

ПРИРОДА

№ 8, 2002 г.

П.И. Крылов

Продукционная гидробиология

© “Природа”

Использование и распространение этого материала
в коммерческих целях
возможно лишь с разрешения редакции



Сетевая образовательная библиотека “VIVOS VOCO!”
(грант РФФИ 00-07-90172)

vivovoco.nns.ru
vivovoco.rsl.ru
www.ibmh.msk.su/vivovoco

Продукционная гидробиология

П. И. Крылов,

кандидат биологических наук

Лаборатория пресноводной и экспериментальной гидробиологии

Неискушенный читатель может подумать, что продукционная гидробиология — это некое узко прикладное направление науки, ориентированное на повышение урожайности водных организмов, целиком стоящее на службе рыбного хозяйства, марикультуры и т.п. Какая-то крупная правды в этом есть — сегодня никакие оценки, скажем, кормовой базы рыб (а следовательно, и их возможного вылова) в любом водоеме — от пруда до Мирового океана — без продукционных расчетов невозможны. Однако цели и задачи исследований, которые с 30-х годов XX в. успешно проводятся в нашей стране в рамках школы продукционной гидробиологии, несравненно шире. Фактически продукционная гидробиология — синоним научного направления, известного также как продукционно-энергетический, или балансово-энергетический, подход, а в настоящее время постепенно выходящего за рамки и этих определений.

Истоки

Функционально-энергетический принцип изучения экосистем, лежащий в основе продукционной гидробиологии, имеет более чем полувековую историю. На западе его рождение связывают с выходом в 1942 г. работы Р.Л.Линдемана

© П.И.Крылов

«Трофодинамическое направление в экологическом исследовании». Однако сотрудники Лимнологической станции в Косине Л.Л.Россолимо, Г.Г.Винберг и В.С.Ивлев сформулировали основные положения энергетического принципа изучения баланса органических веществ на 10 лет раньше. В 1932 г., определяя фотосинтез и дыхание водной массы, Винберг впервые в мире использовал метод светлых и темных склянок, ставший классическим при оценке первичной продукции планктона и популярный до сих пор. Тогда же выяснилось, что для реализации «балансовых идей» в экосистемах необходимы не только детальные сведения о видовом составе, сезонной динамике численности и биомассы массовых видов организмов, но и количественные данные о скоростях их роста, размножения, питания, трат энергии на обмен.

Развитие энергетического подхода в гидробиологии не было триумфальным ни на Западе, ни особенно в нашей стране. Классическая работа Линдемана с трудом увидела свет: официальные рецензенты дали отрицательный отзыв. Сопrotивление новым идеям у нас было еще сильнее, а на августовской сессии ВАСХНИЛ 1948 г. взгляды Винберга, Ивлева и других гидробиологов продукционно-балансового направления были публично осуждены.

Признание

Мощным стимулом к развитию продукционной гидробиологии стала Международная биологическая программа (МБП, 1964—1974), ориентированная на сравнительную оценку продуктивности экосистем разных типов. Уже в 1964 г. гидробиологи Белорусского университета во главе с Винбергом впервые рассчитали биотический баланс энергии для всех трофических уровней экосистемы оз. Дривяты. В 1967 г. Винберг переехал в Ленинград, где возглавил лабораторию пресноводной и экспериментальной гидробиологии Зоологического института. С этого момента в лаборатории основным направлением стало изучение структурно-функциональной организации экосистем континентальных водоемов. Тогда же началось формирование научной школы продукционной гидробиологии в Зоологическом институте. Лаборатория вошла в число участников МБП, взяв на себя изучение продуктивности северных озер. В качестве модельных водоемов выбрали два карельских озера, лежащих у Полярного круга, и два озера на побережье Баренцева моря. Результаты этих исследований (1969—1972) определили направление работ отечественных гидробиологов на многие годы вперед.

Теоретически принцип составления биотического баланса, в ос-

нове которого лежит закон сохранения энергии, очень прост. Необходимо выразить в одних и тех же единицах энергии скорость питания (или ассимиляции пищи), т.е. потока «входящей» энергии (A), скорость трат энергии на обмен (R) и продукции (P). Тогда для каждой популяции и трофического уровня $A = P + R$. Продукции каждого уровня (от фитопланктона до рыб) должно хватать для удовлетворения пищевых потребностей следующего. Учитывая разнообразие водных организмов (и методов их изучения), обилие и изменчивость факторов внешней среды, влияющих на указанные процессы, ясно, что от теоретической простоты до практического воплощения этого принципа — огромная дистанция.

Успех в сведении первых балансов энергии для всей экосистемы стал своего рода триумфом «гидробиологического интегратизма». Помимо прочего он доказал, что наука существует: сколь ни отличались традиционные гидробиологические методы изучения разных групп, приведение их к общему знаменателю дает непротиворечивые результаты. Заслуги отечественной продукционной школы получили признание летом 1971 г. на XVIII Лимнологическом конгрессе в Ленинграде. На традиционном почетном чтении им.Бальди выступил Винберг. Уже были известны величины первичной продукции большого числа водоемов (от Арктики до субтропиков), разработаны и успешно применялись методы оценки вторичной продукции. В экспериментальных условиях для многих групп гидробионтов определялись необходимые при расчете продукции параметры.

Во второй половине 70-х годов обобщались накопленные данные. Появились уравнения, показывающие связь скоростей обмена (потребления кислорода), питания и роста с массой тела животных разных групп, зависимости скорости обмена и развития от температуры воды. Для разных групп водных организмов получены показатели скорости оборота биомассы, величины удельной продукции



Отбор проб.

и др. Стало ясно, что соотношения между отдельными составляющими потока энергии через экосистему хотя и колеблются, их изменения значительно меньше, чем изменения самих составляющих. Сравнение данных по большому числу водоемов показало, что различия в соотношениях элементов баланса сильнее выражены между типами водоемов — озерами, водохранилищами, прудами.

На пути «продукционного редуционизма»

Итак, построение сезонного или годового баланса энергии само по себе утратило актуальность. Все необходимые для расчета параметры и коэффициенты (скорость обмена, роста организмов и др.) уже не определялись экспериментально в конкретном водоеме, а рассчитывались по уравнениям и средним величинам. Считать такие балансы стало неинтересно. Это не было большой неожиданностью. Еще десятилетием раньше, заключая лек-

цию на чтениях им.Бальди, Винберг говорил: «Определение биологического энергетического баланса не может и не должно рассматриваться как конечная цель изучения. Даже если бы были преодолены все трудности и перед нами была бы точная картина потока энергии, мы бы остались неудовлетворенными. Встал бы вопрос, почему данное озеро или водохранилище характеризуется этими, а не другими цифрами. На этот вопрос энергетический принцип исследования не может дать ответа. Он должен быть дополнен другими представлениями и методами».

Дополнен или заменен? Кажется, в водной экологии вот-вот сменятся парадигмы: продукционная гидробиология как фундаментальное направление уйдет на второй план. Однако этого не случилось. Просто на смену «продукционному интегратизму» пришел «продукционный редуционизм», причем «редукция» шла в нескольких направлениях.

Очевидно, для корректной оценки потоков энергии необходимо детальное знание трофических

(пищевых) связей всех гидробионтов в сообществе. Допустим, расчетная первичная продукция фитопланктона вполне достаточна для обеспечения пищевых потребностей следующего звена — зоопланктона. Однако может оказаться, что основная часть этой продукции в водоеме приходится на долю цианобактерий (синезеленых водорослей), которые мало или совсем не потребляются ни планктонными ракообразными, ни коловратками. Закономерен вопрос: чем же они реально питаются в данном водоеме? Или другой пример. При построении классического баланса все потребители делятся на трофические уровни (фитофаги, хищники первого порядка, второго и т.д.). Но среди планктонных животных облигатное хищничество встречается редко — многие виды используют в пищу как своих мелких собратьев, так и водоросли. А облигатные хищники питаются и животными-фитофагами, и другими хищниками, и видами со смешанной животной-растительной диетой.

Эти и многие другие вопросы стимулировали активное изучение трофики гидробионтов. Все шире применяются радиоактивные изотопы (^{14}C , ^{32}P), разрабатываются методы экспериментов и наблюдений за питанием водных животных. При расчетах потоков энергии и вещества на смену классической «трофической цепи» пришли более подробные — «трофические сети» со множеством компонентов, соединенных сложной системой пищевых связей. На основе изучения трофических связей складывались представления о влиянии хищников на предыдущие трофические уровни сообществ, о их роли в регуляции скорости и направления сукцессий, а также в эволюции животных.

Другой аспект «продукционного редукционизма» был связан со временем, за которое сводился баланс. Ведь годовая первичная продукция, с избытком покрывающая пищевые потребности зоопланктона, могла в основном образовываться в начале сезона, во время весеннего пика фитопланктона, когда зоопланктона еще мало (его

массовое развитие приходится на летние месяцы). Куда уходят весенние «излишки» продукции? Как «прокормить» животных летом? Попытки создать декадные, недельные и даже суточные балансы заставили исследователей переосмыслить многие процессы, происходящие в водоемах. Ясно, что проследить потоки энергии и вещества в многокомпонентной системе, да еще за большое число последовательных временных интервалов, с помощью калкулятора невозможно. Для решения таких задач появился целый класс математических моделей водных экосистем. Но продукционные характеристики многих групп водных беспозвоночных по-прежнему оставались слабо изученными. Работы в этом направлении позволили сотрудникам лаборатории определить онтогенетические соотношения между основными типами роста (экспоненциальным, параболическим и S-образным), связь продукционных характеристик с адаптивными стратегиями видов, проявляющихся в типах их жизненных циклов.

Недостающее звено

Рыбы всегда были слабым звеном в экосистемных исследованиях, поскольку оценить численность, биомассу и пищевые связи каждого вида (а иногда и возраста) очень непросто. Кроме того, традиционно ихтиологи работали отдельно от гидробиологов. Еще со времен классических работ Я.Грбачека, Дж.Брукса и С.Додсона было понятно, что зачастую рыбам принадлежит ключевая роль в формировании структуры сообщества. В последние десятилетия во всем мире повысился интерес к этой теме: появилась концепция «регуляции сверху», на основе которой возникло прикладное «биоманипулирование» — метод улучшения качества воды путем искусственного изменения трофической структуры озер. Однако большинство (если не все) подобных методов оценивали популяции рыб по принципу есть—нет, в лучшем слу-

чае много—мало. Включать рыб в количественный анализ можно было там, где структура ихтиоценоза сильно упрощена. Результаты исследований, проведенных в 80-х годах сотрудниками лаборатории на трех экспериментальных озерах-питомниках (одно — в Восточной Сибири, два в Ленинградской обл.), несомненно, имели общеэкологическое значение.

Структура, функции, информация

После смерти Винберга в 1987 г. научную школу продукционной гидробиологии в ЗИНе возглавил А.Ф.Алимов. В развиваемой им (и под его руководством) теории функционирования водных экосистем большое внимание уделяется связи между функциями (динамикой взаимодействующих потоков энергии, вещества и информации) и структурой системы. Под структурой экосистем обычно подразумевается традиционная триада: видовая, размерная и трофическая. Понятно, что они должны быть связаны между собой и с функциональными характеристиками системы. Однако характер этой связи далеко не очевиден. Обобщение тщательно выполненных и надежных балансов с использованием индекса Шеннона и отношения Шредингера показало, что по мере усложнения структуры сообществ гидробионтов возрастает доля рассеиваемой энергии в системе.

Эта закономерность находится в соответствии со вторым биосферным постулатом В.И.Вернадского: эволюция идет в направлении максимизации биогенной миграции атомов. Связь между трофической и размерной структурой также можно выразить количественно. Структура водного сообщества в значительной степени определяется совокупным действием множества факторов, в том числе абиотических — температуры, минерализации воды, pH и др. Из массива данных по видовой структуре зоопланктона озер разного типа (числа видов, индекса Шенно-

на) видно, что правило Либиха—Шелфорда, традиционно рассматриваемое как показатель экологической валентности особей (реже популяций), приложимо и на этом уровне организации: структура сообщества тем проще, чем дальше отклонение от оптимального значения лимитирующего фактора.

Важную роль в экосистемах играют информационные связи: каждый перенос энергии и вещества вызывает встречный поток информации. Потоки эти сложны и пока еще не изучены, хотя первые шаги уже сделаны, однако еще предстоит выполнить огромный объем работ.

Проблемы и надежды

В кратком очерке при всем желании невозможно дать полной картины развития крупной научной школы. Диапазон интересов ее «учеников» слишком широк — от изучения внеклеточной продукции фитопланктона до экосистемных последствий вселения чужеродных организмов, от селективности пи-

тания простейших до особенностей аккумуляции органического вещества в озерах, реках и эстуариях. Сравнивая развитие отечественной и зарубежной гидробиологии, приятно отметить, что балансовый подход, почти исчезнувший из западных исследований вскоре после окончания Международной биологической программы, в России и республиках бывшего СССР развивается и сейчас. Главная причина свертывания балансово-энергетических исследований за рубежом не разочарование в его методологии, а, как правило, практическая невозможность объединить в рамках одного проекта усилия большого числа специалистов разного профиля. К сожалению, по той же причине количество подобных исследований и в нашей стране постепенно снижается. Хочется надеяться, что со временем разумный компромисс в этом отношении будет найден.

Школа Е.Н.Павловского

Член-корреспондент РАН Ю.С.Балашов,
Лаборатория паразитологии

Теоретическую основу научного направления, называемого паразитологической школой Павловского, составляет разработанное им учение о природной очаговости трансмиссивных болезней, а также концепция об организме хозяина как среде обитания паразитов и о паразитоценозе.

Лаборатория паразитологии ЗИНа, основанная Павловским в 1929 г., сохраняя преемственность его научной школы, остается одним из важнейших мировых научных центров в этой области. Работа ведется по трем направлениям: экологическая паразитология,

систематика, морфология паразитических насекомых и клещей.

Одним из главных объектов исследований школы всегда были иксодовые клещи, переносчики инфекций, — постоянные обитатели лесных экосистем, образующие паразитарные системы различной сложности, многие из которых слу-