b_1, b_2$ — коэффициенты.

Зависимость от температуры длительности развития от яйца до половозрелости можно описать (Медников, 1967; Винберг, 1968):

$$D_T = D_0 \cdot e^{-\frac{M_3}{T}} \quad (2)$$

где D_T — длительность развития при абсолютной температуре T , D_0, M_3 — коэффициенты.

Длительность развития — один из параметров динамики популяции.

Взяв определенный интеграл от уравнения (1) в пределах от 0 до D_T , получим дефинитивную массу животного в когорте. Дефинитивная масса — один из основных параметров структуры популяции.

Зная дефинитивную массу самки, можно определить ее

плодовитость. Анализ литературных данных показывает, что для природных популяций эта связь описывается уравнением:

$$E = g \cdot W_n^m \quad (3)$$

где E — плодовитость самки,

W_n — дефинитивная масса самки,

g, m — коэффициенты.

Зная число самок и их плодовитость, можно определить начальную численность дочерней генерации. Таким образом, если известно влияние температуры на питание, обмен, развитие, можно определить тенденцию влияния температуры на динамику численности популяции.

Применение этой модели к реальным популяциям копепод невозможно без определения численных значений используемых коэффициентов и устранения или обоснования допущений. Этому и посвящены следующие главы.

Глава II. Влияние температуры и условий питания на потребление пищи.

В главе рассмотрено влияние на рацион температуры, концентрации и размера пищевых частиц, размера рачка, плотности питающейся популяции.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ. Опыты проводились с двумя видами копепод — *Acartia clausi* и *Rhincalanus nasutus* при тех же температурах, которые наблюдались в море в момент исследования. В качестве пищевого объекта использовали перидиниевую водоросль.

Потребление пищи определяли по разнице концентраций водорослей в начале и конце опыта с учетом размножения и отмирания водорослей. Для определения удельных скоростей размножения и отмирания водорослей использовали контроль без животных. Подсчет концентрации водорослей производился визуально под микроскопом. Объем воды в опытных и контрольных сосудах был равен 0,5—1 литр. В этих же опытах оценивалась двигательная активность рачков. Определения велись на визуально выделенных рачках, подряд проводилось 10—20 одномоментных наблюдений. В 50-литровых аквариумах были проведены наблюдения над распределением в толще воды 150—200 акарций. Все данные были подвергнуты статистической обработке. Для расчета рационов и скоростей облавливания рачками прост-

ранства по данным опытов с учетом размножения и отмирания водорослей были выведены соответствующие уравнения.

ВЛИЯНИЕ НА РАЦИОН КОНЦЕНТРАЦИИ И ПРИРОДЫ ПИЩЕВЫХ ОБЪЕКТОВ. Основопологающими работами в изучении влияния концентрации и природы пищевых объектов на рацион, показавшими возможные экспериментальные и теоретические подходы к анализу данных зависимостей, являются работы В. С. Ивлева (1944—1964).

Анализ влияния концентрации и размера пищевых частиц (п. ч.) был сделан на основе уравнения (Тен, 1967; Островская, 1975):

$$C = \frac{W_0}{\tau_1 + \tau_2} \quad (4)$$

где C — масса п. ч., потребляемых за единицу времени,

τ_1 — продолжительность поиска п. ч. до захвата,

τ_2 — продолжительность обработки одной п. ч. (в случае водорослей — продолжительность поедания, в случае животной пищи — поедание плюс переваривание),

W_0 — масса п. ч.

Зависимость длительности поиска до захвата частицы можно представить уравнением

$$\tau_1 = \frac{1}{\tau n} = \frac{1}{EbVn} \quad (5)$$

где τ — скорость облавливания пространства рачком,

E — процент схваченных клеток из встреченных,

b — площадь перцепции рачка, перпендикулярная к направлению движения,

V — скорость движения рачка в период питания,

n — концентрация клеток водорослей.

Литературные данные (Пионтовский, Петипа, 1976; Ковалева, 1977, 1978) позволили нам рассчитать уравнение зависимости средней скорости движения акарции от концентрации водорослей в диапазоне 0,5—5000 кл/мл при температуре 18—19 °C:

$$V = 2,02 - 0,23 \lg n, \quad (6)$$

где V — в мм/сек., n — кл/мл.

Анализ данных (Пионтовский, Петипа, 1976; Пионтовский, Шадрин, 1978, Т. М. Ковалева, устное сообщение) позволил сделать вывод, что продолжительность поедания п. ч. зависит от размера и природы пищевого объекта. Зависи-

мость продолжительности поедания акарцией одной клетки водоросли от массы клетки в первом приближении может быть описана уравнением:

$$\tau_2 = 0,65 + 2,2 \cdot 10^3 \cdot W_0 \quad (7)$$

где τ_2 — продолжительность поедания акарцией одной клетки (сек.),

W_0 — масса клетки (мг).

Недостающие коэффициенты уравнения (5) рассчитали по экспериментальным данным (Пионтковский, Петица, 1976). Рационы, найденные по уравнению (4) с подстановкой в него уравнений (5) — (7), показали удовлетворительное совпадение с экспериментальными данными (Ковалева, 1977).

Анализ уравнений показал, что при концентрациях водорослей до 600—1000 кл/мл продолжительность обработки п. ч. в уравнении (4) можно приравнять нулю. Следовательно, зависимость рациона от концентрации водорослей в этих пределах прямолинейна. Зависимость рациона от размера п. ч. проявляется сильнее при более высоких концентрациях водорослей.

ВЛИЯНИЕ НА РАЦИОН МАССЫ ракообразного изучено довольно хорошо (Сушня, 1975). Зависимость рациона от массы животного передается степенным уравнением

$$C = a_1 \cdot W^{b_1}, \quad (8)$$

где C — величина рациона животного, имеющего массу W , a_1, b_1 — коэффициенты, b_1 , как правило, меньше единицы.

ВЛИЯНИЕ НА РАЦИОН ТЕМПЕРАТУРЫ. Было изучено влияние температуры на скорость облавливания пространства акклимизированными особями *Acartia clausi* (малая форма). Полученные данные приведены в таблице 1. Связь рациона, как и скорости облавливания пространства рачком, можно описать уравнением типа Аррениуса (Ивлева, 1972)

$$\tau = \tau_0 \cdot e^{\frac{M_1}{T}} \quad (9)$$

где τ — скорость облавливания пространства при абсолютной температуре T , τ_0, M_1 — коэффициенты; M — температурная характеристика показывающая степень влияния температуры на процесс.

По данным таблицы 1 рассчитали параметры уравнения (9), по литературным данным (Fernandez, 1978) были рассчитаны температурные характеристики еще одиннадцати аналогичных уравнений для копепод. Отсутствие достовер-

ных различий между температурными характеристиками для разных видов позволило вывести среднее значение этого показателя для копепод в целом — 6369 ± 1082 .

ВЛИЯНИЕ ПЛОТНОСТИ ПОПУЛЯЦИИ КОПЕПОД НА ИХ РАЦИОН. Влияние плотности популяции на процесс потребления пищи может осуществляться как через непосредственные, так и опосредованные отношения. Опосредованные отношения — это отношения через субстрат, ресурс. Непосредственные — это влияние особей непосредственно

Таблица I

Влияние температуры на скорость облавливания пространства *Acartia clausi* (малой). Плотность посадки — 20 экз./л, пища — *Peridinium trochoideum* начальная концентрация — 200 кл/мл.

Температура опыта, °С	Количество опытов	Средняя величина скорости облавливания (мл/час)
22	3	1,0
17	5	0,8
11	7	0,7
8	3	0,4
5,5	3	0,3

друг на друга или через метаболиты. Результаты опытов по влиянию плотности рачков в сосудах на их рацион приведены в таблицах 2 и 3. У ринкалянуса с увеличением плотности рачков в сосудах от 5 до 15 экз/л величина скорости облавливания уменьшилась в два раза. Различие достоверно при уровне значимости 0,01. У акартии с увеличением плотности рачков в сосудах от 10 до 50 экз/л величина скорости облавливания уменьшилась в два с половиной раза. Различие достоверно.

В этих опытах ^{менее}изучение скорости облавливания говорит о наличии непосредственных отношений у рачков. Специальные опыты, проведенные нами, позволяют предположить, что эти отношения осуществляются через метаболиты. Средняя концентрация водорослей в опытах была разной при различных плотностях рачков в сосудах, следовательно, имели место и опосредованные через пищу отношения между рачками. По собственным и литературным данным было рассчитано уравнение зависимости скорости облавливания простран-

ства акарциями от их плотности в сосудах (диапазон — от 10 до 300 особей/литр):

$$\tau = 5,73 \cdot m^{-0,49} \quad (10)$$

где τ — скорость облавливания (мл/час),

m — плотность рачков в сосуде (особь/л).

Коэффициент корреляции между логарифмом скорости облавливания и логарифмом плотности рачков в сосуде—0,78

Плотность популяции, таким образом, по крайней мере для культивируемых популяций веслоногих ракообразных, может быть отнесена к основным факторам, влияющим на рацион, равно как и остальные рассмотренные факторы.

Таблица 2

Влияние плотности посадки *R. nasutus* на рацион и условнооблавливаемый объем (температура опыта — $25,0 \pm 0,5^\circ\text{C}$). Корм — *Peridinium trochoideum* 180 кл/мл

Плотность посадки, экз/л	Кол-во опытов	Среднечасовой рацион, кл/час	Условно облавлив. объем, мл/час (d)
5	15	409 ± 109	$2,06 \pm 0,57$
15	6	147 ± 25	$0,98 \pm 0,09$
30	4	156 ± 27	$1,13 \pm 0,14$

Таблица 3

Влияние плотности посадки *A. clausi* (большой) на рацион и условно облавливаемый объем (температура опыта— $20,0 \pm 0,5^\circ\text{C}$). Корм — *Peridinium trochoideum* — 100 кл/мл

Плотность посадки (экз/л)	Кол-во опытов	Средний суточный рацион 1 рачка (клетки/экз.)	Ср. усл. облавл. объем (скор. облавл.) (мл/час)
10	4	3690 ± 658	$1,97 \pm 0,263$
20	12	1720 ± 461	$0,85 \pm 0,282$
50	14	1196 ± 342	$0,77 \pm 0,352$
100	5	818 ± 82	$0,77 \pm 0,13$

РИТ

СУТОЧНЫЕ НОРМЫ В ПИТАНИИ. На важность учета ритмов питания указывалось неоднократно (Кушинг, 1979). На числовых примерах показано в работе, что недоучет ритмов может приводить к значительным ошибкам при расчете рациона, особенно за длительный период времени. Высказа-

но предположение о связи выраженности ритмов с плотностью популяции.

Глава III. Влияние на обмен температуры и условий питания.

Общий энергетический обмен можно представить как сумму активного и основного обменов:

$$R = R_{\text{акт}} + R_{\text{осн}} \quad (11)$$

ОСНОВНОЙ ОБМЕН. Основным фактором, определяющим обмен, является масса животного (Сущенко, 1972). Зависимость основного и стандартного обменов от массы тела передается уравнением:

$$R_{\text{осн}} = a_2 \cdot W^{b_2}, \quad (12)$$

где $R_{\text{осн}}$ — основной обмен животного массой W ,
 a_2, b_2 — коэффициенты.

По данным Л. М. Сущенко (1972) показатель степени в уравнении обмена для копепод равен 0,78.

Влияние температуры на основной (стандартный) обмен довольно хорошо изучено в работах И. В. Ивлевой (1965—1981). Связь обмена с температурой передается уравнением типа Аррениуса, в случае ракообразных с температурной характеристикой—7494 (M_2 в уравнении (1)). Температурная характеристика в уравнении обмена достоверно отличается от рассчитанной нами для питания.

Анализ материалов, имеющих в литературе, не позволяет сделать вывод о существенном влиянии концентрации пищи и плотности популяции на основной обмен копепод.

АКТИВНЫЙ ОБМЕН. Максимально возможный активный обмен прямо пропорционален массе тела ракообразного (Виленкин, 1966; Светличный, 1978). Однако обычно наблюдаемый активный обмен зависит от двигательной активности животного, которая может изменяться в процессе роста различным образом (Хмелева, 1973; Пионтовский, 1979).

Температура влияет на активный обмен через изменение двигательной активности. Наши данные по влиянию температуры на частоту скачков акарции приведены в таблице 4. При общей тенденции к увеличению частоты скачков с ростом температуры от 5,5 до 22°C наблюдался минимум числа скачков в минуту при 14—16 °C. Этот минимум достоверен и приходится на оптимальную для акарции температуру.

Плотность рачков в сосуде также влияет на двигательную активность копепод. Наши опыты показали, что при увели-

чении плотности ринкалянусов в сосуде от 5 до 30 экз/л процент времени нахождения в движении возрастал у них в 4 раза. Частота скачков акарции при плотности 20 экз/л составляла 44 в минуту, а при плотности 100 экз/л — 60 в минуту. Различия в обоих случаях достоверны при уровне значимости 0,01. Активный обмен возрастает прямо пропорционально частоте скачков при условии, что все скачки одинаковы.

Анализ зависимости скорости движения от концентрации пищи (уравнение 6) и зависимости активного обмена от скорости движения у ракообразных (Ивлев, 1963) позволяет сделать вывод, что при увеличении концентрации пищи на два порядка активный обмен уменьшается в два раза.

Таблица 4

Среднее количество скачков за минуту у *A. clausi* (малая) при разных температурах с пищей и без пищи (плотность рачков 20 экз/л).

Температура	Число определ.	Среднее кол-во скачков $\pm$ S. E.	
		С пищей	Без пищи
22	170	66 $\pm$ 18	59 $\pm$ 20
20	110	50 $\pm$ 10	41 $\pm$ 14
15,5	100	38 $\pm$ 9	31 $\pm$ 9
11	135	47 $\pm$ 17	27 $\pm$ 11
7	120	44 $\pm$ 15	39 $\pm$ 16
5,5	70	43 $\pm$ 16	41 $\pm$ 14

ОБЩИЙ ОБМЕН. Зависимость общего обмена от какого-либо фактора определяется: 1) влиянием этого фактора на основной обмен; 2) влиянием фактора на активный обмен; 3) соотношением основного и активного обмена. В отдельные моменты времени соотношение основного и активного обмена может быть различным, но в среднем за более или менее длительный промежуток времени активный обмен у копепода типа акарция примерно равен основному. Следовательно, концентрация пищи и плотность популяции рачков могут изменять общий обмен не более как на 10—50%. Масса животного и температура — основные факторы, определяющие общий обмен.

Глава IV. Влияние температуры и условий питания на рост, развитие, дефинитивные размеры и коэффициент K_2 .

РОСТ. У копепод наблюдается параболический (степенной) тип зависимости от массы тела (Иванова, 1973; Сажина 1975; Чмыр, Шадрин, 1976). Это подтверждает то, что в уравнении (1) $V_1 = V_2$.

Температурная характеристика в уравнении зависимости питания от температуры у копепод (6369) по абсолютной величине меньше таковой в уравнении обмена (7494). Следовательно, зависимость скорости роста от температуры передается куполовидными кривыми. Максимальная скорость роста наблюдается при температуре, которую можно найти, как показал В. Е. Заика (1973, 1975), по уравнению

$$\frac{1}{T} = \frac{1}{M_2 - M_1} \cdot \ln \left(\frac{R_0}{A_0} \cdot \frac{M_2}{M_1} \right) \quad (13)$$

Параметр A_0 в уравнении (13) зависит от концентрации пищи, как и рацион. Температура максимума скорости роста, таким образом, также зависит от концентрации пищи. Из анализа уравнения (13) видно, что чем выше концентрация пищи, тем на более высокую температуру приходится максимум скорости роста.

Концентрация пищи оказывает существенное влияние на скорость роста. Рост может идти только если концентрация пищи больше некоторой поддерживающей величины. С увеличением концентрации пищи скорость роста возрастает. Однако при концентрациях выше насыщающей скорость роста перестает зависеть от концентрации пищи.

РАЗВИТИЕ. Рассмотрим основные факторы, влияющие на продолжительность развития. Анализ литературных материалов приводит к выводу, что температурная характеристика в уравнении (2) равна по абсолютной величине таковой в уравнении обмена, т. е. 7494.

По имеющимся в литературе сведениям концентрация пищи обычно не влияет на длительность развития копепод.

Длительность развития копепод может увеличиваться с ростом плотности популяции, как это показано для циклопов (Зеликман, Гейнрих, 1959).

ДЕФИНИТИВНАЯ МАССА. Дефинитивную массу, как это было показано в I главе, можно найти, проинтегрировав уравнение (1) с учетом уравнения (2). Таким образом, за-

зависимость дефинитивной массы от температуры у копепоид передается уравнением (14)

$$W^{\infty} = \left[\left(A_0 \cdot e^{\frac{6369}{T}} - R_0 \cdot e^{\frac{7494}{T}} \right) \cdot (1 - \beta) D_0 \cdot e^{\frac{7494}{T}} \right]^{\frac{1}{1 - \beta_1}}$$

Анализ уравнения (14) показал: 1) с увеличением температуры дефинитивная масса уменьшается, это же неоднократно наблюдали в экспериментах; 2) это уменьшение тем больше, чем ниже концентрация пищи.

Увеличение концентрации пищи и уменьшение плотности популяции рачков вызывает увеличение дефинитивной массы до определенных пределов.

КОЭФФИЦИЕНТ K_2 . Зависимость K_2 от температуры у копепоид можно передать уравнением

$$K_2 = \frac{A - R}{A} = 1 - \frac{R}{A} = 1 - \frac{R_0}{A_0} \cdot e^{-\frac{1125}{T}} \quad (15)$$

Анализ уравнения (15) показывает: а) с увеличением температуры величина K_2 уменьшается, б) чем ниже концентрация пищи, тем сильнее влияние температуры на K_2 . С увеличением концентрации пищи значение K_2 возрастает, стремясь к асимптоте.

Глава V. Влияние температуры и условий питания на динамику популяции копепоид.

Зная влияние температуры и концентрации пищи на длительность развития, рацион, и обмен, можно предсказать действие этих факторов на потенциальные возможности изменения численности популяции копепоид, ее продукционных свойств. Реализация этих потенций зависит от внутрипопуляционных взаимодействий и структуры сообществ. Влияние структуры сообщества на смертность нами не анализировалась.

Анализ внутрипопуляционных отношений у копепоид приводит к выводу, что нельзя популяцию копепоид рассматривать как простую сумму особей. Обобщение данных позволило нарисовать нам упрощенную схему взаимосвязи популяционных характеристик с эколого-физиологическими параметрами особей (рис. 1).

На основе рисунка 1 и конкретных зависимостей, рассмотренных в работе, была создана модель влияния температуры и условий питания на динамику популяции. Модель

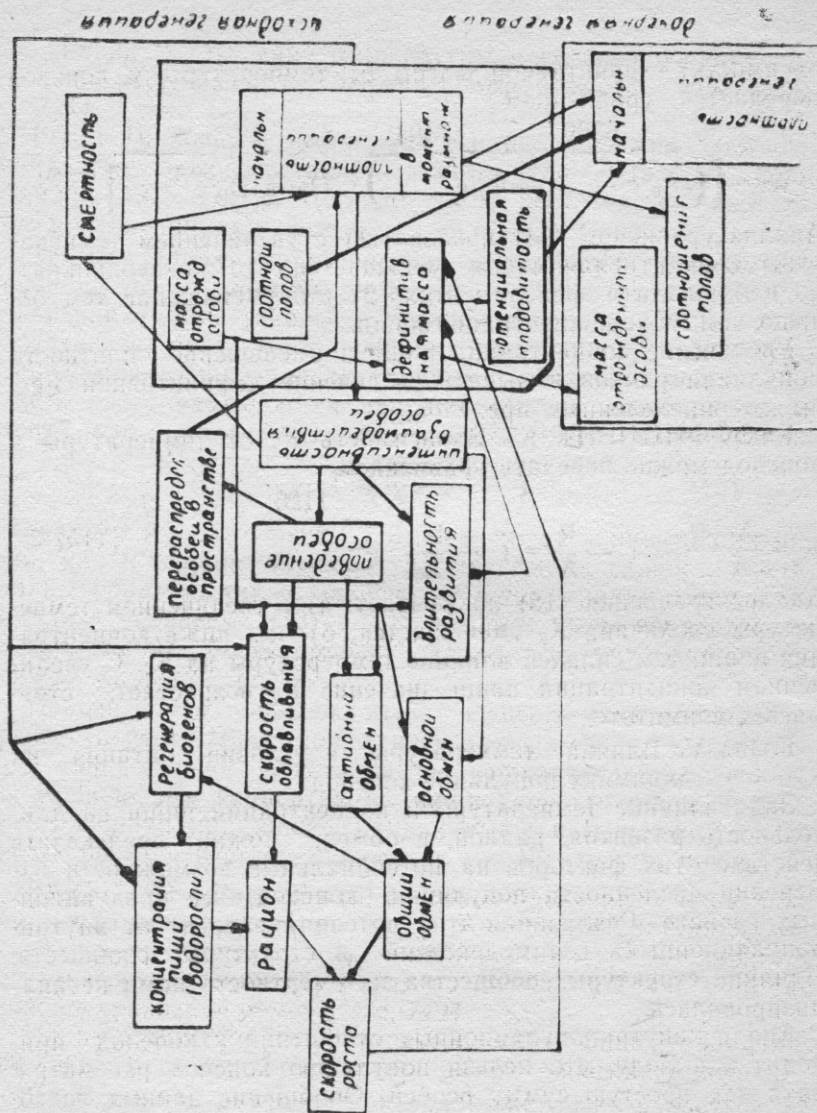


Рис. 1. Общая схема взаимосвязи эколого-физиологических характеристик особей со структурой и динамикой популяции.

была записана на языке «Бейсик» и реализована на ЭВМ «Электроника-60М».

Численные реализации модели позволили найти зависимости от температуры, концентрации пищи и плотности популяции рачков следующих популяционных параметров:

1. Средней биомассы генерации рачков за время развития.
2. Продукции генерации за период развития.
3. Дефинитивной массы рачка.
4. Процента особей генерации, дошедших до размножения.
5. Начальной численности дочерней генерации.

В качестве примера таких зависимостей дан рисунок 2.

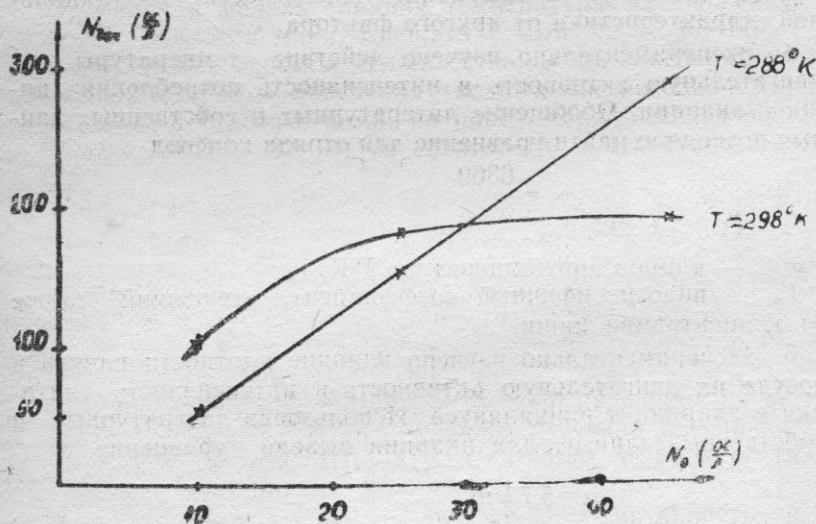


Рис. 2. Зависимость начальной плотности дочерней генерации рачков от начальной плотности родительской генерации при различных температурах развития родительской генерации. Начальная концентрация водорослей 25000 кл/мл, удельная скорость деления водорослей 0,015 час⁻¹.

ВЫВОДЫ

1. На основе балансового подхода с учетом ряда внутрипопуляционных эффектов предложена простая модель, позволяющая прогнозировать влияние температуры и условий питания на характеристики популяции копепод при отсутствии их выедания.

2. Показано, что при построении модели популяции копепод, кроме эколого-физиологических зависимостей, необходимо учитывать внутривидовые отношения. Предложена классификация внутривидовых отношений.

3. Анализ модели показал, что нельзя анализировать влияние какого-то одного фактора на популяционные характеристики рачков. Даже небольшие изменения одного фактора могут значительно видоизменить зависимость популяционной характеристики от другого фактора.

4. Экспериментально изучено действие температуры на двигательную активность и интенсивность потребления пищи у акарции. Обобщение литературных и собственных данных позволило найти уравнение для отряда копепод

$$C = C_0 \cdot e^{\frac{6369}{T}}$$

где C — рацион при температуре $T^\circ\text{K}$,

C_0 — видоспецифичный коэффициент, зависящий также от концентрации пищи.

5. Экспериментально изучено влияние плотности рачков в сосуде на двигательную активность и интенсивность питания у акарции и ринкалянуса. Используя литературные и собственные данные, для акарции вывели уравнение

$$\alpha = 5,73 \cdot m^{-0,49},$$

где α — скорость облавливания рачком пространства (мл/час),

m — плотность рачков в сосуде (ос/л).

6. Предложено уравнение, связывающее скорость потребления пищи с концентрацией пищи. В отличие от существующих, в предложенном уравнении учтены как специфика пищевых частиц (масса), так и основные характеристики вида потребителя (радиус перцепции, скорость движения, эффективность охоты, длительность поедания и переваривания).

7. По литературным данным найдено уравнение для акарции

$$L = 2,23 - 0,25 \cdot \lg n,$$

где L — длина скачка акарции (мм),

n — концентрация водорослей (кл/мл).

8. Предложена система уравнений для расчета по данным опытов потребления живых и мертвых водорослей с учетом их размножения и отмирания.

9. Проанализировано влияние температуры и условий питания на дефинитивные размеры рачков, длительность развития, продукцию и биомассу, генерации, размер дочерней генерации.

По теме диссертации опубликованы следующие работы:

1. Простейшая модель влияния температуры на динамику популяций. Биология моря, Киев, 1977, вып. 42, с. 56—60.

2. Экологические аспекты хищничества. В кн.: Экспериментальные исследования поведения водных беспозвоночных: Тезисы докл. 3 Всесоюз. симп. по повед. есдн. беспозвоночных. Борок, 1978, с. 33—34 (в соавторстве с Пионтковским С. А.).

3. Некоторые теоретические аспекты питания копепод. В кн.: Вопросы экологии морских организмов. Киев: Наук. думка, 1981, с. 38—44.

4. Влияние плотности посадки особей *Rhincalanus nasutus* Giesbr на величину их рационов и двигательную активность. Экология моря, 1981, вып. 5, с. 82—87 (в соавторстве с Мельник Т. А.).

5. Влияние плотности популяции веслоногих рачков на величину их рациона. — В кн.: Основы изучения пресноводных экосистем, Л., изд. ЗИН АН СССР, 1981, с. 65—71 (в соавторстве с Мельник Т. А.).

6. Влияние температуры на двигательную активность и скорость облавливания пространства самками *Acartia clausi* (Copepoda), экология моря, 1982, вып. 12, с. 00—00 (в соавторстве с Мельник Т. А., Пионтковским С. А.).

Институт биологии
южных морей АН УССР

БИБЛИОТЕКА

№ _____