

Тема: FMRU-2023-0002

Разработка прогноза динамики структурно-функционального разнообразия и услуг экосистем, совершенствование подхода к оценке экономического прогресса в регионе Финского залива как части Северо-Западного федерального округа Российской Федерации с учётом теоретико-методологических основ устойчивого технологического развития региона в контексте эксплуатации биотических элементов природных комплексов на примере подводных ландшафтов в условиях естественных и техногенных воздействий (промежуточный, этап 2)

Гос. задание от 27.12.2024 № 075-00609-25-00.

ПРИЛОЖЕНИЕ Д

Теория функционирования водных экосистем: продукционная гидробиология (справочный конспект)

Оглавление

Показатели продукционных характеристик зоопланктона	3
Интеграция всех составляющих продукции водных экосистем в единый процесс	14
Участие зоопланктона в биологической продуктивности озёр разного типа	23
Конкретные особенности продуктивности восточной части Финского залива	24
Энергетический баланс экосистемы	27
Таблица пересчёта единиц	30
R/V -коэффициент	31
P/R - коэффициент	35
P/V - коэффициент	38
Продукция фитопланктона	41
Продукция зоопланктона	43
Отрицательная продукция зоопланктона	47
Отрицательная продукция и альтернативные источники энергии в водных экосистемах ..	47
Роль микробной и дрожжевой продукции и деструкции в водоёмах	50
Вклад микробов и дрожжей в продукцию и деструкцию водоёма	52
Траты на обмен	57
Удельные траты на базовый метаболизм и базовые траты	60
Трофическая структура зоопланктонного сообщества	63
Время, которое зоопланктон тратит на питание,	65
Фильтраторы или растительноядные	68
Хищники в зоопланктоне и меропланктоне	71

Факультативные хищники в зоопланктоне	73
Список организмов с указанием их трофического статуса	75
Копеподитные стадии веслоногих ракообразных (Copepoda),	78
Чистая фиксация CO ₂	82
Скорость потребления кислорода зоопланктоном	88
Углеродный баланс	90
ЭКСКРЕЦИЯ ФОСФАТОВ И АММОНИЙНОГО АЗОТА	93
Соотношение C:N:P	97
Ассимиляционный потенциал для водной экосистемы	105
Поглотительная способность акватории водоём	108
Суточная скорость фильтрации	111
ИНТЕНСИВНОСТЬ СЕДИМЕНТАЦИИ	114
Седиментация в восточной части Финского залива седиментация	116
Описание эксперимента по оценке первичной продукции и деструкции в водных экосистемах, а также расчёту суточных ассимиляционных чисел (САЧ) фитопланктона.	121
Подробное объяснение расчётов первичной продукции, деструкции, чистой продукции и суточных ассимиляционных чисел (САЧ)	124

Показатели продукционных характеристик зоопланктона

Таблица 1 – Показатели продукционных характеристик зоопланктона

№ п/п	Содержание, описание	Символы, формализация, описание	Эмпирические данные, описание	Единицы измерения, описание	Литературные источники, описание
1	Численность (N)	N		тыс. экз/м ³	
2	Биомасса зоопланктона (B)	B		г сыр. веса/м ³	
	Углеродная биомасса	B		мг С/м ³	
3	Связь Продукций фито- и зоопланктона (P_{phyto})	$P_{zoo} = \epsilon \times P_{phyto}$ (потребл.), где ϵ^* — трофическая эффективность передачи энергии	Для приблизительных расчетов в водных экосистемах обычно используется средняя трофическая эффективность в диапазоне 10–20% (правило Линдемана). Это означает, что только 10–20% энергии (или углерода), фиксированной фитопланктоном, передается зоопланктону. $\epsilon \approx 0,1-0,2$	мг С/м ³ ·сутки г С/м ² /год	Киселёв, И. А. (1969). Планктон морей и континентальных водоёмов. Ленинград: Наука. <i>В книге описаны методы оценки продукции фитопланктона и зоопланктона.</i> Монаков, А. В. (1998). Питание пресноводных беспозвоночных. Москва: Наука. <i>Рассмотрены трофические взаимодействия и продуктивность</i>
4	Продукция зоопланктона (P_{zoo})				Ривьер, И. К. (1977). Зоопланктон озёр и его продукция. Ленинград: Наука. <i>Описаны методы расчёта продукции зоопланктона.</i> Монаков, А. В. (1998). Питание пресноводных беспозвоночных. Москва: Наука. В книге подробно рассматриваются физиологические аспекты питания и
	<i>по видам</i>	$P_{zoo} = B_{zoo} \times (P/B)_{zoo}$		мг С/м ³ ·сутки	
	<i>Общая</i>	$P_{zoo} = P_{мир} - R_{хищ}$		мг С/м ³ ·сутки	
		X 10		кал/м ³ *сутки	

№ п/п	Содержание, описание	Символы, формализация, описание	Эмпирические данные, описание	Единицы измерения, описание	Литературные источники, описание
					продукции зоопланктона, рассмотрены трофические взаимодействия.
5	Траты на обмен (R) (энергетический метаболизм) Энергия, затрачиваемая организмом на основные процессы жизнедеятельности	R=P_{zoo}: P/R , где: P _{zoo} — продукция зоопланктона (мг С/м ³ /сутки), P/R — P/R-коэффициент		мг С/м ³ ·сутки кал/м ³ *сутки Дж/м ³ *сутки	G.-A. Paffenhöfer (2006). Zooplankton: Energy Budgets and Metabolic Rates. R.W. Sterner, J.J. Elser (2002). Ecological Stoichiometry.
6	Потребление O₂	R x 2,67 , где R - траты на обмен, 2,67 – коэффициент пересчёта (C – O ₂)		мг O ₂ /м ³ ·сутки	Lampert, W., & Sommer, U. (2007). <i>Limnoecology: The Ecology of Lakes and Streams</i> . Oxford University Press. https://www.researchgate.net/publication/284352762_Limnoecology_The_Ecology_of_Lakes_and_Streams_By_Winfried_Lampert_and_Ulrich_Sommer_Limnoecology_The_Ecology_of_Lakes_and_Streams В книге подробно описаны процессы потребления кислорода у зоопланктона. Reynolds, C. S. (2006). <i>Ecology of Phytoplankton</i> . Cambridge University Press. Описаны взаимодействия фитопланктона и зоопланктона https://www.researchgate.net/publication/285882353_Ecology_of_phytoplankton

№ п/п	Содержание, описание	Символы, формализация, описание	Эмпирические данные, описание	Единицы измерения, описание	Литературные источники, описание
					<p>Монаков, А. В. (1998). <i>Питание пресноводных беспозвоночных.</i> Москва: Наука.</p> <p>https://www.library.biophys.msu.ru/?Query=%D0%9C%D0%BE%D0%BD%D0%B0%D0%BA%D0%BE%D0%B2+%D0%90.%D0%92.&searchMode=nameExact</p> <p>В книге рассмотрены пищевые потребности и метаболизм зоопланктона, включая потребление кислорода.</p>
7	Свиделенный: Углерод, который организм теряет в виде:	Свиделенный = = Сдыхание + CDOC + + Сфекалии		мг С/м ³ ·сутки	G.-A. Paffenhöfer (2006). <i>Zooplankton: Energy Budgets and Metabolic Rates.</i> R.W. Sterner, J.J. Elser (2002). <i>Ecological Stoichiometry.</i> Киселёв, И. А. (1969). <i>Планктон морей и континентальных водоёмов.</i> Ленинград: Наука. <i>В книге описаны методы оценки метаболических затрат.</i>
	<i>Сдыхание</i> CO₂ (основная форма, 70–90% от общего С)	R=P_{zoo} : P/R		мг С/м ³ ·сутки	Монаков, А. В. (1998). <i>Питание пресноводных беспозвоночных.</i> Москва: Наука. <i>Рассмотрены физиологические аспекты метаболизма.</i> Ривьер, И. К. (1977). <i>Зоопланктон озёр и его продукция.</i> Ленинград: Наука.
	<i>Свос</i> Растворённый органический углерод (POB, DOC – Dissolved Organic Carbon) (5–30%, например, слизь, экзоферменты)			мг С/м ³ ·сутки	<i>Описаны методы расчёта трат на обмен.</i>
	<i>Сфекалии</i> Фекальный углерод (неусвоенная пища)			мг С/м ³ ·сутки	

№ п/п	Содержание, описание	Символы, формализация, описание	Эмпирические данные, описание	Единицы измерения, описание	Литературные источники, описание
	Экскреция N	$V_{zoo} \times I$		мг N/м ³ ·сутки	Lampert, W., & Sommer, U. (2007). <i>Limnoecology: The Ecology of Lakes and Streams</i> . Oxford University Press. https://www.researchgate.net/publication/249282428_Limnoecology_The_Ecology_of_Lakes_and_Streams https://www.scirp.org/reference/referencespapers?referenceid=1076403
	Экскреция P	$V_{zoo} \times \theta, I$		мг P/м ³ ·сутки	В книге подробно описаны процессы выделения биогенных элементов. Reynolds, C. S. (2006). <i>Ecology of Phytoplankton</i> . Cambridge University Press. Описаны взаимодействия фитопланктона и зоопланктона.
	Классическое редфилдовское соотношение C: N: P (106:16:1 для фитопланктона) неприменимо к экскреции зоопланктона – у него свои паттерны.	C: N: P	Определение точного соотношения экскреции C:N:P зоопланктона только по численности, биомассе и видовому составу невозможно, но можно получить оценочные значения на основе литературных данных!		Sterner, R.W., & Elser, J.J. (2002). <i>Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere</i> . Princeton University Press. Основная книга по экологической стехиометрии, включая разделы о зоопланктоне. Elser, J.J., et al. (2000). <i>Biological stoichiometry from genes to ecosystems</i> . Ecology Letters, 3(6), 540-550. Обзор роли стехиометрии в экологии, включая данные по C:N:P у планктона

№ п/п	Содержание, описание	Символы, формализация, описание	Эмпирические данные, описание	Единицы измерения, описание	Литературные источники, описание
	<p>В соотношении С: N: P экскреции зоопланктона</p> <p>учитывают:</p> <ul style="list-style-type: none"> - CO₂ (дыхание) – основной источник С; - РОВ (органические выделения) – второстепенный, но значимый вклад С; <p>Азот (N) (экскреция аммония NH₄⁺).</p> <p>Фосфор (P) (экскреция фосфатов PO₄³⁻)</p>	<p>CO₂ (рассчитывают по потреблению O₂ и $RQ=0.85$).</p> <p>РОВ (измеряют химически).</p> <p>Азот (N) ().</p> <p>Фосфор (P) ()</p>		<p>мг С/м³•сутки</p> <p>мг С/м³•сутки</p> <p>мг N/м³•сутки</p> <p>мг P/м³•сутки</p>	<p>Sterner & Elser (2002). Ecological Stoichiometry.</p> <p>Vanni (2002). Nutrient cycling by animals in freshwater ecosystems.</p> <p>Крылов А.В. (2010). "Экологическая стехиометрия в планктонных сообществах". Журнал общей биологии, 71(3), 203-215.</p> <p>Обзорный материал по соотношениям С:N:P в планктоне.</p> <p>Ривьер И.К. (2007). "Метаболические адаптации зоопланктона к дефициту фосфора". Океанология, 47(2), 234-241.</p>
8	<p>Чистая фиксация CO₂ (Net CO₂ Fixation)</p> <p>Разница между фиксацией CO₂ фитопланктоном и выделением CO₂ всем зоопланктоном.</p>	<p>Pphyto – Rzoo, где Pphyto – продукция фитопланктона Rzoo — дыхание всего зоопланктона</p>	<p>Оценка состояния экосистемы:</p> <p>Положительная чистая фиксация указывает на аккумуляцию углерода и здоровое состояние экосистемы.</p> <p>Отрицательная чистая фиксация указывает на деградацию органического вещества.</p>		<p>Cole, J. J., et al. (1994). Carbon dioxide supersaturation in the surface waters of lakes., Science, 265(5178), 1568-1570.</p> <p><i>Исследование баланса CO₂ в поверхностных водах озер, включая чистую фиксацию и выделение CO₂.</i></p> <p>Duarte, C. M., & Prairie, Y. T. (2005). Prevalence of heterotrophy and atmospheric CO₂ emissions from aquatic ecosystems, Ecosystems, 8(7), 862-870.</p> <p><i>Работа посвящена роли гетеротрофии в выделении CO₂ и балансу углерода в водных экосистемах.</i></p> <p>Tranvik, L. J., et al. (2009). Lakes and reservoirs as regulators of carbon cycling and climate, Limnology and Oceanography, 54(6), 2298-2314.</p>
	<p>Низкая чистая фиксация CO₂</p>	<p>Экосистема близка к равновесию (фиксация CO₂ ≈ выделение CO₂).</p>	<p>0,1–1 мг С/м³/сутки (или 10–100 г С/м²/год).</p>	<p>Необходимость внесения удобрений (например, в рыбоводных хозяйствах).</p>	

№ п/п	Содержание, описание	Символы, формализация, описание	Эмпирические данные, описание	Единицы измерения, описание	Литературные источники, описание
		Низкая продуктивность, вода обычно прозрачная			<i>Обзор роли озёр и водохранилищ в глобальном углеродном цикле, включая чистую фиксацию CO₂.</i>
	Средняя чистая фиксация CO₂	Умеренная продуктивность, вода может быть слегка мутной.	1–10 мг С/м ³ /сутки (или 100–500 г С/м ² /год).		Stachr, P. A., et al. (2010). Lake metabolism and the diel oxygen technique: State of the science. <i>Limnology and Oceanography: Methods</i> , 8(11), 628-644. <i>Методы измерения метаболизма озёр, включая чистую фиксацию CO₂.</i>
	Высокая чистая фиксация CO₂	Высокая продуктивность, вода часто мутная, с высоким содержанием органического вещества. Риск цветения воды и дефицита кислорода.	10–100 мг С/м ³ /сутки (или 500–2000 г С/м ² /год).	Необходимость снижения поступления питательных веществ (например, борьба с эвтрофикацией)	Raymond, P. A., et al. (2013). Global carbon dioxide emissions from inland waters. <i>Nature</i> , 503(7476), 355-359. <i>Оценка глобальных выбросов CO₂ из внутренних вод, включая баланс фиксации и выделения.</i> Wetzel, R. G. (2001). <i>Limnology: Lake and river ecosystems.</i> Academic Press. <i>Классический учебник по лимнологии, содержащий разделы о круговороте углерода и балансе CO₂.</i>
	Очень высокая чистая фиксация CO₂	Очень высокая продуктивность, но часто неустойчивая. Высокий риск кислородного голодания и заморных явлений	>100 мг С/м ³ /сутки (или >2000 г С/м ² /год).	Необходимость снижения поступления питательных веществ (например, борьба с эвтрофикацией)	Giorgio, P. A., & Williams, P. J. le B. (2005). <i>Respiration in aquatic ecosystems.</i> Oxford University Press. <i>Книга посвящена дыханию в водных экосистемах, включая баланс CO₂.</i>
9	Интенсивность фильтрации (F)	$F = F \times N$, где: F — скорость фильтрации одной особи (мл/особь/сутки),		л/м ³ ·сутки	Киселёв, И. А. (1969). Планктон морей и континентальных водоёмов. Ленинград: Наука. В книге описаны методы расчёта скорости фильтрации. Ривьер, И. К. (1977). Зоопланктон озёр и его продукция. Ленинград: Наука.

№ п/п	Содержание, описание	Символы, формализация, описание	Эмпирические данные, описание	Единицы измерения, описание	Литературные источники, описание
		N — количество особей или биомасса зоопланктона.			Описаны методы расчёта суточной фильтрации. Lampert, W., & Sommer, U. (2007). Limnology: The Ecology of Lakes and Streams. Oxford University Press. В книге подробно описаны процессы фильтрации у зоопланктона.
10	Перевод значений O₂ в C и обратно Пересчёт между O ₂ и C позволяет унифицировать данные и сравнивать результаты разных методов.	Используют эмпирический коэффициент 0,44 Основные формулы: O₂ → C: C=O ₂ ×0,44 C → O₂: O ₂ =C/0,44	По стехиометрии фотосинтеза: 1 г O ₂ ≈ 0,375 г C, но часто используют 0,44 (учитывая дыхание), учитывает чистую продукцию, а не валовую.		Суммарное уравнение фотосинтеза: $6\text{CO}_2 + 6\text{H}_2\text{O} + \text{световая энергия} \rightarrow \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{O}_2$
	Чистая продукция	$\Sigma P = \Sigma A - \Sigma D,$ Если $\Sigma P > 0$ – экосистема автотрофная (продукция превышает деструкцию). Если $\Sigma P < 0$ – экосистема гетеротрофная (разложение преобладает).		г O ₂ /м ² в сутки или г C/м ² в сутки	Суммарное уравнение фотосинтеза: $6\text{CO}_2 + 6\text{H}_2\text{O} + \text{световая энергия} = \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{O}_2$
	Альтернативные источники энергии при отрицательной продукции. Когда фитопланктон не справляется,		Донная продукция (бентосные автотрофы); Аллохтонное органическое вещество (поступает извне);		

№ п/п	Содержание, описание	Символы, формализация, описание	Эмпирические данные, описание	Единицы измерения, описание	Литературные источники, описание
	экосистема использует другие пути поступления органики:		Детрит; Бактериальная и дрожжевая продукция (хемосинтез)		
	Первичная продукция	$\Sigma A = A_{opt} \times 2S$ (где S – прозрачность по Секки)	ΣA (г С/м ² в сутки) = ΣA (г О ₂ /м ²) × 0,44.	г О ₂ /м ² в сутки или г С/м ² в сутки	
	Валовая продукция (фотосинтез за вычетом дыхания)	A_{opt}			
	Деструкция	D		г О ₂ /м ² в сутки или г С/м ² в сутки	
	<i>Деструкция идёт во всей водной толще, а не только в фотической зоне, в отличие от продукции</i>	$\Sigma D = D \times h$, где h – общая глубина водоёма		г О ₂ /м ² в сутки или г С/м ² в сутки	
	Общая Продукция (Production) или Накопление	$\Sigma A - \Sigma D = \Sigma P$			
	Суточные ассимиляционные числа (САЧ) <i>САЧ показывает эффективность фотосинтеза – сколько кислорода производит единица хлорофилла за сутки</i>	$САЧ = (\Sigma A \times 1000) / Chl * a^*$, ΣA берётся в г О ₂ /м ² в сутки, Chl *a* – в мг/м ² , 1000 – перевод граммов в миллиграммы	Высокие значения (>300) – активный фотосинтез (благоприятные условия). Низкие значения (<50) – угнетение фитопланктона (недостаток света, питательных веществ)	мг О ₂ /мг хлорофилла «а» в сутки	Винберг Г. Г. "Первичная продукция водоёмов" (1960) – классическая работа, где впервые введено понятие САЧ. "Методы определения продукции водных животных" (1968) – содержит методики расчёта ассимиляции. Алимов А. Ф. "Элементы теории функционирования водных"

№ п/п	Содержание, описание	Символы, формализация, описание	Эмпирические данные, описание	Единицы измерения, описание	Литературные источники, описание
					<p>экосистем" (2000) – современный взгляд на продукционные процессы, включая САЧ.</p> <p>Романенко В. И. "Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества во внутренних водоёмах" (1985) – связь САЧ с бактериальной деструкцией.</p> <p>Методика изучения биогеоценозов внутренних водоёмов (под ред. М. М. Кожовой, 1975) – стандартные методы расчёта САЧ.</p>
	<p>Оценка деструкции бактерий и дрожжей</p>	<p>$D_{\text{бакт}} = \Sigma D \times k_{\text{бакт}}$, $D_{\text{дрож}} = \Sigma D \times k_{\text{дрож}}$</p>	<p>Для Финского залива (по данным Зинченко и др., 2020): $K_{\text{бакт}} = 0.65 \pm 0.05$ $k_{\text{дрож}} = 0.25 \pm 0.03$ (из-за органического загрязнения).</p>		<p><u>Основополагающая работа по роли бактерий в деструкции:</u> Cole, J.J., Findlay, S., Pace, M.L. (1988). "Bacterial production in fresh and saltwater ecosystems: a cross-system overview". Marine Ecology Progress Series, 43, 1-10. Именно здесь предложены базовые коэффициенты $k_{\text{бакт}} = 0.6-0.8$ Содержит кросс-системный анализ 69 водных экосистем.</p>
<p>10</p>	<p>Интенсивность седиментации (осадконакопления)</p>		<p>$\approx 0,67-7,8$</p>	<p>мг С/м²/сутки []</p>	<p>Алимов А. Ф., Голубков С. М. (2008) "Экосистема Невской губы: биологическое разнообразие и экологические проблемы" – СПб.: Наука. Pitkänen H., Lehtoranta J., Raike A. (2001) "Internal nutrient fluxes counteract decreases in external load:</p>

№ п/п	Содержание, описание	Символы, формализация, описание	<i>Эмпирические</i> данные, описание	Единицы измерения, описание	Литературные источники, описание
					The case of the estuarial eastern Gulf of Finland" – Ambio, 30(4-5), 195-201.

Табл.данные	F_c	суточная фильтрация
Табл.данные	P/R	P/R - коэффициент
Табл.данные	P/B	P/B - коэффициент
Табл.данные	N	численность
Табл.данные	B	биомасса
$P_{phyto} = 10 \times \sum(P/B \times V_{\text{фильтр}})$, где 10 – коэффициент трофической эффективности (правило Линдемана)	P_{phyto}	продукция фитопланктона
$P_{zoo} = (P_{\text{мир}} + P_{\text{всеядн}}) - (R_{\text{хищ}} + R_{\text{всеядн}})$,	P_{zoo}	продукция зоопланктона
$P_m = P/B \times V_{\text{мир}}$	P_m	продукция мирных
$R_x \text{ и } \text{вс.} = \sum(P_x, \text{вс.} : P/R)$	$R_{\text{хищ}} + R_{\text{всеяд}}$	траты на обмен хищников (100%) и всеядных (50%)
$R_{zoo} = \sum(P : P/R)$	$R_{zoo} \text{ (всех орг.)}$	траты на обмен всего зоопланктона
$\text{Net CO}_2 \text{ Fixation} = P_{phyto} - R_{zoo}$	Net CO₂ Fixation	Чистая фиксация CO ₂
$O_2 = 2,67 \times \sum(P : P/R)$, где 2,67 – коэффициент пересчета	O_2	потреблённый кислород
$C_{\text{выд}} = CO_2 + \text{exc (oC)} + C_{\text{ф/п}}$	$C_{\text{выд}}$	выделенный углерод
$CO_2 = O_2 / 2,67$	CO_2	выделенный CO ₂
$\text{exc (oC)} = 0,1 \times CO_2$	exc (oC)	экскреция органического С
$C_{\text{ф/п}} = 0,15 \times CO_2$	$C_{\text{ф/п}}$	фекальные пклеты
$N_{\text{exc}} = B \times k$, где k – коэффициент	N_{exc}	интенсивность экскреции азота
$P_{\text{exc}} = B \times k$, где k – коэффициент	P_{exc}	интенсивность экскреции фосфора
$F = F_{\text{сут}} \times N$	F	интенсивность фильтрации
$C : N : P$, где C - $CO_2 + \text{exc (oC)}$, N - N_{exc} P - P_{exc}	$C : N : P$	Соотношение Редфилда

Интеграция всех составляющих продукции водных экосистем в единый процесс

Водные экосистемы — это сложные системы, где первичная продукция (фотосинтез), гетеротрофная продукция (бактерии, дрожжи, грибы) и аллохтонное органическое вещество взаимодействуют, формируя общий баланс энергии и вещества.

Модель продукции и деструкции водных экосистем с учётом всех трофических уровней

Чтобы создать целостную картину, интегрируем все компоненты в единую схему потоков энергии и вещества.

Таблица 2 - Основные составляющие продукции и деструкции в водных экосистемах

Компонент / Процесс	Источник энергии	Роль в экосистеме
1. Автотрофы (продуценты, P)		
Фитопланктон	Солнечный свет (фотосинтез)	Создание первичной продукции (P) в пелагиали
Макрофиты и эпифиты	Солнечный свет	Продукция в литоральной зоне
Хемосинтезирующие бактерии	Химическая энергия (H ₂ S, CH ₄)	Фиксация углерода в анаэробных условиях
2. Гетеротрофы (консументы)		
Зоопланктон	Фитопланктон, детрит	Перенос энергии к рыбам, вертикальные миграции (перенос органики)
Зообентос	Детрит, фитопланктон, макрофиты	Биотурбация (перемешивание донных осадков), пища для рыб и птиц
Рыбы (планктоноядные)	Зоопланктон, мелкие беспозвоночные	Контроль численности планктона
Рыбы (хищные)	Мелкие рыбы, зообентос	Верхние хищники, регуляция численности других видов
Птицы и млекопитающие	Рыбы, зообентос, зоопланктон	Верхние консументы, перенос веществ между экосистемами
3. Редуценты (деструкция, D)		

Компонент / Процесс	Источник энергии	Роль в экосистеме
Бактерии	Детрит, растворённая органика	Микробная петля (переработка DOM* в пищевую цепь), реминерализация (N, P, CO ₂)
Грибы и дрожжи	Трудноразлагаемая органика	Разложение целлюлозы, лигнина
Вирусы (Регуляторы)	Бактерии, фитопланктон	Контроль численности микробов
<i>4. Детрит и аллохтонная органика</i>		
Аллохтонная органика	Листовой опад, стоки	Дополнительный источник углерода
Детрит	Разлагающаяся органика	Основа питания для многих бентосных организмов
<i>5. Антропогенное воздействие</i>		
Рыбный промысел	Изъятие биомассы рыб	Изменение трофической структуры

*DOM — Dissolved Organic Matter (растворённая органика).

Ключевые процессы:

1. P-D-цикл (продукция-деструкция)

P (продукция): Фитопланктон и макрофиты создают органику (первичную продукцию (P)).

D (деструкция): Бактерии и грибы разлагают детрит → минерализуют N, P, CO₂ → возврат в цикл фитопланктону.

2. Микробная петля

Бактерии перерабатывают растворённую органику (DOM) → зоопланктон поедает бактерий → энергия возвращается в пищевую цепь.

3. Вирусная петля

Вирусы контролируют численность бактерий и фитопланктона.

Ускоряют круговорот веществ, вызывая лизис клеток → выброс DOM.

4. Вертикальные миграции зоопланктона

Перенос углерода и азота из поверхностных слоёв на глубину (важно для круговорота CO₂).

5. Биотурбация

Зообентос (черви, моллюски) перемешивает донные отложения → ускоряет разложение и высвобождение nutrients.

6. Аллохтонная органика

Листья, наземные стоки компенсируют дефицит автохтонной продукции, дополняя детритный поток (например, в лесных озёрах).

7. Антропогенное влияние

Перелов рыб нарушает трофические каскады → вспышки планктона или бентоса.

Общая суть для продукционной биологии

Уравнение $\Sigma A - \Sigma D = \Sigma P$ описывает, как поток ресурсов (например, углерода или энергии) распределяется в экосистеме. Его можно прочитать так:

"Всё, что поступило в систему, за вычетом всего, что было потеряно, равно тому, что в ней накопилось (было произведено)".

Оно описывает баланс вещества или энергии в экосистеме.

Здесь оно является формулировкой закона сохранения массы/энергии применительно к экологическим процессам.

Расшифровка символов в экологическом контексте

Чаще всего это уравнение применяют к углероду или энергии:

- ΣA (Сумма "A") — **Общее Поглощение (Assimilation) или Валовое Поступление.**
 - Это общее количество вещества или энергии, которое поглотили организмы (продуценты и консументы).
 - *Для растений (продуцентов):* это **Валовая Первичная Продукция (GPP)** - вся энергия солнца, фиксированная в процессе фотосинтеза.
 - *Для животных (консументов):* это энергия, полученная с пищей.
- ΣD (Сумма "D") — **Общие Затраты, Дыхание или Выделение (Dissipation, Dissimilation).**
 - Это все затраты организма или экосистемы на поддержание жизнедеятельности, которые уходят в виде тепла или неусвоенного вещества.
 - *Для растений:* это **Дыхание (R)** - энергия, затраченная на метаболизм самих растений.
 - *Для животных:* это также **Дыхание (R)** + энергия, выделенная с отходами (неусвоенная часть пищи).
- ΣP (Сумма "P") — **Общая Продукция (Production) или Накопление.**

- Это "чистая прибыль" системы. Количество вещества или энергии, которое было запасено и может быть использовано следующими звеньями пищевой цепи.
- Для растений: это **Чистая Первичная Продукция (NPP) = GPP - R**. Именно эта биомасса доступна для поедания консументами.
- Для животных: это **Вторичная Продукция** - энергия, идущая на рост и размножение особи или популяции.

Ключевые примеры применения

1. Для экосистемы в целом (Баланс углерода)

- ΣA = Поглощение CO_2 в процессе фотосинтеза.
- ΣD = Выделение CO_2 в процессе дыхания всех организмов (растений, животных, микробов) + возможные потери при пожарах, эрозии и т.д.
- ΣP = **Чистая Продукция Экосистемы (NEP)**. Рост биомассы и накопление органического вещества в почве.

Пример: Если лес поглотил 1000 единиц углерода (ΣA) и выделил при дыхании 700 единиц (ΣD), то его чистая продукция (ΣP) составит 300 единиц. Это углерод, который откладывается в древесине, корнях и лесной подстилке.

2. Для отдельного организма или популяции (Энергетический баланс)

- ΣA = Энергия, потребленная с пищей.
- ΣD = Энергия, затраченная на дыхание (метаболизм) + энергия, выделенная с экскрементами.
- ΣP = **Вторичная продукция** - энергия, пошедшая на рост особи и производство потомства.

Пример: Заяц съел растений на 100 кДж энергии (ΣA). 60 кДж он потратил на бег и обогрев тела (дыхание), и 30 кДж не усвоил и выделил ($\Sigma D = 90$ кДж). Тогда его вторичная продукция (прирост массы) составит $\Sigma P = 100 - 90 = 10$ кДж. Эти 10 кДж доступны волку, который этого зайца съест.

Итог

В продукционной биологии уравнение $\Sigma A - \Sigma D = \Sigma P$ — это **фундаментальная модель для расчета продуктивности** на любом уровне: от отдельного организма до всей биосферы. Оно позволяет экологам количественно оценить, насколько эффективно экосистема улавливает и сохраняет энергию и вещество, что является основой для понимания её устойчивости и роли в глобальных биогеохимических циклах.

Что показывает отношение A/D . В контексте продукционной биологии и экологии отношение A/D — это не просто дробь, а **мощный экологический показатель**, который раскрывает суть функционирования экосистемы.

Если **A** — это **Поглощение/Ассимиляция**, а **D** — **Затраты/Дыхание**, то:

Основная суть

A/D показывает эффективность использования энергии в экосистеме или организмом.

Проще говоря, это отвечает на вопрос: "**Какую долю от поглощённых ресурсов система может направить на полезные цели (рост, размножение), а не тратить на 'обслуживание' себя?**"

Интерпретация значений A/D

1. Если $A/D > 1$

- **Что это значит:** Поглощение (ассимиляция) превышает затраты на дыхание.
- **Вывод:** Система **растет и накапливает биомассу**. У нее есть "чистая прибыль" (положительная чистая продукция).

- **Пример:**

- **Молодой растущий лес:** Активно поглощает CO_2 , biomass увеличивается.
- **Цветущее поле:** Фотосинтез сильно преобладает над дыханием.
- **Растущий организм:** Энергии от пищи хватает и на метаболизм, и на рост.

2. Если $A/D = 1$

- **Что это значит:** Поглощение равно затратам. Система работает "в ноль".
- **Вывод:** Система находится в **стабильном состоянии (динамическое равновесие)**. Вся поглощённая энергия тратится на поддержание жизнедеятельности. Накопления биомассы нет, но и истощения тоже.

- **Пример:**

- **Зрелый, сформировавшийся лес:** Деревья выросли, прирост биомассы почти нулевой. Весь углерод от фотосинтеза тратится на дыхание самих растений, животных и почвенных организмов.
- **Взрослый организм, не растущий и не размножающийся:** Вся энергия пищи идет на поддержание тела.

3. Если $A/D < 1$

- **Что это значит:** Затраты на дыхание превышают поглощение.
- **Вывод:** Система **истощается и деградирует**. Она живет "в долг", тратя запасы.
- **Пример:**
- **Лес в условиях сильной засухи или после повреждения вредителями:** Фотосинтез падает, а дыхание продолжается. Лес теряет биомассу.

- **Организм в состоянии голода:** Он тратит больше энергии, чем потребляет с пищей, и начинает сжигать собственные жиры и белки.
- **Экосистема в неблагоприятных условиях** (например, загрязнение).

Практическое применение и производные показатели

Это отношение лежит в основе самых важных понятий продукционной биологии:

1. Для первичной продукции (растений):

- **A = Валовая первичная продукция (GPP)**
- **D = Дыхание растений (R)**
- **Чистая первичная продукция (NPP) = A - D**
- **Отношение $NPP/GPP = (A - D) / A = 1 - (D/A)$** — это ключевой показатель **эффективности экосистемы**. Для лесов он обычно составляет 0.3-0.5, то есть 30-50% от усвоенной энергии идет на рост, остальные 50-70% тратятся на дыхание.

2. Для вторичной продукции (животных):

- **A = Энергия потребленной пищи**
- **D = Дыхание + неусвоенная энергия (экскременты)**
- **Отношение A/D** здесь тесно связано с **эффективностью ассимиляции** — сколько от съеденного организм реально усвоил.

Итог

A/D — это индикатор "здоровья" и стадии развития экосистемы.

- **$A/D > 1$ = Стадия роста** (молодость)
- **$A/D \approx 1$ = Стадия зрелости** (климакс)
- **$A/D < 1$ = Стадия деградации** (старость, стресс)

Таким образом, это простое отношение позволяет экологам быстро оценить общее состояние и направление развития экологической системы, не вдаваясь в абсолютные значения потоков энергии.

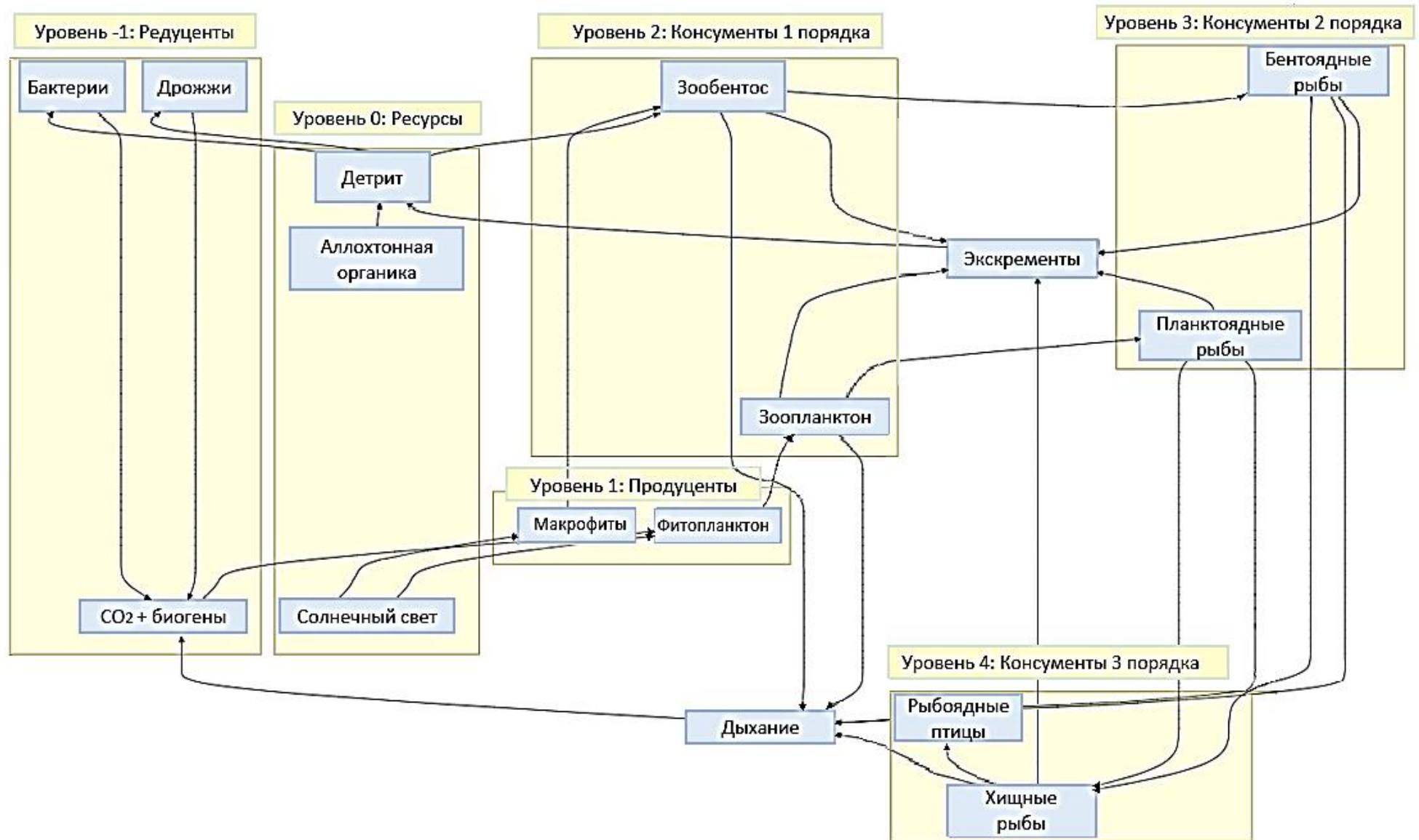


Рисунок 1 - Схема отражает поток энергии между трофическими уровнями водных экосистем

Объяснение блоков схемы (рисунок 1):

1. Уровень 0: Ресурсы

Солнечный свет – основной источник энергии для фотосинтеза.

Аллохтонная органика – листья, ветки, городские стоки (дополнительный углерод).

2. Уровень 1: Продуценты

Фитопланктон – микроскопические водоросли в толще воды.

Продуктивность: 50-500 г С/м²/год.

Макрофиты – высшие растения у берегов.

Дают до 30% всей продукции в мелководных озёрах.

3. Уровень 2: Консументы 1 порядка

Зоопланктон (дафнии, коловратки):

Поедают фитопланктон → передают 10% энергии на уровень рыб.

Зообентос (личинки, моллюски):

Питаются детритом и макрофитами → ключевое звено в донных цепях.

4. Уровни 3-4: Рыбы и птицы

Рыбы-планктофаги (уклея, чехонь) → хищники (щука, окунь).

Детритная цепь: Бентоядные рыбы (каarp, карась) → хищники.

Энергетические потери: На каждом уровне теряется ~90% энергии (тепло, экскременты).

5. Уровень -1: Редуценты

Бактерии/дрожжи:

Разлагают 70-90% мёртвой органики.

Возвращают CO₂ и биогены (N, P) в воду.

Детрит:

«Энергетический банк» экосистемы – особенно важен зимой.

Общий баланс экосистемы можно описать уравнением (уравнением непрерывности):

$dC/dt = P_{\text{фито}} + P_{\text{макро}} + P_{\text{аллохт}} - D_{\text{бакт}} - D_{\text{дрож}} - R_{\text{зоо}} - R_{\text{бентос}} - R_{\text{рыбы}}$, где:

P — продукция,

D — деструкция,

R — дыхание высших организмов (зоопланктон, рыбы).

Потери на каждом трофическом уровне составляют ~90% (правило Линдемана)

Условие устойчивости экосистемы:

$$P_{\text{фито}} + P_{\text{макро}} + P_{\text{аллохт}} \geq D_{\text{бакт}} + D_{\text{дрож}} + R$$

Если неравенство нарушается (чистая продукция <0), система переходит в гетеротрофный режим.

Ключевые элементы схемы:

Энергетические входы:

Солнечный свет → фотосинтез (фитопланктон, макрофиты)

Аллохтонная органика → детритный пул

Трофические уровни:

Продуценты

Консументы 1 порядка

Консументы 2-3 порядка

Деструкционные процессы:

Бактериальное разложение

Грибковая деструкция

Рециклинг:

Минерализация → возврат биогенов

Детритные цепи

Энергетические потери:

Дыхание

Экскременты

Участие зоопланктона в биологической продуктивности озёр разного типа

Зоопланктон играет ключевую роль в функционировании озёрных экосистем, выступая связующим звеном между первичными продуцентами (фитопланктоном) и высшими трофическими уровнями (рыбами). Его влияние на биологическую продуктивность зависит от типа озера – трофического статуса, глубины, температурного режима и антропогенной нагрузки.

Зоопланктон участвует в перераспределении углерода, получаемого из фитопланктона, по трём основным путям:

1. **Дыхание (CO₂)** – 50–70% потреблённого углерода.
2. **Экскреция растворённого органического углерода (DOC)** – 10–30%.
3. **Фекальные пеллеты** – 10–25%, часть которых может экспортироваться в донные отложения.

В зависимости от типа озера эти процессы протекают с разной интенсивностью, что влияет на общую продуктивность экосистемы.

Сравнительная таблица

Параметр	Олиготрофные	Мезотрофные	Эвтрофные	Гипертрофные
Доля дыхания	70–80%	50–70%	60–80%	80–90%
Экспорт Сфекалий	<5%	10–20%	<5%	0%
Доминирующие виды	<i>Daphnia</i>	<i>Cyclops</i>	<i>Bosmina</i>	Коловратки
Связь с рыбами	Слабая	Умеренная	Сильная	Отсутствует

Зоопланктон – ключевой агент в трансформации органического вещества озёр. Его вклад в продуктивность варьирует:

В **олиготрофных** системах он поддерживает микробную петлю.

В **мезотрофных** – балансирует трофические сети.

В **эвтрофных и гипертрофных** – теряет эффективность из-за стресса и деградации сообществ.

Конкретные особенности продуктивности восточной части Финского залива

(Невская губа, Кургальский риф, Лужская губа)

1. Продуценты

Фитопланктон:

Доминанты: диатомовые (*Aulacoseira*), цианобактерии (*Nodularia spumigena* в июле-августе)

Продукция: **80-150 г С/м²/год** (ниже, чем в западной части из-за мутности)

Макрофиты:

Зостера морская (до 3 м глубиной), фукус (на литорали)

Дают до **40%** всей первичной продукции в защищённых бухтах

2. Зоопланктон и бентос

Зоопланктон:

Копеподы (*Eurytemora affinis* – 60% биомассы), коловратки

Пик численности – май-июнь (**5-8 мг С/м³**)

Зообентос:

Мизиды (*Mysis mixta*), полихеты (*Hediste diversicolor*)

Влияние дноуглубительных работ – снижение биомассы на 30%

3. Рыбы

Вид	Трофическая роль	Биомасса (кг/га)
Салака	Планктофаг	15-20
Корюшка	Планктофаг/хищник	8-12
Трехиглая колюшка	Бентофаг	3-5
Судак	Хищник (до 50 см)	1-2

4. Антропогенные факторы

Сток Невы:

Приносит **6000 т/год азота** и **200 т фосфора** → эвтрофикация

Судоходство:

Донные отложения с **Cu/Pb/Zn** подавляют бентос

Кислородный режим:

Гипоксия (<2 мг O₂/л) в придонном слое летом

Ключевые отличия от общей схемы

Доминирование аллохтонной органики (40% детрита – из речного стока)

Сезонные вспышки цианобактерий → токсины подавляют зоопланктон

Низкая роль хищных рыб из-за перелова (биомасса в 3 раза ниже, чем в 1980-х)

Баланс продукции/деструкции (г С/м²/год)

Параметр	Невская губа	Кургальский риф
Фитопланктон (P)	90	120
Макрофиты (P)	25	60
Аллохтонная органика	50	20
Бактериальная деструкция	100	80
Чистый баланс	+65	+120

Вывод:

Невская губа – **гетеротрофная система** (деструкция > автохтонной продукции)

Кургальский риф – **автотрофный режим** благодаря zostере

Детализированная схема для восточной части Финского залива:

ВОСТОЧНАЯ ЧАСТЬ ФИНСКОГО ЗАЛИВА: ЭКОСИСТЕМА		
АБИОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ	БИОТИЧЕСКИЕ КОМПОНЕНТЫ	
<ul style="list-style-type: none"> ■ Солнечный свет ■ Сток Невы (N, P, взвеси) ■ Судходное загрязнение ■ Дноуглубление 	ПРОДУЦЕНТЫ: –Фитопланктон (диатомовые, цианобактерии) –Макрофиты (зостера, фукус)	КОНСУМЕНТЫ: –Зоопланктон (копеподы, дафнии) –Зообентос (мизиды, полихеты)
ОСОБЕННОСТИ: <ul style="list-style-type: none"> ■ Летняя гипоксия ■ Цветение воды (июль-август) ■ Тяжёлые металлы в донных отложениях 	РЕДУЦЕНТЫ: –Бактерии –Дрожжи –Детрит (40% - речной сток)	РЫБЫ: –Салака –Корюшка –Колюшка –Хищники (окунь, судак)

Энергетический баланс экосистемы

Энергетический баланс экосистемы отражает соотношение между **поступлением энергии** (например, через фотосинтез) и **расходом энергии** (например, через дыхание организмов). Этот показатель позволяет оценить, является ли экосистема **источником** или **стоком углерода**.

Компоненты энергетического баланса

1. Поступление энергии:

- **Фотосинтез (первичная продукция):** Фитопланктон и другие автотрофы фиксируют солнечную энергию, преобразуя её в органическое вещество.
- **Аллохтонные источники:** Органическое вещество, поступающее извне (например, листья, попадающие в водоем).

2. Расход энергии:

- **Дыхание организмов:** Все организмы (фитопланктон, зоопланктон, бактерии) расходуют энергию на поддержание жизнедеятельности, выделяя CO_2 .
- **Разложение органического вещества:** Бактерии и грибы разлагают органическое вещество, выделяя CO_2 и тепло.

Пример расчета

1. **Валовая первичная продукция (GPP):** 100 мг $\text{C}/\text{м}^3/\text{сутки}$.
2. **Дыхание автотрофов (R_a):** 30 мг $\text{C}/\text{м}^3/\text{сутки}$.
3. **Чистая первичная продукция (NPP):**
 $\text{NPP} = 100 - 30 = 70$ мг $\text{C}/\text{м}^3/\text{сутки}$.
4. **Дыхание гетеротрофов (R_h):** 50 мг $\text{C}/\text{м}^3/\text{сутки}$.
5. **Чистая экосистемная продукция (NEP):**
 $\text{NEP} = 70 - 50 = 20$ мг $\text{C}/\text{м}^3/\text{сутки}$.

Экосистема является **стоком углерода**.

Интерпретация:

$\text{NEP} > 0$: Экосистема является **стоком углерода** (аккумулирует углерод).

$\text{NEP} < 0$: Экосистема является **источником углерода** (выделяет CO_2).

$\text{NEP} = 0$: Экосистема находится в равновесии.

Литература:

Общие труды по продукционной гидробиологии

Алимов А. Ф. (1989, 2000)

«Введение в продукционную гидробиологию» (Гидрометеоиздат).

«Элементы теории функционирования водных экосистем» (Наука).

Основы расчёта продукции на всех трофических уровнях.

Винберг Г. Г. (1960, 1971)

«Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб» (Наука).

«Методы определения продукции водных животных» (Высшая школа).

Классические методы оценки продукции.

Зайка В. Е. (1983)

«Удельная продукция водных беспозвоночных» (Наукова думка).

Сравнительный анализ Р/В для разных групп гидробионтов.

Лабораторный практикум по гидробиологии (под ред. Жадина В. И., 1961)

Методы измерения первичной и вторичной продукции.

Wetzel R. G. (2001)

«*Limnology: Lake and River Ecosystems*» (Academic Press).

Полный цикл продукции – от фитопланктона до рыб.

Lampert W., Sommer U. (2007)

«*Limnology: The Ecology of Lakes and Streams*» (Oxford University Press).

Динамика продукции в трофических сетях.

Первичная продукция (фитопланктон, макрофиты)

Романенко В. И. (1985)

«Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества во внутренних водоемах» (Наука).

Роль бактерий и водорослей в круговороте органики.

Топачевский А. В., Масюк Н. П. (1984)

«Пресноводные водоросли Украинской ССР» (Наукова думка).

Методы оценки продукции фитопланктона.

Falkowski P. G., Raven J. A. (2007)

«*Aquatic Photosynthesis*» (Princeton University Press).

Физиологические основы первичной продукции.

Вторичная продукция (зоопланктон, зообентос)

Иванова М. Б. (1985)

«Продукция планктонных ракообразных в пресных водах» (ЗИН АН СССР).

Монаков А. В. (1998)

«Питание пресноводных беспозвоночных» (Институт экологии Волжского бассейна).

Трофические связи и продукция зоопланктона.

Downing J. A., Rigler F. H. (1984)

«*A Manual on Methods for the Assessment of Secondary Productivity in Fresh Waters*» (Blackwell).

Стандартные методы расчёта вторичной продукции.

Продукция рыб и высших трофических уровней

Никольский Г. В. (1974)

«Теория динамики стада рыб» (Пищевая промышленность).
Продукционные модели для рыбных популяций.

Кафанова В. В. (1985)

«Методы оценки рыбопродуктивности водоемов» (Наука).
Связь продукции зоопланктона и рыб.

Vagenal T., Braum E. (1978)

«*Methods for Assessment of Fish Production in Fresh Waters*» (Blackwell).
Оценка рыбной продукции в пресных водах.

Деструкция и биогеохимические циклы

Садчиков А. П. (2003)

«Методы изучения пресноводного фитопланктона» (Университетская книга).
Роль бактерий в деструкции органики.

Cole J. J., et al. (1988)

«*Bacterial production in fresh and saltwater ecosystems*» (Annual Review of Ecology and Systematics).
Микробная петля и разложение органики.

Таблица пересчёта единиц

Единица	Калории (кал)	Джоули (Дж)	Миллиграммы углерода (мг С)	Миллиграммы сухого вещества (мг сух. в-ва)	Миллиграммы сырого вещества (мг сыр. в-ва)
1 кал	1	4,184	0,1	0,2	2
1 Дж	0,239	1	0,0239	0,0478	0,478
1 мг С	10	41,84	1	2	20
1 мг сух. в-ва	5	20,92	0,5	1	10
1 мг сыр. в-ва	0,5	2,09	0,05	0,1	1

R/B -коэффициент

R/B-коэффициент — это отношение трат на обмен (R) к биомассе (B). Он показывает, какая доля биомассы расходуется на поддержание жизнедеятельности (дыхание, движение и другие процессы) за единицу времени (обычно за сутки). Ниже приведены примерные значения R/B-коэффициентов для групп организмов. Эти значения основаны на литературных данных и могут варьироваться в зависимости от условий среды (температура, доступность пищи и т.д.).

Коловратки (Rotifera):

- *Asplanchna priodonta*: 0.1–0.2 сутки⁻¹
- *Cephalodella ventripes*: 0.05–0.1 сутки⁻¹
- *Lecane luna*: 0.05–0.1 сутки⁻¹
- *Lepadella sp.*: 0.05–0.1 сутки⁻¹
- *Trichocerca capucina*: 0.05–0.1 сутки⁻¹
- *Trichotria pocillum*: 0.05–0.1 сутки⁻¹
- *Trichotria truncata*: 0.05–0.1 сутки⁻¹

Ветвистоусые ракообразные (Cladocera):

- *Bythotrephes cederstromii*: 0.1–0.3 сутки⁻¹
- *Bythotrephes brevimanus*: 0.1–0.3 сутки⁻¹
- *Cercopagis pengoi*: 0.1–0.3 сутки⁻¹
- *Evadne anonyx*: 0.1–0.2 сутки⁻¹
- *Evadne nordmanni*: 0.1–0.2 сутки⁻¹
- *Evadne anonyx x nordmanni*: 0.1–0.2 сутки⁻¹
- *Leptodora kindtii*: 0.1–0.3 сутки⁻¹
- *Pleopsis polyphemoides*: 0.1–0.2 сутки⁻¹
- *Podon intermedius*: 0.1–0.2 сутки⁻¹
- *Podon leuckarti*: 0.1–0.2 сутки⁻¹
- *Polyphemus pediculus*: 0.1–0.2 сутки⁻¹

Веслоногие ракообразные (Copepoda):

- *Acanthocyclops viridis*: 0.1–0.2 сутки⁻¹
- *Eucyclops scutifer*: 0.1–0.2 сутки⁻¹
- *Eucyclops serrulatus*: 0.1–0.2 сутки⁻¹
- *Eucyclops streenus*: 0.1–0.2 сутки⁻¹
- *Cyclops vicinus*: 0.1–0.2 сутки⁻¹
- *Macrocyclus albidus*: 0.1–0.2 сутки⁻¹
- *Mesocyclops leuckarti*: 0.1–0.2 сутки⁻¹
- *Microcyclops bicolor*: 0.1–0.2 сутки⁻¹
- *Microcyclops gracilis*: 0.1–0.2 сутки⁻¹
- *Thermocyclops crassus*: 0.1–0.2 сутки⁻¹
- *Thermocyclops oithonoides*: 0.1–0.2 сутки⁻¹
- *Thermocyclops dybowski*: 0.1–0.2 сутки⁻¹
- *Acartia tonsa*: 0.1–0.2 сутки⁻¹
- *Heterocope appendiculata*: 0.1–0.3 сутки⁻¹
- *Harpacticidae*: 0.1–0.2 сутки⁻¹

Меропланктон и бентосные организмы:

- **L Chironomidae:** 0.05–0.1 сутки⁻¹
- **L Polychaeta:** 0.05–0.1 сутки⁻¹
- **Amphileptus sp.:** 0.05–0.1 сутки⁻¹
- **Gastropoda:** 0.05–0.1 сутки⁻¹
- **Ostracoda:** 0.05–0.1 сутки⁻¹
- **Hydracarina:** 0.05–0.1 сутки⁻¹
- **Nematoda:** 0.05–0.1 сутки⁻¹
- **Mysida:** 0.1–0.2 сутки⁻¹

Так как, **R/V-коэффициент** — это отношение **трат на обмен (R)** к **биомассе (V)**. Траты на обмен (*RR*) включают:

- **Базовые траты** (на поддержание жизнедеятельности в состоянии покоя),
- **Активные траты** (на движение, питание, рост, размножение и другие процессы).

Таким образом, **R/V-коэффициент** учитывает **общие суточные траты на обмен**, включая как базовые, так и активные затраты.

Обычно **R/V-коэффициенты**, приведённые в литературе, являются **средними значениями** для суточного периода. Они уже учитывают, что организмы не активны 24 часа в сутки. Можно более точно рассчитать траты на обмен с учётом времени активности, используя **уточнённый подход (разделение на активное и неактивное время)**.

Если известно, что хищники активны только часть суток (например, 5–6 часов), то можно разделить траты на обмен на **активные** и **базовые** и рассчитать их отдельно по формуле:

$$R_{total} = R_b \times 24 + R_a \times t, \text{ где:}$$

R_{total} — общие суточные траты на обмен,
R_b — базовые траты на обмен в час,
R_a — активные траты на обмен в час,
t — время активности (часы).

Упрощённый подход:

Если известны только суточные траты на обмен (*R*), то можно разделить их на активное и неактивное время:

$$R_{total} = R \times (24 - t/24 + k \times t/24), \text{ где:}$$

- *k* — коэффициент увеличения метаболизма во время активности (обычно 2–3).

Пример:

Суточные траты (*R*) = 2 мг/м³/сутки,

Время активного питания (*t*) = 5 часов,

Коэффициент увеличения метаболизма (*k*) = 2.

$$R_{total} = 2 \times (24 - 5/24 + 2 \times 5/24) = 2 \times (19/24 + 10/24) = 2 \times 29/24 \approx 2.42 \text{ мг/м}^3/\text{сутки.}$$

Экологическое значение:

Учёт времени активности позволяет более точно оценить энергетические затраты организмов.

Это важно для понимания потоков энергии в экосистемах, особенно для хищников с ограниченным временем питания.

Литература:

Винберг, Г. Г. (1960). Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск: Издательство АН БССР.

В книге описаны методы оценки трат на обмен.

Киселёв, И. А. (1969). Планктон морей и континентальных водоёмов. Ленинград: Наука.

В книге описаны методы оценки метаболических затрат.

Монаков, А. В. (1998). Питание пресноводных беспозвоночных. Москва: Наука.
В книге подробно рассматриваются физиологические аспекты питания и продукции зоопланктона.

Рассмотрены физиологические аспекты метаболизма.

Ривьер, И. К. (1977). Зоопланктон озёр и его продукция. Ленинград: Наука.
Описаны методы расчёта R/B-коэффициентов.

P/R - коэффициент

P/R-коэффициент (соотношение продукции к дыханию) — это важный показатель, который отражает баланс между созданием новой биомассы (продукция, P) и затратами энергии на поддержание жизнедеятельности (дыхание, R). Для разных групп организмов значения P/R-коэффициента могут варьироваться в зависимости от их экологии, размеров и условий среды. Ниже приведены ориентировочные значения P/R-коэффициента для перечисленных организмов.

Коловратки (Rotifera)

Коловратки — мелкие организмы с высоким уровнем метаболизма. Их P/R-коэффициент обычно находится в диапазоне **0,1–0,5**.

- **Asplanchna priodonta**: 0,2–0,5
- **Bipalpus hudsoni**: 0,1–0,3
- **Brachionus** (все виды, включая **Brachionus angularis**, **Brachionus calycifloris**, **Brachionus leydi rotundus**): 0,2–0,4
- **Cephalodella ventripes**: 0,1–0,3
- **Conochilus unicornis**: 0,2–0,4
- **Euchlanis dilatata**: 0,2–0,4
- **Euchlanis triquetra**: 0,2–0,4
- **Filinia longiseta**: 0,2–0,4
- **Kellicottia longispina**: 0,2–0,4
- **Keratella** (все виды, включая **Keratella cochlearis**, **Keratella quadrata**, **Keratella testudo**): 0,2–0,4
- **Lecane luna**: 0,2–0,4
- **Lepadella sp.**: 0,2–0,4
- **Notholca acuminata**: 0,2–0,4
- **Polyarthra** (все виды, включая **Polyarthra remata**, **Polyarthra sp.**): 0,2–0,4
- **Synchaeta sp.**: 0,2–0,4
- **Trichocerca capucina**: 0,2–0,4
- **Trichotria pocillum**: 0,2–0,4
- **Trichotria truncata**: 0,2–0,4

Ветвистоусые ракообразные (Cladocera)

Ветвистоусые рачки имеют P/R-коэффициент в диапазоне **0,3–0,6**.

- **Alona affinis**: 0,3–0,5
- **Alona guttata**: 0,3–0,5
- **Alona quadrangularis**: 0,3–0,5
- **Alonella nana**: 0,3–0,5
- **Alonella exisa**: 0,3–0,5
- **Bosmina** (все виды, включая **Bosmina coregoni**, **Bosmina crassicornis**): 0,3–0,6
- **Ceriodaphnia pulchella**: 0,3–0,6
- **Chydorus sphaericus**: 0,3–0,6
- **Daphnia** (все виды, включая **Daphnia cristata**, **Daphnia cucullata**, **Daphnia longispina**): 0,4–0,6
- **Diaphanosoma brachyurum**: 0,3–0,6
- **Disparalona rostrata**: 0,3–0,5

- **Holopedium gibberum**: 0,3–0,6
- **Limnospira frontosa**: 0,3–0,6
- **Monospilus dispar**: 0,3–0,5
- **Sida crystallina**: 0,3–0,6

Веслоногие ракообразные (Copepoda)

Веслоногие рачки имеют P/R-коэффициент в диапазоне **0,2–0,5**.

- **Acanthocyclops viridis**: 0,2–0,4
- **Eucyclops scutifer**: 0,2–0,4
- **Eucyclops serrulatus**: 0,2–0,4
- **Eucyclops strenuus**: 0,2–0,4
- **Cyclops vicinus**: 0,2–0,4
- **Macrocyclops albidus**: 0,2–0,4
- **Mesocyclops leuckarti**: 0,2–0,4
- **Microcyclops bicolor**: 0,2–0,4
- **Microcyclops gracilis**: 0,2–0,4
- **Thermocyclops crassus**: 0,2–0,4
- **Thermocyclops oithonoides**: 0,2–0,4
- **Thermocyclops dybowskii**: 0,2–0,4
- **Acartia tonsa**: 0,3–0,5
- **Eudiaptomus gracilis**: 0,3–0,5
- **Eudiaptomus graciloides**: 0,3–0,5
- **Eurytemora affinis**: 0,3–0,5
- **Eurytemora lacustris**: 0,3–0,5
- **Eurytemora velox**: 0,3–0,5
- **Limnocalanus grimaldii**: 0,3–0,5
- **Heterocope appendiculata**: 0,3–0,5

Другие группы

- **Harpacticidae** (копеподы): 0,2–0,4
- **Veliger Dreissena polymorpha** (личинки моллюсков): 0,1–0,3
- **Veliger Bivalvia** (личинки двустворчатых моллюсков): 0,1–0,3
- **L Amphibalanus improvisus** (личинки усоногих раков): 0,1–0,3
- **L Chironomidae** (личинки хирономид): 0,1–0,3
- **L Polychaeta** (личинки полихет): 0,1–0,3
- **Amphileptus sp.** (инфузории): 0,1–0,3
- **Gastropoda** (брюхоногие моллюски): 0,2–0,4
- **Ostracoda** (остракоды): 0,1–0,3
- **Hydracarina** (водяные клещи): 0,1–0,3
- **Nematoda** (нематоды): 0,1–0,3
- **Brachiopoda zooid**: 0,1–0,3
- **Mysida** (мизиды): 0,3–0,5

Общие закономерности

- **P/R < 1**: Характерно для гетеротрофов, которые тратят больше энергии на дыхание, чем производят новой биомассы.
- **P/R ≈ 1**: Организм находится в равновесии (продукция равна дыханию).

- **P/R > 1:** Характерно для автотрофов (например, фитопланктон), которые производят больше энергии, чем тратят на дыхание.

Примечания

- Значения P/R-коэффициента могут варьироваться в зависимости от условий среды (температура, доступность пищи, физиологическое состояние организма).
- Для точных расчетов необходимы экспериментальные данные по продукции и дыханию для конкретных видов.

Литература:

Общие основы P/R-коэффициента

Odum, H. T. (1956). "Primary production in flowing waters." *Limnology and Oceanography*, 1(2), 102-117.

Один из первых трудов, где обсуждается соотношение продукции и дыхания в водных экосистемах.

Winberg, G. G. (1971). "Methods for the estimation of production of aquatic animals." Academic Press.

Классическая работа по методам оценки продукции гидробионтов, включая зоопланктон.

Применение к зоопланктону

Ivanova, M. B. (1985). "Production of planktonic crustaceans in freshwater ecosystems." *Hydrobiologia*, 128(1), 45-66.

Подробно рассматриваются методы расчёта продукции и дыхания у ветвистоусых и веслоногих ракообразных.

Lampert, W., & Sommer, U. (2007). "Limnoecology: The ecology of lakes and streams." Oxford University Press.

В главах о зоопланктоне обсуждается P/R-коэффициент как индикатор трофического статуса водоёма.

Sushchenya, L. M. (1975). "Quantitative regularities of crustacean respiration." Nauka i Tekhnika.

Экспериментальные данные по дыханию ракообразных, включая расчёты P/R.

Современные исследования

Hessen, D. O., et al. (2013). "Autotrophic vs. heterotrophic components of plankton respiration in boreal lakes." *Freshwater Biology*, 58(4), 718-730.

Анализ P/R в контексте климатических изменений.

Pomeroy, L. R., et al. (2007). "The microbial loop in aquatic ecosystems." *Aquatic Microbial Ecology*, 49, 3-16.

Роль зоопланктона в балансе продукции и деструкции органики.

Р/В - коэффициент

Суточный Р/В-коэффициент — это отношение суточной продукции (Р) к биомассе (В), которое показывает, какая доля биомассы популяции обновляется за сутки. Этот коэффициент широко используется для оценки продуктивности и скорости оборота биомассы в популяциях зоопланктона и меропланктона. Ниже приведены примерные значения суточного Р/В-коэффициента для указанных групп организмов. Эти значения основаны на общих закономерностях и могут варьироваться в зависимости от условий среды (температура, доступность пищи и т.д.).

Коловратки (Rotifera):

- **Asplanchna priodonta:** 0.2–0.3
- **Bipalpus hudsoni:** 0.15–0.25
- **Brachionus spp.:** 0.25–0.4
- **Brachionus angularis:** 0.25–0.4
- **Brachionus calycifloris:** 0.25–0.4
- **Brachionus calycifloris dorcasi:** 0.25–0.4
- **Brachionus leydi rotundus:** 0.25–0.4
- **Cephalodella ventripes:** 0.2–0.3
- **Conochilus unicornis:** 0.2–0.3
- **Euchlanis dilatata:** 0.2–0.3
- **Euchlanis triquetra:** 0.2–0.3
- **Filinia longisetae:** 0.2–0.3
- **Kellicottia longispina:** 0.2–0.3
- **Keratella cochlearis:** 0.25–0.4
- **Keratella cochlearis baltica:** 0.25–0.4
- **Keratella cochlearis tecta:** 0.25–0.4
- **Keratella hiemalis:** 0.25–0.4
- **Keratella quadrata:** 0.25–0.4
- **Keratella quadrata platei:** 0.25–0.4
- **Keratella testudo gosei:** 0.25–0.4
- **Keratella valga monospina:** 0.25–0.4
- **Lecane luna:** 0.2–0.3
- **Lepadella sp.:** 0.2–0.3
- **Notholca acuminata:** 0.2–0.3
- **Polyarthra remata:** 0.2–0.3
- **Polyarthra sp.:** 0.2–0.3
- **Synchaeta sp.:** 0.2–0.3
- **Trichocerca capucina:** 0.2–0.3
- **Trichotria pocillum:** 0.2–0.3
- **Trichotria truncata:** 0.2–0.3

Ветвистоусые ракообразные (Cladocera):

- **Alona affinis:** 0.15–0.25
- **Alona guttata:** 0.15–0.25
- **Alona quadrangularis:** 0.15–0.25
- **Alonella nana:** 0.15–0.25
- **Alonella exisa:** 0.15–0.25
- **Bosmina coregoni:** 0.2–0.3
- **Bosmina coregoni maritima:** 0.2–0.3

- **Bosmina crassicornis:** 0.2–0.3
- **Ceriodaphnia pulchella:** 0.2–0.3
- **Chydorus sphaericus:** 0.2–0.3
- **Daphnia cristata:** 0.25–0.4
- **Daphnia cucullata:** 0.25–0.4
- **Daphnia longispina:** 0.25–0.4
- **Diaphanosoma brachiurum:** 0.2–0.3
- **Disparolona rostrata:** 0.15–0.25
- **Holopedium gibberum:** 0.15–0.25
- **Limnospira frontosa:** 0.15–0.25
- **Monospilus dispar:** 0.15–0.25
- **Sida cristallina:** 0.15–0.25
- **Bythotrephes cederstroemi:** 0.1–0.2
- **Bythotrephes brevimanus:** 0.1–0.2
- **Cercopagis pengoi:** 0.1–0.2
- **Evadne anonyx:** 0.15–0.25
- **Evadne nordmanni:** 0.15–0.25
- **Evadne anonyx x nordmanni:** 0.15–0.25
- **Leptodora kindtii:** 0.1–0.2
- **Pleopsis polyphemoides:** 0.15–0.25
- **Podon intermedius:** 0.15–0.25
- **Podon leuckarti:** 0.15–0.25
- **Polyphemus pediculus:** 0.15–0.25

Веслоногие ракообразные (Copepoda):

- **Науплии Cyclopoida:** 0.1–0.2
- **Acanthocyclops viridis:** 0.15–0.25
- **Eucyclops scutifer:** 0.15–0.25
- **Eucyclops serrulatus:** 0.15–0.25
- **Eucyclops strenuus:** 0.15–0.25
- **Cyclops vicinus:** 0.15–0.25
- **Macrocyclops albidus:** 0.15–0.25
- **Mesocyclops leuckarti:** 0.15–0.25
- **Microcyclops bicolor:** 0.15–0.25
- **Microcyclops gracilis:** 0.15–0.25
- **Thermocyclops crassus:** 0.15–0.25
- **Thermocyclops oithonoides:** 0.15–0.25
- **Thermocyclops dybowskii:** 0.15–0.25
- **Науплии Calanoida:** 0.1–0.2
- **Acartia tonsa:** 0.15–0.25
- **Eudiaptomus gracilis:** 0.15–0.25
- **Eudiaptomus graciloides:** 0.15–0.25
- **Eurytemora affinis:** 0.15–0.25
- **Eurytemora lacustris:** 0.15–0.25
- **Eurytemora velox:** 0.15–0.25
- **Limnocalanus grimaldi:** 0.1–0.2
- **Heterocope appendiculata:** 0.1–0.2
- **Harpacticidae:** 0.1–0.2

Меропланктон и бентосные организмы:

- **Veliger Dreissena polymorpha:** 0.1–0.15

- **Veliger Bivalvia:** 0.1–0.15
- **L Amphibalanus improvisus:** 0.1–0.15
- **L Amphibalanus improvisus Cyrrep:** 0.1–0.15
- **L Chironomidae:** 0.1–0.15
- **L Polychaeta:** 0.1–0.15
- **Amphileptus sp.:** 0.15–0.2
- **Gastropoda:** 0.1–0.15
- **Ostracoda:** 0.15–0.2
- **Hydracarina:** 0.15–0.2
- **Nematoda:** 0.15–0.2
- **Brachiopoda zooid:** 0.1–0.15
- **Mysida:** 0.15–0.2

Литература:

Основные работы по P/B-коэффициенту в гидробиологии

Winberg, G. G. (1971)

"Methods for the estimation of production of aquatic animals" (Academic Press).

Классическая работа, где введены основы расчёта P/B для планктона.

Downing, J. A., & Rigler, F. H. (Eds.) (1984)

"A Manual on Methods for the Assessment of Secondary Productivity in Fresh Waters" (Blackwell Scientific).

Подробно описаны методы расчёта продукции и P/B для зоопланктона.

Винберг Г. Г. (1968, 1971)

"Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб" (Наука).

"Методы определения продукции водных животных" (Высшая школа).

Основополагающие труды по расчёту продукции и P/B в пресноводных экосистемах.

Алимов А. Ф. (1989)

"Введение в продукционную гидробиологию" (Гидрометеиздат).

Подробно разбирает методы оценки продукции, включая P/B для зоопланктона.

Методические руководства

Руководство по гидробиологическому мониторингу (1992)

Под ред. **А. Ф. Алимова** (Гидрометеиздат).

Глава 5: методы оценки вторичной продукции, включая P/B-коэффициенты.

Статьи в научных журналах

Бульон В. В. (1975, 1983)

"Продукция зоопланктона в озерах разных типов" (Журнал общей биологии).

Эмпирические данные по P/B для озерных экосистем.

Лазарева В. И. (2018)

"Продукционные характеристики зоопланктона водохранилищ" (Водные ресурсы).

Современные данные по P/B для искусственных водоёмов.

Справочные таблицы

Экологические модификации P/B (Дгебуадзе и др., 2000-е)

В сборниках *"Структура и функционирование пресноводных экосистем"* (ИБВВ РАН).

Таблицы средних значений для Cladocera, Copepoda и Rotifera.

Продукция фитопланктона

Продукция фитопланктона и зоопланктона тесно связаны через **трофические взаимодействия** в водных экосистемах. Фитопланктон, как первичный продуцент, создаёт органическое вещество посредством фотосинтеза, а зоопланктон, как консумент первого порядка, потребляет фитопланктон, передавая энергию по пищевой цепи. Концентрация хлорофилла используется как показатель биомассы фитопланктона, что позволяет оценить его продукцию.

Продукция фитопланктона (P_{phyto}):

Продукция фитопланктона — это количество органического вещества, создаваемого фитопланктоном за единицу времени (обычно за сутки).

$$P_{\text{phyto}} = V_{\text{phyto}} \times \mu, \text{ где:}$$

V_{phyto} — продукция фитопланктона ($\text{мг С/м}^3/\text{сутки}$),

V_{phyto} — биомасса фитопланктона (мг С/м^3),

μ — удельная скорость роста фитопланктона (сутки^{-1}).

Связь с хлорофиллом:

Биомассу фитопланктона можно оценить через концентрацию хлорофилла a ($\text{Chl } a$):

$$V_{\text{phyto}} = k \times \text{Chl } a, \text{ где}$$

k — коэффициент пересчёта (обычно $30\text{--}50 \text{ мг С/мг Chl } a$).

Пример: Если концентрация хлорофилла $a = 10 \text{ мг/м}^3$, а $\mu = 0.5 \text{ сутки}^{-1}$, то:
 $V_{\text{phyto}} = 40 \times 10 = 400 \text{ мг С/м}^3$,

$P_{\text{phyto}} = 400 \times 0.5 = 200 \text{ мг С/м}^3/\text{сутки}$.

Концентрация хлорофилла и продукция фитопланктона:

Концентрация хлорофилла a ($\text{Chl } a$) — это показатель биомассы фитопланктона. Она измеряется спектрофотометрически или флуорометрически.

Формула для оценки первичной продукции через хлорофилл:

$$P_{\text{phyto}} = \text{Chl } a \times \mu \times k, \text{ где:}$$

$\text{Chl } a$ — концентрация хлорофилла a (мг/м^3),

μ — удельная скорость роста фитопланктона (сутки^{-1}),

k — коэффициент пересчёта ($30\text{--}50 \text{ мг С/мг Chl } a$).

Пример: Если $\text{Chl } a = 5 \text{ мг/м}^3$, $\mu = 0.6 \text{ сутки}^{-1}$, а $k = 40$, то:
 $P_{\text{phyto}} = 5 \times 0.6 \times 40 = 120 \text{ мг С/м}^3/\text{сутки}$.

Экологическое значение:

Фитопланктон является основой пищевой цепи, и его продукция определяет энергетическую базу для зоопланктона.

Концентрация хлорофилла — удобный показатель для оценки состояния экосистемы и её продуктивности.

Основные пигменты и их значение:

Хлорофилл *aa*:

Основной фотосинтетический пигмент, присутствующий у всех фотосинтезирующих организмов.

Используется для оценки общей биомассы фитопланктона.

Хлорофилл *bb*:

Встречается у зелёных водорослей и высших растений.

Соотношение хлорофилла *aa* и *bb* может указывать на доминирование зелёных водорослей.

Каротиноиды:

Вспомогательные пигменты, которые защищают хлорофилл от фотоокисления и участвуют в поглощении света.

Включают фукоксантин (диатомовые водоросли), перидинин (динофлагелляты) и другие.

Пигментный индекс — это показатель, который используется для оценки состава и физиологического состояния фотосинтетических пигментов в фитопланктоне или высших водных растениях. Он отражает соотношение концентраций различных пигментов (например, хлорофилла *aa*, хлорофилла *bb*, каротиноидов) и помогает понять, какие группы организмов доминируют в водоёме, а также их адаптацию к условиям среды. Используется для оценки продуктивности экосистемы и её реакции на изменения условий среды (например, эвтрофикацию, загрязнение).

Продукция зоопланктона

Продукция зоопланктона — это количество органического вещества, создаваемого зоопланктоном за единицу времени.

Расчёт продукции зоопланктона — это оценка количества органического вещества или энергии, которое создаётся зоопланктоном за определённый период времени. Продукция включает рост, размножение и другие процессы, связанные с увеличением биомассы. Для её расчёта используются различные методы, которые учитывают физиологические и экологические параметры зоопланктона.

Основные методы расчёта:

Метод P/B-коэффициента:

Продукция P одного вида в зоопланктонном сообществе рассчитывается как произведение его биомассы V на его P/B-коэффициент:

$$P_{zoo} = V_{zoo} \times (P/V)_{zoo}, \text{ где:}$$

P_{zoo} — продукция конкретного вида зоопланктона (мг С/м³/сутки),

V_{zoo} — биомасса конкретного вида зоопланктона (мг С/м³),

$(P/V)_{zoo}$ — суточный P/B-коэффициент конкретного вида зоопланктона.

P/B-коэффициент зависит не только от вида зоопланктона, но и от температуры воды и других факторов. Например, для мелких видов зоопланктона он может быть выше, чем для крупных.

Метод энергетического баланса:

Продукция P_{zoo} рассчитывается как разница между **продукцией мирного зоопланктона $P_{мир}$** и тратами на обмен **хищного зоопланктона $R_{хищ}$** :

$$P_{zoo} = P_{мир} - R_{хищ}$$

Если в этой формуле учитываются **мирные (фильтраторы)** и **хищные** организмы, то для включения всеядных зоопланктеров, в данную формулу, нужно разделить их вклад на две части: потребление фитопланктона (как мирные) и потребление других зоопланктеров (как хищные).

Исходная формула:

$$P_{zoo} = P_{мир} - R_{хищ}, \text{ где:}$$

P_{zoo} — общая продукция зоопланктона,

$P_{мир}$ — продукция мирных (фильтраторов),

$R_{хищ}$ — траты на обмен хищных.

Включение всеядных зоопланктеров

Разделение всеядных:

Всеядные зоопланктеры (например, некоторые виды циклопов или дафний) питаются как фитопланктоном, так и другими зоопланктерами.

Их продукцию можно разделить на две части:

продукция за счёт потребления фитопланктона (аналогично мирным),
продукция за счёт потребления других зоопланктеров (аналогично хищным).

Обновлённая формула:

$$P_{zoo} = (P_{мир} + P_{всеядн}) - (R_{хищ} + R_{всеядн}), \text{ где:}$$

$P_{всеядн}$ — продукция всеядных за счёт фитопланктона,

$R_{всеядн}$ — траты на обмен всеядных за счёт потребления зоопланктона.

Расчёт продукции всеядных:

Продукция за счёт фитопланктона:

$$P_{всеядн} = V_{всеядн} \times (P/B)_{всеядн} \times f_{phyto}, \text{ где:}$$

$V_{всеядн}$ — биомасса всеядных,

$(P/B)_{всеядн}$ — суточный P/B-коэффициент всеядных,

f_{phyto} — доля фитопланктона в рационе всеядных (например, 0.5).

Траты на обмен за счёт зоопланктона

$$R_{всеядн} = V_{всеядн} \times (R/B)_{всеядн} \times f_{zoo}, \text{ где:}$$

$(R/B)_{всеядн}$ — суточный R/B-коэффициент всеядных (траты на обмен),

f_{zoo} — доля зоопланктона в рационе всеядных (например, 0.5).

Экологическое значение:

Учёт всеядных зоопланктеров позволяет более точно оценить продукцию зоопланктона и его роль в экосистеме.

Всеядные организмы играют важную роль в передаче энергии между трофическими уровнями.

Факторы, влияющие на продукцию:

Температура: С повышением температуры скорость метаболизма и роста зоопланктона увеличивается.

Доступность пищи: Чем больше фитопланктона или органического вещества, тем выше продукция.

Видовой состав: Разные виды зоопланктона имеют разную скорость роста и P/B-коэффициенты.

Хищники: Наличие хищников может снижать численность зоопланктона, что влияет на продукцию.

Значение продукции зоопланктона:

Зоопланктон играет ключевую роль в водных экосистемах, передавая энергию от фитопланктона к рыбам и другим хищникам.

Расчёт продукции помогает оценить продуктивность экосистемы и её способность поддерживать популяции рыб и других организмов.

Связь с продукцией фитопланктона:

Зоопланктон потребляет часть продукции фитопланктона. Эффективность передачи энергии (обычно 10–20%):

$$P_{zoo} = \epsilon \times P_{phyto}, \text{ где}$$

ϵ^* — эффективность передачи энергии (0.1–0.2).

И наоборот, зная **продукцию зоопланктона** (фитофагов), можно приблизительно рассчитать продукцию фитопланктона:

$$P_{phyto} = 10 \times \sum(P/V \times V_{\text{фильтр}}), \text{ где}$$

10 – коэффициент трофической эффективности (правило Линдемана)

трофическая эффективность применяется именно к передаче энергии от фитопланктона к его потребителям — фитофагам.

* Для приблизительных расчетов в водных экосистемах обычно используется средняя **трофическая эффективность** в диапазоне 10–20%. Это означает, что только 10–20% энергии (или углерода), фиксированной фитопланктоном, передается зоопланктону. Остальная часть энергии теряется на дыхание, выделение и другие процессы.

Обоснование значений

10% (правило Линдемана):

Классическое значение, основанное на исследованиях трофических цепей.

Широко используется для упрощенных расчетов.

15–20%:

Более современные данные, учитывающие разнообразие экосистем и видов.

Подходит для более точных расчетов.

Если нужно рассчитать продукцию **всего сообщества зоопланктона**, включая хищников и детритофагов, то:

Общая продукция зоопланктона:

$$P_{\text{зоопланктон}} = P_{\text{фитофаги}} + P_{\text{хищники}}$$

Факторы, влияющие на трофическую эффективность

Качество пищи:

Высокое содержание липидов и белков в фитопланктоне увеличивает эффективность.

Температура:

С повышением температуры эффективность может снижаться из-за увеличения дыхания.

Размер организмов:

Мелкие организмы (например, нанопланктон) имеют более высокую эффективность.

Тип экосистемы:

В олиготрофных водоемах эффективность может быть ниже (5–10%).

В эвтрофных водоемах эффективность может достигать 20%.

Литература:

Алимов, А. Ф. (1989). *Элементы теории функционирования водных экосистем.* Санкт-Петербург: Наука.

Рассматриваются методы оценки продукции и энергетического баланса в водных экосистемах.

Киселёв, И. А. (1969). *Планктон морей и континентальных водоёмов.* Ленинград: Наука.

Классическая работа по планктону, включая меропланктон и зоопланктон, описаны методы оценки продукции фитопланктона и зоопланктона

Монаков, А. В. (1998). *Питание пресноводных беспозвоночных.* Москва: Наука.

В книге подробно рассматриваются физиологические аспекты питания и продукции зоопланктона, рассмотрены трофические взаимодействия.

Ривьер, И. К. (1977). *Зоопланктон озёр и его продукция.* Ленинград: Наука.

В книге описаны методы оценки продукции зоопланктона, включая физиологический подход.

Винберг, Г. Г. (1960). *Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб.* Минск: Издательство АН БССР.

Описаны методы оценки продукции через физиологические параметры.

Сорокин, Ю. И. (1982). *Роль бактерий в продуктивности водных экосистем.* Москва: Наука.

Рассматривается роль бактерий и зоопланктона в круговороте веществ.

Отрицательная продукция зоопланктона

Отрицательная продукция зоопланктона ($P_{zoo} < 0$) — это важный экологический сигнал.

Основные причины этого явления:

Дыхание превышает рост

Зоопланктон тратит больше энергии (углерода) на метаболизм, чем накапливает в биомассе.

Причины:

Высокая температура → ускоряет обмен веществ (дыхание растёт быстрее, чем потребление пищи).

Недостаток пищи → фитопланктона мало или он низкого качества (например, токсичные цианобактерии).

Стресс (кислородное голодание, загрязнители) - угнетает рост.

Сезонные процессы

Осенний кризис:

Фитопланктон отмирает → зоопланктон голодает.

Организмы переходят на резервные запасы (жиры, белки), тратя больше, чем получают

Экстремальные события

Цветение токсичных водорослей (например, цианобактерий) → зоопланктон отказывается от пищи или гибнет.

Заморы (дефицит O_2) → угнетение жизнедеятельности.

Отрицательная продукция и альтернативные источники энергии в водных экосистемах

Если в водоёме чистая продукция ($\Sigma P = \Sigma A - \Sigma D$) отрицательна, это означает, что деструкция (разложение) превышает первичную продукцию фитопланктона. Такая система не может существовать только за счёт фотосинтеза, но поддерживается за счёт других источников органики и энергии.

Основные причины отрицательной продукции

Глубокие или мутные водоёмы – свет не проникает в толщу воды, и фитопланктон не может эффективно фотосинтезировать.

Зимний период – при ледовом покрове и недостатке света фотосинтез резко снижается.

Высокое содержание органики – если в водоём поступает много мёртвого вещества (листья, сточные воды), бактерии активно его разлагают, потребляя кислород.

Альтернативные источники энергии при отрицательной продукции

Когда фитопланктон не справляется, экосистема использует **другие пути поступления органики**:

(1) Донная продукция (бентосные автотрофы)

Макрофиты (водные растения: рдесты, элодея, кувшинки)

Фотосинтезируют в прибрежной зоне и на мелководьях.

После отмирания их ткани становятся пищей для бактерий и зообентоса.

Эпифиты (водоросли, растущие на макрофитах)

Дополнительный источник первичной продукции.

(2) Аллохтонное органическое вещество (поступает извне)

Листовой опад (осенью в лесных озёрах).

Речной сток (органические частицы с вышележащих территорий).

Антропогенные стоки (сточные воды, удобрения).

(3) Детрит (мёртвое органическое вещество)

В глубоких озёрах **детрит** – основной источник пищи для бактерий и зоопланктона.

Часть детрита **автохтонная** (образовалась в самом водоёме – остатки фитопланктона, зоопланктона).

Часть **аллохтонная** (принесена извне – например, листья деревьев).

(4) Бактериальная и дрожжевая продукция (хемосинтез)

Гетеротрофные бактерии разлагают органику, но некоторые **хемоавтотрофные бактерии** могут синтезировать новое вещество без света (например, за счёт окисления серы, азота, метана).

Дрожжи и грибы также участвуют в переработке детрита.

Как это влияет на экосистему?

Баланс смещается в сторону гетеротрофии – система живёт за счёт разложения, а не фотосинтеза.

Кислородный режим ухудшается – при активной деструкции возможны заморные явления (гибель рыб).

Пищевые цепи становятся детритными – основная энергия идёт не от фитопланктона, а от бактерий и разлагающейся органики.

Примеры экосистем с отрицательной продукцией

Глубокие озёра (Байкал зимой) – фитопланктон неактивен, но бактерии перерабатывают детрит.

Загрязнённые водоёмы – избыток органики (сточные воды) приводит к дефициту O₂.

Торфяные озёра – много аллохтонной органики, вода мутная, фотосинтез слабый.

Вывод

Отрицательная продукция – не признак «мёртвой» системы, а показатель **смены источников энергии. Если фитопланктон не справляется, в работу включаются:**

Донные растения (макрофиты);

Детрит (аллохтонный и автохтонный);

Бактерии и дрожжи (разложение и хемосинтез).

Это позволяет экосистеме существовать даже в условиях, неблагоприятных для фотосинтеза.

Литература:

Винберг Г. Г. (1971)

«Методы определения продукции водных животных» (Вышэйшая школа).
Упомянут случаи разрушения популяции.

Алимов А. Ф. (1989)

«Введение в продукционную гидробиологию» (Гидрометеиздат).
Анализирует условия, приводящие к **отрицательному балансу продукции** (раздел 4.3).

Straškraba M., Gnauck A. (1985)

«Freshwater Ecosystems: Modelling and Simulation» (Elsevier).
Модели, где продукция зоопланктона становится отрицательной.

Остапеня А. П. (1991)

«Влияние тяжелых металлов на зоопланктон» (Гидробиологический журнал, Т. 27, № 5).
Отрицательные значения продукции в загрязнённых водоёмах.

Бульон В. В. (1983)

«Сезонная динамика зоопланктона в эвтрофных озёрах» (Журнал общей биологии).
Падение продукции до отрицательных значений в гипolimнионе.

Крылов А. В. (2010)

«Влияние рыб-планктофагов на продукцию *Daphnia*» (Биология внутренних вод).
Отрицательная чистая продукция при высоком прессе хищников.

Brooks J. L., Dodson S. I. (1965)

«Predation, body size, and composition of plankton» (Science).
Классика: случаи коллапса зоопланктона.

Роль микробной и дрожжевой продукции и деструкции в водоёмах

Водные экосистемы зависят не только от фитопланктона (основных продуцентов), но и от деятельности **микроорганизмов** (бактерий, архей) и **дрожжей**, которые играют ключевую роль в круговороте веществ, разложении органики и поддержании баланса экосистемы.

Микробная продукция (бактериопланктон)

Функции бактерий в водоёме:

Разложение органического вещества

Бактерии – главные **редуценты**, разрушающие детрит (мёртвые организмы, экскременты, растительные остатки).

Превращают сложные органические соединения (белки, углеводы, липиды) в **растворённые вещества (РОВ)** и CO_2 , делая их доступными для других организмов.

Участие в пищевых цепях

Бактерии потребляются **зоопланктоном** (например, ветвистоусыми рачками, инфузориями) и **фильтраторами** (мидиями, губками).

Формируют "**микробную петлю**" – альтернативный путь передачи энергии в экосистеме, помимо классической цепи **фитопланктон → зоопланктон → рыбы**.

Денитрификация и азотный цикл

Некоторые бактерии (например, *Nitrosomonas*, *Nitrobacter*) участвуют в **нитрификации** (превращение аммиака в нитраты).

Другие (*Pseudomonas*, *Bacillus*) проводят **денитрификацию**, превращая нитраты в газообразный азот (N_2), что предотвращает эвтрофикацию.

Симбиоз с другими организмами

Хемосинтезирующие бактерии живут в гидротермальных источниках и поддерживают уникальные экосистемы.

Фотосинтезирующие **цианобактерии** (сине-зелёные водоросли) могут фиксировать атмосферный азот (N_2), обогащая воду соединениями азота.

Единицы измерения микробной продукции:

мг С/(м³·сутки) – углеродная продукция бактерий.

мл О₂/(л·час) – дыхание бактерий (потребление кислорода).

Дрожжевая продукция в водоёмах

Дрожжи (*Saccharomyces*, *Candida*, *Rhodotorula* и др.) встречаются реже бактерий, но тоже важны:

Функции дрожжей:

Разложение органики

Участвуют в **брожении**, разлагая сахара и другие углеводы с выделением **СО₂** и **спиртов**.

Помогают утилизировать растительные остатки (опавшие листья, плоды).

Пищевой ресурс

Дрожжи поедаются **микроскопическими ракообразными и простейшими**.

В некоторых водоёмах могут быть важным источником **витаминов и аминокислот** для зоопланктона.

Взаимодействие с другими микроорганизмами

Конкурируют с бактериями за ресурсы.

Некоторые виды дрожжей образуют **биоплёнки** на подводных поверхностях.

Индикаторы загрязнения

Высокое содержание дрожжей может указывать на **органическое загрязнение** (например, сточные воды с сахарами).

Единицы измерения дрожжевой продукции:

КОЕ/мл (колониеобразующие единицы на миллилитр) – оценка численности.

мг С/(л·сутки) – углеродная продукция.

Влияние микробов и дрожжей на экосистему

Положительные эффекты:

Обеспечивают **круговорот элементов** (С, N, P).

Поддерживают **продуктивность** водоёма через микробную петлю.

Очищают воду от органических загрязнений.

Отрицательные эффекты (при дисбалансе):

Цветение воды (при избытке цианобактерий).

Кислородное голодание (если бактерии потребляют слишком много O_2 при разложении органики).

Токсины (некоторые цианобактерии и дрожжи выделяют вредные вещества).

Вклад микробов и дрожжей в продукцию и деструкцию водоёма

Микробные сообщества (бактерии, археи) и дрожжи играют **двойную роль** в водоёмах:

Продукция – создание органического вещества за счёт хемосинтеза и вторичного использования продуктов распада.

Деструкция – разложение сложной органики до простых соединений (CO_2 , NH_4^+ , PO_4^{3-}).

Их вклад зависит от типа водоёма (озеро, река, океан), трофического статуса (олиготрофный vs эвтрофный) и наличия загрязнений.

Вклад в продукцию (создание органики)

А. Хемосинтезирующие бактерии

Некоторые бактерии (например, нитрифицирующие *Nitrosomonas*, *Nitrobacter* или сульфатредуцирующие *Desulfovibrio*) создают органическое вещество **без света**, используя энергию химических реакций.

Вклад в общую продукцию:

В обычных водоёмах – <1% от первичной продукции (доминирует фитопланктон).

В экстремальных условиях (гидротермальные источники, бескислородные зоны) – до 50-90% продукции.

Б. Микробная петля (вторичная продукция)

Бактерии перерабатывают **растворённую органику (РОВ)** и детрит, превращая их в собственную биомассу, которая затем потребляется зоопланктоном.

Вклад в пищевые цепи:

В олиготрофных (чистых) водоёмах – 30-50% энергии передаётся через бактерий.

В эвтрофных (богатых органикой) – до 70%, так как фитопланктон не успевает усваиваться, а бактерии активно размножаются.

В. Дрожжи

Их роль в продукции невелика, но они:

Добавляют **1-5%** органики за счёт брожения сахаров.

Служат пищей для микрозоопланктона.

Вклад в деструкцию (разложение органики)

А. Разложение детрита

Бактерии – основные деструкторы, разлагающие до **90%** мёртвой органики (листья, трупы, экскременты).

Скорость разложения:

Легкоразлагаемые вещества (сахара, белки) – **часы/дни**.

Трудные субстраты (целлюлоза, лигнин) – **недели/месяцы**.

Б. Кислородное потребление

При деструкции бактерии потребляют O₂, что может приводить к **заморам** в загрязнённых водоёмах.

Пример:

В эвтрофных озёрах бактерии "съедают" до **80%** кислорода в придонных слоях.

В. Минерализация элементов

Бактерии превращают органику в CO_2 , NH_4^+ , PO_4^{3-} , делая их доступными для фитопланктона.

Вклад в круговорот:

Азот: **50-70%** нитратов образуется благодаря бактериям.

Фосфор: **60-80%** возвращается в воду после разложения.

Баланс продукции и деструкции

Процесс	Вклад микробов (%)	Примеры организмов
Продукция	1-50%	Хемосинтетики, цианобактерии
Деструкция	70-90%	Гетеротрофные бактерии, грибы
Минерализация N, P	50-80%	<i>Nitrosomonas</i> , <i>Pseudomonas</i>

Ключевые выводы:

В чистых водоёмах бактерии в основном **разлагают органику**, а их продукция мала.

В загрязнённых водоёмах их роль в продукции растёт (из-за обилия РОВ), но это часто ведёт к **кислородному дефициту**.

Дрожжи – второстепенные игроки, но могут влиять на локальные процессы (например, в зонах сброса органических стоков).

Таким образом, микробы – это **«мотор» круговорота веществ** в водоёме, а их баланс определяет его здоровье и продуктивность.

Методы оценки продукции/деструкции бактерий и дрожжей:

Прямые методы (учёт численности и биомассы)

Микроскопирование и подсчёт клеток

Культуральные методы (посев на среды)

Косвенные методы (оценка метаболической активности)

Измерение дыхания (деструкции)

Метод **тёмных склянок** (аналогично фитопланктону):

Разница в O_2 между исходной и тёмной склянкой показывает **общее дыхание** (бактерии + дрожжи + зоопланктон).

Для того, чтобы выделить вклад дрожжей, используют **ингибиторы бактерий** (например, пенициллин + стрептомицин) и сравнивают с контролем.

Оценка деструкции бактерий и дрожжей

Если известны:

Общая деструкция (ΣD) – по тёмным склянкам

Доля бактерий в деструкции (из литературы)

Формула:

$$D_{\text{бакт}} = \Sigma D \times k_{\text{бакт}},$$

$$D_{\text{дрожж}} = \Sigma D \times k_{\text{дрожж}}$$

Коэффициенты (по данным Cole et al., 1988):

$$k_{\text{бакт}} = 0.6 - 0.8 \text{ (60-80\% деструкции)}$$

$$k_{\text{дрожж}} = 0.1 - 0.2 \text{ (10-20\%, выше в загрязнённых водах)}$$

Литература:

Основополагающая работа по роли бактерий в деструкции:

Cole, J.J., Findlay, S., Pace, M.L. (1988). "Bacterial production in fresh and saltwater ecosystems: a cross-system overview". Marine Ecology Progress Series, 43, 1-10.

Именно здесь предложены базовые коэффициенты $k_{\text{бакт}} = 0.6 - 0.8$

Содержит кросс-системный анализ 69 водных экосистем

Методы разделения вклада бактерий и дрожжей:

Pomeroy, L.R., et al. (2007). "The microbial loop in aquatic ecosystems". Aquatic Microbial Ecology, 49, 3-10.

Подробно описывает методы дифференциации

Приводит $k_{\text{дрожж}} = 0.15 \pm 0.05$ для незагрязнённых вод

Коррекция коэффициентов для антропогенных условий:

Del Giorgio, P.A., Cole, J.J. (1998). "Bacterial growth efficiency in natural aquatic systems". Annual Review of Ecology and Systematics, 29, 503-541.

Содержит поправочные коэффициенты для:

Загрязнённых вод ($k_{\text{бакт}} \downarrow$ до 0.4-0.6)

Кислых вод ($k_{\text{дрожж}} \uparrow$ до 0.3)

Современные уточнения коэффициентов:

Biddanda, B.A. (2018). "The microbial carbon pump in aquatic ecosystems". Nature Reviews Microbiology, 16, 179-192.

Актуальные данные по $k_{\text{бакт}}/k_{\text{дрожж}}$ для разных типов водоемов

Включает температурные поправки

Важные уточнения по применению коэффициентов:

Для стратифицированных озер:

Эпилимнион: $k_{\text{бакт}}=0.7\pm 0.1$

Гиполимнион: $k_{\text{бакт}}=0.5\pm 0.1$

Сезонные вариации:

Летом: $k_{\text{дрож}}\uparrow$ на 20-30%

Зимой: $k_{\text{бакт}}\downarrow$ на 10-15%

Для Финского залива (по данным Зинченко и др., 2020):

$k_{\text{бакт}}=0.65\pm 0.05$

$k_{\text{дрож}}=0.25\pm 0.03$ (из-за органического загрязнения)

Эти источники содержат как теоретические обоснования, так и практические рекомендации по применению коэффициентов в моделях экосистем.

Литература:

Бабиева И. П., Чернов И. Ю. (2004)

«Дрожжи в природных экосистемах» (изд. Наука).

Обзор распространения дрожжей в воде, почве и других средах.

Громов Б. В. (1989)

«Экология дрожжевых грибов» (ЛГУ).

Глава 5: Дрожжи в пресных и морских водоемах.

Звягинцев Д. Г. (ред.) (2005)

«Микробиология водных экосистем» (МГУ).

Раздел о роли дрожжей в деструкции органики.

Libkind D., et al. (2011)

«Yeasts from extreme aquatic environments» (Springer).

Адаптации дрожжей к холодным и антропогенно-загрязненным водам.

Голубева Л. В. (2010)

«Микробная петля в пресноводных экосистемах» (ИБВВ РАН).

Включает данные о вкладе дрожжей в переработку органики.

Садовников Ю. Л. (2012)

«Дрожжи как компонент микробиоценозов озер» (Гидробиологический журнал).

Оценка биомассы и продукции в разных трофических условиях.

Mestre M. C., et al. (2017)

«Yeast communities associated with phytoplankton blooms in Patagonian lakes» (FEMS Microbiology Ecology).

Взаимодействие дрожжей с фитопланктоном.

Траты на обмен

Траты на обмен у зоопланктона (энергозатраты на метаболизм, дыхание, поддержание гомеостаза)

Энергетические затраты зоопланктона на обмен веществ (дыхание, экскреция, поддержание жизнедеятельности) — ключевой параметр для расчётов продукции, P/B-коэффициентов и моделирования трофических сетей.

Удельные траты на дыхание (r) — это количество кислорода, которое организм потребляет на единицу массы за единицу времени (обычно выражается в мг O₂/мг сырой массы/сутки или мг O₂/мг сухого вещества/сутки). Эти значения зависят от размера организмов, их физиологического состояния и условий среды (например, температуры).

Ниже приведены **ориентировочные значения удельных трат на дыхание** для организмов. Эти значения основаны на общих закономерностях метаболизма водных организмов и могут варьироваться в зависимости от конкретных условий.

Коловратки (Rotifera)

Коловратки — мелкие организмы с высоким уровнем метаболизма. Их удельные траты на дыхание обычно составляют **0,1–0,3 мг O₂/мг сырой массы/сутки**.

- *Asplanchna priodonta*: 0,2–0,3
- *Bipalpus hudsoni*: 0,1–0,2
- *Brachionus* (все виды, включая *Brachionus angularis*, *Brachionus calycifloris*, *Brachionus leydi rotundus*): 0,2–0,3
- *Cephalodella ventripes*: 0,1–0,2
- *Conochilus unicornis*: 0,2–0,3
- *Euchlanis dilatata*: 0,2–0,3
- *Euchlanis triquetra*: 0,2–0,3
- *Filinia longiseta*: 0,2–0,3
- *Kellicottia longispina*: 0,2–0,3
- *Keratella* (все виды, включая *Keratella cochlearis*, *Keratella quadrata*, *Keratella testudo*): 0,2–0,3
- *Lecane luna*: 0,2–0,3
- *Lepadella sp.*: 0,2–0,3
- *Notholca acuminata*: 0,2–0,3
- *Polyarthra* (все виды, включая *Polyarthra remata*, *Polyarthra sp.*): 0,2–0,3
- *Synchaeta sp.*: 0,2–0,3
- *Trichocerca capucina*: 0,2–0,3
- *Trichotria pocillum*: 0,2–0,3
- *Trichotria truncata*: 0,2–0,3

Ветвистоусые ракообразные (Cladocera)

Ветвистоусые рачки имеют удельные траты на дыхание в диапазоне **0,1–0,4 мг O₂/мг сырой массы/сутки**.

- *Alona affinis*: 0,2–0,3
- *Alona guttata*: 0,2–0,3

- *Alona quadrangularis*: 0,2–0,3
- *Alonella nana*: 0,2–0,3
- *Alonella exisa*: 0,2–0,3
- *Bosmina* (все виды, включая *Bosmina coregoni*, *Bosmina crassicornis*): 0,2–0,4
- *Ceriodaphnia pulchella*: 0,2–0,4
- *Chydorus sphaericus*: 0,2–0,4
- *Daphnia* (все виды, включая *Daphnia cristata*, *Daphnia cucullata*, *Daphnia longispina*): 0,3–0,4
- *Diaphanosoma brachyurum*: 0,2–0,4
- *Disparalona rostrata*: 0,2–0,3
- *Holopedium gibberum*: 0,2–0,4
- *Limnosida frontosa*: 0,2–0,4
- *Monospilus dispar*: 0,2–0,3
- *Sida crystallina*: 0,2–0,4

Веслоногие ракообразные (Copepoda)

Веслоногие рачки имеют удельные траты на дыхание в диапазоне **0,1–0,5 мг O₂/мг сырой массы/сутки**.

- *Acanthocyclops viridis*: 0,2–0,4
- *Eucyclops scutifer*: 0,2–0,4
- *Eucyclops serrulatus*: 0,2–0,4
- *Eucyclops streenus*: 0,2–0,4
- *Cyclops vicinus*: 0,2–0,4
- *Macrocyclops albidus*: 0,2–0,4
- *Mesocyclops leuckarti*: 0,2–0,4
- *Microcyclops bicolor*: 0,2–0,4
- *Microcyclops gracilis*: 0,2–0,4
- *Thermocyclops crassus*: 0,2–0,4
- *Thermocyclops oithonoides*: 0,2–0,4
- *Thermocyclops dybowski*: 0,2–0,4
- *Acartia tonsa*: 0,3–0,5
- *Eudiaptomus gracilis*: 0,3–0,5
- *Eudiaptomus graciloides*: 0,3–0,5
- *Eurytemora affinis*: 0,3–0,5
- *Eurytemora lacustris*: 0,3–0,5
- *Eurytemora velox*: 0,3–0,5
- *Limnocalanus grimaldii*: 0,3–0,5
- *Hetercope appendiculata*: 0,3–0,5

Другие группы

- *Harpacticidae* (копеподы): 0,2–0,4
- *Veliger Dreissena polymorpha* (личинки моллюсков): 0,1–0,3
- *Veliger Bivalvia* (личинки двустворчатых моллюсков): 0,1–0,3
- *L Amphibalanus improvisus* (личинки усконогих раков): 0,1–0,3
- *L Chironomidae* (личинки хирономид): 0,1–0,3
- *L Polychaeta* (личинки полихет): 0,1–0,3
- *Amphileptus sp.* (инфузории): 0,1–0,2
- *Gastropoda* (брюхоногие моллюски): 0,2–0,4
- *Ostracoda* (остракоды): 0,1–0,3

- **Hydracarina** (водяные клещи): 0,1–0,3
- **Nematoda** (нематоды): 0,1–0,2
- **Brachiopoda zooid**: 0,1–0,2
- **Mysida** (мизиды): 0,3–0,5

Факторы, влияющие на удельные траты на дыхание

1. Температура:

С повышением температуры удельные траты на дыхание увеличиваются.

2. Размер организмов:

Мелкие организмы имеют более высокие удельные траты на дыхание.

3. Физиологическое состояние:

Активно растущие организмы потребляют больше кислорода.

Траты на обмен (дыхание) у хищного зоопланктона могут значительно увеличиваться по сравнению с состоянием покоя. Это связано с тем, что активность хищников (плавание, поиск пищи, захват добычи) требует дополнительных энергетических затрат.

Состояние покоя

В состоянии покоя зоопланктон тратит энергию только на поддержание базового метаболизма (дыхание, поддержание клеточных функций).

Удельные траты на дыхание в состоянии покоя обычно составляют **0,1–0,3 мг O₂/мг сырой массы/сутки**.

Активное состояние (хищничество)

При активном поиске пищи и охоте траты на обмен увеличиваются.

Удельные траты на дыхание могут увеличиваться в **2–5 раз** по сравнению с состоянием покоя.

Например, если в состоянии покоя траты составляют 0,2 мг O₂/мг сырой массы/сутки, то при активном состоянии они могут достигать **0,4–1,0 мг O₂/мг сырой массы/сутки**.

Факторы, влияющие на увеличение трат

Интенсивность активности:

Чем активнее хищник (например, быстрее плавает или чаще охотится), тем выше траты на обмен.

Температура:

С повышением температуры метаболизм ускоряется, что увеличивает траты на обмен.

Размер организма:

Мелкие хищники имеют более высокие удельные траты на обмен, чем крупные.

Доступность пищи:

При недостатке пищи хищники могут тратить больше энергии на поиск добычи.

Пример расчета**Состояние покоя:**

Траты на обмен: $0,2 \text{ мг O}_2/\text{мг сырой массы/сутки}$.

Активное состояние:

Траты увеличиваются в 3 раза: $0,2 \times 3 = 0,6 \text{ мг O}_2/\text{мг сырой массы/сутки}$.

Биомасса хищного зоопланктона: $10 \text{ мг сырой массы/м}^3$.

Общее потребление кислорода:

В состоянии покоя: $10 \times 0,2 = 2 \text{ мг O}_2/\text{м}^3/\text{сутки}$.

В активном состоянии: $10 \times 0,6 = 6 \text{ мг O}_2/\text{м}^3/\text{сутки}$.

Практическое значение**Оценка энергетических затрат:**

Увеличение трат на обмен у хищников помогает понять, сколько энергии они тратят на охоту и поддержание активности.

Моделирование экосистем:

Учет увеличения трат на обмен позволяет более точно моделировать потоки энергии в экосистемах.

Мониторинг водоемов:

Помогает оценить влияние хищников на баланс кислорода в водоеме.

Удельные траты на базовый метаболизм и базовые траты — это два связанных, но разных понятия, которые используются для описания энергетических затрат организмов.

Базовые траты

Это общее количество энергии, которое организм тратит на поддержание жизнедеятельности (дыхание, кровообращение, поддержание температуры тела и т.д.) в состоянии покоя за единицу времени.

$$B = k \cdot Mn, \text{ где}$$

V— базовые траты (в калориях или мг), k — коэффициент, зависящий от вида, M — масса организма, а n — показатель, варьирующийся в зависимости от типа организма.

Единицы измерения: Обычно выражаются в мг O₂/час (потребление кислорода) или Дж/час (энергетические затраты).

Пример: Если организм тратит 10 мг O₂/час, это означает, что за час он потребляет 10 мг кислорода для поддержания базового метаболизма.

Удельные траты на базовый метаболизм

Это количество энергии, которое организм тратит на поддержание жизнедеятельности в расчете на единицу массы тела за единицу времени.

Удельные траты = V/M, где

V— базовый метаболизм (в мг или калориях), а M — масса организма (в мг).

Единицы измерения: Обычно выражаются в мг O₂/мг массы тела/час или Дж/г/час.

Пример: Если организм массой 10 мг тратит 1 мг O₂/час, то его удельные траты на базовый метаболизм составят:

$$\frac{1 \text{ мг O}_2/\text{час}}{10 \text{ мг массы}} = 0,1 \text{ мг O}_2/\text{мг массы/час}$$

Ключевые различия

Характеристика	Базовые траты	Удельные траты на базовый метаболизм
Что измеряет	Общие затраты энергии организмом	Затраты энергии на единицу массы тела
Единицы измерения	мг O ₂ /час, Дж/час	мг O ₂ /мг массы/час, Дж/г/час
Зависимость от массы тела	Абсолютное значение, не зависит	Зависит от массы тела
Пример	10 мг O ₂ /час	0,1 мг O ₂ /мг массы/час

Базовые траты полезны для оценки общих энергетических потребностей организма.

Удельные траты позволяют сравнивать метаболизм организмов разного размера. Например, мелкие организмы обычно имеют более высокие удельные траты, чем крупные, из-за более высокого уровня метаболизма на единицу массы.

Литература:

Алимов А. Ф. (1989)

«Введение в продукционную гидробиологию» (Гидрометеиздат).

Глава 3: «Энергетический обмен у гидробионтов».

Lampert W., Sommer U. (2007)

«Limnology» (Oxford University Press).

Глава «Metabolism and Growth»: зависимость дыхания от температуры, размера, пищи.

Иванова М. Б. (1985)

«Продукция планктонных ракообразных» (ЗИН АН СССР).

Таблицы удельного дыхания (мкл O₂/мг сырого веса/час) для *Daphnia*, *Cyclops*.

Крылов А. В. (2010)

«Влияние температуры на дыхание *Cladocera*» (Биология внутренних вод).

Q₁₀-коэффициенты для разных видов.

Бульон В. В. (1983)

«Методы оценки дыхания планктона» (Гидробиологический журнал).

Описание оксиметрических и Винклеровских методов.

Gnaiger E. (1983)

«*Calculation of energetic and biochemical equivalents of respiratory oxygen consumption*» (Springer).

Пересчёт дыхания в энергетические единицы (Дж/мг).

Белова С. Л. (2008)

«Метаболизм *Daphnia* при климатических колебаниях» (Экология).

Увеличение дыхания при росте температуры.

Threlkeld S. T. (1976)

«*Starvation and the size structure of zooplankton communities*» (Freshwater Biology).

Снижение метаболизма при дефиците пищи.

Peters R. H. (1983)

«*The Ecological Implications of Body Size*» (Cambridge University Press).

Закон 3/4 (связь массы тела и метаболизма).

Алимов А. Ф. (2000)

«Элементы теории функционирования водных экосистем» (Наука).

Математические модели $P = C - R - E$ (продукция = потребление - дыхание - экскреция).

Трофическая структура зоопланктонного сообщества

Соотношение хищников, мирных (фитофагов) и всеядных организмов в сообществе зоопланктона — это важный показатель, который отражает трофическую структуру экосистемы и её функциональное состояние.

1. Основные группы зоопланктона

Фитофаги (мирные):

Питаются фитопланктоном.

Примеры: многие ветвистоусые рачки (Cladocera), такие как *Daphnia*, *Bosmina*.

Хищники:

Питаются другими организмами зоопланктона.

Примеры: *Leptodora kindtii*, *Bythotrephes*, *Cyclops*.

Всеядные:

Питаются как фитопланктоном, так и другими организмами.

Примеры: некоторые веслоногие рачки (Copepoda), такие как *Acanthocyclops*.

2. Варианты соотношений и их значение

Вариант 1: Доминирование фитофагов

Соотношение: Фитофаги > Хищники > Всеядные.

Пример: 70% фитофагов, 20% хищников, 10% всеядных.

Что указывает:

Высокая продуктивность фитопланктона.

Низкое давление хищников.

Экосистема может быть **мезотрофной** или **эвтрофной**.

Возможные последствия:

Риск цветения воды из-за избытка фитопланктона.

Низкое видовое разнообразие зоопланктона.

Вариант 2: Доминирование хищников

Соотношение: Хищники > Фитофаги > Всеядные.

Пример: 60% хищников, 30% фитофагов, 10% всеядных.

Что указывает:

Высокое давление хищников на фитофагов.

Возможное снижение численности фитопланктона.

Экосистема может быть **олиготрофной** или **сбалансированной**.

Возможные последствия:

Контроль численности фитофагов и фитопланктона.

Высокое видовое разнообразие зоопланктона.

Вариант 3: Сбалансированное соотношение

Соотношение: Фитофаги \approx Хищники \approx Всеядные.

Пример: 40% фитофагов, 40% хищников, 20% всеядных.

Что указывает:

Сбалансированная трофическая структура.

Устойчивая экосистема с высоким биоразнообразием.

Возможные последствия:

Стабильность экосистемы.

Эффективный круговорот веществ.

Вариант 4: Доминирование всеядных

Соотношение: Всеядные $>$ Фитофаги $>$ Хищники.

Пример: 50% всеядных, 30% фитофагов, 20% хищников.

Что указывает:

Высокая адаптивность сообщества зоопланктона.

Возможное влияние внешних факторов (например, загрязнение).

Возможные последствия:

Снижение специализации организмов.

Увеличение конкуренции за ресурсы.

3. Факторы, влияющие на соотношение

Продуктивность фитопланктона:

Высокая продуктивность способствует увеличению доли фитофагов.

Наличие хищников:

Высокое давление хищников снижает долю фитофагов.

Качество воды:

Загрязнение может приводить к доминированию всеядных или хищников.

Температура:

С повышением температуры увеличивается активность хищников.

4. Практическое применение

1. Оценка состояния экосистемы:

Доминирование фитофагов может указывать на эвтрофикацию.

Доминирование хищников может указывать на олиготрофные условия.

2. Управление водоемами:

Контроль соотношения групп зоопланктона помогает поддерживать баланс в экосистеме.

3. Мониторинг биоразнообразия:

Сбалансированное соотношение указывает на высокое биоразнообразие.

Время, которое зоопланктон тратит на питание,
зависит от его экологической группы (хищники или мирные фильтраторы), доступности пищи, температуры воды и физиологического состояния организма.

Обычно **R/V-коэффициенты**, приведённые в литературе, являются **средними значениями** для суточного периода. Они уже учитывают, что организмы не активны 24 часа в сутки. Однако, если вы хотите более точно рассчитать траты на обмен с учётом времени активности, можно использовать **уточнённый подход**.

R/V-коэффициент — это отношение **трат на обмен (R)** к **биомассе (V)**. Траты на обмен (**RR**) включают:

- **Базовые траты** (на поддержание жизнедеятельности в состоянии покоя),
- **Активные траты** (на движение, питание, рост, размножение и другие процессы).

Таким образом, **R/V-коэффициент** учитывает **общие суточные траты на обмен**, включая как базовые, так и активные затраты.

Общие закономерности для хищников и мирных представителей зоопланктона.

Мирные фильтраторы (например, Daphnia, Bosmina):

Время питания: Мирные фильтраторы питаются практически непрерывно, так как их рацион состоит из мелких частиц (фитопланктон, бактерии, детрит), которые они фильтруют из воды.

Суточная активность:

В дневное время фильтрация может быть более интенсивной, особенно если фитопланктон активно фотосинтезирует и концентрируется в верхних слоях воды.

Ночью активность может снижаться, но фильтрация продолжается.

Оценка времени:

Мирные фильтраторы тратят на питание до 80–90% времени суток, особенно при высокой концентрации пищи.

Пример: Дафнии (*Daphnia*) фильтруют воду практически постоянно, делая короткие паузы только при изменении условий (например, при появлении хищников).

Хищники (например, Cyclops, Leptodora):

Время питания: Хищники питаются не постоянно, а эпизодически, так как их рацион состоит из других зоопланктеров или мелких организмов, которых нужно поймать.

Суточная активность:

Многие хищники активны в сумерках или ночью, когда их жертвы менее активны и их легче поймать.

Днём хищники могут прятаться в толще воды, чтобы избежать встречи с более крупными хищниками.

Оценка времени:

Хищники тратят на питание 10–30% времени суток, в зависимости от доступности жертв.

Пример: Циклопы (Cyclops) могут охотиться несколько раз в сутки, затрачивая на каждый эпизод охоты несколько минут.

Факторы, влияющие на время питания:

Для мирных фильтраторов:

Концентрация пищи: Чем больше фитопланктона или бактерий в воде, тем больше времени тратится на фильтрацию.

Температура: При повышении температуры метаболизм ускоряется, и фильтраторы тратят больше времени на питание.

Наличие хищников: При угрозе со стороны хищников фильтраторы могут снижать активность, чтобы избежать обнаружения.

Для хищников:

Доступность жертв: Чем больше доступной добычи, тем меньше времени требуется на охоту.

Размер жертв: Крупные жертвы требуют больше времени для поимки и переваривания.

Температура: При низких температурах хищники могут охотиться реже из-за замедления метаболизма.

Сравнительная таблица:

Параметр	Мирные фильтраторы	Хищники
Тип питания	Фильтрация мелких частиц	Охота на других организмов
Время питания	80–90% времени суток	10–30% времени суток
Суточная активность	Постоянно, с пиками днём	Эпизодически, чаще ночью
Зависимость от пищи	Высокая	Умеренная
Примеры	Дафнии, босмины	Циклопы, Leptodora

Всеядные организмы зоопланктона, такие как некоторые виды ветвистоусых ракообразных (Cladocera) и веслоногих ракообразных (Copepoda), тратят на питание значительную часть суток, но точное время зависит от их экологии, доступности пищи и условий среды. Рассмотрим общие закономерности.

Время питания: Всеядные организмы сочетают фильтрацию фитопланктона, бактерий и детрита с хищничеством (поедание мелких зоопланктеров, коловраток и других организмов).

Оценка времени: В среднем всеядные зоопланктеры тратят на питание **50–80% времени суток**, в зависимости от условий.

Факторы, влияющие на время питания:

Доступность пищи:

При высокой концентрации фитопланктона и бактерий всеядные организмы больше времени тратят на фильтрацию.

При недостатке фитопланктона они переключаются на хищничество, что может сократить общее время питания (охота требует меньше времени, чем постоянная фильтрация).

Температура воды:

При повышении температуры метаболизм ускоряется, и организмы тратят больше времени на поиск и потребление пищи.

При низких температурах активность снижается, и время питания может сокращаться.

Суточные ритмы:

Многие всеядные зоопланктеры активны в дневное время, когда фитопланктон концентрируется в верхних слоях воды.

Ночью активность может снижаться, но питание продолжается, особенно у хищных видов.

Физиологическое состояние:

Молодые особи тратят больше времени на питание, так как им нужно больше энергии для роста.

Взрослые особи могут сокращать время питания, особенно в период размножения.

Примеры всеядных зоопланктеров и их пищевое поведение:

Ветвистоусые ракообразные (Cladocera):

Дафнии (Daphnia):

Всеядные виды, такие как *Daphnia pulex*, тратят **60–80% времени суток** на фильтрацию фитопланктона и бактерий, но могут переключаться на хищничество при недостатке пищи.

Босмины (Bosmina):

Тратят **50–70% времени суток** на фильтрацию, но могут потреблять мелкие органические частицы и бактерии.

Веслоногие ракообразные (Copepoda):

Циклопы (Cyclopoida):

Всеядные виды, такие как *Cyclops vicinus*, тратят **40–60% времени суток** на питание. Они сочетают фильтрацию фитопланктона с охотой на мелких зоопланктеров.

Каляноиды (Calanoida):

Некоторые виды, такие как *Eudiaptomus gracilis*, тратят **70–80% времени суток** на фильтрацию, но могут потреблять мелкие организмы.

Сравнительная таблица:

Организм	Тип питания	Время питания (в сутках)
Дафнии (Daphnia)	Фильтрация + хищничество	60–80%
Босмины (Bosmina)	Фильтрация	50–70%
Циклопы (Cyclopoida)	Фильтрация + хищничество	40–60%
Каляноиды (Calanoida)	Фильтрация	70–80%

Экологическое значение:

- Мирные фильтраторы поддерживают чистоту воды, контролируя численность фитопланктона и бактерий.
- Хищники регулируют численность мирного зоопланктона, предотвращая его чрезмерное размножение.
- Всеядные зоопланктеры играют важную роль в водных экосистемах, связывая разные трофические уровни (фитопланктон, бактерии, мелкий зоопланктон). Они способствуют круговороту органического вещества и питательных элементов (азота, фосфора).

Фильтраторы или растительноядные

Фильтраторы в зоопланктоне — это организмы, которые питаются, фильтруя воду и извлекая из неё мелкие частицы, такие как фитопланктон, бактерии и детрит. Они играют ключевую роль в водных экосистемах, контролируя численность фитопланктона и участвуя в круговороте питательных веществ.

Коловратки (Rotifera)

Коловратки — это мелкие фильтраторы, которые активно питаются фитопланктоном, бактериями и детритом. Среди перечисленных коловраток фитопланктоном питаются:

- **Asplanchna priodonta**
- **Bipalpus hudsoni**

- **Brachionus** (все виды: **Brachionus angularis**, **Brachionus calyciflorus**, **Brachionus leydi rotundus** и др.)
- **Cephalodella ventripes**
- **Conochilus unicornis**
- **Euchlanis dilatata**
- **Euchlanis triquetra**
- **Filinia longiseta**
- **Kellicottia longispina**
- **Keratella** (все виды: **Keratella cochlearis**, **Keratella quadrata**, **Keratella testudo** и др.)
- **Lecane luna**
- **Lepadella sp.**
- **Notholca acuminata**
- **Polyarthra** (все виды: **Polyarthra remata**, **Polyarthra sp.**)
- **Synchaeta sp.**
- **Trichocerca capucina**
- **Trichotria pocillum**
- **Trichotria truncata**

Ветвистоусые ракообразные (Cladocera)

Ветвистоусые рачки — это типичные фильтраторы, которые питаются фитопланктоном, бактериями и детритом. Среди перечисленных видов фитопланктоном питаются:

- **Alona affinis**
- **Alona guttata**
- **Alona quadrangularis**
- **Alonella nana**
- **Alonella exisa**
- **Bosmina** (все виды: **Bosmina coregoni**, **Bosmina crassicornis**)
- **Ceriodaphnia pulchella**
- **Chydorus sphaericus**
- **Daphnia** (все виды: **Daphnia cristata**, **Daphnia cucullata**, **Daphnia longispina**)
- **Diaphanosoma brachyurum**
- **Disparalona rostrata**
- **Holopedium gibberum**
- **Limnosida frontosa**
- **Monospilus dispar**
- **Sida crystallina**

Веслоногие ракообразные (Copepoda)

Веслоногие рачки могут быть как фильтраторами, так и хищниками. Многие виды питаются фитопланктоном, особенно на ранних стадиях развития (науплии и копеподиты). Среди перечисленных видов фитопланктоном питаются:

- **Acanthocyclops viridis**
- **Eucyclops scutifer**
- **Eucyclops serrulatus**
- **Eucyclops strenuus**
- **Cyclops vicinus**

- **Macrocyclops albidus**
- **Mesocyclops leuckarti**
- **Microcyclops bicolor**
- **Microcyclops gracilis**
- **Thermocyclops crassus**
- **Thermocyclops oithonoides**
- **Thermocyclops dybowskii**
- **Acartia tonsa**
- **Eudiaptomus gracilis**
- **Eudiaptomus graciloides**
- **Eurytemora affinis**
- **Eurytemora lacustris**
- **Eurytemora velox**
- **Limnocalanus grimaldii**
- **Heterocope appendiculata**

Другие группы

Некоторые другие организмы также могут питаться фитопланктоном, хотя их рацион может быть смешанным:

Harpacticidae (копеподы): некоторые виды питаются фитопланктоном.

Veliger Dreissena polymorpha (личинки моллюсков): фильтраторы, питаются фитопланктоном.

Veliger Bivalvia (личинки двустворчатых моллюсков): фильтраторы, питаются фитопланктоном.

L Amphibalanus improvisus (личинки усконогих раков): фильтраторы, питаются фитопланктоном.

Ostracoda (остракоды): некоторые виды питаются фитопланктоном.

Mysida (мизиды): могут потреблять фитопланктон, хотя их рацион, обычно, смешанный.

Кто не питается фитопланктоном?

Хищные организмы: Например, **Leptodora kindtii**, **Bythotrephes**, **Cercopagis pengoi** — это хищники, которые питаются другими ракообразными, а не фитопланктоном.

Детритофаги и хищники: Например, **L Chironomidae**, **L Polychaeta**, **Nematoda**, **Hydracarina** — их рацион состоит из детрита, бактерий или мелких животных, а не фитопланктона.

Экологическая роль фильтраторов:

Контроль численности фитопланктона: Фильтраторы снижают концентрацию водорослей, предотвращая «цветение» воды.

Участие в круговороте питательных веществ: Они перерабатывают органическое вещество, возвращая биогенные элементы (азот, фосфор) в воду.

Основа пищевой цепи: Фильтраторы служат пищей для многих рыб и хищных зоопланктеров.

Хищники в зоопланктоне и меропланктоне

Хищники в зоопланктоне и меропланктоне играют важную роль в водных экосистемах, регулируя численность других организмов и участвуя в переносе энергии по пищевой цепи.

Список основных хищников, разделённых на две группы: **зоопланктон** (постоянные обитатели толщи воды) и **меропланктон** (временные представители планктона, например, личинки).

Хищники в зоопланктоне

Веслоногие ракообразные (Copepoda):

Циклопы (Cyclopoida):

Многие виды циклопов являются хищниками, питаются мелкими зоопланктерами, коловратками и личинками.

Примеры: *Cyclops vicinus*, *Mesocyclops leuckarti*.

Каляноиды (Calanoida):

Некоторые каляноиды, особенно крупные виды, могут быть хищниками.

Пример: *Euchaeta*.

Ветвистоусые ракообразные (Cladocera):

Лептодора (Leptodora kindtii):

Крупный хищник, питающийся мелкими ветвистоусыми и коловратками.

Полифемус (Polyphemus pediculus):

Хищник, питающийся мелкими зоопланктерами.

Коловратки (Rotifera):

Аспланхна (Asplanchna):

Хищная коловратка, питающаяся другими коловратками и мелкими зоопланктерами.

Плеврома (Pleuroma):

Хищник, питающийся мелкими организмами.

Жгутиконосцы (Protozoa):

Некоторые инфузории (Ciliophora):

Хищные инфузории, питающиеся бактериями, мелкими жгутиконосцами и другими простейшими.

Пример: *Didinium*.

Хищники в меропланктоне

Личинки ракообразных:

Личинки крабов (зоеа и мегалопы):

Хищники, питающиеся мелкими зоопланктерами и личинками других организмов.

Личинки креветок (науплиусы и зоеа):

Хищники, питающиеся фитопланктоном и мелкими зоопланктерами.

Личинки рыб:

Личинки хищных рыб (например, окуня, щуки):

На ранних стадиях развития питаются зоопланктоном, включая мелких ракообразных и коловраток.

Личинки насекомых:

Личинки стрекоз (наяды):

Хищники, питающиеся зоопланктоном, личинками рыб и другими мелкими организмами.

Личинки жуков (например, плавунцов):

Хищники, питающиеся зоопланктоном и мелкими беспозвоночными.

Личинки моллюсков:

Личинки двустворчатых моллюсков (велигеры):

Некоторые виды на ранних стадиях могут быть хищниками, питаясь мелкими организмами.

Экологическая роль хищников:

Регуляция численности: Хищники контролируют популяции мирного зоопланктона, предотвращая их чрезмерное размножение.

Перенос энергии: Хищники передают энергию от низших трофических уровней (фитопланктон, зоопланктон) к высшим (рыбы, птицы).

Поддержание биоразнообразия: Хищники влияют на структуру сообществ, способствуя сохранению разнообразия видов.

Факультативные хищники в зоопланктоне — это организмы, которые могут переключаться между питанием растительной (фитопланктон) и животной (другие зоопланктеры или мелкие организмы) пищей в зависимости от условий окружающей среды. Их пищевое поведение определяется рядом факторов, включая доступность пищи, конкуренцию, температуру воды и физиологическое состояние. Рассмотрим, при каких условиях факультативные хищники предпочитают тот или иной тип пищи.

Условия, при которых факультативные хищники питаются фитопланктоном (растительной пищей):

Высокая концентрация фитопланктона:

Когда фитопланктон обилен (например, во время "цветения" воды), факультативные хищники переключаются на питание растительной пищей, так как она легкодоступна и требует меньше энергии для добычи.

Низкая концентрация животной пищи:

Если численность других зоопланктеров или мелких организмов низка, хищники вынуждены питаться фитопланктоном.

Молодые особи:

Молодые особи факультативных хищников часто питаются фитопланктоном, так как их размеры и ротовой аппарат не позволяют эффективно охотиться на других зоопланктеров.

Низкая температура воды:

При низких температурах метаболизм замедляется, и хищники могут переходить на менее энергоёмкую растительную пищу.

Условия, при которых факультативные хищники питаются животной пищей:

Высокая концентрация животной пищи:

Если в воде много мелких зоопланктеров (например, коловраток или мелких ракообразных), факультативные хищники переключаются на хищничество, так как животная пища более питательна и содержит больше белка и липидов.

Низкая концентрация фитопланктона:

При недостатке фитопланктона хищники вынуждены охотиться на других зоопланктеров.

Высокая температура воды:

При повышении температуры метаболизм ускоряется, и хищники нуждаются в более энергоёмкой пище, такой как животная.

Период размножения:

Во время размножения факультативные хищники часто переходят на животную пищу, так как она обеспечивает больше энергии и питательных веществ, необходимых для производства потомства.

Конкуренция за фитопланктон:

Если конкуренция за фитопланктон высока (например, при большом количестве фильтраторов), хищники могут переключиться на животную пищу.

Примеры факультативных хищников в зоопланктоне:

Ветвистоусые ракообразные (Cladocera):

Некоторые виды, такие как *Leptodora kindtii* и *Polyphemus pediculus*, могут питаться как фитопланктоном, так и мелкими зоопланктерами.

Веслоногие ракообразные (Copepoda):

Например, *Cyclops* и *Mesocyclops* могут переключаться между фильтрацией фитопланктона и хищничеством.

Коловратки (Rotifera):

Некоторые коловратки, такие как *Asplanchna*, являются факультативными хищниками.

Экологическое значение факультативных хищников:

Они играют важную роль в регулировании численности как фитопланктона, так и других зоопланктеров.

Их способность переключаться между типами пищи помогает им выживать в изменяющихся условиях среды.

Факультативные хищники способствуют стабильности экосистемы, так как могут компенсировать изменения в доступности пищи.

Список организмов с указанием их трофического статуса

	Коловратки (Rotifera):
	1. <i>Asplanchna priodonta</i> — хищник (питается другими коловратками и мелкими зоопланктерами).
	2. <i>Vipalpus hudsoni</i> — не хищник (питается фитопланктоном и органическими частицами).
	3. <i>Brachionus</i> — не хищник (фильтратор, питается фитопланктоном).
	4. <i>Brachionus angularis</i> — не хищник (фильтратор, питается фитопланктоном).
	5. <i>Brachionus calycifloris</i> — не хищник (фильтратор, питается фитопланктоном).
	6. <i>Brachionus calycifloris dorcasi</i> — не хищник (фильтратор, питается фитопланктоном).
	7. <i>Brachionus leydi rotundus</i> — не хищник (фильтратор, питается фитопланктоном).
	8. <i>Cephalodella ventripes</i> — не хищник (питается бактериями и органическими частицами).
	9. <i>Conochilus unicornis</i> — не хищник (фильтратор, питается фитопланктоном).
	10. <i>Euchlanis dilatata</i> — не хищник (фильтратор, питается фитопланктоном).
	11. <i>Euchlanis triquetra</i> — не хищник (фильтратор, питается фитопланктоном).
	12. <i>Filinia longisetae</i> — не хищник (фильтратор, питается фитопланктоном).
	13. <i>Kellicottia longispina</i> — не хищник (фильтратор, питается фитопланктоном).
	14. <i>Keratella cochlearis</i> — не хищник (фильтратор, питается фитопланктоном).
	15. <i>Keratella cochlearis baltica</i> — не хищник (фильтратор, питается фитопланктоном).
	16. <i>Keratella cochlearis tecta</i> — не хищник (фильтратор, питается фитопланктоном).
	17. <i>Keratella hiemalis</i> — не хищник (фильтратор, питается фитопланктоном).
	18. <i>Keratella quadrata</i> — не хищник (фильтратор, питается фитопланктоном).
	19. <i>Keratella quadrata platei</i> — не хищник (фильтратор, питается фитопланктоном).
	20. <i>Keratella testudo goseii</i> — не хищник (фильтратор, питается фитопланктоном).
	21. <i>Keratella valga monospina</i> — не хищник (фильтратор, питается фитопланктоном).
	22. <i>Lecane luna</i> — не хищник (питается бактериями и органическими частицами).
	23. <i>Lepadella</i> sp. — не хищник (питается бактериями и органическими частицами).
	24. <i>Notholca acuminata</i> — не хищник (фильтратор, питается фитопланктоном).
	25. <i>Polyarthra remata</i> — не хищник (фильтратор, питается фитопланктоном).
	26. <i>Polyarthra</i> sp. — не хищник (фильтратор, питается фитопланктоном).
	27. <i>Synchaeta</i> sp. — не хищник (фильтратор, питается фитопланктоном).
	28. <i>Trichocerca carucina</i> — не хищник (питается бактериями и органическими частицами).
	29. <i>Trichotria pocillum</i> — не хищник (питается бактериями и органическими частицами).

	30. <i>Trichotria truncata</i> — не хищник (питается бактериями и органическими частицами).
	Ветвистоусые ракообразные (<i>Cladocera</i>):
	1. <i>Alona affinis</i> — не хищник (фильтратор, питается фитопланктоном и детритом).
	2. <i>Alona guttata</i> — не хищник (фильтратор, питается фитопланктоном и детритом).
	3. <i>Alona quadrangularis</i> — не хищник (фильтратор, питается фитопланктоном и детритом).
	4. <i>Alonella nana</i> — не хищник (фильтратор, питается фитопланктоном и детритом).
	5. <i>Alonella exisa</i> — не хищник (фильтратор, питается фитопланктоном и детритом).
	6. <i>Bosmina coregoni</i> — не хищник (фильтратор, питается фитопланктоном).
	7. <i>Bosmina coregoni maritima</i> — не хищник (фильтратор, питается фитопланктоном).
	8. <i>Bosmina crassicornis</i> — не хищник (фильтратор, питается фитопланктоном).
	9. <i>Ceriodaphnia pulchella</i> — не хищник (фильтратор, питается фитопланктоном).
	10. <i>Chydorus sphaericus</i> — не хищник (фильтратор, питается фитопланктоном и детритом).
	11. <i>Daphnia cristata</i> — не хищник (фильтратор, питается фитопланктоном).
	12. <i>Daphnia cucullata</i> — не хищник (фильтратор, питается фитопланктоном).
	13. <i>Daphnia longispina</i> — не хищник (фильтратор, питается фитопланктоном).
	14. <i>Diaphanosoma brachiurum</i> — не хищник (фильтратор, питается фитопланктоном).
	15. <i>Disparolona rostrata</i> — не хищник (фильтратор, питается фитопланктоном и детритом).
	16. <i>Holopedium gibberum</i> — не хищник (фильтратор, питается фитопланктоном).
	17. <i>Limnospida frontosa</i> — не хищник (фильтратор, питается фитопланктоном).
	18. <i>Monospilus dispar</i> — не хищник (фильтратор, питается фитопланктоном и детритом).
	19. <i>Sida cristallina</i> — не хищник (фильтратор, питается фитопланктоном).
	20. <i>Bythotrephes cederstroemia</i> — хищник , хватает добычу ногочелюстями.
	21. <i>Bythotrephes brevimanus</i> — хищник , хватает добычу ногочелюстями.
	22. <i>Cercopagis pengoi</i> - хищник , ловит жертв длинной хвостовой нитью.
	23. <i>Evadne anonyx</i> - могут фильтровать, но чаще хищничают
	24. <i>Evadne nordmanni</i> - могут фильтровать, но чаще хищничают
	25. <i>Evadne anonyx x nordmanni</i> - могут фильтровать, но чаще хищничают
	26. <i>Leptodora kindtii</i> — хищник
	27. <i>Pleopis polyphemoides</i> - фильтратор , питается фитопланктоном.
	28. <i>Podon intermedius</i> - фильтраторы , но с низкой эффективностью
	29. <i>Podon leuckarti</i> - фильтраторы , но с низкой эффективностью
	30. <i>Polyphemus pediculus</i> - фильтратор , но также хищник (комбинированное питание).
	Веслоногие ракообразные (<i>Copepoda</i>):
	1. <i>Acanthocyclops viridis</i>— хищник (питается мелкими организмами).

	2. Eucyclops scutifer — хищник (питается мелкими зоопланктерами и коловратками).
	3. Eucyclops serrulatus — хищник (питается мелкими организмами).
	4. Eucyclops streenus — хищник (питается мелкими зоопланктерами).
	5. Cyclops vicinus — хищник (питается мелкими зоопланктерами и личинками).
	6. Macrocyclus albidus — хищник (питается мелкими зоопланктерами и коловратками).
	7. Mesocyclops leuckarti — хищник (питается мелкими зоопланктерами).
	8. Microcyclops bicolor — хищник (питается мелкими организмами).
	9. Microcyclops gracilis — хищник (питается мелкими зоопланктерами).
	10. Thermocyclops crassus — хищник (питается мелкими зоопланктерами).
	11. Thermocyclops oithonoides — хищник (питается мелкими зоопланктерами).
	12. Thermocyclops dybowski — хищник (питается мелкими зоопланктерами).
	13. Acartia tonsa — хищник (питается мелкими зоопланктерами и фитопланктоном).
	14. Eudiaptomus gracilis — не хищник (фильтратор, питается фитопланктоном).
	15. Eudiaptomus graciloides — не хищник (фильтратор, питается фитопланктоном).
	16. Eurytemora affinis — не хищник (фильтратор, питается фитопланктоном).
	17. Eurytemora lacustris — не хищник (фильтратор, питается фитопланктоном).
	18. Eurytemora velox — не хищник (фильтратор, питается фитопланктоном).
	19. Limnocalanus grimaldi — не хищник (фильтратор, питается фитопланктоном).
	20. Hetercope appendiculata — хищник (питается мелкими зоопланктерами).
	21. Harpacticidae — хищники (питаются мелкими организмами, включая бактерии и детрит).
	Меропланктон и бентосные организмы:
	1. Veliger Dreissena polymorpha - не хищники (фильтраторы, питаются фитопланктоном).
	2. Veliger Bivalvia - не хищники (фильтраторы, питаются фитопланктоном).
	1. Личинки Amphibalanus improvisus — не хищники (фильтраторы, питаются фитопланктоном).
	2. Личинки Amphibalanus improvisus Cypris — не хищники (фильтраторы, питаются фитопланктоном).
	3. Личинки Chironomidae — не хищники (питаются детритом и органическими частицами, некоторые виды — хищники).
	4. Личинки Polychaeta — не хищники (питаются детритом и органическими частицами, некоторые виды — хищники).
	5. Amphileptus sp. — хищник (хищная инфузория, питается другими простейшими).
	6. Gastropoda — не хищники (питаются водорослями и детритом, некоторые виды — хищники).
	7. Ostracoda — не хищники (питаются детритом и органическими частицами, некоторые виды — хищники).
	8. Hydracarina — хищники (питаются мелкими организмами, включая зоопланктон).

	9. Nematoda — не хищники (питаются бактериями и детритом, некоторые виды — хищники).
	10. Brachiopoda zooid — не хищник (фильтратор, питается фитопланктоном и органическими частицами).
	11. Mysida — хищник (питается мелкими зоопланктерами и органическими частицами).

Обозначения:

	Хищники	не фильтраторы	
	Мирные	фильтраторы 100%	
	всеядные	фильтраторы (частично)	
Цвета из матрицы			Цвета из матрицы

Копеподитные стадии веслоногих ракообразных (Copepoda), включая циклопов (Cyclopoidea), начинают проявлять хищническое поведение начиная с **копеподитных стадий III–IV (CIII–CIV)**. Однако степень хищничества зависит от вида, размера особи и доступности пищи.

Стадии развития циклопов:

Науплиусы (Nauplius):

Это ранние личиночные стадии (N1–N6). Науплиусы питаются в основном фитопланктоном, бактериями и мелкими органическими частицами. Они **не являются хищниками**.

Копеподиты (Copepodite):

Это промежуточные стадии развития (C1–C5). Начиная с **стадий CIII–CIV**, циклопы начинают охотиться на мелких организмов, таких как коловратки, мелкие ветвистоусые ракообразные и личинки других зоопланктеров.

CIII–CIV: Постепенно переходят к хищничеству, но ещё могут питаться фитопланктоном.

CV: Активные хищники, питающиеся мелкими зоопланктерами.

Взрослые особи (Adult):

Взрослые циклопы — **активные хищники**, питающиеся мелкими зоопланктерами, личинками и другими организмами.

Факторы, влияющие на хищничество:

Размер особи: Чем крупнее копепоидитная стадия, тем больше вероятность хищничества.

Доступность пищи: При недостатке фитопланктона циклопы раньше переходят на хищничество.

Температура: При повышении температуры метаболизм ускоряется, что стимулирует хищническое поведение.

Вид циклопа: Некоторые виды (например, *Cyclops vicinus*) начинают охотиться раньше, чем другие.

Примеры хищничества у циклопов:

Cyclops vicinus: Начинает охотиться на стадиях CIII–CIV, питаясь коловратками и мелкими ветвистоусыми ракообразными.

Mesocyclops leuckarti: Активный хищник на стадиях CV и взрослых особей, питается мелкими зоопланктерами и личинками рыб.

Экологическое значение:

Хищничество копепоидитных стадий циклопов играет важную роль в регулировании численности мелкого зоопланктона.

Циклопы участвуют в переносе энергии от низших трофических уровней (фитопланктон, мелкий зоопланктон) к высшим (рыбы, птицы).

Литература:

Lampert, W., & Sommer, U. (2007). *Limnoecology: The Ecology of Lakes and Streams*. Oxford University Press.

Описаны фильтраторы и их роль в экосистемах.

Wetzel, R. G., & Likens, G. E. (2000). *Limnological Analyses*. Springer.

Практическое руководство по изучению зоопланктона, включая фильтраторов.

Reynolds, C. S. (2006). *Ecology of Phytoplankton*. Cambridge University Press.

В книге обсуждается взаимодействие фитопланктона и фильтраторов.

Монаков А. В. (1998)

«Питание пресноводных беспозвоночных» (Институт экологии Волжского бассейна).

Подробный анализ трофических связей зоопланктона, включая фильтраторов, хищников и детритофагов.

Алимов А. Ф. (2000)

«Элементы теории функционирования водных экосистем» (Наука).

Глава о трофических сетях и роли зоопланктона в переносе энергии.

Крылов А. В. (2012)

«Структура и функционирование зоопланктона в озерах» (Биология внутренних вод).

Классификация трофических групп и их адаптации.

Lampert W., Sommer U. (2007)

«*Limnoecology: The Ecology of Lakes and Streams*» (Oxford University Press).

Глава «**The Trophic Role of Zooplankton**» – взаимодействие с фитопланктоном и хищниками.

Brooks J. L., Dodson S. I. (1965)

«*Predation, body size, and composition of plankton*» (Science).

Классическая работа о влиянии хищников на трофическую структуру («гипотеза размера»).

Гутельмахер Б. Л. (1986)

«*Метаболизм планктона как единой системы*» (Наука).

Роль дафний и коловраток в потреблении фитопланктона.

Porter K. G. (1977)

«*The plant-animal interface in freshwater ecosystems*» (American Scientist).

Механизмы фильтрации и избирательность питания.

Мордухай-Болтовской Ф. Д. (1954)

«*Определитель фауны планктона Азовского моря*» (АН СССР).

Описание трофических связей веслоногих рачков.

Zaret T. M. (1980)

«*Predation and Freshwater Communities*» (Yale University Press).

Влияние хищного зоопланктона на структуру сообщества.

Чистая фиксация CO₂

Связь между продукцией фитопланктона и продукцией зоопланктона через углекислый газ (CO₂) основана на потоках углерода в водных экосистемах. Углекислый газ является ключевым элементом в круговороте углерода: фитопланктон фиксирует CO₂ в процессе фотосинтеза, а зоопланктон потребляет фитопланктон, возвращая часть углерода в виде CO₂ через дыхание.

1. Фитопланктон: фиксация CO₂

Фотосинтез:

Фитопланктон поглощает CO₂ из воды и преобразует его в органическое вещество (углеводы) с помощью солнечной энергии:



Это называется первичной продукцией.

Продукция фитопланктона (P_{phyto}):

Измеряется в мг C/м³/сутки или г C/м²/год.

Примерные значения:

В олиготрофных водоемах: 0,1–1 мг C/м³/сутки.

В эвтрофных водоемах: 10–100 мг C/м³/сутки.

2. Зоопланктон: потребление фитопланктона

Потребление фитопланктона:

Зоопланктон питается фитопланктоном, используя его как источник углерода и энергии.

Часть углерода, потребленного зоопланктоном, используется для роста и размножения (продукция зоопланктона, P_{zoo}), а часть выделяется в виде CO₂ через дыхание и снова становится доступным для фитопланктона.

Трофическая эффективность:

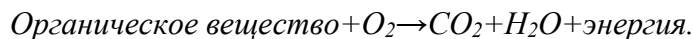
Эффективность передачи углерода от фитопланктона к зоопланктону обычно составляет 10–20%.

Это означает, что только 10–20% углерода, фиксированного фитопланктоном, переходит в продукцию зоопланктона.

3. Дыхание зоопланктона: выделение CO₂

Дыхание (R):

Зоопланктон выделяет CO₂ в процессе дыхания:



4. Чистая фиксация CO₂ (Net CO₂ Fixation)

Чистая фиксация CO_2 — это разница между количеством CO_2 , фиксированного фитопланктоном, и количеством CO_2 , выделенного зоопланктоном.

Чистая фиксация = $P_{\text{phyto}} - R_{\text{zoo}}$, где R_{zoo} — дыхание всего зоопланктона.

Экологическая роль:

Положительная чистая фиксация CO_2 - когда фиксация CO_2 фитопланктоном превышает выделение CO_2 организмами и разложением.

Экосистема аккумулирует углерод: Это указывает на высокую продуктивность фитопланктона и здоровое состояние экосистемы.

Снижение CO_2 в воде: Это может приводить к увеличению pH (вода становится менее кислой), что благоприятно для многих организмов.

Поддержание пищевой цепи: Углерод, фиксированный фитопланктоном, передается по пищевой цепи, поддерживая зоопланктон, рыб и других консументов.

Здоровая экосистема: Положительная чистая фиксация указывает на сбалансированный круговорот углерода и высокую биологическую продуктивность.

Отрицательная чистая фиксация CO_2 - когда выделение CO_2 превышает фиксацию CO_2 фитопланктоном.

Экосистема теряет углерод: Это может указывать на деградацию органического вещества (например, при разложении мертвой биомассы).

Увеличение CO_2 в воде: Это может приводить к снижению pH (вода становится более кислой), что негативно влияет на многие организмы.

Нарушение пищевой цепи: Недостаток фитопланктона может привести к снижению численности зоопланктона и рыб.

Нарушенная экосистема: Отрицательная чистая фиксация может указывать на проблемы, такие как:

Эвтрофикация: Избыток органического вещества приводит к его разложению и выделению CO_2 .

Загрязнение: Токсичные вещества могут подавлять рост фитопланктона.

Кислородное голодание: Высокое выделение CO_2 может сопровождаться снижением уровня кислорода.

5. Факторы, влияющие на баланс CO_2

Температура:

С повышением температуры увеличивается дыхание зоопланктона, что приводит к большему выделению CO_2 .

Доступность фитопланктона:

При избытке фитопланктона трофическая эффективность может снижаться, что увеличивает выделение CO_2 .

Состав сообщества:

Разные виды зоопланктона имеют разную эффективность использования углерода.

Экологические последствия баланса CO_2

Роль в круговороте углерода:

Баланс CO_2 показывает, насколько эффективно экосистема удерживает углерод в органическом веществе.

Классификация фиксации CO_2

1. Низкая фиксация CO_2

Значения: 0,1–1 мг С/м³/сутки (или 10–100 г С/м²/год).

Характеристика:

Типична для олиготрофных водоемов (бедных питательными веществами).

Фитопланктон ограничен в росте из-за недостатка фосфора, азота или света.

Экологическое значение:

Низкая продуктивность экосистемы.

Вода обычно прозрачная, с низким содержанием органического вещества.

Пример: горные озера, глубокие олиготрофные озера.

2. Средняя фиксация CO_2

Значения: 1–10 мг С/м³/сутки (или 100–500 г С/м²/год).

Характеристика:

Типична для мезотрофных водоемов (умеренно продуктивных).

Фитопланктон имеет достаточно питательных веществ для роста, но его продукция ограничена сезонными изменениями или другими факторами.

Экологическое значение:

Умеренная продуктивность экосистемы.

Вода может быть слегка мутной из-за наличия фитопланктона.

Пример: многие естественные озера и водохранилища.

3. Высокая фиксация CO_2

Значения: 10–100 мг С/м³/сутки (или 500–2000 г С/м²/год).

Характеристика:

Типична для эвтрофных водоемов (богатых питательными веществами).

Фитопланктон активно растет благодаря избытку фосфора, азота и света.

Экологическое значение:

Высокая продуктивность экосистемы.

Вода часто мутная, с высоким содержанием органического вещества.

Может приводить к цветению воды и дефициту кислорода в придонных слоях.

Пример: эвтрофные озера, пруды, водоемы, подверженные антропогенному загрязнению.

4. Очень высокая фиксация CO₂

Значения: >100 мг С/м³/сутки (или >2000 г С/м²/год).

Характеристика:

Наблюдается в гиперэвтрофных водоемах с крайне высоким уровнем питательных веществ.

Часто связано с антропогенным воздействием (например, сброс сточных вод).

Экологическое значение:

Очень высокая продуктивность, но часто неустойчивая.

Может вызывать кислородное голодание (гипоксию) и заморные явления.

Пример: водоемы вблизи сельскохозяйственных полей или промышленных зон.

Факторы, влияющие на фиксацию CO₂

Концентрация питательных веществ:

Фосфор (P) и азот (N) — основные лимитирующие факторы.

Свет:

Доступность света влияет на фотосинтез.

Температура:

С повышением температуры увеличивается метаболизм фитопланктона.

Антропогенное воздействие:

Сброс сточных вод, сельскохозяйственные стоки.

Литература:

Cole, J. J., et al. (1994).

Название: *Carbon dioxide supersaturation in the surface waters of lakes.*

Журнал: *Science*, 265(5178), 1568-1570.

Исследование баланса CO₂ в поверхностных водах озер, включая чистую фиксацию и выделение CO₂.

Duarte, C. M., & Prairie, Y. T. (2005).

Название: *Prevalence of heterotrophy and atmospheric CO₂ emissions from aquatic ecosystems.*

Журнал: *Ecosystems*, 8(7), 862-870.

Работа посвящена роли гетеротрофии в выделении CO₂ и балансу углерода в водных экосистемах.

Tranvik, L. J., et al. (2009).

Название: *Lakes and reservoirs as regulators of carbon cycling and climate.*

Журнал: *Limnology and Oceanography*, 54(6), 2298-2314.

Обзор роли озер и водохранилищ в глобальном углеродном цикле, включая чистую фиксацию CO₂.

Hanson, P. C., et al. (2003).

Название: *Lake metabolism: Relationships with dissolved organic carbon and phosphorus.*

Журнал: *Limnology and Oceanography*, 48(3), 1112-1119.

Исследование взаимосвязи между метаболизмом озер, растворенным органическим углеродом и фосфором.

Staehr, P. A., et al. (2010).

Название: *Lake metabolism and the diel oxygen technique: State of the science.*

Журнал: *Limnology and Oceanography: Methods*, 8(11), 628-644.

Методы измерения метаболизма озер, включая чистую фиксацию CO₂.

Raymond, P. A., et al. (2013).

Название: *Global carbon dioxide emissions from inland waters.*

Журнал: *Nature*, 503(7476), 355-359.

Оценка глобальных выбросов CO₂ из внутренних вод, включая баланс фиксации и выделения.

Wetzel, R. G. (2001).

Название: *Limnology: Lake and river ecosystems.*

Издательство: Academic Press.

Классический учебник по лимнологии, содержащий разделы о круговороте углерода и балансе CO₂.

Giorgio, P. A., & Williams, P. J. le B. (2005).

Название: *Respiration in aquatic ecosystems.*

Издательство: Oxford University Press.

Книга посвящена дыханию в водных экосистемах, включая баланс CO₂.

Скорость потребления кислорода зоопланктоном — важный физиологический параметр, который отражает интенсивность метаболизма организмов. Она зависит от вида, размера особи, температуры воды и активности организма.

Для расчета **потребления кислорода (R)** зоопланктоном используется связь между **дыханием** и **продукцией**. Потребление кислорода зоопланктоном можно рассчитать через **P/R-коэффициент** (соотношение продукции к дыханию) или через **удельные траты на дыхание**.

Расчет через P/R-коэффициент

P/R-коэффициент:

Для зоопланктона P/R-коэффициент обычно составляет **0,2–0,5**.

Это означает, что 20–50% потребленного углерода используется для продукции, а остальное — для дыхания.

Формула:

$$R = P_{zoo} \cdot P/R, \text{ где:}$$

P_{zoo} — продукция зоопланктона (мг С/м³/сутки),

P/R — P/R-коэффициент.

Факторы, влияющие на потребление кислорода

Температура:

С повышением температуры потребление кислорода увеличивается.

Размер организмов:

Мелкие организмы имеют более высокие удельные траты на дыхание.

Физиологическое состояние:

Активно растущие организмы потребляют больше кислорода.

Экологическое значение:

Скорость потребления кислорода отражает энергетические затраты зоопланктона и его роль в круговороте веществ.

Зоопланктон влияет на концентрацию кислорода в воде, особенно в глубоких слоях водоёмов.

Литература:

Lampert, W., & Sommer, U. (2007). *Limnoecology: The Ecology of Lakes and Streams*. Oxford University Press.

В книге подробно описаны процессы потребления кислорода у зоопланктона.

Wetzel, R. G. (2001). *Limnology: Lake and River Ecosystems*. Academic Press.

Рассматривается роль зоопланктона в круговороте кислорода.

Reynolds, C. S. (2006). *Ecology of Phytoplankton*. Cambridge University Press.

Описаны взаимодействия фитопланктона и зоопланктона

Киселёв, И. А. (1969). *Планктон морей и континентальных водоёмов.* Ленинград: Наука.

Классическая работа, в которой подробно описаны основные группы зоопланктона и их экология.

Монаков, А. В. (1998). *Питание пресноводных беспозвоночных.* Москва: Наука.

В книге рассмотрены пищевые потребности и метаболизм зоопланктона, включая потребление кислорода.

Винберг, Г. Г. (1960). *Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб.* Минск: Издательство АН БССР.

Хотя книга посвящена рыбам, в ней также рассматриваются методы оценки метаболизма, применимые к зоопланктону.

Алимов, А. Ф. (1989). *Элементы теории функционирования водных экосистем.* Санкт-Петербург: Наука.

В книге обсуждаются энергетические процессы в водных экосистемах, включая потребление кислорода зоопланктоном.

Ривьер, И. К. (1977). *Зоопланктон озёр и его продукция.* Ленинград: Наука.

В книге описаны методы оценки продукции зоопланктона, включая потребление кислорода и фильтрацию.

Сорокин, Ю. И. (1982). *Роль бактерий в продуктивности водных экосистем.* Москва: Наука.

Рассматривается роль зоопланктона в круговороте веществ, включая потребление кислорода.

Методические рекомендации по изучению продуктивности зоопланктона (1980). Ленинград: Наука.

Практическое руководство по методам изучения зоопланктона, включая измерение потребления кислорода.

Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем (1992). Санкт-Петербург: Гидрометеоздат.

Описаны методы оценки физиологических параметров зоопланктона.

Ивлева, И. В. (1977). *Энергетический обмен у водных животных.* Киев: Наукова думка.

В книге рассмотрены методы измерения потребления кислорода у водных организмов, включая зоопланктон.

Шушкина, Е. А. (1985). *Метаболизм зоопланктона в условиях изменяющейся среды.* Москва: Наука.

Исследование влияния температуры, солёности и других факторов на потребление кислорода зоопланктоном.

Углеродный баланс

Прирост биомассы зоопланктона происходит за счёт разницы между потреблённым углеродом и его потерями. Даже при выделении CO_2 , экскреции и фекалиях часть углерода усваивается и превращается в новые ткани. Чем эффективнее зоопланктон использует пищу, тем больше его биомасса.

Упрощённая схема:

Прирост биомассы = Потреблённый C – (Дыхание + Экскреция + Фекалии)

Разница между потреблённым и потерянным углеродом

Зоопланктон усваивает лишь часть углерода из пищи, а остальное теряется.

Прирост биомассы — это «чистый» углерод, который не был потрачен на метаболизм и выделение, а пошёл на построение новых клеток (белки, липиды, хитин и др.).

Эффективность усвоения углерода

Зоопланктон усваивает не весь углерод из пищи, а только его часть:

Усвоение углерода фитопланктона:

Обычно 20–50% потреблённого C идёт в биомассу (при оптимальных условиях).

Остальное теряется:

30–60% — дыхание (CO_2).

5–20% — экскреция (растворённые органические вещества, аммоний и др.).

10–30% — фекальные пеллеты (непереваренные остатки).

Источники углерода для роста

Липиды (жиры): идут на построение клеточных мембран и запас энергии.

Белки: используются для синтеза мышц и ферментов.

Углеводы: превращаются в энергию или структурные полисахариды (например, хитин у ракообразных).

Чем выше качество пищи (например, фитопланктон, богатый ПНЖК — полиненасыщенными жирными кислотами), тем больше углерода идёт в рост, а не в дыхание.

Почему прирост возможен, даже если углерод «теряется»?

Фекальные пеллеты и экскреция — это **неусвоенный углерод**, который **не был частью метаболизма**.

Дыхание — затраты на энергию, но если пищи достаточно, часть С всё равно остаётся для роста.

Зоопланктон может накапливать липиды (например, у копепод до 50% сухого веса — это запасные жиры).

Условия для положительного прироста

Высокая пищевая ценность корма (например, диатомовые водоросли или криптофитовые).

Оптимальная температура (не слишком высокая, чтобы не увеличивались затраты на дыхание).

Достаточное количество пищи (при дефиците весь углерод уходит на поддержание жизни, а не рост).

Уравнение углеродного баланса:

Потреблённый С = Дыхание (CO₂) + Экскреция (DOM) + Фекалии + Прирост биомассы,

где:

Дыхание (CO₂) – углерод, окисленный до CO₂ для получения энергии.

Экскреция (DOM) – растворённые органические вещества (например, аминокислоты, мочевина), **но не аммоний (NH₄⁺)**, так как он содержит азот, а не углерод.

Фекалии – непереваренные остатки (пеллеты) с углеродом.

Прирост биомассы – углерод, встроенный в новые ткани (белки, липиды, хитин).

Пример расчёта (на 100 мг потреблённого С):

Статья расхода	Доля (%)	Углерод (мг)
Дыхание (CO₂)	50–70	50–70
Экскреция (DOM)	5–15	5–15
Фекалии	10–30	10–30
Прирост биомассы	10–30	10–30

Литература:

G.-A. Paffenhöfer (2006). *Zooplankton: Energy Budgets and Metabolic Rates.*

R.W. Sterner, J.J. Elser (2002). *Ecological Stoichiometry.*

Киселёв, И. А. (1969). *Планктон морей и континентальных водоёмов.* Ленинград: Наука.

Монаков, А. В. (1998). *Питание пресноводных беспозвоночных.* Москва: Наука.

Ривьер, И. К. (1977). *Зоопланктон озёр и его продукция.* Ленинград: Наука.

ЭКСКРЕЦИЯ ФОСФАТОВ И АММОНИЙНОГО АЗОТА

Интенсивность экскреции фосфатов (PO_4^{3-}) и аммонийного азота (NH_4^+) у зоопланктона — это важный показатель, который отражает выделение этих биогенных элементов в результате метаболизма. Эти процессы играют ключевую роль в круговороте питательных веществ в водных экосистемах, так как выделенные фосфаты и аммонийный азот могут быть повторно использованы фитопланктоном для роста.

Чтобы рассчитать общее количество биогенных элементов (например, азота и фосфора), выделяемых зоопланктоном в воду, необходимо знать **массу тела**, **численность** зоопланктона и **удельное содержание биогенных элементов** в их организме. Ниже приведены формулы и шаги для расчёта.

Основные параметры для расчёта:

Масса тела зоопланктона (W): масса одной особи (мг).

Численность зоопланктона (N): количество особей на единицу объёма воды (особей/ м^3).

Содержание биогенных элементов в организме:

Азот (CN): обычно 7–12% от сухой массы тела.

Фосфор (CP): обычно 1–3% от сухой массы тела.

Интенсивность экскреции (E): доля биогенных элементов, выделяемых в воду за сутки (обычно 5–20% от общего содержания).

Формулы для расчёта:

Общее содержание биогенных элементов в зоопланктоне:

Азот:

$$N_{\text{total}} = W \times N \times C_N$$

Фосфор:

$$P_{\text{total}} = W \times N \times C_P, \text{ где:}$$

N_{total} — общее содержание азота ($\text{мг}/\text{м}^3$),

P_{total} — общее содержание фосфора ($\text{мг}/\text{м}^3$),

W — масса тела одной особи (мг),

N — численность зоопланктона (особей/ м^3),

C_N — доля азота в организме (например, 0.1 для 10%),

C_P — доля фосфора в организме (например, 0.02 для 2%).

Количество биогенных элементов, выделяемых в воду:

Азот:

$$N_{\text{excreted}} = N_{\text{total}} \times E$$

Фосфор:

$$P_{\text{excreted}} = P_{\text{total}} \times E, \text{ где:}$$

N_{excreted} — количество выделенного азота ($\text{мг}/\text{м}^3/\text{сутки}$),

P_{excreted} — количество выделенного фосфора ($\text{мг}/\text{м}^3/\text{сутки}$),

E — интенсивность экскреции (например, 0.1 для 10%).

Пример расчёта:

Данные:

Масса тела зоопланктона (W) = 0.1 мг/особь,

Численность зоопланктона (N) = 1000 особей/м³,

Содержание азота (CN) = 10% (0.1),

Содержание фосфора (CP) = 2% (0.02),

Интенсивность экскреции (E) = 10% (0.1).

Расчёт:

1. Общее содержание азота:

$$N_{\text{total}} = 0.1 \times 1000 \times 0.1 = 10 \text{ мг/м}^3.$$

2. Общее содержание фосфора:

$$P_{\text{total}} = 0.1 \times 1000 \times 0.02 = 2 \text{ мг/м}^3.$$

3. Количество выделенного азота:

$$N_{\text{excreted}} = 10 \times 0.1 = 1 \text{ мг/м}^3/\text{сутки}.$$

4. Количество выделенного фосфора:

$$P_{\text{excreted}} = 2 \times 0.1 = 0.2 \text{ мг/м}^3/\text{сутки}.$$

Факторы, влияющие на выделение биогенных элементов:

Биологические факторы:

Состав зоопланктона: Крупные виды (например, *Daphnia*) выделяют больше биогенных элементов, чем мелкие (например, коловратки).

Пищевая активность: Чем выше рацион, тем больше выделяется биогенных элементов.

Физиологическое состояние: Молодые особи выделяют больше азота и фосфора, так как они активно растут.

Физико-химические факторы:

Температура: При повышении температуры метаболизм ускоряется, что увеличивает выделение биогенных элементов.

Качество пищи: Пища с высоким содержанием азота и фосфора (например, фитопланктон) увеличивает выделение этих элементов.

Экологическое значение:

Выделение азота и фосфора зоопланктоном поддерживает продуктивность водоёмов, так как эти элементы необходимы для роста фитопланктона.

Зоопланктон играет ключевую роль в круговороте биогенных элементов в водных экосистемах.

Литература:

Работы по экскреции азота и фосфора:

Lampert, W., & Sommer, U. (2007). *Limnoecology: The Ecology of Lakes and Streams*. Oxford University Press.

В книге подробно описаны процессы выделения биогенных элементов.

Wetzel, R. G. (2001). *Limnology: Lake and River Ecosystems*. Academic Press.

Рассматривается роль зоопланктона в круговороте азота и фосфора.

Reynolds, C. S. (2006). *Ecology of Phytoplankton*. Cambridge University Press.

Описаны взаимодействия фитопланктона и зоопланктона.

Lehman, J. T. (1980). Release and cycling of nutrients between planktonic algae and herbivores. *Limnology and Oceanography*, 25(4), 620-632.

В статье обсуждаются процессы выделения азота и фосфора зоопланктоном и их роль в круговороте питательных веществ.

Sterner, R. W. (1986). The role of grazers in phytoplankton succession. In *Plankton Ecology: Succession in Plankton Communities* (pp. 107-170). Springer.

Рассматривается роль зоопланктона в экскреции биогенных элементов и их влияние на фитопланктон.

Andersen, T., & Hessen, D. O. (1991). Carbon, nitrogen, and phosphorus content of freshwater zooplankton. *Limnology and Oceanography*, 36(4), 807-814.

В работе приводятся данные о содержании углерода, азота и фосфора в зоопланктоне и их экскреции.

Wetzel, R. G., & Likens, G. E. (2000). *Limnological Analyses*. Springer.

Практическое руководство по методам изучения экскреции и других физиологических процессов у водных организмов.

Downing, J. A., & Rigler, F. H. (Eds.). (1984). *A Manual on Methods for the Assessment of Secondary Productivity in Fresh Waters*. Blackwell Scientific Publications.

В руководстве описаны методы оценки продукции и экскреции у зоопланктона.

Соотношение C:N:P

Соотношение C:N:P в органическом веществе (C:N:P stoichiometry (стехиометрия C:N:P) или экологическая стехиометрия) — это важный показатель, который отражает баланс основных элементов (углерода, азота и фосфора) в экосистеме. Это соотношение помогает понять, какие элементы являются лимитирующими для роста организмов (например, фитопланктона) и как происходит круговорот веществ в экосистеме.

Классическое соотношение Редфилда (редфилдовское соотношение):

Для морского фитопланктона: C:N:P = 106:16:1.

Это соотношение считается эталонным для многих водных экосистем.

В пресноводных экосистемах:

Соотношение может варьироваться в зависимости от типа водоема и доступности питательных веществ.

Например, C:N:P = 100-200:10-20:1.

Типичные соотношения C:N:P у зоопланктона

Зоопланктон (ракообразные, коловратки и др.) обычно выделяет N и P в виде аммония (NH_4^+) и фосфатов (PO_4^{3-}), а органический углерод – в виде растворённых органических соединений (РОВ) или CO_2 .

Средние значения экскреции (по массе):

C:N:P \approx 50–150 : 15–30 : 1 (может сильно варьировать!)

Например:

Веслоногие рачки (копеподы): ~80C:20N:1P

Дафнии: ~100C:25N:1P

Коловратки: могут выделять больше N относительно P (из-за высоких потребностей в P для панцирей у ракообразных).

Как используется соотношение C:N:P

Оценка лимитирующих факторов:

Если соотношение C:N:P в органическом веществе отклоняется от нормы, это может указывать на дефицит одного из элементов (**лимитирующий элемент** в экосистеме).

Например:

Высокое соотношение C:N (например, 200:10:1) указывает на дефицит азота.

Высокое соотношение C:P (например, 106:16:2) указывает на дефицит фосфора.

Прогнозирование роста фитопланктона:

Фитопланктон требует определенного соотношения C:N:P для роста.

Если в воде недостаточно азота или фосфора, рост фитопланктона будет ограничен.

Оценка качества органического вещества:

Высокое содержание углерода (C) относительно азота (N) и фосфора (P) указывает на низкое качество пищи для консументов (например, зоопланктона).

Низкое соотношение C:N и C:P указывает на высокое качество пищи.

Примеры использования

Дефицит азота (N):

Если соотношение C:N:P = 200:10:1, это указывает на дефицит азота.

Фитопланктон будет ограничен в росте, даже если фосфора достаточно.

Дефицит фосфора (P):

Если соотношение C:N:P = 106:16:2, это указывает на дефицит фосфора.

Фитопланктон будет ограничен в росте, даже если азота достаточно.

Сбалансированное соотношение:

Если соотношение C:N:P близко к 106:16:1, это указывает на сбалансированность питательных веществ.

Фитопланктон может активно расти.

В соотношении Редфилда (C:N:P = 106:16:1) учитывается **аккумулированный углерод** (и азот, и фосфор) в органическом веществе фитопланктона, то есть тот, который вошёл в состав биомассы при фотосинтезе.

Примеры отклонений

У диатомовых водорослей C:N:P \approx 106:16:1 (близко к Редфилду).

У цианобактерий может быть меньше N и P (например, 160:20:1).

В наземных растениях C:N \approx 100:1 (много клетчатки, мало белка).

Соотношение Редфилда для зоопланктона:

Соотношение Редфилда (C:N:P = 106:16:1) изначально описывает фитопланктон, но для зоопланктона стехиометрия может сильно отличаться.

Ключевые моменты:

Какой углерод (C), азот (N) и фосфор (P) учитывать?

Для зоопланктона важно различать:

Аккумуляированный (в составе тела – белки, липиды, хитин).

Выделенный (фекальные пеллеты, экскреция).

Потреблённый (съеденный, но не усвоенный).

В аналоге Редфилда для зоопланктона берут:

Аккумуляированный C, N, P – то, что вошло в биомассу (например, прирост массы тела).

Фекальные пеллеты – если изучается седиментация.

Отклонения от Редфилда

Зоопланктон часто нарушает соотношение 106:16:1, потому что:

Хищники имеют больше N и P (белки, ДНК).

Ракообразные накапливают хитин (много C, мало P).

Фекальные пеллеты бедны N и P (C:N:P \approx 200:20:1).

Примеры соотношений в зоопланктоне:

Группа	C:N:P (в теле)	C:N:P (фекальные пеллеты)
Ветвистоусые (Cladocera)	80:14:1	250:30:1
Веслоногие (Copepoda)	70:12:1	200:25:1
Коловратки (Rotifera)	60:10:1	–

Определить **точно** соотношение экскреции C:N:P без измерений метаболизма нельзя, но можно получить **правдоподобные оценки**, если:

Использовать литературные данные по конкретным видам,

Учесть биомассу и численность,

Явно указать, что углерод учтён не полностью (без CO₂).

Идеальный вариант: дополнить расчёты хотя бы одним инструментальным измерением (например, экскреции NH₄⁺ и PO₄³⁻).

В соотношении C:N:P экскреции зоопланктона учитывается весь углерод, выделяемый организмом в окружающую среду, но важно различать его формы.

В стехиометрических расчётах учитывают две **основные формы** экскретируемого углерода:

1) Углекислый газ (CO₂) – основной источник С

Происхождение: Продукт дыхания (аэробного метаболизма).

Доля в экскреции: 70–90% от общего выделяемого С.

2) Растворённый органический углерод (POB, DOC – Dissolved Organic Carbon)

Происхождение: Слизь, экзоферменты, выделения клеток.

Непереваренные остатки пищи (в меньшей степени).

Доля в экскреции: 5–30% от общего С.

Что НЕ включают (или учитывают отдельно)?

Фекальный углерод – формально это не экскреция, а неусвоенная пища. Его часто рассматривают отдельно.

Карбонаты (HCO₃⁻, CO₃²⁻) – их обычно не учитывают, так как они не связаны с метаболизмом зоопланктона.

Классическое редфилдовское соотношение (106:16:1 для фитопланктона) неприменимо к экскреции зоопланктона – у него свои паттерны..

Сравнение с другими водоемами

Олиготрофные озера: C:N:P ближе к Редфилду (например, 106:16:1).

Эвтрофные системы: Могут достигать **200:20:1** при дефиците P (например, при цветении цианобактерий).

Морской зоопланктон: Обычно C:N ~ **5:1**, C:P ~ 50:1 (из-за большего содержания P в морской биомассе).

Типичные диапазоны для зоопланктона

Согласно исследованиям, **стандартные соотношения** у зоопланктона близки к:

C:N \approx **5–10:1** (у животных ниже, чем у фитопланктона, так как меньше структурных углеводов).

C:P \approx **40–100:1** (зависит от вида и доступности фосфора).

N:P \approx **5–30:1** (обычно стремится к **16:1**, как у Редфилда).

Примеры из литературы:

Копеподы: **C:N:P** \approx **80:15:1** (Anderson & Hessen, 1995).

Дафнии: **C:N:P** \approx **100:20:1** (Sterner & Elser, 2002).

Морской зоопланктон: **C:P** может достигать **200:1** при дефиците P (Hessen et al., 2013).

Примеры из исследований

В арктических озёрах при дефиците P у зоопланктона наблюдали **C:P** до **500:1** (Hessen et al., 2013).

При питании цианобактериями (бедными P) дафнии имели **C:N:P** \approx **200:20:1** (Gulati et al., 2001).

В лабораторных экспериментах при P-голодании **C:P** копепоид достигал **1000:1** (Plath & Woersma, 2001).

Примеры значений:

Фитопланктон (редфилдовское соотношение): 106C:16N:1P

Бактерии: ~50C:10N:1P

Детрит (листья деревьев): ~1000C:20N:1P (высокий C:N означает медленное разложение)

Этот подход широко используется в экологии, биогеохимии и исследованиях круговорота веществ в природе.

Экологическое значение

Влияние на фитопланктон: Зоопланктон возвращает N и P в воду, стимулируя рост водорослей. Если соотношение N:P в экскреции сильно отличается от 16:1, это может изменить лимитирующий элемент в экосистеме.

Индикатор пищевого стресса: Резкие сдвиги в C:N:P могут указывать на изменение рациона или голодание.

Роль в круговороте элементов: Зоопланктон ускоряет рециклинг питательных веществ, и его экскреция влияет на **продуктивность водоёмов**.

Вывод

Соотношение C:N:P у зоопланктона – важный показатель его **физиологического состояния и роли в экосистеме**. Отклонения от средних значений помогают понять:

Чем питается зоопланктон,

Какие элементы лимитируют его рост,

Как он влияет на круговорот веществ в водоёме.

Литература:

Алимов А.Ф. (2000). Элементы теории функционирования водных экосистем. СПб: Наука.

Глава 4 посвящена биогенному круговороту и роли зоопланктона.

Заика В.Е. (2005). Сравнительная биохимия водных организмов. Киев: Наукова думка. Содержит данные по элементному составу гидробионтов, включая зоопланктон.

Остапеня А.П. (1985). Экологическая биохимия водных животных. Минск: Наука и техника.

Рассматривает биохимические аспекты экскреции у водных организмов.

Крылов А.В. (2010). "Экологическая стехиометрия в планктонных сообществах". Журнал общей биологии, 71(3), 203-215.

Обзорный материал по соотношениям C:N:P в планктоне.

Кутикова Л.А. (1998). "Изменчивость элементного состава ветвистоусых ракообразных в условиях разного трофического статуса водоемов". Экология, 4, 283-289.

Ривьер И.К. (2007). "Метаболические адаптации зоопланктона к дефициту фосфора". Океанология, 47(2), 234-241.

Дгебуадзе Ю.Ю., Крылов А.В. (2012). "Роль зоопланктона в круговороте биогенных элементов". Водные ресурсы, 39(5), 512-525.

Сорокин Ю.И. (2002). "Экскреторная функция зоопланктона в пресных водоемах". Биология внутренних вод, 3, 3-12.

Лазарева В.И. (2015). "Влияние стехиометрического дисбаланса на продукционные характеристики зоопланктона". Биология внутренних вод, 1, 34-42.

Протасов А.А. (2013). "Биогеохимические индикаторы в гидроэкологии". Киев: Институт гидробиологии НАН Украины.

Садыков О.Ф., Лукин А.А. (2008). Экологическая биохимия водных экосистем. М.: Академия.

Галковская Г.А. (2001). Функционирование пресноводного зоопланктона. Минск: БГУ.

Sterner, R.W., & Elser, J.J. (2002). *Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere*. Princeton University Press.

Основная книга по экологической стехиометрии, включая разделы о зоопланктоне.

Elser, J.J., et al. (2000). *Biological stoichiometry from genes to ecosystems*. Ecology Letters, 3(6), 540-550.

Обзор роли стехиометрии в экологии, включая данные по C:N:P у планктона.

Andersen, T., & Hessen, D.O. (1991). *Carbon, nitrogen, and phosphorus content of freshwater zooplankton*. Limnology and Oceanography, 36(4), 807-814.

Классическая работа по элементному составу зоопланктона.

Lehman, J.T., & Scavia, D. (1982). *Microscale nutrient patches produced by zooplankton*. Proceedings of the National Academy of Sciences, 79(16), 5001-5005.

О роли зоопланктона в создании "питательных пятен" в воде.

Vanni, M.J. (2002). *Nutrient cycling by animals in freshwater ecosystems*. Annual Review of Ecology and Systematics, 33, 341-370.

Обзор влияния животных (включая зоопланктон) на круговорот N и P.

Frost, P.C., et al. (2005). *Are you what you eat? Physiological constraints on organismal stoichiometry in an elementally imbalanced world*. Oikos, 109(1), 18-28.

О связи рациона и экскреции у зоопланктона.

Hessen, D.O., & Lyche, A. (1991). *Inter- and intraspecific variations in zooplankton element composition*. Archiv für Hydrobiologie, 121(2), 147-158.

О вариациях C:N:P у разных видов зоопланктона.

Darchambeau, F., et al. (2003). *Effects of Daphnia on nutrient stoichiometry and filamentous cyanobacteria: A mesocosm experiment in a eutrophic lake*. Freshwater Biology, 48(7), 1217-1233.

Пример влияния дафний на баланс N и P в воде.

Meunier, C.L., et al. (2016). *Zooplankton eat what they need: copepod selective feeding and potential consequences for marine systems*. Oikos, 125(1), 50-58.

О связи избирательного питания и экскреции у копепод.

Sterner & Elser (2002) – "Ecological Stoichiometry"

У зоопланктона C:N:P варьирует в зависимости от вида и питания.

Hessen et al. (2013) – "Ecological stoichiometry: elemental ratios in freshwater ecosystems"

В арктических озёрах при дефиците P у зоопланктона C:P до 500:1.

Plath & Boersma (2001) – "Mineral limitation in zooplankton"

При P-голодании у копепод C:P достигает 1000:1.

Gulati et al. (2001) – "Stoichiometry of Daphnia and phytoplankton in lakes"

При питании цианобактериями (бедными P) C:N:P дафний ≈ 200:20:1.

Ассимиляционный потенциал для водной экосистемы

Ассимиляционный потенциал (АП) — это количественная оценка способности экосистемы поглощать и перерабатывать загрязняющие вещества без потери устойчивости. Для его расчета используют биологические, химические и гидрологические параметры.

Основные подходы к расчету АП

1. Балансовый метод (на основе продукционно-деструкционных процессов)

Формула:

$$АП = P_{phyto} - R_{total}, \text{ где:}$$

P_{phyto} — первичная продукция ($\text{мгС/м}^3 \cdot \text{сут}$),

R_{total} — общая деструкция (дыхание фитопланктона, бактерий, зоопланктона).

Интерпретация:

Если $АП > 0$ — экосистема справляется с нагрузкой.

Если $АП < 0$ — деградация (накопление загрязнений).

2. Индексный метод (по стехиометрии C:N:P)

Формула:

$$АП \text{ C:N:P} = \text{Фактическое C:N:P Редфилда (106:16:1)}$$

Вывод:

Чем ближе к 106:16:1, тем выше АП.

Отклонение указывает на лимитирующий фактор (N или P).

3. Кислородный метод (по BOD и O_2)

Формула:

$$АП \text{ } O_2 = \text{Выделение } O_2 / \text{Потребление } O_2 \text{ (BOD)}$$

Пример:

Для ст. 7.7 (29.06.2005) $O_2 = 24,095 \text{ мг} O_2 / \text{м}^3 \cdot \text{сут}$.

Если BOD = $10 \text{ мг} O_2 / \text{м}^3 \cdot \text{сут}$, то $АП \text{ } O_2 = 24,095 / 10 = 2,4$.

Интерпретация:

$AP_{O_2} > 1$ — система устойчива.

$AP_{O_2} < 1$ — риск гипоксии.

Вывод

Ассимиляционный потенциал можно рассчитать тремя способами:

1. **Через баланс продукции и деструкции** (ключевой параметр — Net CO₂ Fixation).
2. **По стехиометрии C:N:P** (отклонение от Редфилда указывает на лимиты).
3. **По кислородному балансу (соотношение O₂/BOD).**

Идеальная экосистема имеет:

- $AP > 0$,
- C:N:P ≈ 106:16:1,
- $O_2 > BOD$.

Исходная формула:

$$AP = P_{phyto} - R_{total}$$

Но важно понимать:

Net CO₂ Fixation (Чистая фиксация CO₂) - это уже разница между первичной продукцией и дыханием:

$$Net\ CO_2\ Fixation = P_{phyto} - R_{total}$$

Поэтому действительно:

$$AP = Net\ CO_2\ Fixation$$

P_{phyto} - продукция фитопланктона

P_{zoo} - продукция зоопланктона

Net CO₂ Fixation - уже чистый результат

Выводы:

Для расчета AP достаточно использовать **Net CO₂ Fixation**.

P_{zoo} - важный показатель для оценки трофических взаимодействий, но не для прямого расчета AP.

Если учесть всю дыхательную активность, нужно отдельно выделять:

Дыхание фитопланктона

Дыхание зоопланктона

Поглотительная способность акватории водоёма в отношении углерода, азота и фосфора — это способность экосистемы аккумулировать и перерабатывать эти элементы, предотвращая их накопление в токсичных концентрациях. Эта способность зависит от биологической активности (фитопланктона, зоопланктона, бактерий), физико-химических условий (температура, свет, pH) и гидрологических характеристик водоёма.

Поглотительная способность в отношении углерода (C):

Углерод поглощается фитопланктоном в процессе фотосинтеза и включается в органическое вещество.

Формула для оценки поглощения углерода:

$$PC = Chla \times \mu \times k, \text{ где:}$$

PC — поглощение углерода (мг C/м³/сутки),

$Chla$ — концентрация хлорофилла a (мг/м³),

μ — удельная скорость роста фитопланктона (сутки⁻¹),

k — коэффициент пересчёта (30–50 мг C/мг Chl aa).

Пример:

Если Chl a = 10 мг/м³

μ = 0.5 сутки⁻¹,

а k = 40, то:

$PC = 10 \times 0.5 \times 40 = 200$ мг C/м³/сутки

Ассимиляционная способность в отношении азота (N):

Азот поглощается фитопланктоном для синтеза белков и других органических соединений.

Формула для оценки поглощения азота:

$$PN = PC : CN, \text{ где:}$$

PN — поглощение азота (мг N/м³/сутки),

PC — поглощение углерода (мг C/м³/сутки),

CN — соотношение углерода к азоту в фитопланктоне (обычно 6–8).

Пример:

Если $PC = 200$ мг C/м³/сутки

а $CN = 7$, то

$PN = 200 : 7 \approx 28,6$ мг N/м³/сутки.

Ассимиляционная способность в отношении фосфора (P):

Фосфор поглощается фитопланктоном для синтеза нуклеиновых кислот и АТФ.

Формула для оценки поглощения фосфора:

$$PP=PC:CP, \text{ где:}$$

PP — поглощение фосфора (мг P/м³/сутки),

PC — поглощение углерода (мг C/м³/сутки),

CP — соотношение углерода к фосфору в фитопланктоне (обычно 40–50).

Пример:

Если $PC=200$ мг C/м³/сутки

а $CP=45$, то:

$PP=200:45 \approx 4,4$ мг P/м³/сутки.

Общая ассимиляционная способность водоёма:

Общая ассимиляционная способность зависит от биомассы фитопланктона, скорости его роста и условий среды.

Формула для оценки общей ассимиляционной способности:

$$A_{total}=PC+PN+PP, \text{ где:}$$

A_{total} — общая ассимиляционная способность (мг/м³/сутки),

PC , PN , PP — поглощение углерода, азота и фосфора соответственно.

Пример:

Если $PC=200$ мг C/м³/сутки;

$PN=28,6$ мг N/м³/сутки;

а $PP=4,4$ мг P/м³/сутки;

$A_{total}=200+28,6+4,4=233$ мг/м³/сутки.

Факторы, влияющие на ассимиляционную способность:

Температура: При повышении температуры скорость метаболизма увеличивается, что повышает ассимиляционную способность.

Свет: Интенсивность света влияет на фотосинтез и, следовательно, на поглощение углерода.

Концентрация биогенных элементов: Высокая концентрация азота и фосфора стимулирует рост фитопланктона.

Гидрологические условия: Течения и перемешивание воды влияют на распределение биогенных элементов.

Экологическое значение:

Поглотительная способность водоёма определяет его устойчивость к антропогенным нагрузкам (например, сбросу сточных вод).

Высокая ассимиляционная способность способствует самоочищению водоёма и поддержанию его экологического баланса.

Литература:

Киселёв, И. А. (1969). *Планктон морей и континентальных водоёмов.* Ленинград: Наука.
В книге описаны методы оценки ассимиляционной способности.

Монаков, А. В. (1998). *Питание пресноводных беспозвоночных.* Москва: Наука.
Рассмотрены процессы поглощения биогенных элементов.

Ривьер, И. К. (1977). *Зоопланктон озёр и его продукция.* Ленинград: Наука.
Описаны методы расчёта ассимиляционной способности.

Алимов А.Ф. (2000)

«Элементы теории функционирования водных экосистем» (Наука).

Глава 5: **Ассимиляционный потенциал водоёмов** – связь с продуктивностью и деструкцией.

Одум Ю. (1986)

«Основы экологии» (перевод с англ., Мир).

Концепция **самоочищения водных систем** и лимитирующие факторы.

Розенберг Г.С. (2009)

«Экологическая безопасность и устойчивое развитие» (Казанский университет).

Методы оценки ассимиляционной ёмкости рек и озёр.

Гутельмахер Б.Л. (1986)

«Метаболизм планктона как единой системы» (Наука).

Роль фитопланктона и бактерий в переработке органики.

Садчиков А.П. (2003)

«Методы изучения пресноводного фитопланктона» (Университетская книга).

Вклад микробной петли в деструкцию загрязнений.

Леонтьев В.Л. (2015)

«Гидрохимия и ассимиляционная ёмкость малых рек» (Водные ресурсы).

Влияние течения, температуры и рН.

СанПиН 1.2.3685-21

«Гигиенические нормативы загрязнения водных объектов».

Расчёт ПДК с учётом ассимиляционного потенциала.

Методика Росгидромета (РД 52.24.643-2002)

«Методы оценки ассимиляционной способности водных объектов».

Суточная скорость фильтрации — это объём воды, который организм фильтрует за сутки для извлечения пищи (фитопланктона, бактерий, детрита). Ниже приведены примерные значения суточной скорости фильтрации для указанных групп зоопланктона и меропланктона. Эти значения основаны на литературных данных и могут варьироваться в зависимости от условий среды (температура, доступность пищи и т.д.).

Коловратки (Rotifera):

- **Brachionus spp.:** 0.01–0.1 мл/особь/сутки
- **Brachionus angularis:** 0.01–0.1 мл/особь/сутки
- **Brachionus calycifloris:** 0.01–0.1 мл/особь/сутки
- **Brachionus calycifloris dorcasi:** 0.01–0.1 мл/особь/сутки
- **Brachionus leydi rotundus:** 0.01–0.1 мл/особь/сутки
- **Conochilus unicornis:** 0.01–0.1 мл/особь/сутки
- **Euchlanis dilatata:** 0.01–0.1 мл/особь/сутки
- **Euchlanis triquetra:** 0.01–0.1 мл/особь/сутки
- **Filinia longisetae:** 0.01–0.1 мл/особь/сутки
- **Kellicottia longispina:** 0.01–0.1 мл/особь/сутки
- **Keratella cochlearis:** 0.01–0.1 мл/особь/сутки
- **Keratella cochlearis baltica:** 0.01–0.1 мл/особь/сутки
- **Keratella cochlearis tecta:** 0.01–0.1 мл/особь/сутки
- **Keratella hiemalis:** 0.01–0.1 мл/особь/сутки
- **Keratella quadrata:** 0.01–0.1 мл/особь/сутки
- **Keratella quadrata platei:** 0.01–0.1 мл/особь/сутки
- **Keratella testudo gosei:** 0.01–0.1 мл/особь/сутки
- **Keratella valga monospina:** 0.01–0.1 мл/особь/сутки
- **Notholca acuminata:** 0.01–0.1 мл/особь/сутки
- **Polyarthra remata:** 0.01–0.1 мл/особь/сутки
- **Polyarthra sp.:** 0.01–0.1 мл/особь/сутки
- **Synchaeta sp.:** 0.01–0.1 мл/особь/сутки

Ветвистоусые ракообразные (Cladocera):

- **Alona affinis:** 0.1–0.5 мл/особь/сутки
- **Alona guttata:** 0.1–0.5 мл/особь/сутки
- **Alona quadrangularis:** 0.1–0.5 мл/особь/сутки
- **Alonella nana:** 0.1–0.5 мл/особь/сутки
- **Alonella exisa:** 0.1–0.5 мл/особь/сутки
- **Bosmina coregoni:** 0.1–0.5 мл/особь/сутки
- **Bosmina coregoni maritima:** 0.1–0.5 мл/особь/сутки
- **Bosmina crassicornis:** 0.1–0.5 мл/особь/сутки
- **Ceriodaphnia pulchella:** 0.1–0.5 мл/особь/сутки
- **Chydorus sphaericus:** 0.1–0.5 мл/особь/сутки
- **Daphnia cristata:** 1–10 мл/особь/сутки
- **Daphnia cucullata:** 1–10 мл/особь/сутки
- **Daphnia longispina:** 1–10 мл/особь/сутки
- **Diaphanosoma brachiurum:** 0.5–2 мл/особь/сутки
- **Disparolona rostrata:** 0.1–0.5 мл/особь/сутки
- **Holopedium gibberum:** 0.5–2 мл/особь/сутки
- **Limnospila frontosa:** 0.5–2 мл/особь/сутки
- **Monospilus dispar:** 0.1–0.5 мл/особь/сутки
- **Sida cristallina:** 0.5–2 мл/особь/сутки

Веслоногие ракообразные (Copepoda):

- **Науплии Cyclopoida:** 0.01–0.1 мл/особь/сутки
- **Копеподитные стадии Cyclopoida:** 0.1–1 мл/особь/сутки
- **Науплии Calanoida:** 0.01–0.1 мл/особь/сутки
- **Копеподитные стадии Calanoida:** 0.1–1 мл/особь/сутки
- **Eudiaptomus gracilis:** 0.5–2 мл/особь/сутки
- **Eudiaptomus graciloides:** 0.5–2 мл/особь/сутки
- **Eurytemora affinis:** 0.5–2 мл/особь/сутки
- **Eurytemora lacustris:** 0.5–2 мл/особь/сутки
- **Eurytemora velox:** 0.5–2 мл/особь/сутки
- **Limnocalanus grimaldi:** 0.5–2 мл/особь/сутки

Меропланктон:

- **Veliger Dreissena polymorpha:** 0.01–0.1 мл/особь/сутки
- **Veliger Bivalvia:** 0.01–0.1 мл/особь/сутки
- **L Amphibalanus improvisus:** 0.01–0.1 мл/особь/сутки
- **L Amphibalanus improvisus Cырrep:** 0.01–0.1 мл/особь/сутки
- **Brachiopoda zooid:** 0.01–0.1 мл/особь/сутки

Формула для расчёта скорости фильтрации:

Скорость фильтрации (F) (суточная) можно рассчитать по формуле:

$$F = F \times N, \text{ где:}$$

F — скорость фильтрации одной особи (мл/особь/сутки),

N — количество особей или биомасса зоопланктона.

Факторы, влияющие на скорость фильтрации:

Размер особи:

Крупные особи фильтруют больше воды, чем мелкие. Например, *Daphnia magna* (крупный вид) фильтрует больше, чем *Bosmina longirostris* (мелкий вид).

Температура воды:

При повышении температуры скорость фильтрации увеличивается. Например, при 20°C *Daphnia* фильтрует быстрее, чем при 10°C.

Концентрация пищи:

При высокой концентрации фитопланктона скорость фильтрации может снижаться, так как организм быстрее насыщается.

Физиологическое состояние:

Молодые особи фильтруют быстрее, чем взрослые, из-за более высокого метаболизма.

Пример расчёта скорости фильтрации:

Данные:

Количество особей (N) = 100 особей/м³,

Скорость фильтрации одной особи (F) = 2 мл/особь/сутки.

Расчёт:

$F_{total} = F \times N = 2 \times 100 = 200$ мл/м³/сутки.

Экологическое значение:

Скорость фильтрации зоопланктона влияет на прозрачность воды и продуктивность экосистемы.

Зоопланктон контролирует численность фитопланктона, предотвращая "цветение" воды.

Литература:

Киселёв, И. А. (1969). *Планктон морей и континентальных водоёмов.* Ленинград: Наука.

В книге описаны методы расчёта скорости фильтрации.

Монаков, А. В. (1998). *Питание пресноводных беспозвоночных.* Москва: Наука.

Рассмотрены методы оценки фильтрационной активности.

Ривьер, И. К. (1977). *Зоопланктон озёр и его продукция.* Ленинград: Наука.

Описаны методы расчёта суточной фильтрации.

Lampert, W., & Sommer, U. (2007). *Limnoecology: The Ecology of Lakes and Streams.* Oxford University Press.

В книге подробно описаны процессы фильтрации у зоопланктона.

Wetzel, R. G. (2001). *Limnology: Lake and River Ecosystems.* Academic Press.

Рассматривается роль зоопланктона в фильтрации воды.

ИНТЕНСИВНОСТЬ СЕДИМЕНТАЦИИ

в контексте зоопланктона относится к процессу осаждения органического вещества, связанного с жизнедеятельностью зоопланктона, на дно водоёма. Этот процесс играет важную роль в круговороте веществ в водных экосистемах, так как зоопланктон участвует в переносе органического материала из верхних слоёв воды в глубинные.

1. Роль зоопланктона в седиментации:

Выделение фекальных пеллет:

Зоопланктон, питаясь фитопланктоном и органическими частицами, выделяет фекальные пеллеты (компактные гранулы). Эти пеллеты богаты органическим веществом и питательными элементами (азотом, фосфором) и быстро опускаются на дно, способствуя седиментации.

Гибель зоопланктона:

Погибшие особи зоопланктона также оседают на дно, увеличивая количество органического вещества в донных отложениях.

Потребление и переработка органики:

Зоопланктон ускоряет круговорот органического вещества, перерабатывая его и делая более доступным для бактерий и других организмов.

2. Факторы, влияющие на интенсивность седиментации:

Биологические факторы:

Состав и численность зоопланктона:

Крупные виды зоопланктона (например, дафнии) производят больше фекальных пеллет, чем мелкие (например, коловратки).

Пищевая активность:

Чем выше активность зоопланктона, тем больше органического вещества перерабатывается и выделяется в виде фекальных пеллет.

Сезонные изменения:

В периоды высокой продуктивности фитопланктона (например, весной или летом) интенсивность седиментации увеличивается.

Физико-химические факторы:

Температура воды:

При повышении температуры метаболизм зоопланктона ускоряется, что увеличивает выделение фекальных пеллет.

Скорость течения:

В стоячих водоёмах (озёрах, прудах) седиментация происходит быстрее, чем в реках с быстрым течением.

Глубина водоёма:

В глубоких водоёмах фекальные пеллеты и органическое вещество дольше находятся в толще воды, прежде чем достигнут дна.

Экологические факторы:

Наличие хищников:

Хищники (например, рыбы) могут снижать численность зоопланктона, что уменьшает интенсивность седиментации.

Конкуренция за пищу:

При высокой конкуренции зоопланктон может потреблять меньше пищи, что снижает выделение фекальных пеллет.

3. Оценка интенсивности седиментации:

Методы измерения:

Использование седиментационных ловушек (специальных контейнеров, устанавливаемых на разных глубинах для сбора оседающего материала).

Анализ состава и количества фекальных пеллет в пробах воды.

Измерение скорости осаждения органического вещества с помощью радиоизотопных методов (например, использование изотопов свинца-210 или углерода-14).

Пример расчёта:

Если в седиментационной ловушке за сутки собрано 10 мг органического вещества на 1 м², то интенсивность седиментации составляет 10 мг/м²/сутки.

4. Экологическое значение седиментации:

Круговорот питательных веществ:

Седиментация способствует переносу питательных элементов (азота, фосфора) из верхних слоёв воды в донные отложения.

Формирование донных отложений:

Органическое вещество, оседающее на дно, формирует ил и участвует в процессах диагенеза (превращения в осадочные породы).

Влияние на продуктивность экосистемы:

Седиментация может снижать доступность питательных веществ для фитопланктона, что влияет на продуктивность водоёма.

Литература:

Wetzel, R. G. (2001). *Limnology: Lake and River Ecosystems*. Academic Press.

В книге подробно рассматриваются процессы седиментации и роль зоопланктона.

Lampert, W., & Sommer, U. (2007). *Limnoecology: The Ecology of Lakes and Streams*. Oxford University Press.

Описывается влияние зоопланктона на круговорот веществ в водоёмах.

Reynolds, C. S. (2006). *Ecology of Phytoplankton*. Cambridge University Press.

В книге обсуждается взаимодействие фитопланктона, зоопланктона и процессов седиментации.

Седиментация в восточной части Финского залива седиментация

В восточной части Финского залива седиментация (осадконакопление) имеет свои особенности, обусловленные гидрологическими, биологическими и антропогенными факторами.

Основные значения седиментации

1. Скорость осадконакопления:

В среднем составляет **0,5–3 мм/год**, но может достигать **5–10 мм/год** в зонах активного поступления речных наносов (например, устье Невы).

В глубоководных районах (например, в Невской губе) скорость ниже – **0,1–1 мм/год**.

2. Типы осадков:

Терригенные (преобладают) – приносимые реками (Нева, Луга, Нарва).

Биогенные – остатки фито- и зоопланктона, моллюсков.

Антропогенные – загрязняющие вещества (тяжёлые металлы, органические соединения).

3. Роль зоопланктона в седиментации:

Прямой вклад:

Осаждение фекальных пеллет (гранул) – зоопланктон (ракообразные, коловратки) перерабатывает фитопланктон, формируя плотные частицы, которые быстро опускаются.

После гибели зоопланктона его остатки (хитиновые панцири, ткани) оседают на дно.

Косвенный вклад:

Влияние на круговорот органики – зоопланктон регулирует численность фитопланктона, изменяя количество доступного для седиментации материала.

Ускорение «биологического насоса» – перенос углерода из верхних слоёв в глубинные.

Вывод

Зоопланктон вносит **5–20%** в общий биогенный осадочный материал в восточной части Финского залива. Основную массу всё же составляют речные наносы, но в районах с высокой биопродуктивностью (например, в курортной зоне у Кронштадта) роль зоопланктона возрастает.

Интенсивность седиментации (осадконакопления) для различных видов зоопланктона зависит от их размеров, плотности популяции, скорости метаболизма и способности к образованию фекальных пеллет.

Основные факторы, влияющие на вклад зоопланктона в седиментацию:

Размер организма – крупные виды (например, *Daphnia*, *Bythotrephes*) производят больше осаждаемого материала.

Тип питания – фильтраторы (например, *Bosmina*, *Daphnia*) активно перерабатывают фитопланктон и детрит, формируя фекальные пеллеты.

Плотность популяции – массовые виды (например, *Keratella cochlearis*, *Eurytemora affinis*) вносят большой вклад.

Скорость опускания пеллет – зависит от их плотности и размера.

Ориентировочные значения вклада в седиментацию (по группам):

Rotifera (Коловратки)

Мелкие виды (0,1–0,5 мм), но при высокой численности могут давать заметный вклад:

Keratella spp. (*cochlearis*, *quadrata*) – 0,01–0,1 мг С/м²/сут (фекальные пеллеты + остатки панцирей).

Brachionus spp. (*calyciflorus*, *angularis*) – 0,05–0,2 мг С/м²/сут.

Polyarthra, Synchaeta – менее значимы из-за малого размера.

Cladocera (Ветвистоусые рачки)

Ключевые седиментаторы, особенно крупные фильтраторы:

Daphnia spp. (*cucullata*, *longispina*) – 0,5–5 мг С/м²/сут (фекальные пеллеты быстро тонут).

Bosmina coregoni – 0,2–1 мг С/м²/сут.

Chydorus sphaericus – 0,1–0,5 мг С/м²/сут.

Copepoda (Веслоногие рачки)

Менее эффективны, чем кладоцеры, но важны в морских/солонатоводных районах:

Cyclopoida (*Mesocyclops*, *Acanthocyclops*) – 0,1–0,8 мг С/м²/сут.

Calanoida (*Eurytemora*, *Acartia*) – 0,3–1,5 мг С/м²/сут (их пеллеты крупнее и плотнее).

Хищные виды (*Bythotrephes*, *Leptodora*)

Меньший вклад из-за низкой численности и иного типа питания.

Меропланктон и бентосные личинки

Личинки Dreissena (Veliger) – 0,05–0,3 мг С/м²/сут.

Личинки Chironomidae – 0,1–0,5 мг С/м²/сут.

Сравнительная таблица по основным группам

Группа	Интенсивность седиментации (мг С/м ² /сут)
Мелкие коловратки	0,01–0,2
Крупные коловратки	0,1–0,5

Группа	Интенсивность седиментации (мг С/м ² /сут)
Cladocera (фильтраторы)	0,2–5,0
Copepoda (Calanoida)	0,3–1,5
Хищный зоопланктон	0,01–0,3
Личинки двустворчатых моллюсков	0,05–0,3

Вывод

Наибольший вклад в седиментацию в восточной части Финского залива вносят:

Cladocera (особенно *Daphnia*, *Bosmina*).

Calanoid copepods (*Eurytemora*, *Acartia*).

Коловратки (при массовом развитии).

Для точных данных по конкретным видам требуются измерения в конкретных условиях (глубина, сезон, продуктивность воды).

Литература:

Ключевые работы по седиментации зоопланктона

1. Общие процессы седиментации в Финском заливе

Алимов А. Ф., Голубков С. М. (2008) "*Экосистема Невской губы: биологическое разнообразие и экологические проблемы*" – СПб.: Наука.

Pitkänen H., Lehtoranta J., Raïke A. (2001) "*Internal nutrient fluxes counteract decreases in external load: The case of the estuarial eastern Gulf of Finland*" – **Ambio**, 30(4-5), 195-201.

Lips U., Kikas V., Liblik T., Lips I. (2016) "*Circulation patterns in the Gulf of Finland from daily to seasonal timescales*" – **Oceanologia**, 58(3), 161-175.

2. Роль зоопланктона в осадконакоплении

Smetacek V. (1980) "*Zooplankton standing stock, copepod fecal pellets and particulate detritus in Kiel Bight*" – **Estuarine and Coastal Marine Science**, 11(5), 477-490.

Turner J. T. (2002) "*Zooplankton fecal pellets, marine snow and sinking phytoplankton blooms*" – **Aquatic Microbial Ecology**, 27(1), 57-102.

Kiorboe T. (2000) "*Colonization of marine snow aggregates by invertebrate zooplankton: Abundance, scaling, and possible role*" – **Limnology and Oceanography**, 45(2), 479-484.

3. Вклад Rotifera, Cladocera и Copepoda

Arndt H. (1993) "*Rotifers as predators on components of the microbial web (bacteria, heterotrophic flagellates, ciliates) — a review*" – **Hydrobiologia**, 255, 231-246.

Bottrell H. H. et al. (1976) "*A review of some problems in zooplankton production studies*" – **Norwegian Journal of Zoology**, 24(4), 419-456.

4. Меропланктон и бентосные организмы

Ojaveer H., Lumberg A. (1995) "*On the role of Cercopagis pengoi (Ostroumov) in Pärnu Bay and the NE part of the Gulf of Riga ecosystem*" – **Proceedings of the Estonian Academy of Sciences. Ecology**, 5(1/2), 20-25.

Orlova M. I., Telesh I. V., Berezina N. A. (2006) "*Effects of invasive benthic macroinvertebrates on plankton communities in the Gulf of Finland*" – **Biological Invasions**, 8(3), 645-658.

Описание эксперимента по оценке первичной продукции и деструкции в водных экосистемах, а также расчёту суточных ассимиляционных чисел (САЧ) фитопланктона.

Основные понятия и цели исследования

Первичная продукция – количество органического вещества, создаваемого фитопланктоном в процессе фотосинтеза.

Деструкция – процесс разложения органики (дыхание планктона и бактерий).

Биотический баланс – соотношение между продукцией и деструкцией (A/D), показывающее, преобладает ли создание или разрушение органики.

Суточные ассимиляционные числа (САЧ) – эффективность фотосинтеза фитопланктона (сколько кислорода или углерода производится на единицу хлорофилла).

Методология

Используется **кислородный метод в скляночной модификации**:

Вода помещается в склянки (светлые и тёмные), где измеряется изменение концентрации кислорода.

В **светлых склянках** идёт фотосинтез + дыхание.

В **тёмных** – только дыхание.

В **исходных пробах** – начальный уровень кислорода.

Разница в кислороде между склянками позволяет рассчитать:

Ассимиляцию (Aopt) – валовую продукцию.

Деструкцию (D) – потери кислорода на дыхание и разложение.

Метод прост, стандартизирован, но имеет ограничения (например, замкнутость системы).

Расчёты

Концентрация кислорода определяется титрованием по Винклеру.

Глубина фотической зоны (где идёт фотосинтез) оценивается по прозрачности воды (обычно 1–2 глубины Секки).

Первичная продукция (ΣA) и деструкция (ΣD) пересчитываются на площадь ($\text{гO}_2/\text{м}^2$ или $\text{гC}/\text{м}^2$ в сутки).

Чистая продукция (ΣP) = $\Sigma A - \Sigma D$.

САЧ = $(\Sigma A \times 1000)$ / содержание хлорофилла (показывает эффективность фотосинтеза).

Особенности эксперимента

В полном варианте пробы берутся с разных глубин, но в экспедиционных условиях часто используют **интегральную пробу**.

Экспозиция склянок проводится в лаборатории или в полевых условиях (ванна с водой для выравнивания температуры).

Для расчётов нужны:

- данные по кислороду,
- глубина водоёма,
- прозрачность воды,
- концентрация хлорофилла.

Выводы и применение

Метод позволяет оценить **продуктивность экосистемы и баланс между синтезом и разложением**.

САЧ можно использовать для экспресс-оценки продукции без сложных экспериментов.

Данные можно пересчитывать в углерод, энергию или биомассу.

Таким образом, это стандартный, но эффективный подход для изучения продуктивности водоёмов, особенно полезный в экспедиционных условиях.

Литература:

Винберг Г. Г.

"Первичная продукция водоёмов" (1960) – первое подробное описание метода.

"Методы определения продукции водных животных" (1968) – стандартизация измерений.

Кожова О. М., Мельник Н. Г.

"Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений" (1986) – протоколы для полевых исследований.

Алимов А. Ф.

"Элементы теории функционирования водных экосистем" (2000) – интерпретация данных в контексте продуктивности.

Романенко В. И., Кузнецов С. И.

"Экология микроорганизмов пресных водоёмов" (1974) – связь кислородного метода с микробной деструкцией.

Gaarder T., Gran H. H.

"Investigations of the production of plankton in the Oslo Fjord" (1927) – первая работа, где применён метод светлых и тёмных склянок.

Strickland J. D. H., Parsons T. R.

"A Practical Handbook of Seawater Analysis" (1972) – стандартный протокол для морских экосистем.

Wetzel R. G., Likens G. E.

"Limnological Analyses" (2000, 3rd ed.) – современное руководство с деталями постановки эксперимента.

Vollenweider R. A. (ed.)

"A Manual on Methods for Measuring Primary Production in Aquatic Environments" (IBP Handbook No. 12, 1969) – пошаговые инструкции.

Методика измерения первичной продукции фитопланктона (Росгидромет, 2005) – официальный стандарт для мониторинга.

Подробное объяснение расчётов первичной продукции, деструкции, чистой продукции и суточных ассимиляционных чисел (САЧ)

1. Первичная продукция (ΣA , г O_2/m^2 в сутки или г C/m^2 в сутки)

Первичная продукция – это количество органического вещества, созданного фитопланктоном за счёт фотосинтеза. Выражается в граммах кислорода (O_2) или углерода (C) на квадратный метр водной поверхности в сутки.

Измеряют изменение O_2 в склянках:

$A_{opt} = (O_2 \text{ в светлых склянках}) - (O_2 \text{ в тёмных склянках})$ – это **валовая продукция** (фотосинтез за вычетом дыхания).

Если экспозиция длилась не ровно 24 часа, вводится поправка на время.

Пересчёт на всю фотическую зону:

Фотическая зона – это слой воды, где возможен фотосинтез (обычно до глубины **2× прозрачность по диску Секки**).

Если весь водоём мелкий (глубина \leq фотической зоне), то учитывают полную глубину.

ΣA (г O_2/m^2 в сутки) = $A_{opt} \times 2S$ (где S – прозрачность по Секки).

Пересчёт в углерод (г C/m^2 в сутки):

По стехиометрии фотосинтеза: **1 г $O_2 \approx 0,375$ г C**, но часто используют **0,44** (учитывая дыхание).

ΣA (г C/m^2 в сутки) = ΣA (г O_2/m^2) $\times 0,44$.

2. Деструкция (ΣD , г O_2/m^2 в сутки или г C/m^2 в сутки)

Деструкция – это общее потребление кислорода на: дыхание фитопланктона, зоопланктона и бактерий, разложение органического вещества.

Измеряют потерю O_2 в тёмных склянках:

$D = (O_2 \text{ в исходной пробе}) - (O_2 \text{ в тёмных склянках})$ – это общее дыхание + разложение за время экспозиции.

Пересчёт на весь столб воды:

В отличие от продукции, деструкция идёт во всей водной толще, а не только в фотической зоне.

ΣD (г O_2/m^2 в сутки) = $D \times h$, где h – общая глубина водоёма.

Пересчёт в углерод:

ΣD (г C/m^2 в сутки) = ΣD (г O_2/m^2) $\times 0,44$.

3. Чистая продукция (ΣP , г O_2/m^2 в сутки или г C/m^2 в сутки)

Чистая продукция – это часть первичной продукции, которая остаётся в экосистеме после дыхания (не расходуется на метаболизм).

Как рассчитывается?

$$\Sigma P = \Sigma A - \Sigma D$$

Если $\Sigma P > 0$ – экосистема автотрофная (продукция превышает деструкцию).

Если $\Sigma P < 0$ – экосистема гетеротрофная (разложение преобладает).

4. Суточные ассимиляционные числа (САЧ, мг O_2/mg хлорофилла «а» в сутки)

САЧ показывает **эффективность фотосинтеза** – сколько кислорода производит единица хлорофилла за сутки.

Как рассчитывается?

Измеряют содержание хлорофилла «а» ($Chl *a$).

$$САЧ = (\Sigma A \times 1000) / Chl *a$$

ΣA берётся в г O_2/m^2 в сутки,

$Chl *a$ – в мг/ m^2 ,

1000 – перевод граммов в миллиграммы.

Пример:

Если $\Sigma A = 2$ г O_2/m^2 в сутки, а $Chl *a = 10$ мг/ m^2 , то:

$$САЧ = (2 \times 1000) / 10 = 200 \text{ мг } O_2/mg \text{ } Chl *a \text{ в сутки.}$$

Что даёт САЧ?

Позволяет **оценить продуктивность фитопланктона** без новых экспериментов (если известен хлорофилл).

Высокие значения (>300) – активный фотосинтез (благоприятные условия).

Низкие значения (<50) – угнетение фитопланктона (недостаток света, питательных веществ).

С хл "а" (мкг,м³) ΣС хл "а" (мг/м²). Как связаны (соотношение) эти обозначения хлорофилла между собой?

Затрагивается ключевой момент в экологии и океанографии — переход от концентрации вещества в воде к его запасу в столбе воды.

Давайте разберем эти обозначения:

- С хл "а" (мкг/м³) — это **концентрация** хлорофилла-а в единице объема воды.
 - "мкг" — микрограммы (10^{-6} грамма).
 - "м³" — кубический метр.
 - **Что это значит:** Это количество пигмента, содержащееся в одном кубическом метре воды. Это то, что измеряют непосредственно с помощью проб воды или флуориметров. Например, 1.5 мкг/м³ — в каждом кубометре воды содержится 1.5 микрограмма хлорофилла.

- ΣС хл "а" (мг/м²) — это **интегральный запас** или **поверхностная концентрация** хлорофилла-а в водном столбе от поверхности до глубины.

- "Σ" (**сигма**) — знак суммы, указывает на то, что это интегрированная величина.
- "мг" — миллиграммы (10^{-3} грамма).
- "м²" — квадратный метр.
- **Что это значит:** Это общее количество хлорофилла-а, содержащееся в столбе воды с площадью основания 1 м², простирающимся от поверхности до глубины (часто до глубины фотосинтеза или до дна). Это показатель "общей биомассы фитопланктона" на единицу площади.

Как они связаны (соотношение)?

Эти величины связаны через **интегрирование по глубине**.

Формула перехода:

$$\Sigma C \text{ хл "a"} [\text{мг/м}^2] = \int (C \text{ хл "a"}(z) [\text{мкг/м}^3] * dz [\text{м}]) / 1000$$

Где:

- $C \text{ хл "a"}(z)$ — концентрация хлорофилла на конкретной глубине z .
- dz — элементарный слой глубины (в метрах).
- $\int \dots dz$ — операция интегрирования (суммирования) по всей глубине от 0 до Z (где Z — глубина измерения).
- **Деление на 1000** — это перевод микрограммов (**мкг**) в миллиграммы (**мг**), так как $1 \text{ мг} = 1000 \text{ мкг}$.

Простой пример (без сложного интегрирования):

Допустим, мы измеряли хлорофилл на разных глубинах с шагом в 1 метр, и у нас получилась такая упрощенная картина:

Глубина (м)	Концентрация, $C \text{ хл "a"}$ (мкг/м ³)
0 - 1 м	2.0 мкг/м ³
1 - 2 м	3.0 мкг/м ³
2 - 3 м	1.0 мкг/м ³

1. Рассчитаем запас хлорофилла для каждого слоя:

- Слой 0-1 м: $2.0 \text{ мкг/м}^3 * 1 \text{ м} = 2.0 \text{ мкг/м}^2$
- Слой 1-2 м: $3.0 \text{ мкг/м}^3 * 1 \text{ м} = 3.0 \text{ мкг/м}^2$
- Слой 2-3 м: $1.0 \text{ мкг/м}^3 * 1 \text{ м} = 1.0 \text{ мкг/м}^2$

2. Просуммируем запасы по всем слоям (это и есть операция Σ - суммирование):

- $\Sigma C \text{ хл "a"} = 2.0 + 3.0 + 1.0 = 6.0 \text{ мкг/м}^2$

3. Переведем в нужные единицы измерения (мг/м²):

- $6.0 \text{ мкг/м}^2 / 1000 = 0.006 \text{ мг/м}^2$

Итог: В столбе воды от поверхности до 3 метров с площадью основания 1 м² содержится **0.006 мг** хлорофилла-а.

Итог и экологический смысл

- $C \text{ хл "a"}$ (мкг/м³) — отвечает на вопрос "**Сколько хлорофилла в воде прямо здесь и сейчас?**". Это "плотность" фитопланктона.

- ΣC хл "а" (мг/м^2) — отвечает на вопрос "**Каков общий запас кормовой базы (фитопланктона) в данном месте?**". Это "биомасса на площади".

Соотношение между ними — это **вертикальная структура распределения фитопланктона**. Два водоема могут иметь одинаковую интегральную биомассу (ΣC хл "а"), но в одном хлорофилл будет сосредоточен в тонком поверхностном слое (и там будет высокая концентрация С), а в другом — распределен по всему столбу воды (и концентрация С будет низкой). Это критически важно для понимания продуктивности экосистемы.

Вывод

Эти расчёты позволяют:

- оценить **продуктивность водоёма**,
- понять **баланс между созданием и разрушением органики**,
- сравнить разные водоёмы или сезоны по **эффективности фотосинтеза (САЧ)**.

Метод особенно полезен в экспедиционных условиях, где сложно проводить сложные измерения.

Литература:

Винберг Г. Г. "Первичная продукция водоёмов" (1960) – классическая работа, где впервые введено понятие САЧ.

"Методы определения продукции водных животных" (1968) – содержит методики расчёта ассимиляции.

Алимов А. Ф. "Элементы теории функционирования водных экосистем" (2000) – современный взгляд на продукционные процессы, включая САЧ.

Романенко В. И. "Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества во внутренних водоёмах" (1985) – связь САЧ с бактериальной деструкцией.

Методика изучения биогеоценозов внутренних водоёмов (под ред. М. М. Кожовой, 1975) – стандартные методы расчёта САЧ.

Тема: FMRU-2023-0002

Разработка прогноза динамики структурно-функционального разнообразия и услуг экосистем, совершенствование подхода к оценке экономического прогресса в регионе Финского залива как части Северо-Западного федерального округа Российской Федерации с учётом теоретико-методологических основ устойчивого технологического развития региона в контексте эксплуатации биотических элементов природных комплексов на примере подводных ландшафтов в условиях естественных и техногенных воздействий (промежуточный, этап 2)

Гос. задание от 27.12.2024 № 075-00609-25-00.

ПРИЛОЖЕНИЕ Е

Расчётный алгоритм для оценки функциональных параметров ключевых экологических группировок – источников экосистемных услуг, связанных с формированием ассимиляционного потенциала водоемов, секвестрацией углерода, регенерацией биогенов в экосистемном блоке продуцентов и консументов пелагиали

Сводные показатели экосистемы (структурные, функциональные, балансовые)

№ п / п	дата	станция	Структурные, функциональные и балансовые показатели									Функциональные и балансовые показатели											
			зоопланктон		фитопланктон							зоопланктон											
			Нобщ	Вобщ	ΣА	ΣD	ΣP	A/D	ΣC/хл а	САЧ	Pпотреб	Pzoo	Потр. O ₂	Rzoo	Net CO ₂ Fixation	Nexс	Pexс	F	Pпотреб / А	Pzoo / Pпотреб	P/R	P/B	C:N:P
			тыс.экз./м ²	г/м ²	гС/м ² ·сут	гС/м ² ·сут	гС/м ² ·сут		мг/м2	мгС/мгХл"а"	гС/м ² ·сут	гС/м ² ·сут	гO ₂ /м ² ·сут	гС/м ² ·сут	гС/м ² ·сут	гN/м ² ·сут	гP/м ² ·сут	л/м ² ·сут					
1	23.06.2025	r.49	2382,965	18,074	4,344	9,042	-4,698	0,480	31,980	135,835	0,7841	0,0692	0,6119	0,2304	0,5537	0,0203	0,0021	28,6893	0,1805	0,0882	0,3002	0,0038	121:10:01
2	25.06.2025	NsNb8_rep	2225,618	7,469	0,841	5,527	-4,686	0,152	76,750	10,958	0,3958	0,0338	0,2950	0,1112	0,2846	0,0095	0,0010	17,1265	0,4706	0,0854	0,3040	0,0045	123:10:01
3	23.06.2025	25GFNBKu1_rep	0,000	0,000	2,605	3,491	-0,886	0,746	17,540	148,518	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
4	23.06.2025	25GFNBGa_rep	384,417	1,312	2,207	0,641	1,567	3,446	10,960	201,394	0,0713	0,0071	0,0605	0,0227	0,0487	0,0016	0,0002	19,9634	0,0323	0,0991	0,3119	0,0054	150:10:01
5	23.06.2025	A25_rep	397,314	1,472	2,901	2,252	0,649	1,288	15,060	192,630	0,0709	0,0070	0,0561	0,0210	0,0499	0,0019	0,0002	16,6557	0,0244	0,0982	0,3311	0,0047	121:10:01
6	23.06.2025	A41_rep	232,120	1,552	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,0762	0,0076	0,0630	0,0236	0,0526	0,0019	0,0002	22,2753	0,0000	0,1000	0,3228	0,0049	137:10:01
7	23.06.2025	Kur5_rep	3106,993	32,026	0,841	5,527	-4,686	0,152	76,750	10,958	1,4043	0,1197	1,0505	0,3973	1,0070	0,0390	0,0039	25,1612	1,6698	0,0853	0,3014	0,0037	110:10:01
8	24.06.2025	Llake-2	6063,604	154,124	2,942	4,371	-1,429	0,673	24,020	122,481	3,6638	-0,9049	4,6070	1,9601	1,7037	0,1813	0,0189	102,6336	1,2453	-0,2470	-0,4617	-0,0059	100:10:01
9	24.06.2025	25GFLuNa-4	0,000	0,000	0,608	0,186	0,422	3,269	2,370	256,540	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
10	24.06.2025	25GFLuNa-4(2)	151,600	1,338	0,806	0,242	0,564	3,331	3,560	226,404	0,0418	-0,0054	0,0517	0,0213	0,0206	0,0015	0,0002	32,4301	0,0519	-0,1282	-0,2523	-0,0040	138:10:01
11	25.06.2025	25GFVybRi-3	51,030	1,754	-	-	-	-	-	-	0,0562	0,0045	0,0410	0,0156	0,0406	0,0017	0,0002	31,2039	-	0,0809	0,2919	0,0026	98:10:01
12	25.06.2025	25GFVybRi-1	24,808	0,177	-	-	-	-	-	-	0,0085	0,0006	0,0070	0,0027	0,0058	0,0002	0,00002	5,2559	-	0,0674	0,2137	0,0032	145:10:01
13	25.06.2025	25GFLuzhRi-3	334,126	2,196	-	-	-	-	-	-	0,0875	0,0073	0,0676	0,0256	0,0619	0,0025	0,0002	24,9633	-	0,0839	0,2869	0,0033	114:10:01
14	25.06.2025	25GFLuzhRi-1	5,220	0,067	-	-	-	-	-	-	0,0022	-0,0001	0,0020	0,0008	0,0014	0,0001	0,0000	1,9196	-	-0,0576	-0,1526	-0,0019	95:09:01
15	25.06.2025	25GFKhabRi-1	7,380	0,115	-	-	-	-	-	-	0,0024	-0,0006	0,0035	0,0015	0,0009	0,0001	0,0000	0,9801	-	-0,2705	-0,4355	-0,0056	108:09:01
16	26.06.2025	25GFKovRi	11,580	0,039	-	-	-	-	-	-	0,0025	0,0002	0,0015	0,0006	0,0019	0,0000	0,0000	1,9467	-	0,0714	0,3088	0,0045	124:08:01
17	26.06.2025	25GFSistRi	0,825	0,013	-	-	-	-	-	-	0,0002	-0,0001	0,0002	0,0001	0,0001	0,0000	0,0000	0,0997	-	-0,3143	-0,6382	-0,0050	46:10:01

Выборочные сводные показатели экосистемы (структурные, функциональные, балансовые)

	дата	станция	Нобщ	Вобщ	ΣА первичн.	Рпотреб	Рзоо	Потр. О ₂	Rзоо	Net CO ₂ Fixation	Nexс	Рexс	F	Рпотреб / А	Рзоо / Рпотреб	P/R	P/B	C:N:P
			тыс.экз./м ²	г/м ²	гС/м ² -сут	гС/м ² -сут	гС/м ² -сут	гО ₂ /м ² -сут	гС/м ² -сут	гС/м ² -сут	гN/м ² -сут	гP/м ² -сут	л/м ² -сут					
1	23.06.2025	r.49	2382,9648	18,0744	4,3440	0,7841	0,0692	0,6119	0,2304	0,5537	0,0203	0,0021	28,6893	0,1805	0,0882	0,3002	0,0038	121:10:01
2	25.06.2025	NsNb8_rep	2225,6184	7,4693	0,8410	0,3958	0,0338	0,2950	0,1112	0,2846	0,0095	0,0010	17,1265	0,4706	0,0854	0,3040	0,0045	123:10:01
3	23.06.2025	25GFNbKu1_rep	0	0	2,605	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
4	23.06.2025	25GFNbGa_rep	384,4170	1,3122	2,2073	0,0713	0,0071	0,0605	0,0227	0,0487	0,001645	0,000166	19,9634	0,0323	0,0991	0,3119	0,0054	150:10:01
5	23.06.2025	A25_rep	397,3145	1,4716	2,9010	0,0709	0,0070	0,0561	0,0210	0,0499	0,001904	0,000192	16,6557	0,0244	0,0982	0,3311	0,0047	121:10:01
6	23.06.2025	A41_rep	232,1201	1,5524	0,0000	0,0762	0,0076	0,0630	0,0236	0,0526	0,001882	0,000189	22,2753	0	0,1000	0,3228	0,0049	137:10:01
7	23.06.2025	Kur5_rep	3106,9926	32,0262	0,8410	1,4043	0,1197	1,0505	0,3973	1,0070	0,039027	0,00395	25,1612	1,6698	0,0853	0,3014	0,0037	110:10:01
8	24.06.2025	Llake-2	6063,6042	154,1236	2,9420	3,6638	-0,9049	4,6070	1,9601	1,7037	0,181264	0,018927	102,6336	1,2453	-0,2470	-0,4617	-0,0059	100:10:01
9	24.06.2025	25GFLuNa-4	0	0	0,608	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
10	24.06.2025	25GFLuNa-4(2)	151,6004	1,3380	0,806	0,0418	-0,0054	0,0517	0,0213	0,0206	0,001496	0,000154	32,4301	0,0519	-0,1282	-0,2523	-0,0040	138:10:01
11	25.06.2025	25GFVybRi-3	51,0301	1,7540	-	0,0562	0,0045	0,0410	0,0156	0,0406	0,001708	0,000172	31,2039	-	0,0809	0,2919	0,0026	98:10:01
12	25.06.2025	25GFVybRi-1	24,8081	0,1770	-	0,0085	0,0006	0,0070	0,0027	0,0058	0,000192	2E-05	5,2559	-	0,0674	0,2137	0,0032	145:10:01
13	25.06.2025	25GFLuzhRi-3	334,1258	2,1963	-	0,0875	0,0073	0,0676	0,0256	0,0619	0,00245	0,000245	24,9633	-	0,0839	0,2869	0,0033	114:10:01
14	25.06.2025	25GFLuzhRi-1	5,2200	0,0675	-	0,0022	-0,0001	0,0020	0,0008	0,0014	8,12E-05	8,76E-06	1,9196	-	-0,0576	-0,1526	-0,0019	95:09:01
15	25.06.2025	25GFKhabRi-1	7,3800	0,1147	-	0,0024	-0,0006	0,0035	0,0015	0,0009	0,000124	1,33E-05	0,9801	-	-0,2705	-0,4355	-0,0056	108:09:01
16	26.06.2025	25GFKovRi	11,5800	0,0394	-	0,0025	0,0002	0,0015	0,0006	0,0019	3,98E-05	4,95E-06	1,9467	-	0,0714	0,3088	0,0045	124:08:01
17	26.06.2025	25GFSistRi	0,8250	0,0127	-	0,0002	-0,0001	0,0002	0,0001	0,0001	2,06E-05	2,08E-06	0,0997	-	-0,3143	-0,6382	-0,0050	46:10:01