

УДК 595.771+591.34+591.134+577.3

РОСТ ЛИЧИНОК *CHIRONOMUS PLUMOSUS* (*CHIRONOMIDAE*, *DIPTERA*) В УСЛОВИЯХ ЭКСПЕРИМЕНТА

И. С. ОСГРОВСКИЙ

На основании литературных и собственных экспериментальных данных рассматриваются количественные аспекты роста личинок *Ch. plumosus*. Приведены функции составляющих энергетического баланса от веса тела личинок и их температурные зависимости. Материалы работы возможно использовать для расчета продукции и энергетического баланса популяций *Ch. plumosus*.

Ключевые слова: личинки *Chironomus plumosus*, рост, баланс энергии температурная зависимость.

Изучение роста личинок *Chironomus plumosus* L. чрезвычайно важно для эколого-продукционных исследований популяций этого широко распространенного в водоемах умеренного пояса вида.

Настоящая работа посвящена исследованию роста и баланса энергии личинок *Ch. plumosus*—доминирующего вида в бентосе оз. Севан [10]. Особое внимание в работе уделено способам пересчета темпов роста и обмена энергии у личинок из одних единиц измерения в другие с целью облегчения соответствующих расчетов в дальнейших исследованиях.

Материал и методика. Сбор комаров, получение кладок, кормление и выращивание личинок хирономид проводились согласно рекомендациям Панкратовой [11] и Шиловой [16]. Личинки выращивались в 9 чашках Петри в термостате при температуре $20 \pm 0,5^\circ$ в течение июля-августа 1979 г. Кормом для них служили растертые сухие листья крапивы и дрожжи. Ежедневно проводилась частичная смена воды. Численность *Ch. plumosus* поддерживалась в количестве не более максимальной плотности поселений личинок данного размера в озере. По мере роста в каждой чашке промерялись группы личинок по 15—40 экземпляров. Для расчетов весового роста личинок (на основе промеров их линейных размеров) изучалась зависимость: длина (L , мм)—сырой формалинный вес (W_ϕ , мг). Спустя три месяца после окончания эксперимента личинки взвешивались на аналитических весах, а их длина определялась под биноклем. Одноразмерные личинки I и II возрастов взвешивались по 20 и 10 экземпляров в навеске соответственно, личинки III и IV возрастов—индивидуально. Всего получено 243 значения длины и веса в интервале длины 1,86—26,4 мм и веса—0,03—63 мг. Материал обработан методом наименьших квадратов (уровень надежности здесь и далее принят равным 0,95):

$$\lg W_\phi = (-2,292 \pm 0,034) + (2,816 \pm 0,030) \lg L. \quad (1)$$

Коэффициент корреляции между $\lg W_\phi$ и $\lg L$ равен 0,995.

Скорость роста $\left(\frac{dW}{dt}, \text{мг/сутки} \right)$ в течение отрезка времени (t_1, t_2) рассчитывалась по формуле:

$$\frac{dW}{dt} = \bar{W}(t_1, t_2) \cdot [\ln W(t_2) - \ln W(t_1)] \cdot (t_2 - t_1)^{-1}. \quad (2)$$

где $\bar{W}(t_1, t_2)$ — средний вес особей в мг. определялся из соотношения

$$\ln \bar{W}(t_1, t_2) = 0,5 [\ln W(t_1) + \ln W(t_2)],$$

$W(t_1)$ и $W(t_2)$ — средние веса особей в выборке в момент времени t_1 и t_2 соответственно.

Результаты и обсуждение. Многими авторами [1, 6, 8, 13, 18] показано, что для хирономид характерен параболический тип роста. Параболический рост описывается следующими равноценными уравнениями:

а) в дифференциальной форме

$$\frac{dW}{dt} = N \cdot W^{a/b}, \quad (3)$$

б) в интегральной форме

$$W(t) = (N \cdot n)^{1/n} \cdot t^{1/n}. \quad (4)$$

в) в интегральной форме с учетом расчетного времени эмбрионального развития (t_0) при условии, что рост эмбриона подчиняется закону постэмбрионального развития:

$$W(t) = [N \cdot n(t - t_0) + W_0^n]^{1/n}, \quad (5)$$

где $\frac{dW}{dt}$ — скорость роста (мг/сутки) личинки весом W (мг), $W(t)$ — вес личинки (мг) в момент времени t (сутки), W_0 — вес новорожденной личинки, $t_0 = W_0^n \cdot (N \cdot n)^{-1}$, N , a/b , $n = \left(1 - \frac{a}{b}\right)$ — константы. Параметры уравнения роста в логарифмической (линейной) форме рассчитывались методом наименьших квадратов (табл. 1).

Таблица 1

Параметры уравнения роста *Ch. plumosus* по данным экспериментов

Автор	t^0	Число точек	r	$\lg N$ $\pm m_{\lg N}$	a/b $\pm m_{a/b}$	Уравнение	№ уравнения
Собственные данные	20	39	0,989	$-0,756$ $\pm 0,026$	$0,660$ $\pm 0,027$	$\frac{dW}{dt} = 0,175 W^{0,660}$	(6)
Константинов [5, 8]	18	13	0,994	$-0,717$ $\pm 0,038$	$0,635$ $\pm 0,038$	$\frac{dW}{dt} = 0,192 W^{0,635}$	(7)

Как видно из табл. 1, уравнение (7) статистически не отличается от уравнения (6). Однако следует отметить, что А. С. Константиновым личинки взвешивались вскоре после фиксации 4%-ным формалином,

т. е., согласно Боруцкому [3], в момент интенсивного нарастания их веса. Поэтому неясно, какой рост—«живой» или «формалинный»—характеризует уравнение (7). В табл. 1 не отражены результаты экспериментов Петрова [12], поскольку фактические данные, приведенные в этой работе, совпадают с таковыми у Константинова [5]. В интегральной форме уравнение весового роста *Ch. plumosus* в оз. Севан имеет вид:

$$W_{\phi}(t) = 2,488 \cdot 10^{-4} t^{2,941} \quad (8)$$

$$\text{или } W_{\phi}(t) = [0,0595(t-2,0) + 0,118]^{2,941}. \quad (9)$$

Уравнения (6), (8) и (9) характеризуют «формалинный» весовой рост.

Приведенные уравнения отражают рост «средней» особи. Однако личинки, вышедшие из одной кладки, растут и созревают неодновременно [11]. В табл. 2 приведены уравнения роста для быстро- и медленно-растущих хирономид.

Таблица 2

Характеристики роста быстро- и медленно-растущих личинок
Ch. plumosus одной генерации

Личинки	Уравнения роста	№ уравне- ния	Время достижения веса 50 мг, сутки
Медленно-растущие	$W_{\phi}(t) = 2,68 \cdot 10^{-4} t^{2,830}$	(10)	71
Быстрорастущие	$W_{\phi}(t) = 2,34 \cdot 10^{-4} t^{3,027}$	(11)	56

Из табл. 2 видно, что даже сравнительно небольшая разница в темпе роста (в пределах ошибки коэффициентов) приводит к существенной для сообщества организмов растянутости сроков созревания личинок, а следовательно, и вылета комаров. Так, по нашим данным, от начала окукливания личинок до его завершения проходит в среднем 15 суток, по данным Панкратовой [11]—16, а Яблонской [17]—10.

Для расчета энергетического баланса растущей особи необходимо выразить все составляющие баланса в одних единицах измерения. Расчеты велись в трех единицах измерения: вес личинок—в мг сырого формалинного веса (W_{ϕ}), в мг сырого живого веса ($W_{ж}$) и в калориях ($W_{к}$); скорость роста ($\frac{dW}{dt}$), траты на обмен (R), ассимилированная (A) и потребленная (C) энергии—в мг сырого формалинного веса/сутки ($\frac{dW_{\phi}}{dt}$, R_{ϕ} , A_{ϕ} , C_{ϕ}), в мг сырого живого веса/сутки ($\frac{dW_{ж}}{dt}$, $R_{ж}$, $A_{ж}$, $C_{ж}$) и в калориях/сутки ($\frac{dW_{к}}{dt}$, $R_{к}$, $A_{к}$, $C_{к}$). Для перехода от одних единиц измерения к другим мы воспользовались следующими формулами:

для переменных в единицах
веса и энергии

$$(W_1 = \alpha \cdot W_2^{\beta})$$

для переменных в единицах „ско-
рости“ изменения веса и энергии

$$\left(\frac{dW_1}{dW_2} = \beta \cdot \alpha \cdot W_2^{\beta-1}\right)$$

$$W_{ж} = 0,632 W_{\phi}^{1,074} \quad (12)$$

$$\frac{dW_{ж}}{dW_{\phi}} = 0,679 W_{\phi}^{0,074} \quad (18)$$

$$W_{\phi} = 1,533 W_{ж}^{0,931} \quad (13)$$

$$\frac{dW_{\phi}}{dW_{ж}} = 1,427 W_{ж}^{-0,069} \quad (19)$$

$$W_{к} = 0,641 W_{ж}^{1,106} \quad (14)$$

$$\frac{dW_{к}}{dW_{ж}} = 0,709 W_{ж}^{0,106} \quad (20)$$

$$W_{ж} = 1,495 W_{к}^{0,904} \quad (15)$$

$$\frac{dW_{ж}}{dW_{к}} = 1,352 W_{к}^{-0,096} \quad (21)$$

$$W_{к} = 0,386 W_{\phi}^{1,188} \quad (16)$$

$$\frac{dW_{к}}{dW_{\phi}} = 0,458 W_{\phi}^{0,188} \quad (22)$$

$$W_{\phi} = 2,229 W_{к}^{0,842} \quad (17)$$

$$\frac{dW_{\phi}}{dW_{к}} = 1,877 W_{к}^{-0,158} \quad (23)$$

Исходное уравнение (13) мы рассчитали методом наименьших квадратов, основываясь на 34 промерах живого веса (от 1 до 163 экземпляров в навеске) и веса этих же личинок после длительной (3 и более месяцев) фиксации 3,5—5%-ным формалином (в пределах живых весов от 5,5 до 63 мг), сделанных Боруцким [3]:

$$\lg W_{\phi} = (0,186 \pm 0,048) + (0,931 \pm 0,034) \lg W_{ж} \quad (24)$$

Коэффициент корреляции между $\lg W_{\phi}$ и $\lg W_{ж}$ равен 0,995. Второе исходное уравнение (14) получено из зависимости калорийности (с) хириноид от веса их тела [15]:

$$c = \frac{W_{к}}{W_{ж}} = 0,641 W_{ж}^{0,106} \quad (25)$$

В табл. 3 представлено девять уравнений роста личинок *Ch. plumosus* в разных единицах измерения. Переход от одной формулы к другой по горизонтали табл. 3 осуществляется путем подстановки соответствующих формул (12)—(17). Переход от одной формулы к другой по вертикали осуществляется путем умножения или деления на соответствующие формулы (18)—(23).

Уравнения (26) и (30) можно получить и из исходного уравнения (34). Подставляя интегральную форму уравнения (34) (уравнение (8)) в зависимость (16) и (12), получим соответственно:

$$W_{к}(t) = 2,018 \cdot 10^{-5} t^{3,494} \quad (35)$$

и

$$W_{ж}(t) = 0,851 \cdot 10^{-4} t^{3,179} \quad (36)$$

Таблица 3

Уравнения роста *Ch. plumosus* при 20° в разных единицах измерения

	W_K , кал	№	$W_{Ж}$, мг	№	$W_{Ф}$, мг	№
$\frac{dW_K}{dt}$, $\frac{\text{кал}}{\text{сутки}}$	$\frac{dW_K}{dt} = 0,158 W_K^{0,714}$	(26)	$\frac{dW_{Ж}}{dt} = 0,115 W_{Ж}^{0,789}$	(27)	$\frac{dW_K}{dt} = 0,080 W_{Ф}^{0,848}$	(28)
$\frac{dW_{Ж}}{dt}$, $\frac{\text{мг}}{\text{сутки}}$	$\frac{dW_{Ж}}{dt} = 0,214 W_K^{0,618}$	(29)	$\frac{dW_{Ж}}{dt} = 0,163 W_{Ж}^{0,683}$	(30)	$\frac{dW_{Ж}}{dt} = 0,119 W_{Ф}^{0,731}$	(31)
$\frac{dW_{Ф}}{dt}$, $\frac{\text{мг}}{\text{сутки}}$	$\frac{dW_{Ф}}{dt} = 0,297 W_K^{0,556}$	(32)	$\frac{dW_{Ф}}{dt} = 0,232 W_{Ж}^{0,615}$	(33)	$\frac{dW_{Ф}}{dt} = 0,175 W_{Ф}^{0,660}$	(34)

Таблица 4

Уравнения скорости энергетического обмена личинок хирономид при 20° в разных единицах измерения

	W_K , кал	№	$W_{Ж}$, мг	№	$W_{Ф}$, мг	№
R_K , $\frac{\text{кал}}{\text{сутки}}$	$R_K = 0,122 W_K^{0,675}$	(37)	$R_K = 0,091 W_{Ж}^{0,747}$	(38)	$R_K = 0,064 W_{Ф}^{0,8^2}$	(39)
$R_{Ж}$, $\frac{\text{мг}}{\text{сутки}}$	$R_{Ж} = 0,165 W_K^{0,579}$	(40)	$R_{Ж} = 0,128 W_{Ж}^{0,641}$	(41)	$R_{Ж} = 0,095 W_{Ф}^{0,688}$	(42)
$R_{Ф}$, $\frac{\text{мг}}{\text{сутки}}$	$R_{Ф} = 0,230 W_K^{0,517}$	(43)	$R_{Ф} = 0,184 W_{Ж}^{0,572}$	(44)	$R_{Ф} = 0,140 W_{Ф}^{0,614}$	(45)

Дифференциальными формами уравнений (35) и (36) будут уравнения (26) и (30) соответственно.

Зависимость скорости энергетического обмена (R_k ; кал) личинок хирономид от веса тела ($W_{ж}$; мг) при 20° с поправкой ($\times 1,5$) на активный обмен (уравнение 38) получено Тодерашом [15]. Из уравнения (38) с учетом зависимостей (12)—(23) можно получить уравнения (37)—(45) (табл. 4). Особо следует подчеркнуть, что для расчета уравнения (41) (или (30)) из уравнения (38) (или (27)) необходимо последнее разделить на уравнение (20), а не на (25), как это делают большинство исследователей. В частности, если калорийность тела не меняется с возрастом, коэффициенты уравнений (20) и (25) будут численно равны.

В уравнениях зависимости скорости роста и обмена от веса тела, выраженных в одних единицах, показатели степени очень близки. Это позволяет привести показатели степени в уравнениях роста к таковым в соответствующих уравнениях скорости обмена. Приведение уравнений осуществлялось согласно рекомендациям Алимова [2] относительно средних величин весов ($W_k = 1,0$ кал, $\bar{W}_{ж} = 1,5$ мг, $\bar{W}_{ф} = 2,3$ мг). Этот прием позволяет без внесения значительной ошибки рассчитать уравнения зависимости скорости ассимиляции (A) и потребления пищи (C) от веса тела при 20° (усвояемость принята равной 0,6):

$$A_k = 0,280 W_k^{0,675} \quad (46) \quad C_k = 0,468 W_k^{0,675} \quad (51)$$

$$A_{ж} = 0,208 W_{ж}^{0,717} \quad (47) \quad C_{ж} = 0,347 W_{ж}^{0,747} \quad (52)$$

$$A_{ф} = 0,148 W_{ф}^{0,802} \quad (48) \quad C_{ф} = 0,247 W_{ф}^{0,802} \quad (53)$$

$$A_{ж} = 0,293 W_{ж}^{0,641} \quad (49)$$

$$A_{ф} = 0,322 W_{ф}^{0,614} \quad (50)$$

Наиболее практичны уравнения (46)—(48) и (51)—(53), позволяющие рассчитать пищевые потребности личинок хирономид в калориях. Если пищевые потребности хирономид выражены в единицах веса, как в уравнениях (49) и (50), то это предполагает, что калорийность пищи равна калорийности тела хирономид.

К. п. д. особи (V), т. е. отношение энергии, использованной на рост, к энергии, рассеянной в процессе обмена, при 20° составляет 1,29, а K_2 (коэффициент использования ассимилированной пищи на рост) равен 0,56.

Для выяснения температурной зависимости роста взято за основу правило суммы градусодней, которое достаточно хорошо отражает время развития *Ch. plumosus* в интервале температур 10—25° [7, 9]. Согласно этому правилу, скорость развития ($v(t^0)$) прямо пропорциональна эффективной температуре ($t^0 - t_0^0$), при которой идет развитие:

$$v(t^0) = S^{-1} \cdot (t^0 - t_0^0)$$

или

$$\frac{v(t_1)}{v(t_2)} = \frac{t_1^0 - t_0^0}{t_2^0 - t_0^0}, \quad (54)$$

где S —константа. Если скорость процесса при 20° (t_1^0) принять за единицу ($v(t_1^0) = 1$), то при условии, что температура условного «биологического нуля» (t_0^0) для *Ch. plumosus* равна 5° [7, 18], температурная поправка (q_p) для приведения скорости роста к таковой при 20° будет равна:

$$q_p = \frac{1}{v(t_2^0)} = \frac{15^0}{(t^0 - 5^0)}. \quad (55)$$

Поскольку уравнение (55) не удобно вводить в балансовые равенства, было рассчитано другое уравнение, дающее практически те же значения q_p в интервале температур $10-25^\circ$:

$$q_p = 95,0 t^{0-1,52}. \quad (56)$$

Функции (55) и (56) в области определения ($10-25^\circ$) очень хорошо отражают приведение скорости развития личинок *Ch. plumosus*, наблюдаемые в экспериментах [7, 9], к таковой при 20° . Значения q_p , полученные с помощью этих уравнений, в указанном диапазоне температур примерно равны таковым по Кругу [4].

Температурная зависимость скорости энергетического обмена у личинок хирономид имеет вид [14]:

$$q_R = 12,4 t^{0-0,838}. \quad (57)$$

В соответствии с уравнениями (56) и (57) можно записать:

$$q_v = 7,66 t^{0-0,682}, \quad (58)$$

где q_v —температурная поправка для приведения к. п. д. личинки к таковой при 20° .

Зависимости (55) и (56) получены для всего периода роста личинок и, следовательно, отражают влияние температуры на некоторую среднюю скорость роста личинки; зависимость (57) отражает температурную зависимость скорости энергетического обмена особей с некоторыми средними размерами. Поэтому уравнения (55)—(58) не учитывают специфику реакций особей разных размеров на температуру среды, а пригодны лишь для популяционных расчетов.

С учетом зависимости (58) можно записать:

$$V = 0,168 t^{0,682}. \quad (59)$$

В соответствии с уравнением (59) в диапазоне температур $10-25^\circ$ V меняется от 0,81 до 1,51, а соответственно этому K_2 находится в пределах 0,45—0,60. Для ориентировочных расчетов продукции популяции *Ch. plumosus* «физиологическим методом» можно использовать K_2 , равное $V \cdot (V+1)^{-1}$, рассчитанное на основе уравнения (59).

Таким образом, скорости роста личинок одной генерации различаются, что приводит к существенной растянутости периода вылета комаров. В трех единицах измерения рассчитаны уравнения зависимостей скорости роста, обмена, ассимиляции и потребления пищи личинками

хинономид от веса их тела. Приведены формулы пересчета от одних единиц измерения к другим. Температурные зависимости скорости роста и обмена личинок хинономид существенно различаются. Отношение этих параметров (к. п. д. особи) также зависит от температуры. Приведено уравнение, позволяющее рассчитать K_2 особи в диапазоне температур от 10 до 25°. Полученные с помощью этого уравнения K_2 (0,45—0,60 в указанном диапазоне температур) пригодны для расчетов продукции популяции *Ch. plumosus* «физиологическим методом».

Севанская гидробиологическая станция АН АрмССР

Поступило 20.VI 1980 г.

CHIRONOMUS PLUMOSUS (CHIRONOMIDAE, DIPTERA)

ԹՐԹՈՒՐՆԵՐԻ ԱՃԸ ՓՈՐՁՆԱԿԱՆ ՊԱՅՄԱՆՆԵՐՈՒՄ

Ի. Ա. ՕՍՏՐՈՎՍԿԻ

Դրականության և սեփական փորձերի հիման վրա քննվում են *Ch. plumosus* թրթուրների աճման քանակական ուսումնասիրությունները: Բերվում են թրթուրների էներգետիկ հաշվեկշռի բաղադրիչների բախման ֆունկցիաները նրանց մարմնի կշռից և այդ ֆունկցիաների կախումը ջերմաստիճանից: Հոգվածի նյութերը կարելի է օգտագործել *Ch. plumosus* պոպուլյացիայի արգասաբերության և էներգետիկ հաշվեկշռի հաշվարկման համար:

GROWTH OF *CHIRONOMUS PLUMOSUS* (CHIRONOMIDAE, DIPTERA) LARVAE UNDER EXPERIMENTAL CONDITIONS

I. S. OSTROVSKY

The quantitative aspects of the growth of *Ch. plumosus* larvae are discussed. The functions of components of energy balance upon the body weight of the larvae and the dependences of these functions on temperature are presented. The data can be used for calculation of production and energy balance of population of *Ch. plumosus*.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Алексеевнина М. С. Автореф. канд. дисс., М., 1973.
2. Алимов А. Ф. В кн.: Общие основы изучения водных экосистем, Л., 1979.
3. Боруцкий Е. В. Тр. Лимнологической станции в Косине, 18, 109—132, 1934.
4. Винберг Г. Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб, Минск, 1956.
5. Константинов А. С. Биология хинономид и их разведение, Саратов, 1958.
6. Константинов А. С. ДАН СССР, 120, 5, 1151—1154, 1958.
7. Константинов А. С. ДАН СССР, 120, 6, 1362—1365, 1958.
8. Константинов А. С. Научн. докл. высш. школы, биол. науки, 3, 22—29, 1970.
9. Нечваленко С. П. Гидробиол. ж., 9, 2, 128—133, 1973.
10. Островский И. С. Биолог. ж. Армении, 33, 2, 307—311, 1980.

11. Панкратова В. Я. В сб.: Основы биопродуктивности внутренних водоемов Прибалтики, Вильнюс, 1975.
12. Петров В. В. Изв. ГосНИОРХ, 84, 153—159, 1973.
13. Соколова Н. Ю. Зоол. ж., 50, 3, 422—433, 1971.
14. Тодераш И. К. Автореф. канд. дисс., Одесса, 1979.
15. Тодераш И. К. В сб.: Общие основы изучения водных экосистем, Л., 1979.
16. Шилова А. И. Хирономиды Рыбинского водохранилища, Л., 1976.
17. Яблонская Е. А. В сб.: Методы определения продукции водных животных, Минск, 1968.
18. Mackey A. P. Oikos, 28, 2—3, 270—275, 1977.