

ПРОВ 2010

ПРОВ 98

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р
ОКЕАНОГРАФИЧЕСКАЯ КОМИССИЯ

И С С Л Е Д О В А Н И Я П Л А Н К Т О Н А Ю Ж Н Ы Х М О Р Е Й

Институт биологии
южных морей АН УССР

БИБЛИОТЕКА
№ 33599



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

МОСКВА 1966

ОПЫТ АНАЛИЗА ОСТАТОЧНОЙ ЧИСЛЕННОСТИ ОРГАНИЗМОВ И ЕЕ ДИНАМИКИ НА ПРИМЕРЕ CENTROPAGES KRÖYERI

Постоянное поступление и убыль живых организмов количественно выражается в изменении их числа — динамике их численности. Алгебраическая сумма величин поступления и убыли организмов есть мгновенная величина их наличия (остаточная численность, или, если наличие организмов учитывается в весовых единицах, остаточная биомасса). Остаточная численность («наличие», как она будет называться в дальнейшем ради краткости) входит как одна из важных величин в расчеты биологической продукции и в модели, создаваемые для изучения различных факторов, влияющих на изменение численности организмов (динамику численности) и величину биологической продукции.

Величины поступления и убыли, происходящих в природе, недоступны прямому наблюдению, напротив, наличие (т. е. мгновенная величина их алгебраической суммы) вполне доступно. Больше того, именно оно, и только оно (наличие, остаточная численность), является первичной и единственной информацией о количественной стороне процесса непрерывного поступления и убыли организмов, получаемой непосредственно от природы, а не косвенным путем — расчетами или экспериментом. Исходя из этого, была предпринята попытка построить такую модель, которая давала бы возможность, во-первых, наглядно увидеть «механизм» образования наличия и его составных частей и, во-вторых, исходя из «природы» наличия, попытаться отыскать в нем самом такие особенности, которые позволили бы установить количественные связи между наличием, с одной стороны, и поступлением и убылью — с другой.

Эта модель должна, в самой общей форме, отразить происходящую во времени количественную сторону процесса постоянного поступления и убыли организмов, т. е. наличие + поступление — убыль → новое наличие + новое поступление — новая убыль → → новое наличие + ... и так далее, для всего срока времени, которое охватывается моделью. Здесь необходимо отметить, что

для организмов, которые имеют несколько стадий развития, по которым они учитываются (яйцо, науплиус, копеподит, имаго, как это имеет место в нашем примере), величина убыли для каждой стадии, за исключением взрослой, состоит не только из числа погибших организмов, но и из тех, которые перешли в следующую, учитываемую отдельно стадию развития.

Моделью, в которой в самой общей форме воспроизведен указанный выше процесс, является табл. 9 (сохранена нумерация оригинала) в статье Х. И. Эльстера «О динамике популяции *Eudiaptomus gracilis* и *Heterocope borealis* в верхнем Боденском озере» (Elster, 1954)¹.

Из таблицы Эльстера виден «механизм» образования наличия, правда, в том гипотетическом случае, когда гибель организмов на каждой стадии равна нулю. Хотя такой случай вряд ли имеет место в природе, он все же представляет некоторый интерес. Из таблицы видно, что число дней, в которые происходит поступление разных стадий организмов, не совпадает с числом дней, когда данная стадия имеется в наличии. Поэтому сравнивать между собой величины поступления и наличия в какой-либо отдельный день нельзя, однако их можно сравнить между собой в целом, т. е. в виде их сумм за весь период. Это сделано Эльстером в правой части таблицы. Оказывается, что сумма величин наличия какой-либо стадии равна произведению суммы величин поступления этой стадии на продолжительность ее развития. Это происходит потому, что каждый организм участвует в составе наличия в течение своей жизни в данной стадии. Отметим здесь, что продолжительность жизни каждого индивидуума данной стадии при полном отсутствии потерь тождественна продолжительности развития данной стадии, т. е. времени, необходимому для перехода в следующую стадию развития. При потерях, как видно из дальнейшего, сумма величин наличия не равна произведению суммы величин поступления на продолжительность развития, а будет меньше этого произведения.

В модели Эльстера, как отмечалось выше, не была учтена гибель организмов, происходящая на каждой стадии развития в течение всего времени существования этой стадии в природе. Поэтому модель Эльстера была нами изменена так, чтобы в ней можно было учесть также гибель организмов. Кроме того, нами был взят более длинный отрезок времени, чем в его таблице. Приняв в такой измененной таблице одно из слагаемых за величину постоянную (в нашем примере — величина поступления), а другую — за величину переменную (процент ежедневной гибели) и придавая переменной величине различные значения, можно увидеть влияние этой переменной величины (процента

¹ Табличную форму модели для изучения динамики численности рыб также применяет Г. В. Никольский (1961).

Таблица 9

Схема развития

		День развития																												Сумма	$\frac{\Sigma}{n}$	
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28			29
Яйца	Z. B.	1 1	3 4	5 9	7 15	9 21	7 23	5 15	3 9	1 4	0 1	0 4																			41 123 = 3 × 41	(n = 14) 11,2
Науплии	Z. B.				1 1	3 4	5 9	7 16	9 25	7 32	5 36	3 36	1 32	1 25	16 9	9 4	4 1	0 0													41 246 = 6 × 41	(n = 14) 17,6
Копеподы	Z. B.									1 1	3 4	5 9	7 16	9 25	7 32	5 37	3 40	1 41	3 41	1 0	0 4	1 9	6 16	25 32	32 37	16 40	9 41	4 1	0 0		41 369 = 9 × 41	(n = 17) 21,7
Взрослые	Z. B.																	1 1	3 4	5 9	7 16	9 25	7 32	5 37	3 40	1 41	0 41	37 369 = 9 × 41	41	(n = 17) 21,7		
+																													1 3			

Примечание. Z. (светлый шрифт) — прирост в день, B. — составные части (компоненты) (жирный шрифт). Принятая длительность стадий в днях; яйца — 3, науплии — 6, копепоиды — 9; взрослые — 9.

ежедневной гибели) на изменение величины наличия. Необходимо оговорить также, что модель будет строиться на замкнутой популяции, не имеющей ни эмиграции, ни иммиграции.

Поскольку модель строится на относительной величине гибели, то можно пользоваться произвольными абсолютными величинами поступления, однако мы предпочли строить модель на конкретных величинах, используя данные Л. А. Чаяновой (1960) о числе яиц, продолжительности их развития и сроках их вымета тремя самками *Centropages kröyeri* (табл. 1), а также данными

Таблица 1

Количество и сроки вымета яиц тремя самками *Centropages kröyeri*
(по данным Чаяновой, 1950)

Дата	Число яиц	Дата	Число яиц	Дата	Число яиц
Август		19	18	5	16
2	18	20	15	6	0
3	0	21	18	7	0
4	28	22	0	8	12
5	23	23	7	9	13
6	0	24	36	10	18
7	0	25	0	11	0
8	39	26	0	12	10
9	0	27	35	13	0
10	26	28	0	14	15
11	44	29	0	15	0
12	0	30	0	16	0
13	28	31	33	17	14
14	22	Сентябрь		18	10
15	0	1	15	19	0
16	27	2	0	20	10
17	0	3	0	21	8
18	18	4	28		

Примечание. Всего выметано 604 яйца.

о продолжительности развития науплиальной и копеподитной стадий того же вида, полученными ею же в лабораторных условиях.

Число поступивших яиц (604) было принято нами за величину постоянную, а величина суточной гибели изменялась в пределах от 3 до 90% по следующим ступеням: 3, 6, 12, 25, 50, 75 и 90%.

ОПИСАНИЕ МОДЕЛИ

Модель представляет собой таблицу, разделенную вертикальными линиями на столбцы, соответственно календарным числам, помещенным в верхней части столбцов. Ниже, в горизонтальных строчках, расположены величины поступления и гибели в соответствующие дни. Эти величины, как недоступные нашему прямому наблюдению, отделены горизонтальной чертой от доступных наблюдению величин наличия и его возрастного состава, помещенных в строчках ниже черты.

Приведем конкретный пример, построив модель изменения наличия яиц, в случае, когда суточные потери составляют 3% (табл. 2).

Соответственно упомянутым выше данным Л. А. Чаяновой, в столбец «2 августа» в строке «поступление» впишем число яиц, отложенных самками в этот день — 18 (табл. 1). Все эти яйца были бы в наличии в этот день, если бы не было гибели яиц. Однако в соответствии с условием должно погибнуть 3% яиц, что составляет от 18 яиц 0,54 яйца или округленно 1 яйцо. Эту единицу впишем в тот же день (2 августа) в строку «гибель» под числом 18; тогда в наличии на этот день будет 17 яиц, которые представляют собой остаточную или наличную численность. Эти яйца, которые не погибли в первый день своего существования, будут существовать в природе и на следующий день (3 августа), поэтому в строке «поступление» они поставлены в графу «3 августа». Согласно условию в этот день погибнет также 3% (в данном случае округленно тоже одно яйцо — 3% от 17 составляет 0,51 яйца), поэтому в строке «наличие» на 3 августа поставлено 16 яиц, просуществовавших 2 дня. Они были бы в природе и 4 августа, но поскольку они прошли полный срок своего развития и из них вывелись науплиусы, их в природе не будет. Поэтому в графе «4 августа» число 16 набрано полужирным, чтобы не считать его в величине наличия. Вместе с тем по наблюдениям Л. А. Чаяновой, 4 августа поступят еще 28 яиц нового вымета (табл. 1) и, как было условлено, понесут соответствующие потери — 1 яйцо (3% от 28 составляет 0,84 яйца, округленно 1 яйцо). Таким образом, в наличии будет 27 яиц. 5 августа к оставшимся от предыдущего дня 27 яйцам прибавится еще 23 яйца, отложенных самками в этот день, а в строке «наличие», за вычетом потерь (3% от 50 составит 1,5, округленно 2 яйца), будет 48 яиц. Продолжая эти рассуждения и запись, мы можем проследить за формированием величин наличия яиц за весь период их поступления в планктон, что сделано в табл. 2.

Как было указано выше, яйца развиваются два дня, вследствие чего это наличие состоит из яиц разного возраста. Поэтому ниже строчки «наличие» дается его возрастной состав. В табл. 2, в графе «2 августа» мы имеем яйца, поступившие в этот день, они

Таблица 2

Ход формирования величин наличия яиц *Centropages kröyeri* при суточных потерях 3%

Показатель		Август																											
		2	3	4	5	6	7	8	9	10	1	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27		
Поступление		18	17	16						26	25	24			27	26	25			18	17	16							
Гибель		1	1							1	1				1	1				1	1								
Поступление				28	27	26					44	43	42			18	17	17			7	7			7	7			
Гибель				1	1						1	1				1													
Поступление					23	22	21						28	27	26			18	17	16			36	35	34				
Гибель					1	1							1	1			1	1	1			1	1	1	1				
Поступление								39	38	37			22	22	21					15	15						3		
Гибель								1	1						1												15		
Наличие яиц		17	16	27	48	21				38	37	25	67	42	27	48	21	26	25	17	34	31	32	46	7	42	34	34	
1-дневные		17		27	22					38		25	43		27	22		26	26	17	17	15	17	7	35		34		
2-дневные			16		26	21				37		24	42		26	21	25			17	16	15	16	7	34				

Показатель		Сентябрь																											
		28	29	30	31	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
Поступление					33	32	31					12	12	12					15	15						8	8	8	
Гибель					1	1																							
Поступление						15	15	15					13	12	12						14	14	13						
Гибель													1								1	1							
Поступление									28	27	26			18	17	16					10	10	10		10			9	
Гибель									1	1				1	1														
Поступление		34	33							16	16	15				10	10	10					10	10					
Гибель		1									1												1						
Наличие яиц		33			32	46	15		27	42	15		12	24	29	16	10	10	15	15		14	23	10	10	17	8		
1-дневные				32	15				26	16			12	12	17	10	10				14	10	10	10	8				
2-дневные		33			31	15			26	15			12	12	16		10	15	15			13	10		9	8			

Примечание. Цифры, выделенные жирным шрифтом в табл. 2, 3, 4, означают, что из яиц вышли науплиусы и этих яиц уже нет. Всего поступило яиц—604, погибло 36 (5,96%), перешло в следующую стадию—568, сумма наличия яиц — 1155, в том числе «старых»—587, «молодых»—587, отношение $\frac{587}{1155} = 50,8\%$.

Ход формирования величин наличия яиц Centropages kröyeri при суточных потерях 12%

Показатель		Август																														
		2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	
Поступление Гибель Поступление Гибель Поступление Гибель	18	16	14						26	23	19				27	24	21			18	15	13										33
	2	2							3	4	40	35			3	3		18	16	3	2				5						4	
			28	25	20					44	5							2	3	13			7	6								
			3	5						4								18	17	16			1		33	29						
			23	22	18							28	25	20				1	1					36	3	4						
			1	4								3	5					15	12	11												
Поступление Гибель							39	34	30				22	21	18												35	31	27			
Гибель							5	4					1	3						3	1						4	4				
Наличие яиц 1-дневные 2-дневные 3-дневные	16	14	25	42	18		34	30	23	59	35	25	41	18	24	21	16	30	28	26	13	6	38	29				31	27			29
	16		25	22			34		23	40	25	21			24		16	17	12	15	6	33		29			31				29	
		14		20	18			30		19	35		20	18		21	13	16	11	13		5	29									

Показатель	Сентябрь																							
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
Поступление	29	26							11	10					15	13	11							
Гибель	3							12	11	4					2	2								
Поступление	15	13	12					1	13	11	10							14	12	11				
Гибель	2	1							2	4							2							
Поступление										18	16	14						10	9	8				
Гибель										2	2							1						
Поступление												10	9	8						10	9	8		
Гибель												1	1							1	1			
Наличие яиц	39	12						11	21	26	14	9	8	13	11		12	20	8	9	15	6		
1-дневные	43							11	11	16		9		13			12	9		9	7			
2-дневные	26	12							10	10	14		8	13	11		11	11	8		8	6		

Примечание. Всего поступило яиц—604, погибло—137 (22,68%), перешло в следующую стадию—467, сумма наличия яиц—1005, в том числе «старых»—467, «молодых»—538, отношение «старые» «молодые» = 87,15%.

АВГУСТСентябрь

Примечание. Всего поступило яиц 604, погибло 453 (75 %), перешло в следующую стадию—151; сумма наличия яиц—453, в том числе «старых»—151, «молодых»—302, отношение $\frac{\text{«старые»}}{\text{«молодые»}} = 50\%$.

помещены в строку «1-дневные». 3 августа нового поступления не было и наличие составлено только яйцами, оставшимися от предыдущего дня и вступившими во второй день своего существования, поэтому они записаны в строке «2-дневные». 4 августа, как и 2 августа, наличие состоит только из 1-дневных яиц; 5 августа к 26 яйцам, оставшимся от предыдущего дня, прибавилось 22 яйца новой кладки, соответственно этому наличие будет состоять из 1-дневных и 2-дневных яиц. Подобным же образом продолжим запись до конца величин в строке «наличие».

ОБСУЖДЕНИЕ ДАННЫХ, ПОЛУЧЕННЫХ В МОДЕЛИ

а) Связь между величиной суточного процента гибели и величиной суммарной гибели от поступления

Если непрерывно происходит определенная суточная гибель какой-то части организмов, то уместно поставить вопрос, сколько же организмов от числа поступивших в данную стадию останется в живых по окончании времени, в течение которого эта стадия наблюдалась в природе. Другими словами, если, как было условлено выше, суточная гибель составляет 3% от числа организмов какой-либо стадии, имеющих в природе в этот день, то какова будет суммарная гибель от числа всех поступивших организмов этой стадии за все время их присутствия в природе. Казалось бы, что, если каждые сутки гибнет 3%, то за двое суток погибнет вдвое, а за трое суток втрое больше, чем за одни сутки. Однако яйца наблюдались в природе 51 день (табл. 2) и, следовательно, по принятому нами рассуждению должно погибнуть 153%! Мы пришли к явно неверному выводу, так как гибель не может превышать 100% поступивших яиц. Обратимся к нашей модели и подсчитаем количество яиц, находящееся в строчках «гибель», за все время, приведенное в таблицах. Суммируя числа, стоящие в строках «гибель» по всей таблице, мы получим число всех погибших яиц, равное 36, что составляет около 6% от 604 поступивших яиц (табл. 1). Таким образом, при суточной гибели 3% яиц их суммарная гибель от числа всех поступивших равна примерно 6%. Составим еще несколько таблиц, в которых, оставив без изменения число и сроки поступления яиц и продолжительность их развития до науплиусов, придадим величине суточного процента гибели значения 6, 12, 25, 50, 75 и 90¹ и посмотрим, какой процент суммарной гибели от всего поступления будет соответствовать каждому из этих значений.

Нетрудно видеть, что величину суммарной гибели можно легко подсчитать, используя формулу сложных процентов, дающую остаток некоторой первоначальной величины, которая в течение

¹ Вследствие громоздкости таблиц в качестве примера прилагаются таблицы, составленные только для 3, 12 и 50% суточной гибели (табл. 2, 3, 4).

некоторого времени последовательно уменьшается (или увеличивается) на определенный процент.

Эта формула имеет следующий вид:

$$X = a \left(1 - \frac{p}{100} \right)^t, \quad (1)$$

где X — остаток начальной величины, a — начальная величина, p — величина процента, на который уменьшается первоначальная величина a за какой-то отрезок времени, и t — число отрезков времени. Так как эта формула дает остаток начальной величины, а нам нужна та величина, на которую уменьшается исходная начальная величина, то в нашем случае мы можем написать так:

$$a - a \left(1 - \frac{p}{100} \right)^t = R, \quad (2)$$

здесь, для нашей модели, a — общее поступление организмов, p — суточный процент гибели, t — продолжительность периода развития в сутках, R — величина суммарной гибели.

Решая эту формулу в процентах, мы получим:

$$\begin{aligned} 100 - 100 \left(1 - \frac{3}{100} \right)^2 &= 100 - 100 \left(\frac{97}{100} \right)^2 = 100 - 100 \left(\frac{9409}{10\,000} \right) = \\ &= 100 - \frac{940\,900}{10\,000} = 100 - 94,09 = 5,91\%. \end{aligned}$$

Сделаем по этой формуле расчет суммарной гибели от поступления яиц для тех же величин процента суточной гибели, какие были приняты нами для составления таблиц (т. е. 3, 6, 12, 25, 50, 75 и 90), и сопоставим полученные величины с такими, полученными в таблицах:

% суточной гибели	Суммарная гибель, %		% суточной гибели	Суммарная гибель, %	
	по таблицам	по формуле		по таблицам	по формуле
3	5,96	5,91	50	75,00	75,00
6	12,25	11,94	75	93,64	93,75
12	22,68	22,56	90	99,01	99,00
25	44,04	43,25			

Из этого сопоставления видно, что совпадение величин, полученных по таблицам, с величинами, полученными по формуле, вполне удовлетворительное. Некоторое расхождение между

ними, по-видимому, зависит от того, что при округлении абсолютного значения величин суточного процента гибели до целых единиц в таблицах невозможно достичь той степени точности, которая получается при расчетах по формуле.

Итак, отметим первое, очень важное на наш взгляд положение о том, что определенному проценту средней суточной гибели соответствует определенный процент суммарной гибели от всего поступления (см. рис. 1, кружки).

б) Связь между возрастным составом наличия и суточным процентом гибели

Величина наличия в каждый данный день не является однородной, а состоит из особей, имеющих разный возраст. Для стадии, имеющей двухдневный период развития, наличие будет состоять из одно- и двухдневных индивидуумов. Можно поставить следующий вопрос: нет ли какой-либо связи между возрастным составом наличия и величиной суточного процента гибели? Для этого рассмотрим отношение сумм наличия двухдневных яиц к однодневным в связи с суточным процентом гибели. Первые, двухдневные, прожили более половины срока развития до перехода в следующую стадию, вторые, однодневные, — меньше половины этого срока. Для краткости будем называть первых «старыми», а вторых «молодыми». По таблицам было установлено, что отношение старых к молодым изменяется в зависимости от величины суточного процента гибели следующим образом:

Суточный процент гибели	Отношение «старых» к «моло- дым», %	Суточный процент гибели	Отношение «старых» к «моло- дым», %
3	96,76	25	74,78
6	93,64	50	50,00
12	87,15	75	24,35
		90	10,71

Итак, отметим второе важное положение: определенному проценту суточной гибели соответствует определенное отношение суммарной численности «старых» возрастов к «молодым» возрастам данной стадии (см. ниже рис. 2, кружки).

в) Возможность получения абсолютной величины суммарной гибели организмов данной стадии из величины наличия и суммарного процента гибели

Как указывалось выше, поступление и гибель организмов в природе происходит непрерывно и их величины являются недоступными для непосредственного наблюдения, напротив, разность

их — величина наличия — является доступной нашему непосредственному наблюдению. Заметим, что каждые сутки наличие организмов представляет собой остаток от какой-то величины, уменьшенной на определенную часть. Вспомним далее положение о том, что сумма частей каких-либо величин составляет такую же часть от суммы этих величин: так,

$$\frac{8}{2} + \frac{10}{2} + \frac{16}{2} + \frac{4}{2} = \frac{+10 + 16 + 4}{2}$$

Исходя из этого, вычислим абсолютную величину числа яиц, которые погибли за весь период, рассматриваемый в табл. 1, т. е. узнаем абсолютную величину суммарной гибели. В табл. 1 суточная гибель принята равной 3%, следовательно, суточное наличие составляет 97%. Сумма наличий на каждый день составляет за весь период 1155. Отсюда можно рассчитать абсолютную величину трех процентов, т. е. суммарную величину гибели $\frac{1155 \times 3}{97} = 35,7$, что довольно близко подходит к суммарной величине гибели, приведенной в табл. 2 (36).

г) Возможность получения абсолютной величины суммарного поступления стадии из величины ее суммарной гибели

Как было указано в пункте «а», суточной гибели 3% соответствует (при расчете по формуле) 5,91% суммарной гибели. Таким образом, 35,7 яиц, погибших за весь период, составляют 5,91% от суммарного поступления и, следовательно, абсолютная величина суммарного поступления составит $\frac{3570}{5,91} = 604,06$ яиц.

Если, в соответствии с табл. 2, процент суммарной гибели взять 5,96 (пункт «а»), а суммарные потери (тоже по этой таблице) — 36, то суммарное поступление составит 604,04 яйца, что почти тождественно первому. Обе найденные величины суммарного поступления находятся в хорошем соответствии с суммарным поступлением яиц, взятым в нашем примере (табл. 1).

* * *

Таким образом, в пунктах «в» и «г» мы показали, что доступная нашему наблюдению величина наличия и ее возрастной состав являются достаточной информацией для получения недоступных нашему наблюдению абсолютных значений величин поступления и гибели в замкнутой популяции.

О ПРИМЕНИМОСТИ НАЙДЕННЫХ СВЯЗЕЙ ДЛЯ АНАЛИЗА ПОЛЕВОГО МАТЕРИАЛА

Чтобы рекомендовать найденные связи для практического применения, следует разобрать на такой модели некоторые условия формирования наличия, которые в природе могут быть иными и

в какой-то степени влиять на величину и устойчивость связей. Другими словами, следует установить, являются ли эти связи только частным случаем, пригодным только для данного организма, взятого в условиях нашей модели, или они имеют более общий характер и могут быть использованы для более широкого круга организмов.

Для такой проверки были составлены 19 таблиц для яиц и 13 таблиц для науплиусов, при составлении которых условия изменялись следующим образом:

1) продолжительность развития — от 2 до 4 дней для яиц и 9—11 дней для науплиусов;

2) характер поступления стадии брался прерывистый и непрерывный, который был двухвершинным и одновершинным, а в последнем случае симметричный и асимметричный с максимумом справа и слева;

3) абсолютная величина поступления колебалась для яиц от 604 до 3000 и для науплиусов от 302 до 2347;

4) продолжительность периода поступления бралась 51 и 102 дня;

5) суточная величина потерь увеличивалась с 6% в начале периода до 50% в середине периода с последующим снижением снова до 6% к концу периода;

6) распределение потерь в течение суток по возрастам производилось пропорционально численности организмов в возрастных группах и по таблице случайных чисел (Федоров, 1957).

Результаты этой проверки обозначены на рис. 1—4 треугольниками. На рис. 1—4 эти треугольники частью совпадают с кружками, обозначающими результаты «основных таблиц»¹, частью располагаются в непосредственной близости от кружков. Совпадение данных «основных таблиц» с проверочными происходит в тех случаях, когда продолжительность развития стадии была постоянна за весь период, взятый в таблице, а отклонения наблюдаются тогда, когда продолжительность развития бралась переменной, увеличиваясь к концу периода.

Это отклонение можно было предположить заранее, так как продолжительность развития стадии входит в формулу (2) в качестве показателя степени. Поэтому остановимся подробнее на изменении связи между суточной и суммарной гибелью в зависимости от продолжительности развития стадии. Действительно, произведя вычисления для различных сочетаний p и t , придавая p значения 3, 6, 12, 25, 50, 75, 90, а t — 2, 3, 4, 5, 8, 10, 20 и 40, мы увидим, что связь между суточным и суммарным процентами гибели изменяется в зависимости от продолжительности развития стадии (рис. 5). Из рис. 5 видно, что чем длиннее

¹ «Основные таблицы» составлялись при условии постоянной продолжительности периода развития.

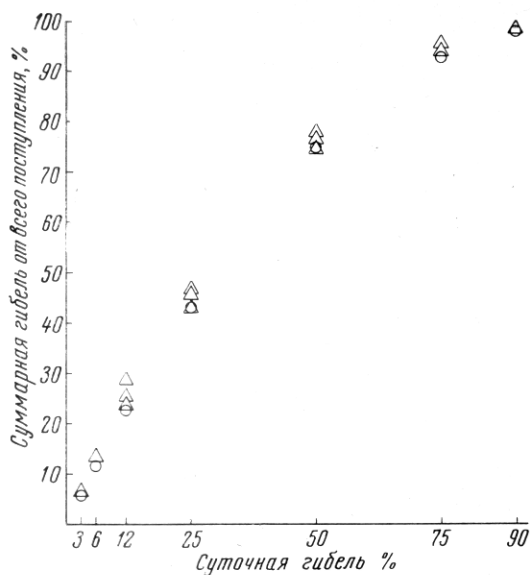


Рис. 1. Связь между суточной и суммарной гибелью от всего поступления у яиц *Centropages kroyeri* (объяснение значков дано в тексте)

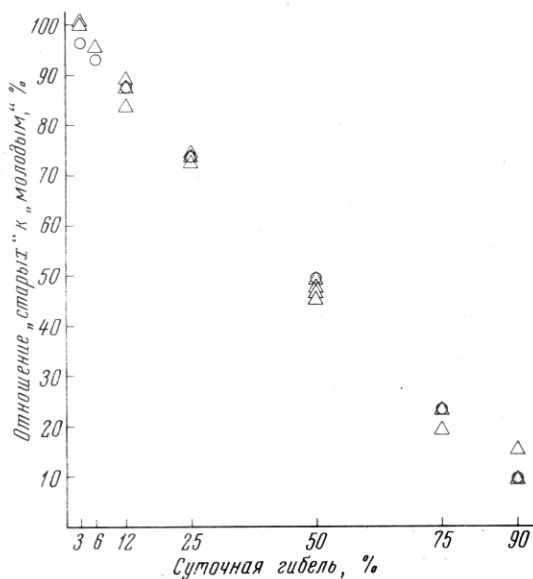


Рис. 2. Связь между возрастным составом «наличия» и процентом суточной гибели у яиц *Centropages kroyeri* (объяснение значков дано в тексте)

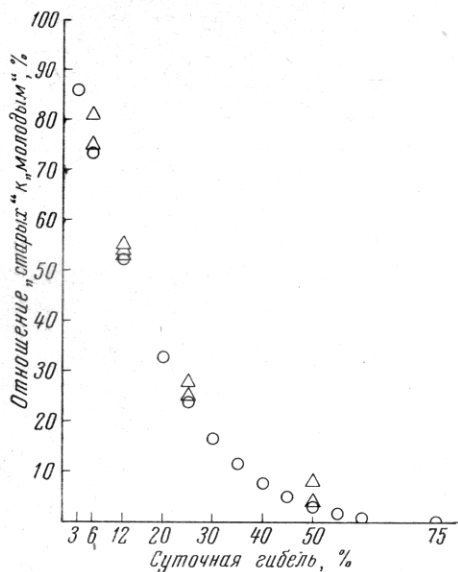


Рис. 3. Связь между возрастным составом и суточной гибелью у науплиусов *Centropages kröyeri* (объяснение значков дано в тексте)

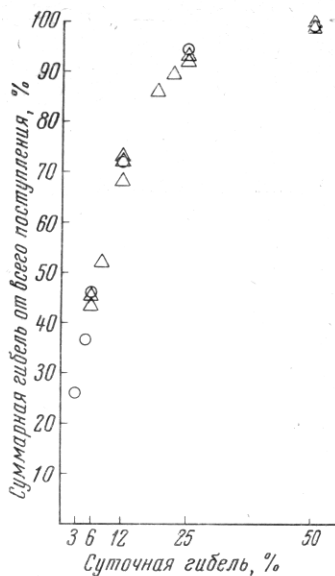


Рис. 4. Связь между суточной и суммарной гибелью от всего поступления у науплиусов (*Centropages kröyeri*) (объяснение значков дано в тексте)

период развития стадии, тем быстрее возрастает величина суммарной гибели от всего поступления¹.

* * *

Близкое расположение данных всех вариантов таблиц с различными сочетаниями перечисленных выше условий позволяет утверждать о сравнительной устойчивости рассмотренных двух связей (пункты а и б) при изменении условий, перечисленных в п. 2—6, и о закономерности изменения связей (пункт «а») от изменения продолжительности развития. Связь между суточной гибелью и суммарной гибелью от всего поступления для любого организма легко может быть найдена по формуле 2. Что же ка-

¹ Отсюда можно сделать вывод, что для длительно развивающихся стадий даже небольшой процент суточной гибели значительно опаснее, чем большая суточная гибель у стадий с коротким сроком развития. Так, для яиц, период развития которых всего два дня, суточная гибель 25% яиц обусловит суммарную гибель 44% от всего поступления, тогда как для науплиусов, которые развиваются в среднем в течение 10 дней, тот же суточный процент гибели (25) обусловит потерю 90% всего количества поступивших, а их остаток будет почти в 6 раз меньше, чем у яиц с более коротким сроком развития.

сается связи между суточным процентом гибели и возрастным составом наличия, то она в нашем примере очень неудобна для непосредственного использования, так как морфологически отличимые возрастные группы стадии не обязательно могут быть сгруппированы в две разные по возрасту группы. Вероятно, можно найти соотношение других, хорошо отличающихся морфологически возрастных групп для установления связи с суточным процентом гибели. Вместе с тем установится совершенно очевидной необходимость изучения изменения продолжительности развития отдельных стадий от различных внешних условий, и в первую очередь от температуры, так как конкретных и полных данных, пригодных для предлагаемых расчетов, еще очень мало. При пополнении наших сведений в этом направлении можно надеяться на возможность применения упомянутых связей для анализов полевого материала.

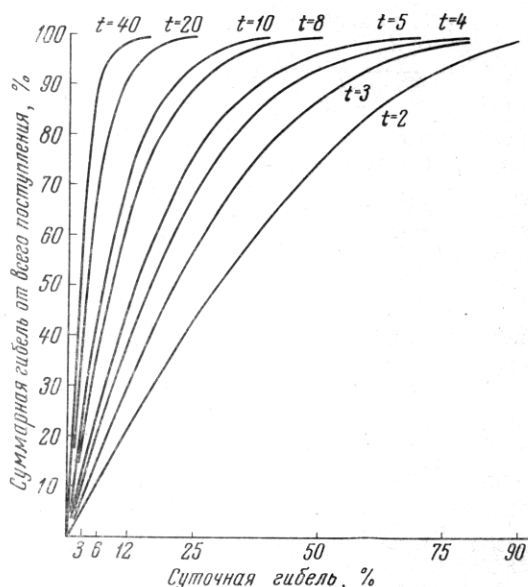


Рис. 5. Кривые связи между суточной и суммарной гибелью при различной продолжительности развития стадии

t — продолжительность развития стадии (дни)

Определение абсолютных величин поступления и гибели может быть использовано как для различного рода математических моделей динамики численности популяций организмов, так и для расчета биологической продукции.

ЛИТЕРАТУРА

- Никольский Г. В. 1961. О некоторых закономерностях воздействия рыболовства на структуру популяций и свойства особей облавливаемого стада промысловых рыб.—Ихтиол. комиссия АН СССР.—Тр. совещаний, вып. 13.
- Федоров А. И. 1957. Методы математической статистики в биологии и опытном деле. Алма-Ата. Казгосиздат.
- Чаянова Л. А. 1950. Размножение и развитие пелагических Черного моря.—Тр. Карадагской биол. станции АН УССР, вып. 10.
- Elster H. I. 1954. Über die Populationsdynamik von *Eudiaptomus gracilis* Sars und *Heterocope borealis* Fischer im Bodensee-Obersee.—Arch. Hydrobiol. Suppl.-Band. XX. Schriften hydrobiol. Station Schwarzwald, Bd. 1, H. 4.