

ПРОС. 70/10

ПРОС. 70/10

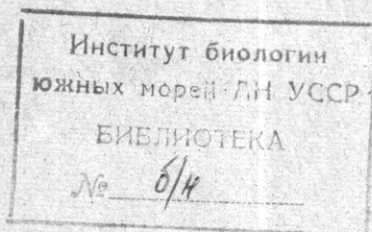
АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР

ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ ИМ. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

БИОЛОГИЯ МОРЯ

Вып. 19

ПРОДУКЦИЯ И ПИЩЕВЫЕ СВЯЗИ
В СООБЩЕСТВАХ ПЛАНКТОННЫХ
ОРГАНИЗМОВ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКОВА ДУМКА»

КИЕВ — 1970

G o n o v e r R. The feeding behavior and Respiration of some marine planktonic Crustacea. - Biol. Bull., 19, 3, 1960.

K j e n n e r u d J. - Ecological observations on *Idothea neglecta* G.O. S a r s . - Universitet in Bergen Arbok, 1950. Bergen, 1952.

M a r s c h a l l S., O r r A. On the biology of *Calanus finmarchicus* (G u n n) III. Food uptake assimilation and excretion in aduelt and stade V. *Calanus*. - J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 34, 3, 1955.

N a y l o r E. The Life Cycle of the Isopod *Idotea emarginata* (Fabricius). - J. Anim. Ecol., 24, 2, London, 1955.

R i c h m a n S. The Transformation of Energy by *Daphnia pulex*. - Ecolog. Monogr., 28, 1958.

S c h ü t z L. Die Beziehung zwischen Ei-, Embryonen- zahl und Körpergröße der einiger Peracarida aus dem Nord-Ostsee-Kanal (Mesonalinikum). - Zool. Anz., 171, 5-8, 1963.

J e n s e n J.P. The Relation between Body Size and the Number of Eggs in Marine Malacostraces. - Meddel. Danmarks Fis., 11, 19, 1958.

ТЕОРЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПРОДУКЦИОННОГО ПРОЦЕССА В БАКТЕРИОПЛАНКТОНЕ

В.Е.Заика, Н.П.Макарова

В последние годы гидробиологи почти достигли единства взглядов на сущность продукционного процесса у бактерий, и такое понятие как "продукция бактерий" определяется теперь однозначно. Это создало условия для разработки более точных схем расчета продукционных характеристик применительно к водным бактериям (Гак, 1967; Заика, 1967).

Основные трудности при изучении продуктивности естественных популяций бактерий в настоящее время заключаются в отсутствии надежных методов получения исходных данных, необходимых для продукционных расчетов. Изучение же продукции бактерий разнотипными методами неизбежно повлечет за собой видоизменение основной схемы расчета продукции в связи с характером конкретных величин, полученных исследователем. В этих

условиях определенное значение приобретает теоретический анализ связи между основными производственными параметрами в зависимости от конкретных условий. Такой анализ не только поможет безошибочно модифицировать методы расчета продукции, но, на основании исследований математических моделей, оценить направление процессов в реальных условиях в конкретном выражении.

Основные производственные показатели и величины, необходимые для их расчета

К числу основных производственных показателей можно отнести следующие: продукцию, удельную продукцию, скорость продукции, удельную скорость продукции.

Продукция бактерий (P_t) за время t есть сумма синтезированного или ассимилированного ими за этот период органического вещества, вошедшего в состав тела бактерий. Если элиминация бактерий (слагающаяся из естественной смертности и выедания) за рассматриваемый период равна нулю, то

$$P_t = B_t - B_0, \quad (1)$$

где B_0 - начальная и B_t - конечная биомасса бактерий. Если же происходила элиминация, то имеем:

$$P_t = B_t - B_0 + B_e, \quad (2)$$

где B_e - биомасса элиминированных за время t бактерий. Очевидно, уравнение (2) отражает общий случай. Заметим, что при $B_t = B_0$ (неизменна наличная биомасса) $P_t = B_e$ (вся продукция элиминируется).

Скорость продукции (P), исходя из уравнения (2), математически выражается в виде:

$$P = \frac{dP_t}{dt} = \frac{dB}{dt} + E, \quad (3)$$

где $E = \frac{dB_e}{dt}$ - скорость элиминации.

Таким образом, термин "продукция" отнесен к массе органического вещества, произведенного за любое время; "скорость продукции" - продукция, произведенная в единицу времени.

Удельная (относительная) продукция (C_t) есть продукция, произведенная за время t единицей биомассы. Для расчета этого сравнительного показателя используют уравнения:

$$C_t = \frac{P_t}{B_0} \quad \text{и} \quad (4)$$

$$C_t = \frac{P_t}{B}, \quad (5)$$

где B - средняя для периода t биомасса. Уравнения (4) и (5) отражают различные стороны процесса. В целях сравнения величины удельной продукции должны вычисляться для одинаковых t .

Удельная скорость продукции (C), или удельная продукция за единицу времени, является в ряде случаев наилучшим сравнительным показателем и математически выражается в виде

$$C = \frac{P}{B_0}. \quad (6)$$

Мы ограничимся перечисленными показателями, которые сохраняют одинаковый смысл применительно к любым организмам и достаточно полно характеризуют продуктивность популяций. Более подробный анализ параметров продукционного процесса можно найти в ряде работ (Тен, 1964; Тен и Заика, 1967; Заика, 1967).

Расчет основных продукционных показателей для многих микроорганизмов обладает большим своеобразием, связанным с особенностями их роста и размножения. Действительно, если организмы делятся надвое, причем все особи имеют в среднем одинаковый вес, то в основу расчетов продукции можно положить данные по скорости размножения. Поскольку рост биомассы происходит по закону геометрической прогрессии

$$B_t = B_0 \cdot 2^{\frac{t}{q}} \quad \text{или} \quad B_t = B_0 e^{kt}, \quad (7)$$

где q - время между делениями особи, $k = \frac{\ln 2}{q}$ - коэффициент деления, то для расчета продукции и других показателей по уравнениям (2) - (6) достаточно знать величины q, E, B_0, B_t (в настоящей работе время дается в час).

Определение величин q и E для бактерий является методически весьма сложным; практически часто приходится делать те или иные допущения. Так, определение величины E методом экспозиции склянок с нефилтрованной водой строится на следующих допущениях (Иванов, 1955; Романова и Зонов, 1964):

- 1) за время опыта ($t < 24$ час) численность зоопланктона (точнее - различных потребителей бактерий) в склянках не меняется;
- 2) элиминация сводится к выеданию; 3) выедание пропорционально численности потребителей и, следовательно, $E = \text{const}$.

При иной методике постановки опытов могут быть справедливыми и другие предположения о величине элиминации. Например, иногда считают, что в склянках с водой, фильтрованной через частое планктонное сито, $E=0$.

В связи со сказанным, мы произведем ниже с помощью математических моделей анализ нескольких возможных ситуаций, чтобы определить, какие изменения придется вносить в схему расчета продукции в каждом случае.

Зависимость удельной скорости продукции от характера элиминации

На основании изложенного в предыдущем разделе очевидно, что рассчитывать продукцию можно по уравнению (2) и по

$$P_t = \int_0^t CB dt. \quad (8)$$

Ранее было показано (Заика, 1967), какой вид принимают уравнения (2) и (8) в частной ситуации (когда элиминация сводится к выеданию, имеющему постоянную скорость). Схемы расчета продукции при этом строились так, что было необходимо знание величин B_0, B_t, q, E .

В основу расчета удельной скорости продукции было положено известное уравнение для удельной скорости роста

$$C = \frac{\ln B_t - \ln B_0}{t}, \quad (9)$$

которое широко применяется при исследовании роста любых организмов или популяций. Оно дает возможность, в частности, вычислить удельную скорость продукции популяции при отсутствии элиминации.

Но к определению величины C можно подойти иным путем. Рассмотрим три случая: 1) скорость элиминации бактерий пропорциональна их биомассе; 2) скорость элиминации - постоянная величина; 3) элиминация отсутствует.

1. $E = \kappa_1 B$, где κ_1 - коэффициент элиминации. В этом случае изменение биомассы бактерий выразится в виде:

$$dB = k B dt - \kappa_1 B dt,$$

где, как и ранее, $k = \frac{\ln 2}{g}$ - коэффициент деления.

После интегрирования получаем

$$B_t = B_0 e^{(k-\kappa_1)t}.$$

При условии, что

$$B_e = \int_0^t k_1 B dt = \frac{k_1 B_0}{k - k_1} (e^{(k - k_1)t} - 1).$$

Исходя из уравнений (2) и (4), при $t=1$ имеем:

$$C = \frac{k}{k - k_1} (e^{k - k_1} - 1). \quad (10)$$

2. $E = \text{const}$,

В этом случае изменение биомассы задается в виде:

$$dB = k B dt - E dt,$$

откуда аналогичным путем получаем уравнение для C :

$$C = \frac{E}{B_0} \cdot \frac{1 - e^k + k}{k} + e^k - 1. \quad (11)$$

При расчете C по уравнениям (10) и (11) получаются очень близкие величины, практически одинаковые при $g > 1$. В обоих случаях уменьшение элиминации приводит к увеличению C , причем

$$\lim_{E \rightarrow 0} C = e^k - 1.$$

3. $E = 0$. Отсутствие элиминации, на основе сказанного выше, можно считать частной (предельной) ситуацией любого из двух предыдущих случаев, причем при $E = 0$ имеем $C = C_{\text{max}}$, т.е. при отсутствии элиминации удельная скорость продукции максимальна. Тогда

$$C_{\text{max}} = e^k - 1. \quad (12)$$

Уравнение (12) можно получить иначе: по (1) и (7) при $E = 0$ и $t = 1$ имеем:

$$P = B_1 - B_0 = B_0 (e^k - 1),$$

откуда, согласно уравнения (4), получаем уравнение (12).

Возникает вопрос, как соотносятся уравнения (9) и (12) так как оба они являются выражениями удельной скорости продукции при $E = 0$, но получены разными математическими путями. По (9) и (7) можно установить, что в уравнении (9) $C = k$. Из теории рядов известно, что $e^k = 1 + k + \frac{k^2}{2!} + \frac{k^3}{3!} + \dots$. При малых k (при $g > 1$) имеем:

$$e^k \approx 1 + k.$$

Следовательно, уравнения (9) и (12) дают почти идентичный результат. Этот же способ убеждает, что по уравнениям (10) и (11) величина C очень мало отличается от k .

Из приведенный анализ дает возможность сделать следующие выводы при $E=0$ величину удельной скорости продукции C можно рассчитать по (12), зная только g . Если элиминация происходит, то C вычисляется по (10) и (11), причем, как установлено, C мало отличается от C_{max} .

Таким образом, можно предполагать, что вычисляя C_{max} вместо C при $E>0$, мы сделаем лишь незначительную ошибку; в то же время это избавляет нас от необходимости оценки величины E , что является затруднительным.

С помощью математических моделей можно выяснить, каковы отличия C от C_{max} при различных условиях. На рис. 1 изображены прямые, отражающие величину C при разных g и при изменении доли элиминируемой биомассы в пределах $0 \leq \frac{E}{B} \leq 1$. Расчет произведен по уравнению (11). Для каждого g верхний предел C есть C_{max} . Ясно, что если $E>0$, при любом g величина C меньше C_{max} . Если вместо C вычислять C_{max} , появится ошибка. Обозначим ошибку C через Δ_c , тогда

$$\Delta_c = C_{max} - C.$$

Очевидно, Δ_c всегда имеет одинаковый знак, т.е. мы всегда будем завышать величину удельной скорости продукции. С увеличением g снижается изменчивость C (по абсолютной величине), следовательно, Δ_c с ростом g уменьшается.

Однако относительная погрешность $\delta_c = \frac{\Delta_c}{C} \cdot 100$ будет при этом расти по закону, графически изображенному на рис. 2 для случая $\frac{E}{B} = 0,5$. На рисунке видно, что при $0,5 \leq g \leq 50$ и при $\frac{E}{B} = 0,5$ (т.е. при очень высоком уровне элиминации), δ_c изменяется только в пределах 19-26%. Можно считать, что в большинстве реальных ситуаций расчет C по (12), если допустить отсутствие элиминации, приведет к незначительным ошибкам. Действительно, ожидаемые ошибки расчета C очень малы, если учесть, что современные методы количественного исследования бактериопланктона дают гораздо большие погрешности. В зависимости от $\frac{E}{B}$ значение δ_c изменяется следующим образом в интервале $0,5 \leq g \leq 50$:

$\frac{E}{B} \%$	10	20	30	40	50
$\delta_c \%$	4-5	8-10	11-14	15-20	19-26

Полученные результаты дают возможность рассчитывать продукцию только на основе величин g и кривых изменения биомассы.

Рассмотренные нами при анализе пределы g (от 0,5 до 50 час) охватывают большую часть указываемых в литературе значений g .

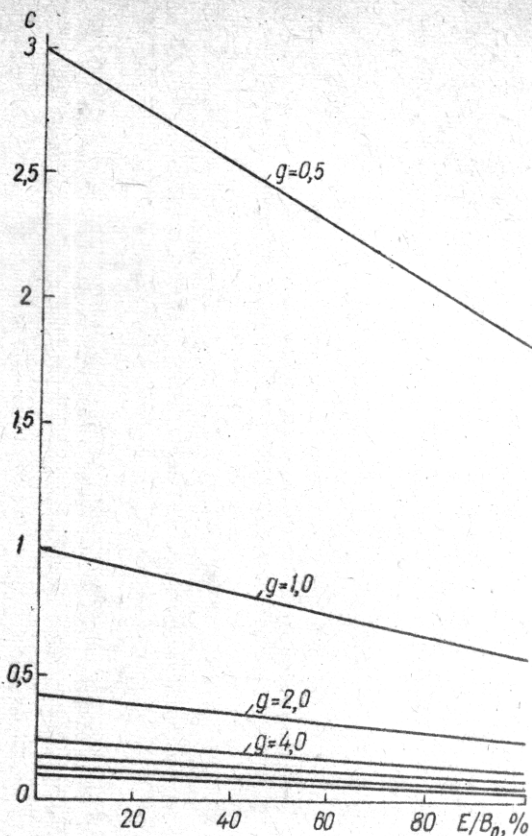


Рис. 1. Зависимость удельной скорости продукции от уровня элиминации (объяснение в тексте).

причем при больших g мало K и, следовательно, расчет C по (12) дает пренебрежительно малые ошибки. Труднее оценить реальные пределы величин смертности. Для косвенной оценки можно использовать математическую модель.

Примем некий исходный уровень биомассы за 1, положим $g = 10$ час и рассмотрим на такой модели два случая: 1) элиминация имеет постоянную величину, причем $\frac{E}{B} = 30\%$ и 2) элиминация пропорциональна биомассе, причем ежедневно элиминируется 30% наличной биомассы. Воспользовавшись соответствующими уравнениями

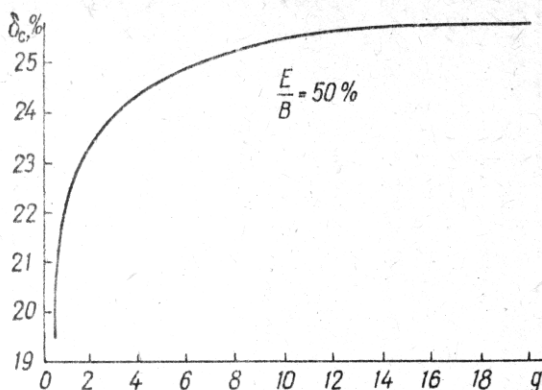


Рис. 2. Зависимость относительной ошибки расчета удельной скорости продукции от времени между делениями.

из числа ранее приведенных, покажем (графически) изменение B во времени в обоих случаях (рис. 3). Мы видим, что биомасса в обоих случаях быстро падает, причем в одном случае все бактерии исчезают за 4 час, в другом - уже через 20 час остается 1% исходной биомассы. На основании этого можно утверждать, что в водоемах такой режим элиминации бактерий долго существовать не может, иначе бактериопланктон бы не существовало. Согласно нашим данным, при 30% элиминации δ_c составляет всего 11 - 14%. Следовательно, если в расчете на относительно длительные периоды средний уровень элиминации не может достигать 30% биомассы в час, то, рассчитывая удельную скорость продукции по (12) и исключая тем самым наличие элиминации, мы ошибаемся не более, чем на 10%.

В этих условиях первостепенное значение приобретает разработка точных методов определения темпов деления бактерий в природных условиях.

Выводы

I. Математический анализ продукционного процесса бактериальных популяций показал, что игнорирование элиминации при расчете удельной скорости продукции и продукции за любой период приводит к незначительным ошибкам.

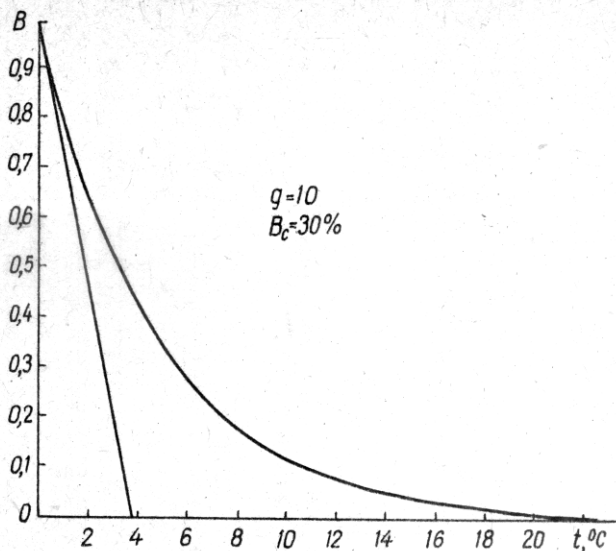


Рис. 3. Кривые изменения биомассы бактерий при разных режимах элиминации (объяснение в тексте).

2. Продукцию можно вычислить, зная ход изменения биомассы бактерий и средний темп деления клеток при данных условиях.

3. Для расчетов достаточно следующих уравнений:

$$P_t = \int_0^t CB dt,$$

где P_t - продукция за период времени от 0 до t , B - биомасса (переменная величина) и C - удельная скорость продукции.

$$C = e^{k-1},$$

где $k = \frac{\ln 2}{g}$, а g - время между делениями.

4. Если средний темп элиминации за время от 0 до t ниже 30% биомассы в час (что, по-видимому, в большинстве случаев является справедливым), то ошибка расчетов не превышает 10%.

Л и т е р а т у р а

Г а к Д.З. К расчету бактериальной продукции водоема. - Гидробиол. журн., 5, 1967.

З а и к а В.Е. О методах расчета продукции бактерий. - Океанология, 7, 3, 1967.

И в а н о в М.В. Метод определения продукции бактериальной биомассы в водоеме. - Микробиология, 24, I, 1955.

Р о м а н о в а А.П. и З о н о в А.И. К определению продукции бактериальной биомассы в водоемах. - ДАН СССР, 155, I, 1964.

Т е н В.С. Метод расчета продукции фитопланктона. - В кн.: Тр. Севастоп. биол. ст., 15, 1964.

Т е н В.С. и З а и к а В.Е. Основные параметры продукционного процесса в популяциях водных беспозвоночных. - В кн.: Биология и распределение планктона южных морей. "Наукова думка", К., 1967.

МАТЕМАТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ ЭЛЕКТИВНОГО ПИТАНИЯ

В.С. Тен

Институт биологии южных морей АН УССР,
Донецкий вычислительный центр АН УССР

Количественное изучение трофического взаимодействия между популяциями в сообществе из n -видов организмов в простейшем случае можно свести к анализу системы дифференциальных уравнений следующего типа:

$$\frac{dP_i}{dt} = \pi_i - \sum_{j=1}^n L_{ij}, \quad i=1, n,$$

где P_i, π_i - соответственно численность и скорость прироста популяции i -го вида, L_{ij} - скорость выедания j -м видом особей i -го вида, $(i \neq j)$, L_{ij} - естественная смертность в случае отсутствия каннибализма.

В модели Вольтерры* (Volterra, 1937) функция L_{ij} имеет вид:

$$L_{ij} = \alpha_{ij} P_i P_j, \quad (I)$$

$$\alpha_{ij} = \text{const} \geq 0, \quad i \neq j.$$

По характеру питания консументы водных сообществ грубо можно подразделить на два больших класса: хватателей и фильтраторов. Если j -й вид относится к фильтраторам, то функция L_{ij} вида (I) может достаточно хорошо аппроксимировать реальную связь. В случае же хватателей функция L_{ij} не описывается формулой (I) (Ивлев, 1955).