Лекция
14

Некоторые модели расчета продукции популяций

Выше уже указывалось, что продукция популяции зависит от типов роста, размножения, возрастной структуры популяции и т.д., следствием чего является и многообразие моделей, и вариантов расчета продукции.

Большой интерес для биологов представляет исследование зависимости продукции популяции от роста населяющих ее особей. Если в популяции наблюдается прирост биомассы, то он, как правило, складывается из прироста массы организмов (соматический рост – p_1) и суммарной массы новых организмов (генеративный рост – p_2). При условии, что в популяции не происходит убыли биомассы $B_e=0$, продукция равна сумме продукций за счет соматического и генеративного прироста:

$$P=\Delta B = P_1 + P_2. \tag{6.6}$$

Если в популяции в течение длительного времени наличная биомасса не изменяется, т.е. $\Delta B=0$, а из системы происходит убыль биомассы, то эта потеря может возмещаться только за счет соматического и генеративного роста:

$$P=B_e= P_1 + P_2. \quad (6.7)$$

Чтобы определить P_1, нужно суммировать приросты массы всех особей популяции. Для упрощения расчетов популяцию разбивают на несколько размерно-возрастных групп, для каждой из которых принимают соответствующий средний прирост биомассы и среднюю численность за определенный период Δt. Определение продукции на основе данного подхода требует знания кривых роста и размерной структуры популяции. Для нахождения P_2 суммируют массу всех яиц или новорожденных особей, которую принимают равной исходной массе особи при построении кривой роста и графиков размерной структуры.

Величина (P_1+P_2) точно равна продукции только в том случае, когда полностью учитывается как прирост биомассы, так и ее убыль. Поскольку кривые роста строятся по регистрациям изменения фактической массы особи, без учета прижизненного отторжения вещества, определение продукции по вышеуказанному способу всегда занижает ее на данную величину. Поэтому P_1 разделяют на компоненты P'_1 – суммарный прирост всех особей и P''_1 – прижизненное отчуждение вещества, за вычетом генеративной продукции ($P''_1=B''_e-P_2$):

$$P= P'_1+ P''_1+ P_2=\Delta B+ B_e. \qquad (6.8)$$

τ τ

Скорость роста подвержена изменчивости, но при широких межвидовых сравнениях оказывается довольно характерной для видовых популяций, не находящихся в явно угнетенном состоянии. Это дает возможность для видов с различающейся скоростью роста уверенно судить о вероятных величинах удельной продукции. Отсюда появляется еще один простейший способ выражения продукции:

$$P_t = C\overline{B}_t, \qquad (6.9)$$

Изучению закономерностей роста особей посвящены многие из работ Г.Г. Винберга (1966, 1968), в которых с помощью описания кривых роста анализируются удельные скорости роста, составляющие основу удельной продукции популяции. Так, средняя удельная скорость роста массы q_w за период t_2-t_1 рассчитывается по формуле

$$q_w = \frac{\ell n w_2 - \ell n w_1}{t_2 - t_1}, \tag{6.10}$$

где w_1 и w_2 – масса в момент t_1 и t_2 соответственно. Это уравнение справедливо при любом типе роста.

При экспоненциальном росте

$$\frac{\partial w}{\partial t} = q_w w \quad \text{и} \quad q_w = \frac{1}{w}\frac{\partial w}{\partial t} = const\,, \tag{6.11}$$

т.е. удельная скорость роста постоянна в ходе роста.

При параболическом типе роста, где a и b – коэффициенты, получаем

$$\frac{\partial w}{\partial t} = aw^{b},\;\; q_w = aw^{1-b}\;\;. \tag{6.12}$$

С помощью приведенных выше уравнений (6.10)–(6.12) оценивается только продукция за счет соматического роста, а генеративная продукция и величина прижизненного отчуждения остаются вне поля зрения. И если последней величиной нередко можно пренебречь, то генеративный рост необходимо учитывать отдельно и затем прибавлять к продукции.

Продукцию популяции можно выражать не только с позиций теории роста, но и с позиций динамики численности. Если принять, что каждая особь в популяции имеет среднюю массу $\bar{w}$, то это означает, что все особи принимаются равноценными, взаимозаменяемыми; популяция не имеет размерно-возрастной структуры; биомасса определяется произведением численности особей на их среднюю массу; игнорируется индивидуальный рост и прижизненное отторжение вещества B''_e. В результате имеем

$$P = (\Delta N + N_e)\bar{w}.. \qquad (6.13)$$

Здесь $\Delta N = N_2 - N_1$ – увеличение наличной численности, N_e – численность элиминированных особей.

При равнозначности особей увеличение численности популяции пропорционально наличной численности:

$$\frac{\partial N}{\partial t} = rN \ . \qquad (6.14)$$

Из этого уравнения легко перейти к единицам биомассы (в которых оценивается продукция):

$$\frac{\partial B}{\partial t} = rB \ . \qquad (6.15)$$

В уравнениях (6.14) и (6.15) r – коэффициент увеличения популяции:

$$r = b - m, \qquad (6.16)$$

где b – коэффициент размножения, m – коэффициент элиминации. Учитывая это, имеем

$$\frac{\partial B}{\partial t} = bB - mB \ . \qquad (6.17)$$

Если продукция выражается в единицах биомассы, то при определении удельной продукции можно пользоваться непосредственно уравнением (6.15) и производными соотношениями, выраженными в единицах численности, так как умножение и деление обеих частей уравнения на $\bar{w}$ не отражается на величинах r и $b=C$.

Подход, основанный на динамике численности популяции, широко используется при определении продуктивности микроорганизмов, у которых трудно изучать возрастную структуру (особи принимаются равноценными), но средний коэффициент размножения определяется довольно легко.

Этот подход целесообразно использовать при определении продукции и удельной продукции для таких периодов времени, которые превышают продолжительность жизни одного поколения. У долгоживущих видов могут наблюдаться периоды, в течение которых популяция состоит из взрослых нерастущих особей либо их быстрорастущей молоди, что сильно отражается на *P* и *C*. Чем больше рассматриваемый период по сравнению с индивидуальной продолжительностью жизни, тем точнее средний коэффициент размножения характеризует динамику численности популяции. При изучении популяций со сложными жизненными циклами и возрастной структурой очень трудно бывает определить средний коэффициент размножения (Заика,1972), а следовательно, нецелесообразно пользоваться вышеописанным подходом.

Для простейшей популяции, состоящей из одной генерации, соматическую и генеративную продукцию за период времени T можно определить по следующей формуле:

$$p = \int_0^T \frac{\partial W}{\partial t} N(t) \partial t \tag{6.18}$$

или по убыли животных:

$$p = \int_0^T \frac{\partial N}{\partial t} W(t) \partial t \,. \tag{6.19}$$

При расчете продукции по уравнению (6.18) необходимо помнить, что в нем не учитываются выделения метаболитов и экзувиальной продукции, а генеративная продукция входит в прирост в виде массы отрожденной молоди. При расчетах продукции для популяций со сложной возрастной структурой необходимо учитывать возрастные группы. В простейшем случае, когда популяция состоит из нескольких возрастных групп и размножается один раз в течение года, ее продукция находится суммированием продукции у каждой возрастной группы, найденной по уравнению (6.18).

Исходя из уравнения (6.18) при описании убыли численности функцией $N(t)=f_1(t)$, а изменение массы тела — $W(t)=f_2(t)$ продукция выразится следующим образом:

$$P=\int_0^T f_1(t)f_2'(t)\partial t\,, \tag{6.20}$$

где $f_2'(t)$ – производная функции $f_2(t)$. Суммарная биомасса за время T жизни когорты равна

$$B=\int_0^T f_1(t)f_2(t)\partial t\,, \tag{6.21}$$

где $0<t<T$. Продукция и биомасса в единицу времени находятся по уравнениям:

$$
\begin{aligned}
\overline{P} &= \frac{P}{T} = \frac{1}{T}\int_0^T f_1(t) f_2'(t)\,\partial t, \\
\overline{B} &= \frac{B}{T} = \frac{1}{T}\int_0^T f_1(t) f_2(t)\,\partial t\,.
\end{aligned}
\tag{6.22}
$$

Исходя из этих уравнений, легко получить удельную продукцию (для этого достаточно разделить первое уравнение на второе). Для определения годового *P/B* коэффициента необходимо этот показатель увеличить в такое число раз, сколько содержится временных единиц в году.

δ

Подставляя в уравнения (6.20–6.22) различные функции роста и убыли численности можно получить аналитические выражения продукции и *P/B* коэффициента. Решения основных типов уравнений, используемых в практике биологических исследований, приведены в работе В.И. Дулепова (1995). Например, описывая убыль численности и рост экспоненциальными зависимостями:

$$N(t)=N_0e^{-zt}, \qquad (6.23)$$

$$W(t)=W_0e^{kt}, \qquad (6.24)$$

где Z – показатель мгновенной смертности, N_0 – начальная численность, k– коэффициент удельной скорости роста, получим величину *P/B* коэффициента равную k, а продукцию:

$$P=\frac{k\cdot N_0\cdot W_0}{k-z}\left[e^{(k-z)T}-1\right]. \qquad (6.25)$$

При логистическом росте

$$W(t)=w_{\infty}(1-e^{-kt}) \qquad (6.26)$$

и экспоненциальной убыли когорты: $P/B=z$, продукция равна:

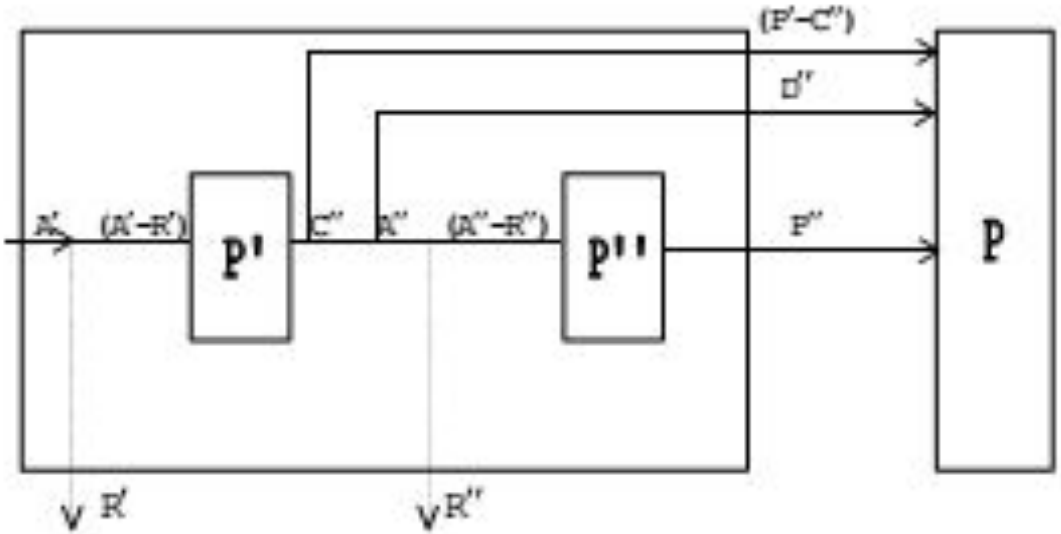
$$P=\frac{k\cdot w_{\infty}\cdot N_0}{z+k}(1-e^{-k(z+k)T}) \quad . \qquad (6.27)$$

Таким образом, рассматривая продукцию как динамическую величину, для формализации продукционного процесса в популяции в первую очередь необходимо знать ее структуру, состав возрастных групп и их численность.

Продукция сообществ и экосистем

Выше мы рассмотрели расчет продукции популяций. Продукцию же сообществ и экологических систем, состоящих из нескольких трофических уровней, нельзя рассматривать как сумму продукций всех популяций, что связано с пищевыми взаимодействиями. Если же система состоит из одного трофического уровня, то его продукция равна сумме продукций популяций, входящих в эту систему.

Понятие продукция сообществ, состоящих из двух и более трофических уровней, разрабатывали Г.Г. Винберг (1936), Э.А. Шушкина (1966), а затем эти исследования обобщил В.Е. Заика (1972). Рассматривая продукцию сообществ, состоящих из двух трофических уровней, он предложил следующую схему расчета (рис. 6.1).



P – продукция системы, P',P'' – 1,2-го уровней, R',R'' – траты на обмен 1,2-го уровней, A',A''' – ассимилированная энергия 1,2-го уровней, C" – рацион второго уровня, D" – неусвоенная часть рациона C"

Рис. 6.1. Схема определения продукции в системе из двух трофических уровней

Продукция системы из двух трофических уровней равна

$$P=A'-R'-R''. \qquad (6.28)$$

Э.А. Шушкина предложила для расчета такой системы уравнение

$$P=P'+P''-I'', \qquad (6.29)$$

где I'' – усвоенная часть рациона второго уровня.

В этом уравнении не учтено то обстоятельство, что D'' также является компонентом продукции данной системы. Поэтому правильней писать уравнение (6.29) следующим образом:

$$P=P'+P''-A''. \qquad (6.30)$$

Тогда общее уравнение продукции биосистемы из n уровней примет вид:

$$P=P'+P''+...+P^n-A''-...A^n. \qquad (6.31)$$

Г.Г. Винберг предложил рассматривать продуктивность водоема в соотношении двух противоположно направленных процессов: первичной продукции и деструкции (которую можно рассматривать как суммарное потребление энергии населением водоема). При нулевом балансе в системе из n уровней первичная продукция равна трате организмов на дыхание. Это можно выразить соотношением:

$$A'=R'+R''+...R^n, \qquad (6.32)$$

где A' – ассимиляция первичных продуцентов (или так называемая валовая первичная продукция), $R',R'',...,R^n$ – траты последовательных трофических уровней от 1 до n.

Применительно к системе из n трофических уровней уравнение продукции системы примет вид:

$$P=A'-R'-R''-...-R^{n}. \qquad (6.33)$$

Для идеализированной ситуации, которая, как описано выше, характеризуется нулевым балансом, с учетом (6.32), продукция системы равна нулю.

Г.Г. Винберг (1936) анализирует условия, при которых баланс органических веществ в водоеме может быть положительным или отрицательным. Оценка продукции в этих случаях усложняется. Если при возникновении отрицательного баланса продукция водоема оценивается по уравнению (6.33), то величина A' не должна определяться только как валовая первичная продукция, поскольку отрицательный баланс может наблюдаться в ситуациях, когда аллохтонные органические соединения поступают к консументам, минуя продуценты.

При обсуждении продуктивности сообществ и экосистем используются различные показатели, характеризующие ту или иную сторону процессов, протекающих в сложных системах. Они не всегда совпадают с продукционными, используемыми при изучении популяции. Важной характеристикой сложного сообщества является пирамида продукции и удельных продукций. Есть и такой показатель, как отношение первичной продукции к суммарным тратам всех уровней (Одум,1968). При анализе сукцессионных изменений в сообществах Р. Маргалеф (Margalef, 1960) в качестве показателя продуктивности использовал отношение первичной продукции к биомассе всего сообщества.

Таким образом, понятие «продукция», применительно к различным типам систем, приобретает своеобразное конкретное выражение, не изменяя основного смысла, соответствующего определению.