

Лекция 19

**Биологическая продуктивность
биоценозов**

Биологическая продуктивность - свойство экосистемы создавать в процессе своего функционирования органическое

(Биологическая) продукция – органическое вещество, создаваемое в популяции или во всем биогеоценозе, в результате прироста массы тела составляющих их организмов.

Различают продукцию популяций отдельных видов, видовых сообществ, целых трофических уровней и всего биогеоценоза.

Все органическое вещество, создаваемое автотрофными организмами в процессах фотосинтеза или хемосинтеза, называется *валовой первичной продукцией (ВПП)*.

Однако значительная часть синтезированного органического вещества сразу же расходуется ими в процессах метаболизма, например, у аэробных организмов – в процессах дыхания.

Разность между энергией **ВПП** и ее тратами на дыхание (**Т**) является *чистой первичной продукцией (ЧПП)*. Таким образом,

$$\text{ЧПП} = \text{ВПП} - \text{Т}$$

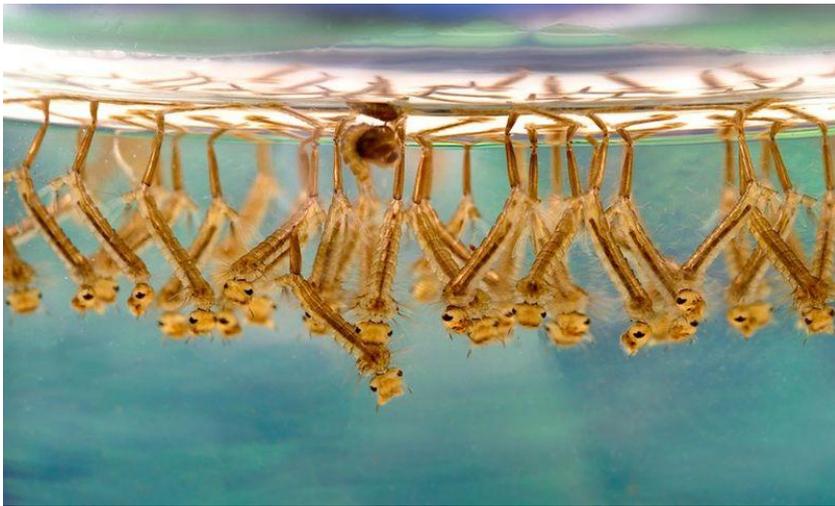
Чистая первичная продукция является тем самым органическим веществом, которое накапливается в растениях. Из него в результате сложных процессов, происходящих в растениях, образуются все их органы – слоевища, стебли, листья, корни, цветки, плоды и т.п., которые могут использоваться в пищу гетеротрофными организмами.

Органическое вещество, создаваемое гетеротрофными организмами, находящимися на втором и последующих трофических уровнях, называется *вторичной продукцией*.

В большинстве случаев вторичная продукция, которую часто называют просто продукцией, рассчитывается для популяций отдельных видов.

Этим она отличается от первичной продукции, которую возможно рассчитать для всего сообщества автотрофных организмов, составляющих данную экосистему.

Количество органического вещества, покидающего тем или иным способом экосистему (сбор урожая, вылов рыбы, вылет наземных насекомых из их водных личинок и т. д.), называется *конечной продукцией*.



Общее количество живого вещества в экосистеме называется **биомассой**. Биомасса экосистемы образована всеми населяющими ее живыми организмами.

Биомасса популяции (**B**) равна суммарной массе всех ее особей, обитающих на единице площади или объема:

$$B = \sum_{i=1}^n W_i,$$

где W_i – масса особей i -того размера.

На практике биомассу чаще находят как произведение средней плотности популяции (**N**) на среднюю массу одной особи в ней (**W**), т.е.:

$$B = \underline{W \cdot N}.$$

Численность и биомасса популяций планктона обычно рассчитывается на единицу объема, например [экз·м⁻³, экз·мл⁻³; г·м⁻³, мг·мл⁻³].

Численность и биомассу популяций зообентоса обычно рассчитываются на единицу площади [экз·м⁻², экз·мл⁻², г·м⁻²], а для организмов, живущих в донных отложениях – на единицу их массы [г·кг⁻¹].

Численность и биомасса nekтона обычно рассчитывается на единицу площади водоема. Например, для рыб [экз·га⁻¹, ц·га⁻¹], а для китообразных [экз·100 км⁻², тонн·100 км⁻²].

Биомасса является статическим показателем, который не имеет размерности времени.

Напротив, продукция – динамический показатель, она является приростом биомассы за определенный промежуток времени.

Поэтому продукция всегда определяется для какого-либо промежутка времени – суток, месяца, года и т. д.

Биомасса и продукция экосистем и отдельных популяций могут быть выражены в различных единицах, однако предпочтительнее их выражать в одинаковых единицах.

Одним из важнейших показателей, характеризующих продукционные возможности организмов, является *P/B-коэффициент*, или отношение продукции (P) какой-либо популяции или даже всего трофического уровня к биомассе (B) этой популяции или трофического уровня.

Значения **P/V-коэффициентов** рассчитываются для определенного периода времени, обычно за сутки, месяц, сезон вегетации, год и т.д..

Поэтому этот показатель имеет размерность соответственно сутки^{-1} , месяц^{-1} , год^{-1} , $\text{сезон вегетации}^{-1}$ и т.д.

Суточный *P/V-коэффициент* популяций часто называют *удельной продукцией*.

В качестве биомассы при расчетах **P/V** используют ее минимальное или, максимальное, но чаще среднее значение за тот период времени, для которого производится расчет.

Методы определения первичной продукции

Чистая первичная продукция наземных экосистем обычно оценивают по годовому приросту биомассы растений. Чтобы определить ее величину за сезон вегетации, в конце этого сезона все растения, находящиеся на определенных территориях известной площади, удаляют и взвешивают.

Поскольку обычно корни и подземные части растений не учитываются, определяют только массу их наземных органов – или *чистую годовую наземную продуктивность*.

По отношению зерновым сельскохозяйственным культурам она будет равной суммарной массе собранного зерна, соломы, ботвы и т.п.

Однако этот метод можно применить лишь к популяциям растений, в которых самоизреживание отсутствует либо незначительно.

К ним относятся в основном однолетние злаковые растения, а также макрофиты.

Однако даже в популяциях с незначительным самоизреживанием определенная часть растений погибает в результате выедания растительноядными животными и по другим причинам.

Поэтому в ряде случаев для расчета продукции растений их максимальную биомассу в конце сезона вегетации умножают на поправочный коэффициент, значения которого составляют 1,2 – 1.5.

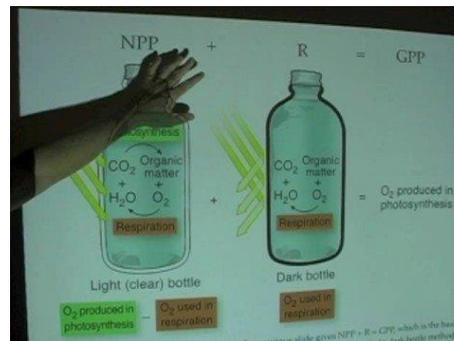
Основным методом определения первичной продукции в водных экосистемах является *«метод светлых и темных склянок»*. Он был предложен Г.Г.Винбергом в 1934 г.

Суть его состоит в следующем. Вода из водоема пропускается через тонкий фильтр, чтобы удалить из нее зоопланктон, а гораздо более мелкий фитопланктон через этот фильтр проходит.

Затем в этой воде определяют исходное содержание кислорода (**контроль**).

После этого вода заливается в одинаковые бутылочки из светлого темного стекла (не пропускающего солнечные лучи), которые опускаются в водоем на сутки или другие промежутки времени.

В **светлых склянках** происходят процессы фотосинтеза и дыхания фитопланктона, в **темных** – только его дыхание. Поэтому в светлых склянках содержание кислорода будет возрастать, а в темных – снижаться.



Пример

Начальное содержание кислорода в воде (контроль) равно $6 \text{ мгО}_2 \cdot \text{л}^{-1}$, в конце опыта в светлой склянке оно возросло до $8 \text{ мгО}_2 \cdot \text{л}^{-1}$, а в темной понизилось до $3 \text{ мгО}_2 \cdot \text{л}^{-1}$.

Отсюда **ЧПП** (вернее, ее кислородный эквивалент) фитопланктона составит:

ЧПП = Светлая склянка – Контроль:

$$5 \text{ мгО}_2 \cdot \text{л}^{-1} = 8 \text{ мгО}_2 \cdot \text{л}^{-1} - 3 \text{ мгО}_2 \cdot \text{л}^{-1}$$

Дыхание сообщества фитопланктона (**Т**) составит

Т = Контроль – Темная склянка:

$$2 \text{ мгО}_2 \cdot \text{л}^{-1} = 5 \text{ мгО}_2 \cdot \text{л}^{-1} - 3 \text{ мгО}_2 \cdot \text{л}^{-1}$$

Валовая первичная продукция (**ВПП**) фитопланктона составляет:

ВПП = ЧПП + Т:

$$5 \text{ мгО}_2 \cdot \text{л}^{-1} = 3 \text{ мгО}_2 \cdot \text{л}^{-1} + 2 \text{ мгО}_2 \cdot \text{л}^{-1}$$

Легко видеть, что ВПП можно рассчитать и другим способом:

ВПП = Светлая склянка – Темная склянка

$$5 \text{ мгО}_2 \cdot \text{л}^{-1} = 8 \text{ мгО}_2 \cdot \text{л}^{-1} - 3 \text{ мгО}_2 \cdot \text{л}^{-1}$$

В балансовых уравнениях фотосинтеза и дыхания соотношение молекулярной массы одной молекулы глюкозы и шести молекул кислорода составляет $180:192 = 0,9375$.



Поэтому количество выделенного в результате фотосинтеза кислорода прямо пропорционально образованного при фотосинтезе органического вещества.

Следовательно, по количеству кислорода, выделенного фитопланктоном, легко рассчитать первичную продукцию.

С другой стороны по величине первичной продукции растений, т.е. прироста органической массы растений (без учета воды и минеральных веществ) за определенный период времени можно приблизительно оценить массу произведенного ими кислорода.

Пример

Общая урожайность кукурузы (зеленая масса, корни, початки и пр.) достигает $500 \text{ ц} \cdot \text{га}^{-1}$.

Содержание воды в кукурузе равно в среднем 50%.

Отсюда за период выращивания кукурузы на одном гектаре произведено $(500 \cdot 0,5)/0,9375 = 267,5 \text{ ц } \text{O}_2$.

Радиоуглеродный метод определения первичной продукции фитопланктона основан на том, что живые организмы в равных пропорциях поглощают из среды обычный нерадиоактивный изотоп углерода (^{12}C) и его радиоактивный изотоп (^{14}C) с периодом полураспада около 5730 лет.

В склянку с водой, где находится фитопланктон, добавляют известное количество изотопа ^{14}C , например, в виде $^{14}\text{CO}_2$.

Затем после определенной экспозиции воду фильтруют через тонкий фильтр, задерживающий фитопланктон. После этого определяют содержание ^{14}C в фитопланктоне.

Чистую первичную продукцию рассчитывают по формуле

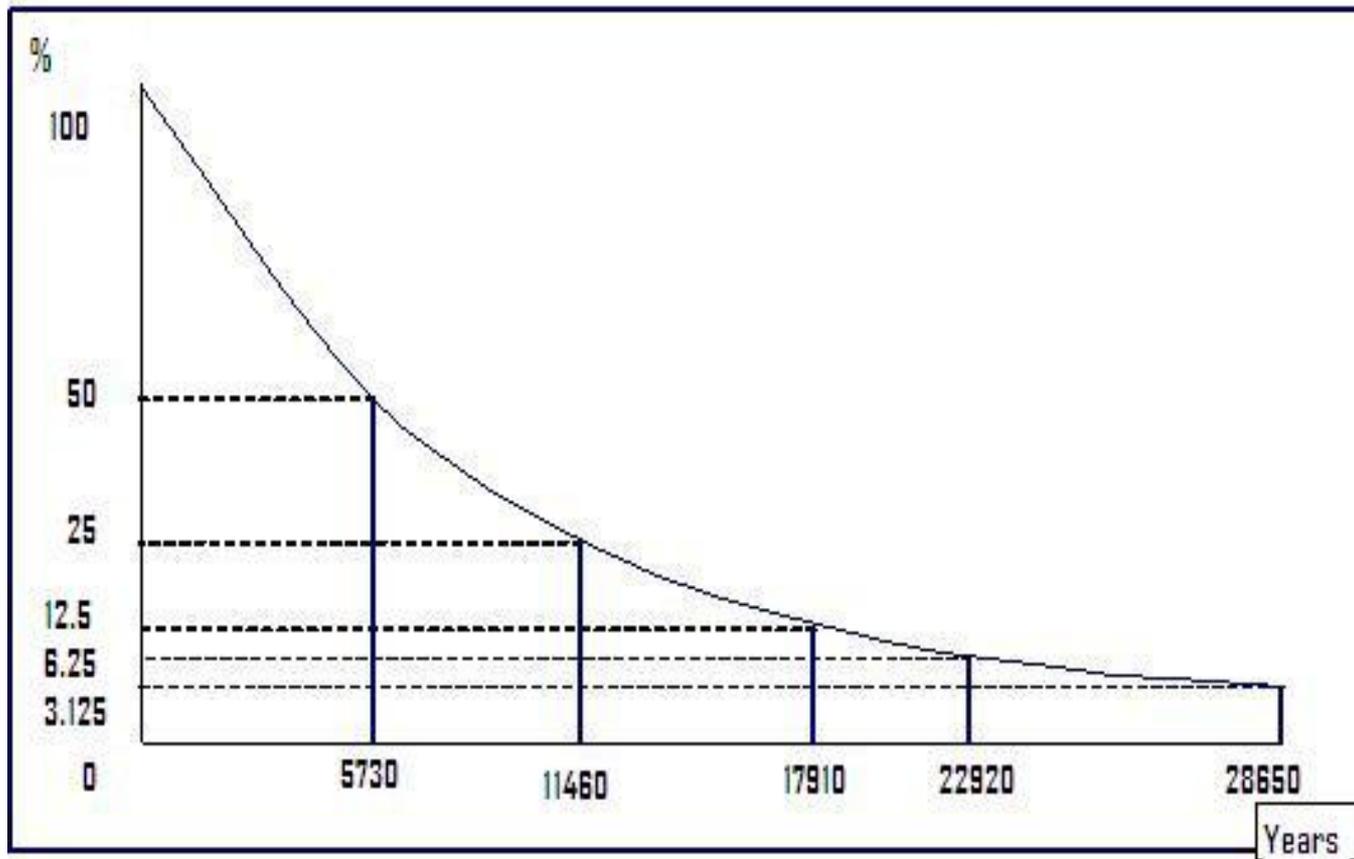
$$\text{ЧПП} = A_r / (C_r / C_s).$$

где C_r – содержание $^{14}\text{CO}_2$ в начале эксперимента,

C_s – общее содержание CO_2 в начале эксперимента, т.е.

$$C_s = [^{14}\text{CO}_2] + [^{12}\text{CO}_2]$$

A_r – количество $^{14}\text{CO}_2$, поглощенного фитопланктоном.



Калибровочная кривая, характеризующая скорость распада ^{14}C .

Пример.

В склянку с фитопланктоном внесли 100 мг смеси $[(^{14}\text{CO}_2 + ^{12}\text{CO}_2)]$, в которой соотношение $\text{Cr/Cs} = 0,10$, т. е. количество $^{14}\text{CO}_2$ в смеси составило 10 мг.

Величина потребления $^{14}\text{CO}_2$ за сутки составила 2 мг. Тогда **ЧПП** можно рассчитать из пропорции:

$$10 : 2 = 100 : \text{ЧПП}.$$

Отсюда

$$\text{ЧПП} = (100 \times 2) / 10 = 20 \text{ мг } [(^{14}\text{CO}_2 + ^{12}\text{CO}_2)].$$

Расчет первичной продукции по содержанию хлорофилла *a* в фитопланктоне.

Для этого фитопланктон из известного объема воды концентрируют фильтрованием на мембранном фильтре. Фильтрат высушивают, а затем из него экстрагируют фотосинтетические пигменты в определенном объеме 90%-ного ацетона.

Хлорофилл *a* характеризуется определенным спектром поглощения, поэтому его концентрацию в экстракте можно определить на спектрофотометре по величине экстинкции (ослаблению) света.

Расчет концентрации хлорофилла *a* ($C_{\text{хл}}$, мг·м⁻³) в воде производится по формуле:

$$C_{\text{хл}} = (11,64E_{663} - 2,16 E_{645} + 0,1 E_{630}) \cdot (v/VL),$$

где E_{663} , E_{645} и E_{630} – экстинкция света при длине волн соответственно 663, 645 и 630 нм;

v – объем экстракта (мл);

V – объем пробы воды (л);

L – длина пробега светового луча в экстракте (см).

Пример.

В водоеме взята проба воды объемом (V), равным 0,5 л. Фотосинтетические пигменты экстрагированы в 5 мл ацетона (v). На спектрофотометре в кювете длиной 1 см (L) получены следующие значения экстинкции экстракта: $E_{663} = 0,048$; $E_{645} = 0,028$; $E_{630} = 0,008$.

Отсюда концентрация хлорофилла a в исследованной пробе воды равна

$$C_{\text{хл}} = (11,64 \cdot 0,048 - 2,16 \cdot 0,028 + 0,1 \cdot 0,008) \cdot (5/0,5 \cdot 1) = 5,28 \text{ мг м}^{-3}.$$

Поскольку молекулы хлорофилла присутствуют только в живых клетках, рассчитанные значения $C_{\text{хл}}$ являются также хорошим показателем биомассы сообществ фитопланктона.

Для расчета первичной продукции по содержанию хлорофилла необходимо знать *ассимиляционное число (АЧ)*.

АЧ - отношение массы органического вещества, синтезированного в единицу времени, к массе хлорофилла *a* в сообществе фитопланктона.

АЧ принято выражать в мг углерода (С) на 1 мг хлорофилла *a* за час или за сутки.

Максимальные значения АЧ для озер разных широт изменяются в достаточно узких пределах – от 1 до 10 мгС/мг хлорофилла *a* в час.

Среднее значение АЧ на глубинах с оптимальными для фотосинтеза условиями среды можно принять равным 2 мгС/мг хлорофилла *a* за час.

Первичная продукция для этого слоя воды определяется умножением концентрации хлорофилла *a* в нем на АЧ.

Основные методы расчета продукция гетеротрофных организмов

Выбор методов расчета вторичной продукции в значительной степени определяется особенностями жизненного цикла того или иного вида и сезонной динамики размерной структуры их популяций.

На этой основе популяции всех видов гетеротрофных организмов подразделяются на четыре типа.

I тип. Популяции, состоящие из одновозрастных особей.

К ним относятся популяции моноциклических видов с непродолжительным (до года) жизненным циклом и коротким периодом размножения. Это щитни и жаброногие ракообразные, обитающие во временных водоемах (весенних лужах, тундровых водоемах, рыбоводных прудах и т.п.).



Щитень *Triops cancriformis*.



Стрептоцефал *Streptocephalus torvicornis*.
Вверху – самка; внизу - самец

Эти виды значительную часть года проводят на стадии покоящихся яиц. Выход личинок из покоящихся яиц семян начинается, когда температура воды достигает необходимого уровня и длится очень непродолжительное время.

Отрожденные особи быстро растут и вскоре достигают дефинитивных размеров.

Особи, достигшие половой зрелости, производят покоящиеся яйца, после чего отмирают.

Поскольку пополнение таких популяций молодью не происходит, их максимальная численность имеет место на начальных этапах существования.

Затем в силу естественной смертности, выедания хищниками и иных причин она будет только снижаться и в конечном итоге станет равной нулю.

Размерная структура таких популяций выражается одновершинной гистограммой с узким основанием. Ее модальный класс в течение вегетационного сезона постоянно смещается от меньших размеров в сторону бóльших размеров, что обусловлено ростом особей.

По смещению модального класса во времени можно реконструировать усредненную кривую роста особей данной популяции.

Сезонная динамика размерной
структуры популяции *Streptocephalus*
torvicornis в рыбоводном пруду
Волгоградского осетрового
рыбоводного завода

II Тип. Популяции с дискретным распределением разных возрастных групп

Характерны для животных и растений с длительным (не менее нескольких лет) жизненным циклом, размножающихся ежегодно в течение короткого промежутка времени. В их числе – большинство рыб, долгоживущие двустворчатые моллюски, речные раки, многолетние растения и т.п.

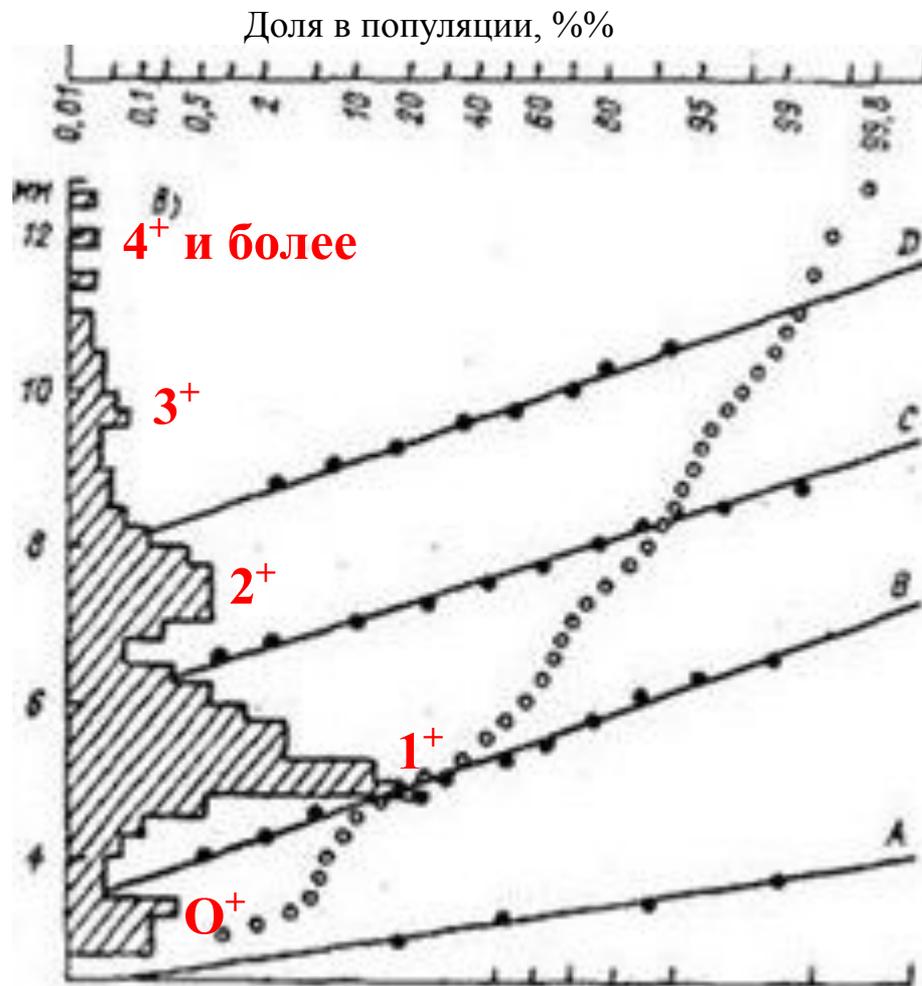
В этих популяциях в любой момент времени присутствует ряд возрастных групп: сеголетки (обозначение: 0+), годовики (1+), двухлетки (2+) и т.д.

По средним значениям модальных классов в разных возрастных группах можно реконструировать усредненные кривые роста особей в популяциях за жизненный цикл.



Речной рак *Astacus leptodactylus*

Размеры тела,



Размерная структура популяции второго типа

III Тип. Популяции с непрерывным размножением в течение сезона вегетации.

Подобный тип популяций характерен для планктонных веслоногих и ветвистоусых раков, а также многих видов пресноводного зообентоса.

В них присутствуют особи всех возрастов, но в результате непрерывного размножения выделение отдельных когорт невозможно.

Поэтому численность особей, относящихся к каждой отдельной размерной группы, может не только уменьшаться в результате перехода особей на последующую стадию или их элиминации, но и возрастать по мере ее пополнения особями, переходящими из младших возрастных стадий.



Разные виды мизид

Динамика размерной структуры
популяции *Paramysis lacustris* в
Таганрогском заливе в первую
половину сезона вегетации

IV Тип. Популяции с незначительными различиями размеров тела особей.

К этому типу относятся популяции одноклеточных организмов – бактерий и протистов, а из многоклеточных животных – коловраток. При оптимальных условиях жизненный цикл этих видов очень короткий – от нескольких часов до немногих суток, у одноклеточных организмов он соответствует промежутку времени между двумя делениями.

Поскольку одноклеточные организмы размножаются делением надвое, различия по размерам тела особей в популяциях одноклеточных организмов незначительны.

В популяциях коловраток самки производят крупную (по сравнению с ними) молодь, которая очень быстро (при 25°C за 2–3 суток) достигает размеров половозрелых особей.



Коловратки – самые мелкие животные

Продукция популяций второго типа

может быть рассчитана по формуле:

$$P = (W_2 - W_1)N = W_2N - W_1N = B_2 - B_1,$$

где W_1 – начальная масса особей,

W_2 – их конечная масса,

N – численность особей.

В данном случае предполагается, что за период времени, в котором средняя масса особей возрастает от W_1 до W_2 , пополнения популяции молодью не происходит.

Таким образом, при отсутствии смертности продукция популяции (P) за определенный период времени равна разности между конечной (B_2) и начальной (B_1) ее биомассой.

Однако поскольку в любых популяциях всегда имеет место смертность, то полученная величина продукции представляет собой максимально возможную, или *потенциальную продукцию* популяции (P_{\max}).

С учетом смертности расчет продукции несколько усложнится:

$$P = B_e + B_2 - B_1,$$

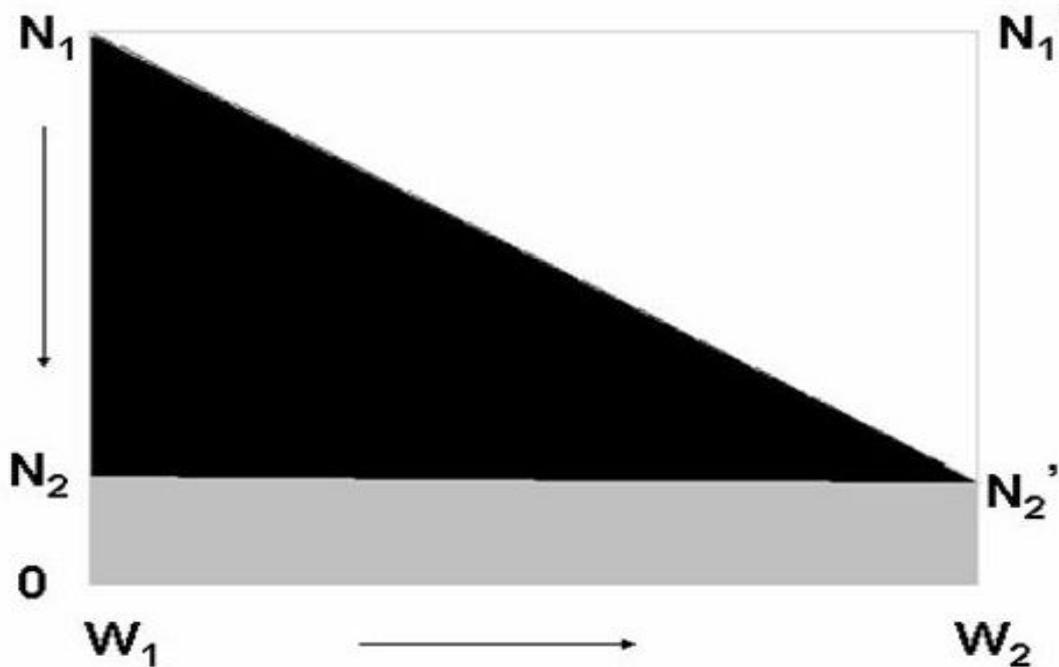
где B_e – биомасса элиминированных особей,
 B_2 и B_1 – конечная и начальная биомасса популяции.

Если величины смертности у особей разной массы или возраста достаточно близки, то B_e можно рассчитать согласно:

$$B_e = (N_1 - N_2) \frac{1}{2} (B_1/N_1 + B_2/N_2)$$

Если в начале и конце расчетного периода времени биомасса популяции остается постоянной ($B_1 = B_2$), такая популяция называется *стационарной*.

Поскольку в этом случае $P = B_e$, то *продукция стационарной популяции второго типа равна ее элиминации.*



Графическая иллюстрация расчета продукции гипотетической популяции второго типа по зависимости численности особей от их массы.

Если число особей в популяции линейно снижается с увеличением их средней массы (т.е. относительная смертность у особей всех размеров постоянна), то значение B_e , соответствует площади треугольника $N_1 N_2 N_2'$.

В свою очередь, площадь прямоугольника $N_2 W_1 W_2 N_2'$ равна разности между конечной и начальной биомассой популяции, т.е. $B_2 - B_1$.

Отсюда продукция популяции равна площади многоугольника $N_1 W_1 W_2 N_2'$.

Площадь большого прямоугольника $N_1 W_1 W_2 N_1'$ соответствует ее потенциальной продукции популяции (P_{max}), т. е. продукции в отсутствии смертности.

Таким образом, *продукция популяции второго типа соответствует площади под кривой зависимости изменения численности особей в популяции от их средней массы.*

Рассчитанное значение продукции относится к тому промежутку времени, за который средняя масса особей в популяции изменится от W_1 до W_2 .

Приведенный способ расчета продукции часто называют также *методом Бойсен-Иенсена*, который впервые в 1911 г. рассчитал подобным образом продукцию популяций ряда видов двустворчатых моллюсков в двух бухтах Лим-фьорда (Дания).

Продукция популяций первого типа может быть рассчитана способами, аналогичными приведенными для популяций второго типа.

За весь период существования популяции, обычно соответствующий длительности сезона вегетации, ее продукция рассчитывается согласно:

$$P = B_e + B_2 - B_1$$

Поскольку биомасса популяции в конце сезона вегетации (B_2) равна нулю, его можно упростить:

$$P = B_e - B_1.$$

Как правило, масса новорожденной молодежи очень мала по сравнению с массой взрослых особей. Поэтому начальная биомасса популяции (B_1) составляет незначительную часть от биомассы элиминированных особей (B_e), следовательно $P \approx B_e$.

Таким образом, *продукция популяций первого типа приблизительно равна ее элиминации.*

Допустим, снижение численности популяции первого типа (N_w) с увеличением средней массы ее особей (W) соответствует экспоненциальному уравнению:

$$N_w = N_0 e^{-aW},$$

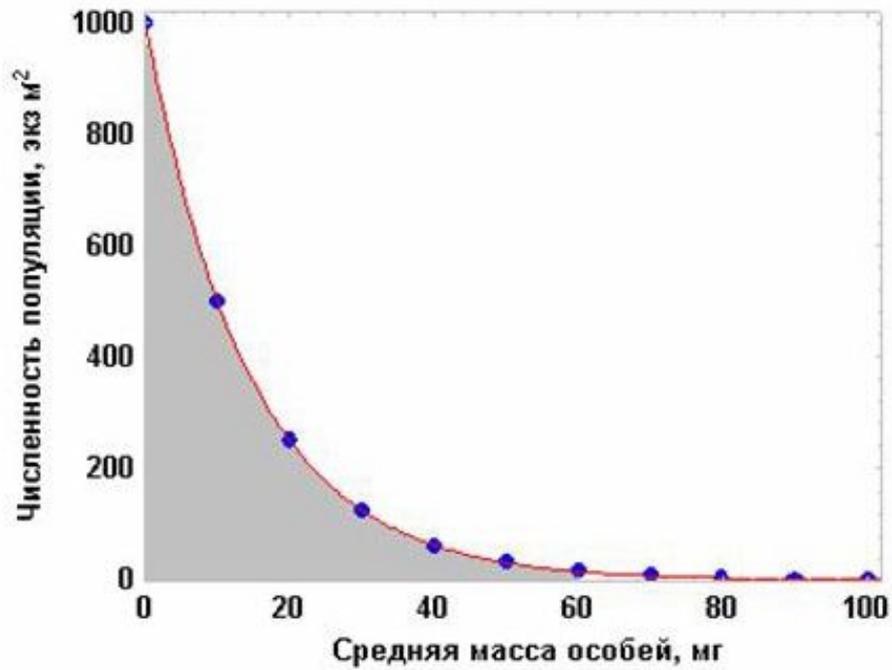
где

N_0 – начальная численность особей,

a – эмпирический коэффициент, равный:

$$a = \ln(N_2/N_1)/(W_2 - W_1),$$

где N_1 и N_2 - численность популяции при достижении ею особями средней массы W_1 и W_2 .



Графический пример расчета продукции гипотетической популяции первого типа по зависимости снижения численности когорты с увеличением средней массы особей.

Биомасса элиминированных особей (B_e) численно равна площади под кривой экспоненциального уравнения).

Ее легко рассчитать, взяв определенный интеграл по уравнению:

$$B_e = \int_{W_0}^{W_t} N_0 e^{-aW} dW.$$

Приняв значение $W_0 = 0$ и проинтегрировав уравнение получаем значение элиминации популяции (B_e) за период времени (t) от появления новорожденных особей до того, как их средняя масса достигла значения W_t :

$$B_e = (-N_0/a)e^{-aW} \Big|_0^{W_0} = (-N_0/a)(e^{-aW} - 1) = (N_0/a)(1 - e^{-aWt}).$$

Пример.

Функциональная связь между численностью когорты (N , экз·м⁻²) и средней массой ее особей (W , мг) следует уравнению:

$$N_w = N_0 e^{-0,69W}.$$

Начальная численность популяции (N_0) составляла 1000 экз·м⁻². Когда средняя масса особей (W_t) в популяции достигла 100 мг, ее численность снизилась до 1 экз·м⁻².

Тогда биомасса элиминированных особей в популяции за период времени от ее появления до того, до возраста, когда $W_t = 100$ мг, будет равной:

$$B_e = (1000/0,69)(1 - e^{-0,69 \cdot 100}) \approx 1000/0,69 \approx 1449 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-2}.$$

Биомасса когорты в конце периода ее роста равна:

$$100 \text{ мг} \cdot 1 \text{ экз} \cdot \text{м}^{-2} = 100 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-2}.$$

Тогда продукция когорты за указанный период времени составит:

$$1449 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-2} + 100 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-2} = 1549 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-2}.$$

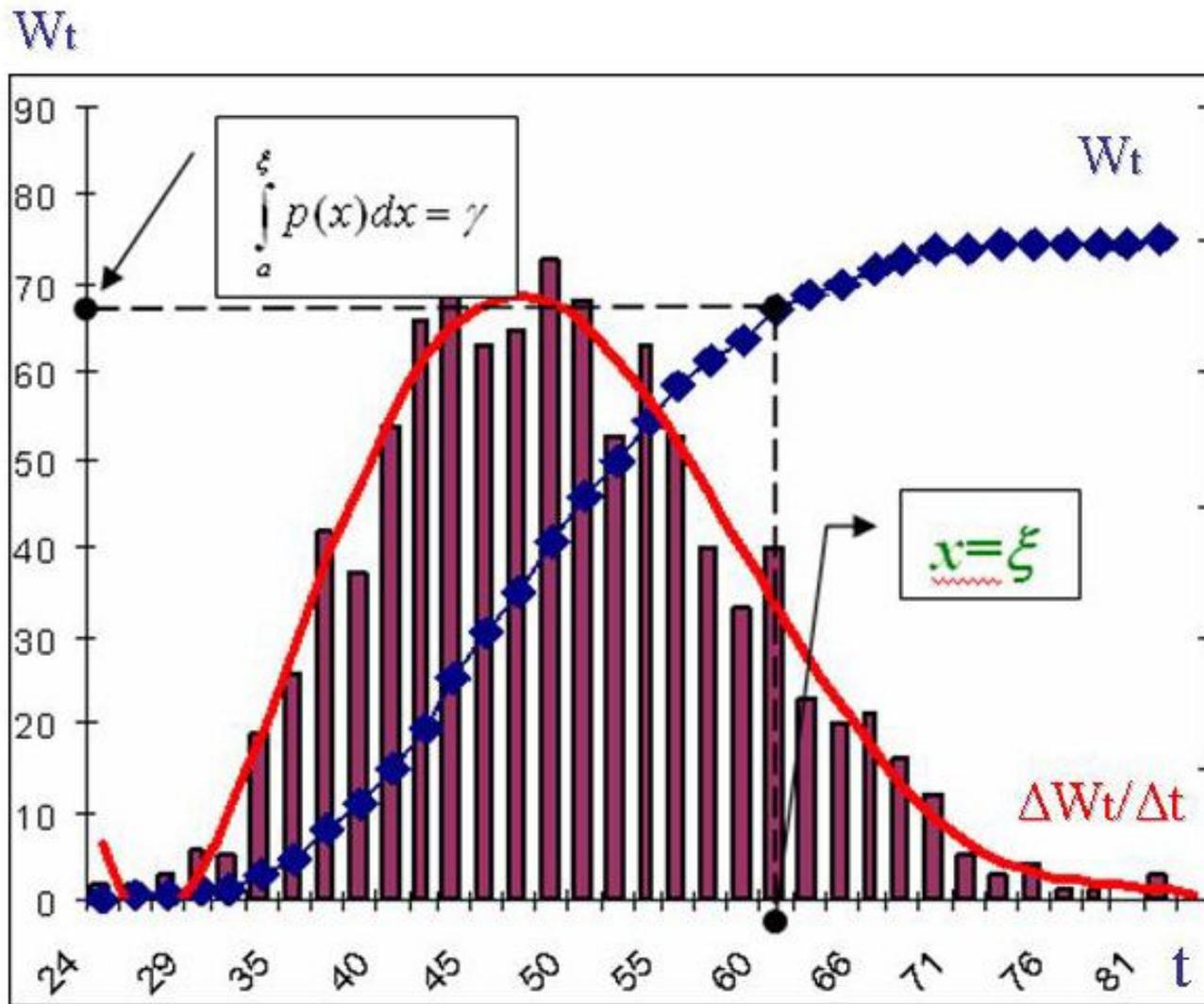
Продукция популяций третьего типа рассчитывается следующим образом.

1. Через определенные промежутки времени из природной популяции отбираются пробы особей для определения сезонной динамики ее размерной структуры.

2. Каждая отобранная проба разделяется на ряд размерных или весовых групп, для каждой из которых определяется численность особей (N_i) и средняя масса их тела (W_i).

3. Реконструируется усредненная кривая роста особей за весь жизненный цикл. На ее основании определяются величины среднесуточного прироста массы тела ($C_i = \Delta W_i / \Delta t$) особей с разной массой тела (W_i).

4. Рассчитывается функциональная связь между C_i и W_i .



Кривая роста и изменение абсолютного прироста особей с возрастом

Суммарный суточный прирост массы тела в одной размерной группе особей в популяции со средней массой W_i , равен:

$$P_i = N_i C_i$$

Среднесуточная продукция всей популяции (P) равна сумме среднесуточных приростов особей всех размерных групп, т.е.:

$$P = \sum P_i.$$

Суточная продукция одной размерной группы особей в популяции со средней массой W_i , равна:

$$P_i = N_i \frac{\Delta W_i}{\Delta t}$$

Умножив и разделив выражение $N_i \frac{\Delta W_i}{\Delta t}$ на W_i , получаем:

$$P_i = W_i N_i \frac{\Delta W_i}{\Delta t W_i}$$

Значение $N_i W_i$ соответствует биомассе особей i -той размерной группы (B_i).

Значение $\frac{\Delta W_i}{\Delta t W_i}$ представляет собой удельную скорость роста особей данной размерной группы.

Тогда $P_i = B_i C_{wi}$

Расчет суточной продукции популяции веслоногого рака

Cyclops colensis в озере Нарочь

Весовая группа, мкг	Средняя масса, мг W_i	Число особей, экз м ⁻³ N_i	Средний прирост массы особи, мкг сутки ⁻¹ C_i	Биомасса, мкг м ⁻³ $B_i = W_i N_i$	Продукция весовой группы, мкг м ⁻³ сутки ⁻¹ $P_i = C_i N_i$
0 – 5	2,5	750	0,07	1875	52,5
5 – 10	7,5	575	0,15	4313	86,2
10 – 25	17,5	625	0,29	10 938	181,2
25 – 40	32,5	130	0,87	4225	113,1
40 – 80	60,0	100	1,06	6000	106,0
Суммарные значения				27 351	539,0

Исходя из данных таблицы, суточный **Р/В-коэффициент** популяции *Cyclops colensis* составляет **539 : 27 351 = 0,0197**

Продукцию популяции (ΣP) за периоды времени ($t_2 - t_1$), превышающие одни сутки, определяют согласно

$$\Sigma P = \frac{1}{2} (P_2 + P_1)(t_2 - t_1),$$

где

P_1 и P_2 – суточная продукция популяции в моменты времени t_1 и t_2 .

Затем значения ΣP для последовательных временных интервалов суммируют, получая величину продукции для более продолжительных интервалов времени, например, для всего сезона вегетации.

Продукции популяций четвертого типа.

Продукция одноклеточных организмов, размножающихся делением надвое, за единицу времени определяется следующим образом:

$$P = rNW = rB,$$

где r – удельная скорость роста численности популяции (время⁻¹);

N – средняя численность особей в популяции;

W – средняя масса одной особи.

Значение r рассчитывается согласно:

$$r = \ln 2/g,$$

где g – промежуток времени между двумя делениями клетки.

Произведение NW представляет биомассу популяции (B).

Тогда продукция за единицу времени, соответствующую размерности g (час, если промежуток между двумя делениями выражен в часах; сутки – если в сутках и т. п.), равна:

$$P = (1/g) \ln 2 \cdot B$$

Пусть начальная биомасса популяции в момент времени $t = 0$ равна B_0 . Поскольку одноклеточные организмы размножаются делением пополам, биомасса их популяций при отсутствии смертности будет расти экспоненциально.

Тогда ко времени t биомасса популяции (B_t) составит:

$$B_t = B_0 e^{(\ln 2/g)t}.$$

Отсюда продукция популяции за период времени t (P_t) равна разности $B_t - B_0$, т. е.:

$$P_t = B_0 e^{(\ln 2/g)t} - B_0 = B_0 [e^{(\ln 2/g)t} - 1].$$

Поскольку в любой популяции имеет место смертность, реальное значение ее биомассы ко времени t (B_t') будет меньше рассчитанного выше.

Разница между расчетным (B_t) и реальным (B_t') ко времени t значениями биомассы продукции популяции соответствует ее элиминации, т.е.:

$$B_e = B_t - B_t'.$$

Физиологический метод расчета продукции

Коловратки размножаются продуцированием яиц, число которых в кладке обычно больше одного. По этой причине методы расчета продукции, разработанные для популяций одноклеточных организмов, для коловраток не подходят.

Для расчета продукции их популяций обычно применяется так называемый *физиологический метод*.

Понятие чистой экологической эффективности роста

$$K_2 = \frac{P}{P + T}$$

предложенное первоначально для отдельных особей, можно применить и ко всей популяции.

В таком случае P – продукция популяции, а T – ее суммарные траты на дыхание,

Отсюда K_2 является *чистой эффективностью продукции популяции*.

Легко доказать, что $P = T \frac{K_2}{1 - K_2}$

У большинства видов значения K_2 на организменном уровне снижаются с возрастом – от максимальных – у новорожденных особей, до нуля к концу жизненного цикла.

Однако поскольку в популяциях коловраток присутствуют особи разных возрастных групп, популяционные K_2 , в отличие от K_2 для отдельных особей, относительно постоянны в течение сезона вегетации.

У большинства видов значения популяционных K_2 изменяются в пределах 0,2 – 0,4. Отсюда зная суммарные траты энергии популяции на дыхание, можно приблизительно определить ее продукцию.

Кривая роста (1) и изменения K_2 (2) с возрастом у легочного моллюска *Lymnaea chodutkae*

Если K_2 является постоянной величиной, тогда и значение

$$\frac{K_2}{1 - K_2} = v \quad \text{также является константой.}$$

Отсюда продукцию популяции (P) можно рассчитать согласно:

$$P = NvaW^b$$

где: N – численность популяции;

W – средняя масса особей в популяции

a и b – коэффициенты уравнения связи скорости дыхания и массы тела организмов.

Пример.

Для популяции коловратки *Brachionus calyciflorus* значение K_2 равно 0,33, а ее суммарные траты на дыхание (T) - $10 \text{ ккал} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сутки}^{-1}$.

Тогда продукция популяции составит:

$$10 \cdot 0,33 / (1 - 0,33) = 5 \text{ ккал} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сутки}^{-1}.$$