

ցինը, իսկ որպես կապված՝ գլուտամինաթթուն, ասպարագինաթթուն և լիզինը:

Փորձերը ցույց են տվել, որ շաքարասնկային դուրդը մինչև վեց ամիս պահելու դեպքում աստիճանաբար նվազում է նրա ներքջային ազատ ամինաթթուների քանակը և ավելանում են կապված ամինաթթուները: Պահման ժամանակի ավելացման հետ, որը համընկնում է պահամանների ջերմաստիճանի բարձրացման (ամառվա ամիսներին), նկատվում է որոշ ամինաթթուների փշացում, որն ըստ երևույթին պայմանավորված է դուրդի մեջ տարբեր միկրոօրգանիզմների կենսագործունեության ակտիվացումով:

## AMINOACID INGREDIENTS OF WINE LEES AND ITS CHANGES IN THE PROCESS OF STORAGE

B. P. AVAKIAN, L. S. VARTANIAN, N. H. TER-BALIAN

It has been established that wine lees contains seventeen amino-acids and this number changes at storage. It increases to 30,35 mg in 300 mg of dry lees after a definite time of storage and decreases during a long-term storage in warm places, which is conditioned by development of undesirable microflora and natural spoilage of wine lees.

### Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Авакян Б. П., Арзуманян П. Р., Авакянц С. П. Авторское свидетельство Госкомизобретений, № 422768, 1974. «Новый способ утилизации дрожжевой гущи и других осадков виноделия с целью получения биоактивного продукта для животноводства», 1974.
2. Авакянц С. П. Биохимические основы технологии шампанского. 351, М., 1980.
3. Коновалов С. А. Биохимия дрожжей. М., 1980.
5. Тер-Карапетян М. А. и др. Биолог. ж. Армении, 21, 11, 1968.
6. Шапошников В. Н., Орлова И. Г. Журнал общей, сельхоз. и пром. микробиологии. 34, вып. 4, 1965.

«Биолог. ж. Армении», т. XXXV, № 9, 1982

УДК 595.7+595.77+591.526+577.95+577.472

## ПРОСТЕЙШАЯ МОДЕЛЬ ПРОДУКЦИОННОГО ПРОЦЕССА ОДНОВОЗРАСТНОЙ ПОПУЛЯЦИИ ОРГАНИЗМОВ С ПАРАБОЛИЧЕСКИМ ВЕСОВЫМ РОСТОМ

И. С. ОСТРОВСКИЙ

В работе проанализированы продукционные характеристики и их соотношения в популяциях организмов с параболическим типом весового роста на примере личинок *Ch. plumosus*. С помощью модели исследованы возможные значения  $P/V$  коэффициентов и некоторые практические способы их определения.

Ключевые слова: параболический тип весового роста, продукция,  $P/V$  коэффициент, личинки *Chironomus plumosus*.

Параболический весовой рост свойствен многим организмам на определенных этапах развития: насекомым—на стадии личинки, жопеподам—в период соматического роста и др. [5]. Некоторые из этих животных, например, личинки хирономид, играют существенную, а порой и определяющую роль в продукционном процессе ряда водоемов. Поэтому задачей настоящего исследования послужило выяснение с помощью простой модели особенностей продукционного процесса в элементарных природных популяциях животных с параболическим типом весового роста.

*Описание и свойства модели.* Процесс продуцирования органического вещества сообществом организмов рассматривается в соответствии с формализацией определения вторичной продукции, выполненной Полищукон и Романовским [24]. При расчете модели принят ряд допущений, упрощающих задачу исследования: оптимальность и неизменность условий среды, упрощение структуры сообщества и детерминизм модели. Эти допущения неоднократно применялись и детально обсуждались при решении аналогичных задач [4, 19, 33, 41 и др.].

В основу настоящей модели положена экспоненциальная убыль численности генерации (когорты)—группы из  $N$  растущих, но не размножающихся одновозрастных особей со средним весом  $W$ :

$$N(t) = N_0 \cdot e^{-\beta t} \quad (1)$$

и параболический весовой рост особей

$$W(t) = W_1 \cdot t^k, \quad (2)$$

где  $N(t)$ —численность генерации в момент времени  $t$ ,  $N_0$ —начальная численность генерации,  $\beta$ —коэффициент смертности,  $W(t)$ —вес особи в момент времени  $t$ ,  $W_1$  и  $k$ —константы.

Для упрощения расчетов примем, что численность генерации в период эмбрионального развития особей также убывает согласно уравнению (1), а рост эмбрионов описывается уравнением (2). При этом их вес в момент времени  $t=0$  примем равным нулю. Эти допущения вносят очень маленькие ошибки при расчетах конечной и средней биомассы, продукции и убыли органического вещества из генерации за период ее существования, а также отношений этих параметров при реальных значениях коэффициента  $\beta$  и при малом периоде развития эмбриона относительно всего периода роста (например, период эмбрионального развития личинок *Chironomus plumosus* L. составляет менее 4% времени жизни генерации).

В дальнейшем будем рассматривать процесс продуцирования органического вещества генерацией только за счет весового роста особей, а процесс убыли органического вещества—только за счет элиминации особей из генерации\*. Тогда скорость продуцирования органического

\* Строго говоря, величины продукции и убыли органического вещества должны включать в себя количество прижизненно отторгаемых особями веществ (экзувий, метаболиты и др.). Однако учет этих веществ не может нарушить справедливость балансовых равенств (5) и (10).

вещества генерацией  $P(t)$  в момент времени  $t$  с учетом зависимостей (1) и (2) будет равна [19, 24, 38]:

$$P(t) = N(t) \cdot \frac{dW}{dt} = N_0 \cdot W_1 \cdot k \cdot (e^{-\beta t} \cdot t^{k-1}), \quad (3)$$

а скорость убыли органического вещества из генерации  $E(t)$  в момент времени  $t$  равна [19]:

$$E(t) = W(t) \cdot \frac{dN}{dt} = -N_0 \cdot W_1 \cdot \beta \cdot (e^{-\beta t} \cdot t^k). \quad (4)$$

Биомасса генерации  $B(t)$  в момент времени  $t$  равна  $N(t) \cdot W(t)$ , а скорость ее изменения представляет собой алгебраическую сумму скорости продуцирования и скорости убыли органического вещества [19]:

$$\frac{dB}{dt} = P(t) + E(t). \quad (5)$$

Подставив значения  $P(t)$  и  $E(t)$  из уравнений (3) и (4) в соотношение (5) и сделав соответствующие преобразования, получим:

$$\frac{dB}{dt} = P(t) + E(t) = B(t) \cdot \left( \frac{k}{t} - \beta \right). \quad (6)$$

Отсюда удельная скорость изменения биомассы в момент времени  $t$  будет равна:

$$\frac{dB}{dt} \cdot \frac{1}{B(t)} = \frac{k}{t} - \beta. \quad (7)$$

Удельная скорость изменения веса особи в момент времени  $t$  равна [15]:

$$\frac{dW}{dt} \cdot \frac{1}{W(t)} = \frac{W_1 \cdot k \cdot t^{k-1}}{W_1 \cdot t^k} = \frac{k}{t}. \quad (8)$$

Удельная скорость убыли численности генерации в момент времени  $t$  равна:

$$\frac{dN}{dt} \cdot \frac{1}{N(t)} = -\beta. \quad (9)$$

Сопоставив уравнения (7), (8) и (9), можно заключить, что удельная скорость изменения биомассы генерации представляет собой алгебраическую сумму удельных скоростей убыли численности (удельной смертности) генерации и весового роста особей:

$$\frac{dB}{dt} \cdot \frac{1}{B(t)} = (-\beta) + \frac{dW}{dt} \cdot \frac{1}{W(t)} = \frac{dN}{dt} \cdot \frac{1}{N(t)} + \frac{dW}{dt} \cdot \frac{1}{W(t)}.$$

Полученное выражение позволяет определить смертность животных по данным их весового роста и динамики биомассы генерации.

Приравняв  $\frac{dB}{dt}$  (зависимость (6)) к нулю, нетрудно определить момент времени  $t_m$ , в который биомасса генерации достигает или может достигнуть (при данных скоростях роста и смертности) максимальной возможной величины  $B(t_m)$ :  $t_m = k/\beta$ .

Чтобы выразить время жизни разных генераций в соизмеримых величинах с целью облегчения сопоставлений динамики численности, биомассы и т. п., и для удобства расчетов введем относительную переменную  $\xi$ , которая показывает, насколько близко находится любой (текущий) момент времени существования генерации  $t$  от фиксированной (для данной генерации) величины  $t_m$ :

$$\xi = \frac{t}{t_m} = \left( \frac{\beta}{k} \right) \cdot t,$$

где  $\beta$  и  $k$ —в каждом конкретном случае константы. Подчеркнем, что переменная  $\xi$  несет смысл времени. В дальнейшем символом  $\xi_g$  будем обозначать момент завершения жизни генерации (для гетеротопных насекомых—момент окончания водного этапа развития). Соотношения  $\xi_g < 1$ ,  $\xi_g = 1$  или  $\xi_g > 1$  выполняются, когда жизнь организмов (водный этап развития гетеротопных животных) завершается до, в момент или после (соответственно) достижения генерацией максимально возможной величины биомассы.

Перейдем от бесконечно малых отрезков времени к конечным.

Для упрощения дальнейших записей примем следующие обозначения неполных гамма-функций:

$$\int_0^{\xi} e^{-k\xi} \cdot \xi^{k-1} d\xi = \gamma(k); \quad \int_0^{\xi} e^{-k\xi} \cdot \xi^k d\xi = \gamma(k+1).$$

Продукция генерации за время ее существования  $P(0, \xi_g)$  равна (рис. 1):

$$P(0, \xi_g) = \int_0^{\xi_g} P(\xi) d\xi = \sigma^{-1} \cdot k^{k+1} \cdot \gamma(k),$$

где  $\sigma = N_0^{-1} \cdot W_1^{-1} \cdot \beta^k$ —константа. Убыль органического вещества за время существования генерации  $E(0, \xi_g)$  равна (рис. 1):

$$E(0, \xi_g) = \int_0^{\xi_g} E(\xi) d\xi = -\sigma^{-1} \cdot k^{k+1} \cdot \gamma(k+1).$$

Используя свойство гамма-функции\*, нетрудно показать, что алгебраическая сумма продукции и убыли органического вещества равна конечной биомассе  $V(\xi_g)$  генерации\*\* (рис. 1):

$$P(0, \xi_g) + E(0, \xi_g) = V(\xi_g), \quad (10)$$

где  $V(\xi_g) = \sigma^{-1} \cdot k^k \cdot e^{-k\xi_g} \cdot \xi_g^k$ .

\*  $\gamma(k+1) = \gamma(k) - k^{-1} \cdot \xi^k \cdot e^{-k\xi}$ .

\*\* Для личинок хирономид под конечной биомассой генерации (в случае нерастянутого вылета) следует понимать биомассу личинок непосредственно перед началом окукливания.

Параллельно отметим, что если отсчет времени жизни генерации вести не от точки, в которой вес особи равен нулю, а с момента вылупления молоди (с вполне определенным весом), будет справедливо следующее равенство:  $P(0, \xi_g) + E(0, \xi_g) = B(\xi_g) - B(\xi_0)$ , где  $B(\xi_0)$  — биомасса выключившейся молоди ( $\xi_0$  — момент вылупления). Динамика биомассы, накопление количества продукции и суммарная убыль органического вещества из генерации представлены на рис. 1.

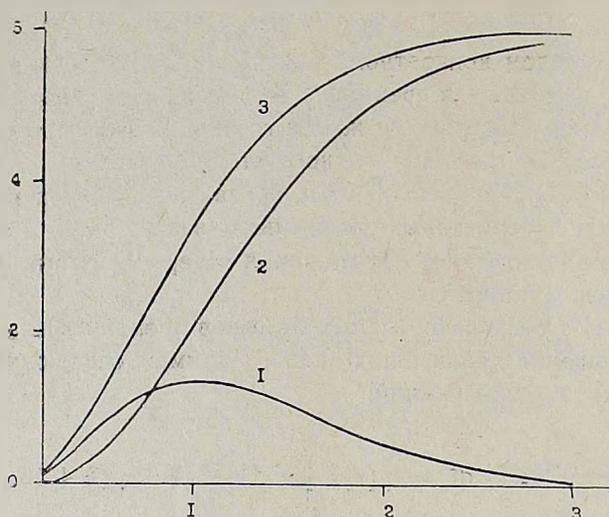


Рис. 1. Динамика биомассы (1), суммарная убыль органического вещества (2) и накопление количества продукции (3) в модельной генерации при  $k=3$ . По оси ординат:  $\sigma \cdot B(\xi_g)$ ,  $-\sigma \cdot E(0, \xi_g)$ ,  $\sigma \cdot P(0, \xi_g)$  (безразмерные величины), по оси абсцисс:  $\xi_g$  (безразмерная величина).

В ряде работ используется метод расчета продукции, основанный на определении величины элиминации [6, 29 и др.]. Этот метод подразумевает равенство количества продукции и убыли органического вещества из генерации за время ее существования (или стационарной популяции за год), что справедливо для гомотопных животных, у которых конечная биомасса генерации равна нулю. Как видно из равенства (10), количество продукции за время существования генерации гетеротопных животных в водной среде больше, чем количество органического вещества, убывшего за это же время, на величину конечной биомассы генерации (строго говоря, на величину биомассы вылетевших имаго). Поэтому некритическое применение указанного метода расчета продукции к популяциям гетеротопных животных может привести к заниженным результатам, а также к ошибкам при расчетах продукции стационарной популяции за отрезок времени, некратный году, а также нестационарной популяции за любой отрезок времени.

Для продукционных расчетов чрезвычайно важно знать  $P/V$  коэффициент сообщества. В литературе принято рассматривать два отношения: продукции генерации к средней (за период ее жизни) биомассе [8, 20 и др.] и к максимальной биомассе [1, 3, 10, 23, 25, 28, 35, 36 и др.]. Отметим, что средняя биомасса генерации  $\bar{B}$  равна:

$$\bar{B} = \xi_g^{-1} \cdot \int_0^{\xi_g} B(\xi) d\xi = \xi_g^{-1} \cdot \sigma^{-1} \cdot k^k \cdot \gamma(k+1),$$

а максимальная биомасса, достигаемая генерацией за период своего существования  $B_{\max}$ , равна:

$$\text{если } \xi_g < 1 \quad B_{\max} = B(\xi_g),$$

$$\text{если } \xi_g \geq 1 \quad B_{\max} = B(\xi = 1),$$

где  $B(\xi_g)$  и  $B(\xi = 1)$  — биомасса генерации в моменты времени  $\xi_g$  и  $\xi = 1$ , соответственно. Тогда функции  $P/\bar{B}$  коэффициентов представляют собой следующие выражения:

$$\frac{P(0, \xi_g)}{\bar{B}} = k \cdot \xi_g \cdot \frac{\gamma(k)}{\gamma(k+1)}$$

$$\frac{P(0, \xi_g)}{B_{\max}} = \begin{cases} = \frac{P(0, \xi_g)}{B(\xi_g)} = k \cdot \exp(k \cdot \xi_g) \cdot \xi_g^{-k} \cdot \gamma(k) & \text{если } \xi_g < 1, \\ = \frac{P(0, \xi_g)}{B(\xi_g = 1)} = k \cdot \exp(k) \cdot \gamma(k) & \text{если } \xi_g \geq 1. \end{cases}$$

Чрезвычайно важно отметить, что  $P/\bar{B}$  коэффициенты можно определить только величинами  $k$  и  $\xi$ . На рис. 2 и 3 представлены зависимости  $P/\bar{B}$  и  $E/\bar{B}$  коэффициентов от  $k$  (при  $\xi_g = 1$ ) и от  $\xi_g$  (при  $k = 3$ ).

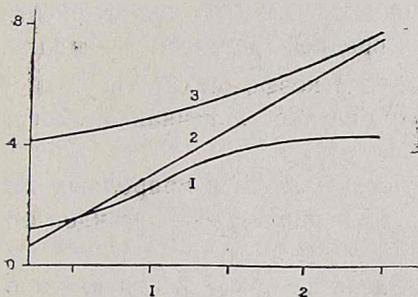
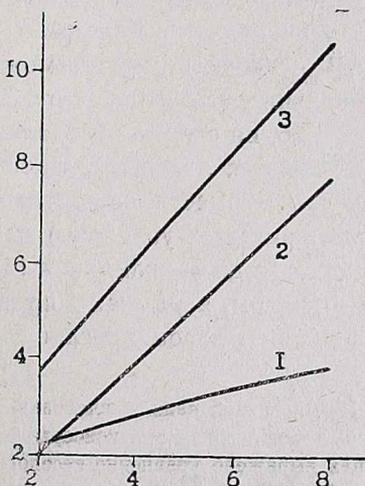


Рис. 3. Зависимости  $P/\bar{B}$  и  $E/\bar{B}$  коэффициентов модельной генерации от константы роста особей при  $\xi_g = 1$ . По оси ординат:  $P(0, \xi_g)/B_{\max}$  коэффициент (1),  $E(0, \xi_g)/\bar{B}$  коэффициент (2) и  $P(0, \xi_g)/\bar{B}$  коэффициент (3) (безразмерные величины), по оси абсцисс:  $k$  (безразмерная величина)

Рис. 2. Зависимости  $P/\bar{B}$  и  $E/\bar{B}$  коэффициентов модельной генерации от времени ее существования при  $k = 3$ . По 'оси' ординат:  $P(0, \xi_g)/B_{\max}$  коэффициент (1),  $E(0, \xi_g)/\bar{B}$  коэффициент (2) и  $P(0, \xi_g)/\bar{B}$  коэффициент (3) (безразмерные величины), по оси абсцисс:  $\xi_g$  (безразмерная величина)



Для более полного понимания продукционного процесса рассмотрим балансовое равенство (10). Разделив правую и левую части этого равенства на  $\bar{B}$  и определив  $P/\bar{B}$  коэффициент из этого соотношения, получим:

$$\frac{P(0, \xi_g)}{\bar{B}} = \frac{B(\xi_g)}{\bar{B}} - \frac{E(0, \xi_g)}{\bar{B}} \quad (11)$$

Величины  $B(\xi_g)$  и  $\bar{B}$  определить на практике элементарно просто. Второй компонент правой части соотношения (11),  $E/\bar{B}$  коэффициент, равен:

$$\frac{E(0, \xi_g)}{\bar{B}} = -\xi_g \cdot k.$$

Тогда соотношение (11) можно переписать в виде:

$$\frac{P(0, \xi_g)}{\bar{B}} = \frac{B(\xi_g)}{\bar{B}} + \xi_g \cdot k \quad (11a)$$

или, если  $\xi_g = 1$ ,

$$\frac{P(0, \xi_g)}{\bar{B}} = \frac{B(\xi_g = 1)}{\bar{B}} + k. \quad (12)$$

Для частного случая, уравнения (12), когда конечная биомасса генерации представляет собой максимально возможную величину, при данных скоростях роста и смертности ( $\xi_g = 1$ ) нахождение  $P/\bar{B}$  коэффициента можно свести к определению конечной и средней биомассы генерации, при известной постоянной  $k$ . При этом  $P/\bar{B}$  коэффициент не может быть ниже величины  $k+1$ , так как в этом случае конечная биомасса всегда будет выше средней.

*Обсуждение.* Рассмотрим приложимость модели к природным популяциям на примере одного из наиболее хорошо изученных видов организмов—*Ch. plumosus*.

В литературе накопились данные, согласно которым отношение продукции генерации *Ch. plumosus* к максимальной биомассе, как правило, лежит в пределах 2,2—3,4 [1, 3, 10, 23, 28, 34—36 и др.]. Эти же значения  $P/B_{\max}$  коэффициентов можно получить с помощью нашей модели при реальных для *Ch. plumosus* значениях  $k=3^*$  и величинах  $\xi_g$  от 0,86 до 1,36, не сильно отличающихся от единицы (при  $\xi_g = 1$   $P/B_{\max} = 2,6$ ). Имеются отдельные работы, свидетельствующие о том, что максимальная биомасса достигается личинками генерации *Ch. plumosus* (в благоприятных условиях) непосредственно перед окукливанием, либо незадолго до окукливания [17, 18, 26], т. е. близко к моменту  $\xi_g = 1$ . Таким образом, в рамках приведенной модели литературные  $P/B_{\max}$  коэффициенты хорошо согласуются с тем фактом, что личинки *Ch. plu-*

\* Как показали наши исследования [22], величина  $k$  зависит от того, какой фиксатор был использован при консервации личинок *Ch. plumosus*, или от того, в каких единицах выражено уравнение весового роста; этот параметр обычно находится в пределах 2,7—3,5.

mosus завершают свое развитие вблизи максимально возможной биомассы.

Рассмотрим отношение продукции генерации к ее средней биомассе.  $P/\bar{V}$  коэффициенты генерации *Ch. plumosus* в разных водоемах обычно близки к 4—6 (табл.). Об этом также косвенным образом свидетельству-

Таблица

Отношение продукции генерации (поколения) *Ch. plumosus* к средней биомассе ( $P/\bar{V}$ ) в разных водоемах

Водоем	$P/\bar{V}$	Источник
Оз. Севан	4,2	собственные данные
Оз. Каракуль	4,7—6,6	[18]
Русское водохранилище	4,7±1,2	[23]
Учинское водохранилище (средние)	3—6	[25]
Оз. Гопло	3,9—4,4	[42]
Оз. Танвалд	4,7—5,1	[43]

ют годовые  $P/\bar{V}$  коэффициенты популяций *Ch. plumosus* с разным числом генераций в году. Так, для популяций, имеющих одну генерацию во всем водоеме, либо две генерации на мелководье и одну—в сублиторали и профундали  $P/\bar{V}$  коэффициент составляет 2—7 (в среднем—4,5) [9, 13, 17, 28, 39 и др.]; для популяций, имеющих две генерации—6—12 (в среднем 9) [11, 12, 21, 42]; для популяций, имеющих три генерации—13—17 (в среднем 15) [18, 27, 30, 32, 43]. Следовательно, при возрастании числа генераций на одну  $P/\bar{V}$  коэффициент популяции *Ch. plumosus* увеличивается примерно на 5. Для других видов хирономид получен такой же результат:  $P/\bar{V}$  коэффициент генерации за время ее существования равен 4—6 [40, 41]. В полном соответствии с приведенными эмпирическими данными находятся результаты моделирования продукционного процесса: при реальных для личинок *Ch. plumosus*  $k=3$  и  $\xi_g=1$   $P/\bar{V}$  коэффициент генерации равен 4,9.

Для практических расчетов важно знать степень влияния продолжительности развития животных ( $\xi_g$ ) и константы их весового роста ( $k$ ) на  $P/\bar{V}$  коэффициенты генерации. Рассмотрим значения параметров  $\xi_g$  и  $k$ , соответствующие идентичным относительным изменениям  $P/\bar{V}$  коэффициентов генерации, реально наблюдаемым в природе для личинок *Ch. plumosus*. Так, изменению  $P/\bar{V}_{\max}$  коэффициента генерации от 2,2 до 3,4 (в 1,5 раза) соответствуют величины  $k$  от 2,0 до 5,8 при  $\xi_g=1$  или величины  $\xi_g$  от 0,86 до 1,32 при  $k=3$ . Изменению  $P/\bar{V}$  коэффициента генерации от 4,0 до 6,0 (в 1,5 раза) соответствуют величины  $k$  от 2,3 до 3,9 при  $\xi_g=1$  или величины  $\xi_g$  от 0,2 до 1,7 при  $k=3$ . Приведенные данные свидетельствуют о том, что на  $P/\bar{V}_m$  коэффициент генерации в большей степени влияет параметр  $\xi_g$ , чем  $k$ . Константа роста у личинок хирономид разных видов обычно находится в довольно узких пределах: 2—3,3 [14, 16, 30, 37]. Поэтому можно предположить, что относительное постоянство  $P/\bar{V}_{\max}$  коэффициента у раз-

ных видов хирономид [25] определяется относительной стабильностью величины  $\xi_g$  (т. е. вылет комаров, по-видимому, происходит вблизи максимально возможной биомассы генерации). Иным образом влияют величины  $\xi_g$  и  $k$  на  $P/\bar{V}$  коэффициент. Последний находится в слабой зависимости от  $\xi_g$  и в большей степени зависит от  $k$ . Это позволяет ориентировочно оценить  $P/\bar{V}$  коэффициент генерации гетеротопных организмов (имеющих параболический тип весового роста) по уравнению (12). Для соответствующих расчетов необходимо знание величины константы роста\* и отношения  $V(\xi_g)/\bar{V}$ . Последнее зависит от  $k$  (при  $\xi_g = 1$ ) следующим образом:

$k$	2	3	4	5	6	7	8
$V(\xi_g)/\bar{V}$	1,7	1,9	2,1	2,3	2,45	2,6	2,7.

Строго говоря, уравнение (12) позволяет рассчитать  $P/\bar{V}$  коэффициент для случая  $\xi_g = 1$ . Однако ввиду слабой зависимости этого коэффициента от  $\xi_g$ , возможности уравнения (12) расширяются: полученные величины  $P/\bar{V}$  могут применяться для ориентировочной оценки продукции большинства гетеротопных организмов, завершающих свое развитие в водной среде при биомассе, отличной от максимальной ( $\xi_g \neq 1$ ). С учетом вышесказанного, определим средний  $P/\bar{V}$  коэффициент генерации хирономид. По данным Тодераша [31], средняя константа весового роста личинок хирономид равна 2,6. Тогда:

$$P/\bar{V} = k + V(\xi_g)/\bar{V} = 2,6 + 1,8 = 4,4.$$

Следует лишь отметить, что рассчитанный таким образом  $P/\bar{V}$  коэффициент отражает отношение продукции генерации к средней биомассе в период роста животных. Следовательно, для соответствующих продукционных расчетов следует брать среднюю биомассу генерации за период роста животных в природе. При наличии двух и более генераций хирономид данного вида в водоеме продукцию следует определять по расчетным  $P/\bar{V}$  коэффициентам отдельно для каждой генерации. Сумма продукций генераций составляет годовую продукцию популяции.

Анализ модели продукционного процесса в популяциях организмов, имеющих параболический тип весового роста, позволил сделать следующие выводы: удельная скорость изменения биомассы генерации (когорты) представляет собой алгебраическую сумму удельной скорости весового роста особей (среднего веса особи генерации) и удельной смертности;  $P/\bar{V}$  коэффициент генерации можно определить показателем степени в уравнении параболического весового роста ( $k$ ) и параметром  $\xi_g$ , характеризующим относительное время существования генерации в долях от времени достижения этой генерацией максимально возможной (при данных скоростях роста и смертности) биомассы. Для некоторых популяций гетеротопных животных, начинающих покидать среду обитания при максимально возможной биомассе ( $\xi_g = 1$ ),  $P/\bar{V}$  ко-

\* По имеющимся данным [2, 7, 14, 16, 30-37], константа роста животных не превышает 6.

Эффект генерации можно определить только коэффициентом  $k$ ; в этом случае  $P/\bar{V}$  коэффициент не может быть ниже величины  $k+1$ . В диапазоне реальных для животных  $k$  от 2 до 5  $P/\bar{V} \approx k+2$  (при  $\xi_g = 1$ ). Ввиду слабой зависимости  $P/\bar{V}$  коэффициента генерации от продолжительности ее существования (в водной среде), для ориентировочной оценки продукции генерации гетеротопных организмов можно использовать величины  $P/\bar{V}$ , рассчитанные для случая  $\xi_g = 1$ . В рамках приведенной модели литературные  $P/\bar{V}_{max}$  и  $P/\bar{V}$  коэффициенты генерации *Ch. plumosus* хорошо согласуются с эмпирически полученной величиной константы роста, а также с тем, что личиночный этап развития этого вида завершается при максимально возможной биомассе.

Севанская гидробиологическая станция  
АН Армянской ССР

Поступило 6.I 1982 г.

ՊԱՐԱՔՈՒԱՅԻՆ ԿՇՌԱՅԻՆ ԱՃՈՎ ՕՐԳԱՆԻԶՄՆԵՐԻ ՆՈՒՅՆԱՀԱՍԱԿ  
ՊՈՊՈՒԼՅԱՑԻԱՅԻ ՊՐՈԳՆՈՒԿՅԻՈՆ ՊՐՈՑԵՍԻ ՊԱՐԶԱԳՈՒՅՆ ՄՈԳԵԼԸ

Ի. Ս. ՕՍՏՐՈՎՍԿԻ

Քննարկվել է նյութի դինամիկայի պարզ մոդելը այն օրգանիզմների սերնդում, որոնց կշիռը աճում է ըստ պարաբոլի օրենքի: Հետազոտվել են արդասիքային բնութագրերի հարաբերությունները, սերունդների  $P/\bar{V}$  գործակիցների հնարավոր արժեքները և նրանց որոշման մի շարք գործնական եղանակները: Մոդելի միջոցով ստացված արգասիքային բնութագրերը բավականաչափ մոտ են Սևանա լճում և այլ ջրամբարներում խիրոնոմիդների թրթուրների պոպուլյացիաների համար անմիջականորեն ստացված բնութագրերին:

A SIMPLE MODEL OF THE PRODUCTION PROCESS  
OF THE POPULATIONS OF THE SAME AGE ORGANISMS  
WITH A PARABOLIC WEIGHT GROWTH AND ITS APPLICATIONS

I. S. OSTROVSKY

Production characteristics and their correlation in the organism populations with a parabolic type of weight growth have been analysed on *Chironomus plumosus* L. larvae. Possible values of  $P/\bar{V}$  coefficients and some practical ways for their estimation are investigated using the model.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Алексеевнина М. С. Зоол. ж., 53, 5, 720—727, 1974.
2. Алимов А. Ф., Власова В. Г. Зоол. ж., 59, 10, 1483—1493, 1980.
3. Боруцкий Е. В. Тр. Лимнол. ст. в Косине, 22, 156—195, 1939.
4. Бекман М. Ю., Меньгушкин В. В. Ж. общ. биол., 25, 3, 177—187, 1964.
5. Винберг Г. Г. В кн.: Методы определения продукции водных животных. Минск, 1968.
6. Гаврилов С. И. В кн.: Биологическая продуктивность евтрофного озера. М., 1970.
7. Голубков С. М. В кн.: Основы изучения пресноводных экосистем, Л., 1981.
8. Иванова М. Б., Умнов А. А. В кн.: Общие основы изучения водных экосистем. Л., 1979.

9. Кангур К. Э. Автореф. канд. дисс., Тарту, 1977.
10. Кирпиченко М. Я. Тр. Гидробиол. ст. АН УССР, 19, 3—83., 1939.
11. Ковалькова М. П. Тр. Уральск. отд. Сибрыбнипроект, 9, 219—228, 1975.
12. Ковалькова М. П. Сб. Уральск. отд. ГосНИОРХ, 10, 81—85, 1979.
13. Ковалькова М. П. Сб. Уральск. отд. ГосНИОРХ, 10, 86—92, 1979.
14. Константинов А. С. Докл. АН СССР, 120, 5, 1151—1154, 1958.
15. Константинов А. С. Науч. докл. высш. школы, биол. науки, 9, 136—141, 1967.
16. Константинов А. С. Науч. докл. высш. школы, биол. науки, 3, 22—29, 1970.
17. Кузьменко К. Н. Автореф. канд. дисс., Л., 1972.
18. Мамилова Р. Х. Биол. и геогр., 5, 162—171. Алма-Ата, 1968.
19. Меньшуткин В. В., Приходько Т. И. Гидробиол. ж., 4, 6, 3—11, 1968.
20. Методы определения продукции водных животных. Минск, 1968.
21. Нечваленко С. П. Автореф. канд. дисс., М., 1978.
22. Островский И. С. Биол. ж. Армении, 33, 12, 1301—1309, 1980.
23. Пастухова Е. В. Автореф. канд. дисс., М., 1978.
24. Полищук Л. В., Романовский Ю. Э. Ж. общ. биол., 41, 5, 645—654, 1980.
25. Соколова Н. Ю. Автореф. канд. дисс., М., 1973.
26. Соколова Н. Ю. Комплексн. исслед. водохр., 2, 101—121, 1973.
27. Соколова Н. Ю. В кн.: Проблемы экологии Прибайкалья. Иркутск, 1979.
28. Соколова Н. Ю. В кн.: Бентос Учинского водохранилища. М., 1980.
29. Слепухина Т. Д. В кн.: Озеро Кубенское, 3, Л., 1977.
30. Тодераш И. К. Автореф. канд. дисс., Одесса, 1979.
31. Тодераш И. К. В кн.: Общие основы изучения водных экосистем. Л., 1979.
32. Тодераш И. К. В кн.: Рыбохозяйственное использование колхозных прудов Молдавии. Кишинев, 1981.
33. Шадрин Н. В. Биол. моря, 42, 56—60, 1977.
34. Яблонская Е. А. Автореф. канд. дисс., М., 1947.
35. Яблонская Е. А. В кн.: Методы определения продукции водных животных. Минск, 1968.
36. Lundbeck J. Arch. Hydrobiol., Suppl., Bd., 7, 1—471, 1926.
37. Mackey A. P. Oikos, 28, 2—3, 270—275, 1977.
38. Neess J., Dugdale R. Ecology, 40, 3, 425—430, 1959.
39. Terek J. Biologia (Bratislava), 35, 2, 111—120, 1980.
40. Titmus G., Baadcock R. M. In: Chironomidae: Ecol., Syst., Cytol. and Pathol. Proc. 7th. Int. Symp., Dublin. 1979, 299—305, 1980.
41. Waters T. F. Amer. Naturalist, 103, 930, 173—185, 1969.
42. Wisniewski R. Acta Univ. N. Copernici, 38, 99—111, 1976.
43. Zytkowicz R. Acta Univ. N. Gopernici, 38, 75—97, 1976.

«Биолог. ж. Армении», т. XXXV, № 9, 1982

#### КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 576.8.575.24

### N-МЕТИЛ-N'-НИТРО-N-НИТРОЗОГУАНИДИН- ИНДУЦИРОВАННЫЙ МУТАГЕНЕЗ РИБОСОМНЫХ МУТАНТОВ *ESCHERICHIA COLI*

Э. Г. МУГНЕЦЯН, С. А. ХАЧАТРЯН

Ключевые слова: *E. coli*, рибосомные мутанты, частота мутирования.

Проблема специфичности мутагенеза не может быть решена без оценки роли клеточных процессов и отдельных клеточных компонентов