



Н. В. Шадрин, канд. биол. наук, с. н. с.

Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского Национальной академии наук Украины, Севастополь, Украина

ИСЧЕРПАЛ ЛИ СЕБЯ БАЛАНСОВО-ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ ПОДХОД В ГИДРОБИОЛОГИИ: ВОЗМОЖНОСТИ И ОГРАНИЧЕНИЯ

Кратко рассмотрены основы балансово-энергетического подхода и проанализированы его возможности и ограничения. С учётом специфического динамического действия пищи определены максимально возможные значения коэффициентов использования энергии на рост – K_1 и K_2 . Использование этих коэффициентов позволяет устанавливать лишь границы возможного, но не позволяет делать прогноз, что конкретно будет реализовано в пределах возможного. Сделан вывод, что, несмотря на ограничения применимости метода, он остаётся одним из эффективных инструментов современной гидробиологии.

Ключевые слова: гидробиология, балансово-энергетический подход.

В последнее время нередко приходится слышать, что балансово-энергетический подход в гидробиологии исчерпал себя. Существует и противоположное мнение, что только этот подход и может дать понимание механизмов функционирования экосистем, только на его основе и можно что-то прогнозировать. Какое же из этих мнений вернее? Чтобы ответить на этот вопрос, следует сначала рассмотреть сущность подхода, его возможности и область применения. Из самых общих методологических посылок ясно, что ни один подход в науке сам по себе не может дать целостного понимания реальности. Говоря же о балансово-энергетическом подходе, не следует забывать, что он является лишь последовательным применением в экологии 1-го и 2-го принципов термодинамики. Следовательно, требовать от него более того, что даёт использование термодинамики при исследованиях в физике, бессмысленно. Законы термодинамики лишь очерчивают области возможного в протекании тех или иных процессов, но ничего не говорят о механизмах. Это достаточно чётко понимали

создатели и основные идеологи развития данного подхода в гидробиологии – Г. Г. Винберг и В. С. Ивлев [4, 5, 7]: «...даже наиболее полный и достоверный биотический баланс сообщества или экосистемы не более чем констатация (описание) сложившихся ко времени наблюдений ее особенностей» [5].

Основы балансово-энергетического подхода изложены в многочисленных публикациях [1, 3, 4, 7, 8, другие]. Поэтому, не вдаваясь в детали, рассмотрим лишь основные положения и уравнения подхода, и не будем касаться хорошо изученных зависимостей элементов энергетического баланса от массы тела, температуры и других факторов.

Для того чтобы оставаться живым, каждый организм должен совершать работу для поддержания своего устойчивого неравновесия: «Все и только живые системы никогда не бывают в равновесии и исполняют за счет своей свободной энергии постоянно работу против равновесия, требуемого законами физики и химии при существующих внешних условиях» [2]. Энергия, необходимая для совершения

организмом работы, выделяется при гидролизе высокоэнергетических связей, например, АТФ в теле организма. Это – траты на основной обмен (R_o), т.е. обмен в отсутствие внешней работы, производимой организмом. Если же для восстановления «сожжённой энергии» не будет потока энергии извне, то организм, сжигая себя, будет терять свою массу. Поток энергии извне – это питание, которое у фототрофных, хемолитотрофных или гетеротрофных организмов может осуществляться разными путями. Количество энергии, поступающей в организм извне за единицу времени, – рацион (C). Не вся энергия, поступающая извне, усваивается / ассимилируется, поэтому справедливо равенство:

$$C - F = u C = A, \quad (1)$$

где F – неусвоенная часть рациона; u – усвояемость пищи; A – ассимилированная энергия.

Для простоты изложения рассмотрим энергетический баланс животного. Обеспечение потока энергии из внешней среды в организм – процесс питания – требует совершения внешней работы, как и другие процессы, например, избегание врагов. Траты энергии на внешнюю работу называют активным обменом (R_a), на окисление и другие биохимические процессы, связанные с трансформацией пищи и её использованием для роста, – специфическим динамическим действием пищи, или СДДП (SDA – specific dynamic action). Основную долю СДДП составляют траты на синтез белков [19, 21]. Условие сохранения массы тела организма в случае, когда он не растёт:

$$A - R = 0, \quad (2)$$

где $R = (R_o + R_a + \text{СДДП})$. (3)

Если $A - (R_o + R_a + \text{СДДП}) < 0$, то организм будет терять массу тела, а если $P = A - (R_o + R_a + \text{СДДП}) > 0$, то будет происходить рост массы тела или половых продуктов, будет создаваться продукция (P).

Подобные уравнения применимы и для фотосинтезирующих организмов, только R_o в таком случае называется темновым дыханием, а $R_a + \text{СДДП}$ – световым дыханием и фотоды-

ханием. Зная зависимости элементов баланса от факторов среды, можно определить те диапазоны факторов, в которых возможно существование того или иного организма. Следует сделать акцент на том, что с точки зрения термодинамики оценивается только **возможность**, а реализация этой возможности, как правило, определяется совсем другими причинами и факторами. Однако не будем забывать, что возможность предшествует реализации. Уравнение (3) верно лишь для устойчивого состояния организма, переход организма в новое альтернативное устойчивое состояние, т.е. процесс акклимации требует дополнительных трат энергии [9, 13]. Траты на обмен в этом случае – в переходном состоянии – описываются уравнением:

$$R = (R_o + R_a + \text{СДДП} + R_k), \quad (4)$$

где R_k – траты энергии на акклимацию, т.е. на обеспечение перехода в новое устойчивое состояние.

Зная необходимые траты энергии на такой переход, мы можем оценить, возможен ли он при тех или иных условиях питания и внутренних энергетических резервах. Оценка этого, конечно, не может однозначно ответить на вопрос, осуществится ли данный переход.

Введённый В. С. Ивлевым коэффициент эффективности использования усвоенной энергии на рост/продукцию (K_2) играет весьма важную роль в балансово-энергетическом подходе для интегральной оценки эффективности использования энергии как отдельной особью, так и в трофических цепях сообщества. Рассмотрим, каких теоретически максимальных значений он может достигать, воспользовавшись уравнением:

$$K_2 = P/A = (A - (R_o + R_a + \text{СДДП}))/A = 1 - (R_o + R_a + \text{СДДП})/A \quad (5).$$

У питающихся организмов, даже когда активным обменом (R_a) можно пренебречь (например, при очень высоких концентрациях пищи), будут две составляющие трат: траты на поддержание существующей массы тела ($R_o = aW^b$, где W – масса тела, a, b – коэффициенты)

и СДДП/траты на переработку пищи и рост ($\text{СДДП} = \gamma A$, где γ – коэффициент СДДП). Нередко при расчётах потенциально возможных значений K_2 не учитывают СДДП, хотя его величина составляет в среднем 25 – 50 % общих трат на обмен [21]. Такой расчёт будет вести к завышению возможных величин K_2 . Во многих работах показано, что коэффициент γ практически не зависит от массы тела, но прямо пропорционален ассимилированной энергии [16 – 19, 21, 23]. Величина этого коэффициента зависит от качества пищи, увеличиваясь пропорционально доле белков и хитина в пище [21]. В среднем для беспозвоночных животных значение данного коэффициента составляет 11.0 (± 1.4)%, а для рыб 15.6 (± 0.7)% [21]. Наиболее низкие значения коэффициента получены для антарктических беспозвоночных [21], что вписывается в общую тенденцию увеличения K_2 с уменьшением температуры [10]. Проведя расчёты с использованием вышеприведенных средних значений, получаем, что максимально возможные значения K_2 для беспозвоночных находятся в пределах $0.39 \leq K_2 < 0.72$, а для рыб – $0.29 \leq K_2 < 0.72$. Такие же значения получают и в экспериментах с различными гидробионтами [1, 12]. Экспериментально оценённая эффективность использования метаболизированной энергии резорбированных запасных веществ на рост (K_2), например, у икры пинагора, зависит от температуры, изменяясь в пределах от 0.26 до 0.56 [11]. Учитывая, что в среднем усвояемость (u) животной пищи 0.8, а растительной – 0.6, можем оценить теоретически максимально возможные значения коэффициента эффективности использования рациона на рост (K_1). Для вегетарианцев они будут $0.24 \leq K_1 \leq 0.43$ (беспозвоночные) и $0.17 \leq K_1 \leq 0.43$ (рыбы), а для хищников – $0.31 \leq K_1 \leq 0.57$ (беспозвоночные) и $0.23 \leq K_1 \leq 0.57$ (рыбы). Вероятно, полученные таким образом величины K_1 для хищников завышены (выше говорилось о зависимости коэффициента γ от состава пищи). У хищников в пище выше доля белка, а, значит, больше и коэффициент γ , что в наших расчётах не учтено. Хорошо известно, что K_2 и K_1

зависят от концентрации пищи, как следствие прямой, но не линейной, зависимости рациона и ассимилированной энергии от концентрации пищи.

Реализуются ли такие максимальные значения K_2 и K_1 в природе при отсутствии лимита пищи? Да, но только на ранних стадиях онтогенеза, т. к. по мере роста, как известно, значения коэффициентов убывают. Кроме этого, есть траты энергии на активный обмен, не связанный с питанием, а, к примеру, с избеганием опасностей, размножением. Существуют и траты энергии, связанные с процессами акклиматизации к меняющейся среде. Некомфортные условия, загрязнители, как правило, также уменьшают рацион, усвояемость пищи, но увеличивают траты на обмен, что может вести к значительному уменьшению K_1 и K_2 [14, 22]. Мы приходим к выводу, что в природных популяциях гидробионтов максимально высокие значения K_1 и K_2 практически не реализуются. Это ещё одно подтверждение того, что, используя балансово-энергетический подход, мы можем лишь оценивать границы возможного; реализация же потенциальных возможностей определяется биотическими и абиотическими факторами, внешними и, как правило, случайными по отношению к рассматриваемому организму или его популяции. Однако, используя данный подход, мы можем оценивать потенциальную продуктивность объектов аквакультуры и эффективность использования различных кормов. В контролируемых условиях аквакультуры данный подход имеет большую прогностическую ценность, чем при анализе природных ситуаций. И удачным применением подхода для этих целей может служить работа [12].

Перейдем на уровень сообщества. Применение подобных рассуждений и соответствующих расчётов к автотрофному звену сообщества позволяет определить возможный уровень первичного продуцирования, который определяет возможности вышележащих уровней. Из выше приведённых максимальных значений K_1 видно, что в идеальном варианте не более

24 – 43 % чистой первичной продукции может быть трансформировано в продукцию вышележащих уровней, но обычно значительно меньше. Однако совершенно очевидно, что такой подход не позволяет сам по себе определить то, какой путь первичного продуцирования в сообществе будет реализован – хемолитотрофный, например, или фототрофный. В то же время с учётом известных зависимостей, как правило, можно определить, какой путь первичного продуцирования в данных условиях будет более эффективен. В частности, на основе термодинамических расчётов в геомикробиологии определяется, какие группы хемолитотрофов в тех или иных условиях могут более эффективно получать энергию и продуцировать, а, следовательно, и доминировать [6]. Уровень первичного продуцирования, как и путь продуцирования, будут задавать возможности существования и продуцирования гетеротрофных организмов, но этим, однако, не определяется то, какие вторичные продуценты будут доминировать.

Следует отметить, что не только общий уровень первичной продукции, но и степень её дисперсности будут во многом определять продуктивность и возможную структуру, в частности, размерную, вышележащих уровней. Рассмотрим это на примере животных, например, планктонных копепод, потребляющих микроводоросли [15]. Скорость питания / рацион рачков в каждый момент определяются общей биомассой, но неоднозначно. Экспериментально и теоретически показано, что при равных биомассах водорослей при увеличении размеров их клеток до определённых размеров рацион рачков будет расти. При этом активные траты энергии рачка на получение одного и того же рациона будут увеличиваться с уменьшением размеров водорослей, что определяется тем, что для получения того же рациона рачок должен будет проходить большее расстояние. Таким образом, оказывается, что с увеличением дисперсности распределения первичных продуцентов при равной биомассе меньшая доля их продукции может быть потреблена

Морський екологічний журнал, № 1, Т. X. 2011

и трансформирована в продукцию рачков. Уровень первичного продуцирования, степень дисперсности распределения первичных продуцентов задают возможности вышележащих уровней.

Таким образом, зная первичную продукцию фитопланктона и степень его дисперсности, можно довольно точно оценить кормовую базу зоопланктона и его потенциальную продукцию, но не видовой состав. Это позволит, в свою очередь, рассчитать потенциально возможную продукцию зоопланктонофагов, но будут это желетельные организмы или же рыбы, подход не даст ответа. Далее можно определить продукцию нехищных рыб, которая может быть потреблена в сообществе на вышележащем уровне. Однако балансово-энергетический подход ничего не сможет дать для предсказания видовой состава этих рыб, как и того, кто будет основным потребителем – хищные рыбы, паразиты, птицы или человек.

Говоря о влиянии уровня первичного продуцирования на вышележащие трофические уровни, следует отметить и следующий момент: с увеличением уровня первичной продукции увеличивается разнообразие возможных альтернативных состояний сообщества [18]. Иными словами, чем больше в экосистеме первичная продукция, тем менее предсказуемо её поведение, т.е. тем меньше возможности использования балансово-энергетического подхода для понимания механизмов, действующих в экосистеме, и прогнозирования её поведения. Значит ли это, что балансово-энергетический подход не очень-то и нужен при изучении эвтрофных и гиперэвтрофных водоёмов? Конечно, нет, т.к. и в этом случае необходимо знать области возможного, не забывая о многовариантности реализации этого возможного. Знание энергетики сообщества даёт возможность делать некоторый прогноз **вероятности** ожидаемого отклика на антропогенное воздействие. В частности, с увеличением трофности водоёма менее вероятно, что мы получим ожидаемый отклик, например, при попытках восстановления нормального (прошлого) состояния

водоёма. И практика попыток восстановления эвтрофированных водоёмов – тому подтверждение.

Говоря о возможностях применения подхода к природным системам (виды, организмы, сообщества), не следует забывать об их уникальности, что подчеркивали и создатели подхода Г. Г. Винберг и В. С. Ивлев [5, 8]. «Каждый вид – это всего лишь реализованный вариант среди многих нереализованных, эвентуально возможных вариантов эволюционного развития. Следовательно, совокупность специфических особенностей определённого вида – некоторая уникальная данность, свойства которой не могут быть выведены на основе познания других видов или выявлены каким-либо другим путём, кроме непосредственного наблюдения и описания... надорганизменные объекты... в большей или меньшей мере дискретны, каждый из них обладает индивидуальными особенностями...» [5]. Термодинамика оперирует усреднёнными величинами, которые характеризуют совокупности объектов, она не может сама по себе объяснять уникальность отдельных дискретных систем. Не может этого дать, соответственно, и балансово-энергетический подход.

Несмотря на те ограничения, которые присущи балансово-энергетическому подходу, как и любым другим балансовым подходам, он всё же продолжает оставаться одним из эффективных инструментов современной гидробио-

логии/экологии. Не следует этим подходом пренебрегать, как не следует и переоценивать его возможности. Вспомним слова одного из основных создателей этого подхода Г. Г. Винберга, который писал, что «Экосистема рассматривается как некоторая природная целостность при продукционно-энергетическом исследовании, и оно направляется на выяснение и количественное выражение её исторически сложившихся особенностей. Затем эти в общих чертах выясненные особенности экосистемы могут и должны подвергаться аналитическому изучению для выяснения механизма характеризующих экосистему явлений и протекающих в ней процессов, взаимодействия и взаимозависимости видов и т.д. Существенно, что в этом случае успеху аналитического исследования подчиненных целому явлений способствует то, что оно ведётся **при уже известных ограничениях, отражающих место данного явления в экосистеме**» [5].

Подход, несомненно, будет развиваться и дальше, при этом будет происходить более чёткое осознание его возможностей и ограничений в комплексном подходе к изучению реальных экосистем. Будут выявляться как новые возможности его применения, так и новые ограничения. Он уже и сегодня является важным блоком теории аквакультуры, позволяя, в частности, оценивать потенциально максимальную продукцию гидробионтов, к которой можно стремиться при их культивировании.

1. Алимов А. Ф. Введение в продукционную гидробиологию. - Л.: Гидрометеиздат, 1989. – 152 с.
2. Бауэр Э. С. Теоретическая биология. – М. — Л.: Изд. ВИЭМ, 1935. – 206 с.
3. Винберг Г. Г. Энергетический принцип изучения трофических связей и продуктивности экологических систем // Зоол. журн. – 1962. – **41**, Вып.11. – С.1618 – 1630.
4. Винберг Г. Г. Биотический баланс вещества и энергии и биологическая продуктивность водоёмов // Гидробиол. журн. – 1965. – **1**, № 1. – С. 25 – 32.
5. Винберг Г. Г. Многообразие и единство жизненных явлений и количественные методы в биологии. // Журн. общей биологии. – 1981. – **42**, №1. – С. 5 – 18.
6. Заварзин Г. А. Лекции по природоведческой микробиологии. – М.: Наука, 2003. – 348 с.
7. Заика В. Е. Сравнительная продуктивность гидробионтов. - Киев: Наук. думка, 1983. – 208 с.
8. Ивлев В. С. Биологическая продуктивность водоёмов // Успехи соврем. биологии. – 1945.– **19**, № 1. – С. 98 – 120.
9. Ивлева И. В. Температура среды и скорость энергетического обмена у водных животных. – Киев: Наук. думка, 1981. – 231 с.
10. Ивлева И. В., Шадрин Н. В. Количественные закономерности влияния температуры на скорость физиологических процессов у водных экотермных животных // Биология шельфовых зон Мирового океана: Тез. докл. 2-й Всесоюз.

- конф. по морской биологии. – Владивосток, 1982. – Ч. 1. – С. 140 – 142.
11. Строганов А. Н., Новиков Г. Г. К вопросу об особенностях трансформации вещества и энергии в раннем онтогенезе костистых рыб // Проблемы аквакультуры / Межведомственный сборник научных и научно-методических трудов. Вып.1. – М.: Московский зоопарк, 2005. – Р.14 – 17.
 12. Сытник Н. А., Золотницкий А. П. Энергетический баланс и чистая эффективность роста плоской устрицы (*Ostrea edulis* L.) // Мор. эколог. журн. – 2010. – 9, 1. – С. 63 – 71.
 13. Хлебович В. В. Аклимация животных организмов. – Л.: Наука, 1981. – 136 с.
 14. Шадрин Н. В. Влияние концентрации Na_2SO_4 на поведение водных личинок насекомых // Тр. ЗИН АН СССР. – 1989. – 196. – С. 134 – 139.
 15. Шадрин Н. В. Влияние биотических факторов на энергетический баланс гидробионтов // Биоэнергетика гидробионтов. – Киев, 1990. – С. 109 – 118.
 16. Bayne B. L., Scullard C. An apparent specific dynamic action in *Mytilus edulis* L. // J. of the Marine Biological Association of the United Kingdom. – 1977. – 57. – P. 371 – 378.
 17. Brown C. R., Cameron J. N. The Relationship between Specific Dynamic Action (SDA) and Protein Synthesis Rates in the Channel Catfish // Physiol. Zool. – 1991. – 64, №1. – P. 298 – 309.
 18. Chase J. M. Stochastic community assembly causes higher biodiversity in more productive environments // Scienceexpress/ www.scienceexpress.org/27 May 2010/Page 1/10.1126/science.1187820 (Science Express Reports)
 19. McCue M. D. Specific dynamic action: A century of investigation // Comparative Biochemistry and Physiology - Part A: Molecular & Integrative Physiology. – 2006. – 144, 4. – P. 381 – 394.
 20. Thor P. Relationship between specific dynamic action and protein deposition in calanoid copepods // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. – 2000. – 245, 2. – P. 171 – 182.
 21. Secor S. M. Specific dynamic action: a review of postprandial metabolic response // J. Comp. Physiol. B. – 2009. – 179. – P. 1 – 56.
 22. Shadrin N., Litvinchuk L. Impact of increased mineral particle concentration on the behavior, suspension-feeding and reproduction of *Acartia clausi* (Copepoda) / The Comparative Roles of Suspension-Feeders in Ecosystems: Proc. of the NATO Advanced Research Workshop on the Comparative Roles of Suspension-Feeders in Ecosystems (2003; Nida, Lithuania). – Dordrecht, 2005. – P. 137 – 146. (NATO Sci. Ser. IV. Earth and Environmental Science; Vol. 47).
 23. Svetlichny L. S., Hubareva E. S. The energetic of *Calanus euxinus*: locomotion, filtration of food and specific dynamic action // J. Plankton Res. – 2005. – 27, №7. – P.671 – 682.

Поступила 15 июня 2010 г.

Чи вичерпав себе балансово-енергетичний підхід в гідробіології: можливості і обмеження. М. В. Шадрін. Коротко розглянуті основи балансово-енергетичного підходу. Проаналізовані можливості і обмеження підходу. З врахуванням специфічної динамічної дії їжі розраховали максимально можливі значення коефіцієнтів використання енергії на зріст - K_1 і K_2 . Використання цих коефіцієнтів дозволяє лише встановлювати кордони можливого, але не дозволяє робити прогноз, що буде реалізоване в межах можливого. Зроблено вивід, що, не дивлячись на обмеження застосовності методу, він залишається одним з ефективних інструментів сучасної гідробіології.

Ключові слова: гідробіологія, балансово-енергетичний підхід.

Did energy budget approach exhaust itself in hydrobiology: Possibilities and limitations. N. V. Shadrin. Bases of energy budget approach are briefly considered. Possibilities and limitations of approach are analyzed. Taking into account a specific dynamic action of food we calculated the maximally possible values of coefficients of the use of energy on growth - K_1 and K_2 . The use of these coefficients allows only to set scopes possible, but does not allow to do a prognosis, that will be realized within the limits of possible. A conclusion is done, that, in spite of limitations of applicability of method, it remains one of effective instruments of modern hydrobiology.

Key words: hydrobiology, energy budget approach.