

ТЕМП ПРОДУКЦИИ В ПОПУЛЯЦИЯХ ГЕТЕРОТРОФНЫХ МОРСКИХ ОРГАНИЗМОВ

В.Н. Грезе

Выяснение продукционных возможностей океанов и морей представляет собой не только теоретическую проблему, волнующую морских биологов. Это важно практически, поскольку море является огромным потенциальным источником биологической продукции. Опыт последних десятилетий показывает, что при современных технических возможностях человек может даже в океанах, несмотря на всю их грандиозность, значительно влиять на многие звенья этого планетарного продукционного механизма. Поэтому детальное изучение хода продукционного процесса, определение количественных его параметров на всех ступенях биологического цикла представляет очень важную задачу.

В этой связи оказывается вполне естественным, что в последние десятилетия получили большой размах исследования первичной продукции. Однако почти полностью отсутствуют сведения о том, как быстро, в каких количественных отношениях трансформируется эта продукция на гетеротрофных уровнях и каков бывает темп продукции живого вещества в популяциях различных животных моря.

Основная причина такого пробела в наших представлениях о биологических процессах в море состояла, очевидно, в отсутствии методов, позволяющих вести определения вторичной продукции. Поэтому целесообразно кратко остановиться на тех методиках, которые были разработаны в Советском Союзе и, в частности, в Институте биологии южных морей АН СССР в целях определения продукции популяций животных.

Нужно сказать, что подобная задача с большой ясностью ставилась уже в 30-х годах советскими лимнологами и решалась для некоторых видов пресноводных организмов [1]. Для ряда морских организмов с простым биологическим циклом и четко выраженным периодом размно-

жений несколько позже также были применены аналогичные методы расчета [2-4, 7].

Решение такой задачи для многих других организмов, в популяциях которых интенсивно размножаются одновременно несколько генераций, представляет большую сложность и разработка соответствующего метода расчета продукции была завершена лишь недавно.

Как и в предыдущих случаях, в основу расчета продукции кладется кривая весового роста особи, по которой можно определить абсолютные величины прироста за сутки на разных этапах ее жизни. При этом в случае многократного вымета половых продуктов или отрождения молоди необходимо вести расчет по суммарной кривой /рис. 1/, учитывающей наряду с нарастанием веса материнской особи результаты репродукционного процесса, как это сделано в разбираемом случае *Penilia avirostris* Черного моря, изученной Е.В. Павловой [4, 5].

Результаты такого изучения кривой роста могут быть выражены кривой прироста в зависимости от веса /рис. 2, а/. В типичных случаях она имеет максимум в средней части, где животные, достигая уже значительных размеров, еще продолжают достаточно интенсивный рост.

Если располагать данными по среднему весовому составу популяции в водоеме /рис. 2, б/, то зная численность разных размерных групп

и свойственные каждой из этих групп средние величины индивидуальных суточных приростов, можно определить среднюю для всей популяции величину суточной продукции по формуле

$$P = \sum_{i=1}^k v_i n_i,$$

где v - средний весовой прирост особи, а n_i - число особей данной размерной группы.

При осуществлении систематических годовичных наблюдений можно получить средний для всего годового цикла размерный состав популяции и вести этим же путем расчет годичной продукции, умножая суточную ее величину на 365.

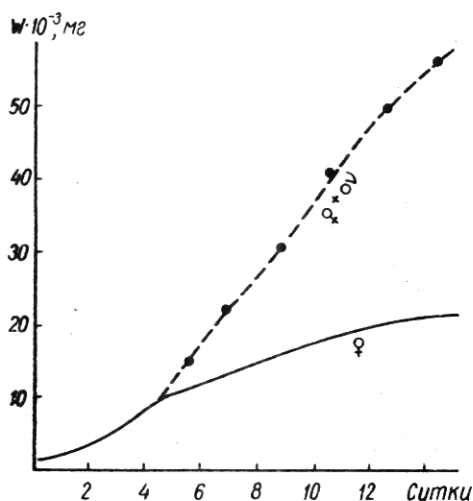


Рис.1. Темп роста *Penilia avirostris*.

При условии относительного постоянства температур в течение года, как это наблюдается в тропических зонах, где темп роста организмов не испытывает сезонных колебаний, такой расчет не требует никаких дополнительных усложнений. В умеренных и высоких широтах, где сезонные колебания температуры значительно изменяют скорость роста организмов, расчеты годовой продукции следует вести, разделяя годичный цикл на отдельные сезоны, характеризующие средними температурами среды и соответствующими темпами роста животных.

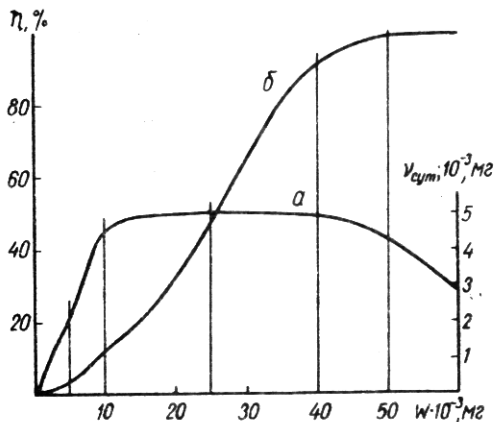


Рис.2. Численность δ и суточный прирост особи a в зависимости от веса *Penilia avirostris*.

В связи с тем, что ход изменений процесса роста и состава популяций в природных условиях редко укладывается в рамки вполне закономерных кривых, решение задачи определения суммарных величин продукции методами интегрального и дифференциального исчисления обычно не представляется возможным. Поэтому более простым и правильным оказывается графический путь расчетов, приведенный в табл. 1.

Для каждой весовой группы с графиков снимаются средние значения прироста $\bar{a}$ /см. рис. 2, a / и численность особей - n_i этой группы /см. рис. 2, δ /. Сумма их произведений дает общую суточную продукцию популяции P .

Изложенный метод расчета был использован для выяснения темпа продукции в популяциях разных животных планктона и бентоса, относящихся к различным систематическим группам, трофическим категориям и обитающих в разных географических зонах. В этой работе были использованы как собственные данные автора, так и имеющиеся материалы, достаточные для выполнения соответствующих расчетов.

Не подлежит сомнению, что результаты, представленные в табл.2, далеко не исчерпывают весь диапазон возможных показателей темпа про-

Т а б л и ц а 1

Расчет продукции в популяции *Penilia avirostris*
/Черное море/

Вес, 10^{-3} мг	<i>n</i>	σ^2 , 10^{-3} мг	P , 10^{-3} мг	<i>W</i> средн	<i>B</i>
0 - 5	3	1,2	3,6	2,5	7,5
5 - 10	10	3,6	36,0	7,5	75,0
10 - 25	35	5,0	175,0	17,5	612,5
25 - 40	44	5,0	220,0	32,5	1430,0
40 - 50	7	4,7	32,9	45,0	315,0
50 - 60	1	3,6	3,6	55,0	55,0
-	100	-	471,1	-	2495,0

$$P/B_{\text{сут}} = \frac{471,1}{2495} = 0,188$$

дукционного процесса в популяциях морских гидробионтов. Не исключено также, что в отдельных примерах недостатки методики сбора материала могут приводить к значительному отклонению получаемых цифр от истинных величин продукции. Однако несомненно и то, что приведенные данные позволяют вынести вполне определенное суждение о том, каков возможный порядок величин *P/B*-коэффициента в естественных популяциях гетеротрофных организмов моря.

Оценивая общий его диапазон, можно видеть, что он находится в пределах от 0,5 до 20 и даже 30% в сутки. Отсюда следует, что в зависимости от вида животного и других обстоятельств годовая продукция популяции может превышать среднюю годовую биомассу от 1,8 раза до 70 и даже 100 раз.

Возникает вопрос о том, в какой зависимости находится темп вторичного продуцирования популяции различных животных от географического положения их ареалов, вертикального распределения в океане, систематической принадлежности вида и характера его питания.

Имеющиеся материалы еще недостаточны, чтобы дать ясные, исчерпывающие ответы на эти вопросы. Однако не лишены интереса даже пред-

Суточный прирост биомассы в популяциях морских животных

Организмы	Р а й о н	Р/В	Организмы	Р а й о н	Р/В
Cladocera					
<i>Penilia avirostris</i>	Черное море	0,188	<i>Gardium edule</i>	Азовское море	0,0046
Copepoda					
<i>Acartia clausi</i>	"		<i>Mytilaster lineatus</i>	"	0,0089
"	"		<i>Syndesmia ovata</i>	"	0,0058
"	Атлантика у Или-мута	0,03-0,04	<i>Rissoa splendida</i>	"	0,0106
<i>Centropages kröyeri</i>	Черное море	0,03-0,04	<i>Appendicularia</i>	Черное море	0,32-0,35*
<i>Calanus finmarchicus</i>	Баренцово море	0,019	<i>Oicopleura dioica</i>		
<i>Haloptilus longicornis</i>	Средиземное море	0,005	Pisces		
<i>Mormonilla minor</i>	"		<i>Engraulis encrasi-</i>		
<i>Amphipoda</i>	"	0,004	<i>chulus maeoticus</i>	Азовское море	0,0063
<i>Pontoporeia affinis</i>	Карское море, устье Енисея	0,01	<i>Clupeonella deli-</i>	"	0,0063
<i>Dexamine spinosa</i>	Черное море	0,013	<i>catula</i>		
<i>Chaetognata</i>	"		<i>Neogobius melanosto-</i>	"	0,0080
<i>Sagitta setosa</i>	"	0,21-0,34*	<i>nus</i>	Белое море	0,0043
			<i>Clupea</i>	Каспийское море	0,0071
			<i>Abramis brama</i>		

* Рассчитано В.Е. Заикой.

варительные попытки анализа этих данных, которые могут ориентировать нас в возможном характере этих зависимостей.

Прежде всего нужно отметить, что темп прироста в пределах одной более или менее крупной систематической группы в общем колеблется, в средних условиях ее обитания, в пределах величин одного порядка. Так, у различных рыб расчеты дали средние суточные Р/В-коэффициенты в пределах 0,004-0,008. Для различных *Copepoda* они составляли от 0,004 до 0,080, *Cladocera* около 0,2, *Oikopleura* более 0,3.

Если сопоставить эти цифры с данными по темпу продукции фитопланктонных организмов, которые воспроизводят в течение суток от 90 до 200% своей биомассы, то можно обратить внимание на то, что крупные структурные элементы экосистемы моря /фитопланктон, зоопланктон, рыбы/ представляют собой ряд с постепенно снижающимися продукционными потенциями. Суточные Р/В-коэффициенты у фитопланктона 1-2, зоопланктона 0,01-0,20, рыб - 0,005-0,010.

Второй вывод, который возможен на основании полученных материалов, состоит в том, что, по-видимому, географическая широта не является решающим фактором в определении темпа воспроизводства у фауны, населяющей данный район. Пример амфипод двух видов: *Pentapora affinis* из Карского моря и *Dexamine spinosa* из Черного моря показывает, что при всех резких различиях физико-географических и гидрологических условий этих двух водоемов, амфиподы их населяющие, обеспечивают очень близкий темп продуцирования. Точно также различные виды рыб Азовского моря существенно не отличаются по Р/В-коэффициентам их популяций от сельди Белого моря. Эти сравнения дают основание считать, что продукционный процесс во вторичных звеньях протекает в южных морях с интенсивностью, близкой к тому уровню, с какой он происходит на севере.

Кроме этих сопоставлений интенсивности продуцирования в географическом аспекте, интересно сравнить темпы продукции у популяций организмов, населяющих различные зоны глубин моря. Материалы в этом отношении очень небогаты и ограничиваются лишь примерами из группы *Copepoda*, среди которых нами были изучены представители эпипланктонных видов: *Centropages kröyeri*, *Acartia clausi* из Черного моря и средиземноморские *Haloptilus longicornis*, обитающий, в основном, на глубине 100-300 м и *Mormonilla minor*, живущий в слое 100-500 м.

Произведенные расчеты показали, что темп продукции в популяции-

ях этих двух видов, постоянно обитающих глубже эвфотической зоны и слоя термоклина, значительно ниже той продукционной характеристики, которая свойственна другим копеподам, живущим близко к поверхности. Суточный прирост *H. longicornis* и *M. minor* составлял всего 0,004-0,005, тогда как у *A. clausi* и *C. cröyeri* 0,03-0,08.

Эти данные позволяют сделать еще один вывод, имеющий некоторый общий гидробиологический интерес, о том, что в глубинных зонах моря рост и вторичное продуцирование идет более низкими темпами, чем в эвфотической зоне, предоставляющей животным богатые ресурсы пищи.

В заключение хотелось бы отметить, что изложенные здесь результаты являются лишь небольшим шагом в разработке проблемы вторичного продуцирования в море. Однако нам кажется, что предложенная методика определения продукции водных животных, взятая на вооружение многочисленными биологами исследовательских институтов и станций, находящихся на берегах всех океанов и морей, поможет в относительно короткие сроки поднять наши знания о вторично-продукционных процессах до такого же уровня, какого достигли сейчас наши представления о темпах и закономерностях распределения первичной продукции. Мы были бы рады, если бы в годы предстоящего сотрудничества по Международной биологической программе наши зарубежные и отечественные коллеги, используя имеющиеся методические возможности, приняли участие в организации подобных исследований. Это позволило бы существенно продвинуться вперед в наших представлениях о законах функционирования продукционно-биологической системы Мирового океана, а следовательно, и возможных путях наиболее эффективного ее использования.

Л и т е р а т у р а

1. Боруцкий Е.В. - Тр. лимнол.станции в Косино, 1939, 22, 156-195.
2. Воробьев Е.П. - Тр. АзЧерНИРО, 1949, 13.
3. Грезе В.Н. - Зоологический журн., 30, 1, 441.
4. Камшилов И.М. - Тр. Мурман.биостанции, 1955, 4.
5. Павлова Е.В. - Тр. Севаст. биол. ст., 1964, 15.
6. Павлова Е.В. - Тр. Севаст. биол.ст., 1959, 12.
7. Яшнов В.А. Планктическая продуктивность северных морей СССР. Изд. Моск. о-ва испыт. природы, М., 1940.