

ЭКОЛОГИЯ МОРЯ

1871



ИНБЮМ

15
—
1983

К. М. ХАЙЛОВ, А. Е. ПОПОВ

КОНЦЕНТРАЦИЯ ЖИВОЙ МАССЫ КАК РЕГУЛЯТОР ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ ВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ

Связь функционирования организмов с плотностью их популяций — тема общеэкологическая. Во многом этот вопрос бесспорен: такая связь существует, хотя она сложна, многосторонняя и обусловлена целым рядом механизмов [8, 29, 32, 35, 51, 52, 55]. Вместе с тем во всей проблеме достаточно дискуссионных сторон. Они определяются, в частности, тем, что в популяциях разных групп организмов с плотностью связаны сугубо специфические регуляторные механизмы, действующие часто одновременно и в разных направлениях. Различна и основа регуляторных механизмов: они могут быть конкурентными и неконкурентными, относиться к пищевому входу или метаболическому (экскреторному) выходу, могут быть биохимическими, сенсорными. Это ведет к большому разнообразию форм отклика организмов на плотность популяции или ее аналоги, создает трудности и различия интерпретации.

Дискуссионность обостряется тем, что на стыке эксперимента и природных ситуаций понятия «популяция» и «плотность популяции» теряют свой первоначальный экологический смысл. Действительно, если в натурных исследованиях объектом являются большие реальные популяции, то в экспериментах, как правило, фигурируют небольшие (иногда всего из нескольких особей) группы, не отражающие реальных популяций тех же видов. Это одна из основных причин, по которой мы считаем термин «плотность популяции» неудачным в применении к экспериментальным ситуациям и предпочитаем выражать «плотность» не числом организмов, а их суммарной живой массой в единице объема воды («концентрация живой массы»). Однако мы не сможем систематически пользоваться этим термином в нашем обзоре, так как, цитируя материалы других исследователей, нужно приводить термины, которые применяются при описании наблюдаемых явлений ими самими, хотя они могут быть неудачны с более общей точки зрения.

Иногда, однако, малые группы надо рассматривать как природную реальность. В отношении наземных растений эти случаи подробно обсуждались Ю. В. Титовым [43], а в отношении водных организмов — С. С. Шварцем с сотрудниками [51]. Ю. В. Титов считает отношения в малых группах растений специфическими и отличает «эффект группы» от «эффекта плотности популяций», хотя другие авторы не обязательно делают такое различие. Особые групповые отношения наблюдаются в стаях (например, у рыб) [13]. Отношения брачных пар — еще одна не менее специфическая форма, особая у каждого вида. Эти и другие видоспецифические формы отношений в популяции и малых группах осложняют интерпретацию при попытках выделить собственно популяционный эффект. Последний мы связываем с тем, что Ю. В. Титов называет эффектом групповой массы. Он лишен видоспецифичности и возникает, по нашему мнению, потому, что любая живая масса требует для своего поддержания пропорционального ей объема ресурсов и может страдать от их недостатка. Точно так же любая живая

масса требует пропорционального ей «чистого объема» для удаления в него продуктов жизнедеятельности и может страдать, если этот объем недостаточен. Эффект групповой массы должен проявляться как и в популяциях, так и в группах любого размера. В дальнейшем изложении мы будем иметь в виду в первую очередь именно его, и поэтому не будем выяснять, следует ли тот или иной случай плотностной регуляции классифицировать как «эффект плотности популяции» или «эффект плотности группы».

Различные постановки вопроса. В лучших общебиологических и экологических обзорах [8, 29, 51, 52] объем и сложность вопроса обсуждаются подробно и приводится довольно много (в том числе и гидробиологических) примеров. Вместе с тем мы не знаем ни одной специально гидробиологической работы, в которой связь функционирования с плотностью популяций обсуждалась бы с необходимой широтой: по отношению ко всем основным группам водных организмов, с привлечением различных, зачастую противоположных случаев и точек зрения, с упоминанием экологической и методической сторон дела. Методическая сторона связана с тем, что по ряду технических причин плотность «популяции» в эксперименте обычно задается значительно (иногда на несколько порядков) выше, чем в природных биотопах. Некоторые исследователи даже считают, что для природных условий нетипичны такие высокие концентрации организмов, какие бывают в экспериментах, и поэтому вся проблема плотностной регуляции имеет в основном методическое значение. Такая точка зрения, на наш взгляд, ограниченная и не учитывающая общэкологических данных по этому вопросу, наиболее полно отражена в обзоре М. Б. Ивановой [21], где общэкологическая сторона не обсуждается и соответствующая литература не цитируется.

Рассмотрим два направления, в рамках которых вопрос о плотностной регуляции ставится и решается по-разному. В работах одного направления — назовем его условно «биологическим» — при экспериментальных оценках функций оперируют числом организмов в сосуде N , средней индивидуальной массой $\bar{W}$ и общей живой массой в сосуде B ($B = \bar{W}N$). Величина фонда химических веществ, имеющих в экспериментальной системе организм — среда, хотя и принимается во внимание (по причине возможного лимитирования), но не становится количественным показателем, по которому контролируется состояние этой системы в ходе опыта. Между тем при обычно малых объемах экспериментальных ячеек соотношение между массой организма и фондом бывает совершенно иным, чем в природе. Поэтому при биологическом подходе вопрос о регуляции плотности сводится только к выявлению связи $F(N, \bar{W})$, где F — любая физиологическая или биологическая функция. Из последнего выражения ясно, что налицо по меньшей мере двухфакторная задача и ее решение требует адекватной методологии: постановки двухфакторного активного эксперимента или расчета двухфакторного (например, регрессионного) уравнения на основе результатов пассивных экспериментов. Тем не менее в одной из немногих отечественных работ, в которой аналитически рассматривается задача относительно биомассы популяции [21], ни один из названных приемов не используется и даже не упоминается. На основе небольшого числа работ с зоопланктоном, в которых испытывали разные значения B , задача сводится к однофакторной с помощью априорного утверждения, что «как известно, численность не влияет на величину удельной скорости прироста, кроме случаев максимальной плотности популяций, не встречающихся в природе (Зеликман, 1959)»¹ [21, с. 57]. После этого делается вывод, что в производстве $\bar{W}N$ единственно важной, определяющей уровень функционирования особей в популяции, является величина $\bar{W}$. В подтверждение

¹ В статье М. Б. Ивановой [21] работа (Зеликман, 1959) цитируется ошибочно.

приводятся данные пяти авторов, применявших для количественного описания связи $F(B)$ степенное уравнение вида $F = aB^b$ и рассчитавших численные значения коэффициента b для немногих видов планктонных ракообразных. Аналогичных сведений о других видах в работе М. Б. Ивановой нет, хотя выводы распространены на всех планктонных животных, а не только на обсуждавшихся ракообразных. На той или иной основе вывод о неучастии популяционной плотности в регуляции функций в популяциях водных организмов распространяется еще шире в последнее время: «Такие величины, как скорости дыхания, питания, роста, характеризующие жизнепроявления особей, аддитивны. Поэтому для популяции они могут быть получены как сумма соответствующих величин для составляющих ее особей» [10, с. 13]. Понимая это лишь буквально, нельзя не согласиться, что обмен популяции равен сумме обменов особей. Однако это верно лишь при условии, что обмен особи или небольшой группы определяется в эксперименте при той плотности, которая характерна для данной популяции в природе, а не при любой, по тем или иным причинам удобной экспериментатору. Между тем Г. Г. Винберг [10], В. Е. Зайка [17] и А. Ф. Алимов [2] имеют в виду аддитивность независимо от того, при какой плотности популяции или группы проводится эксперимент, поскольку считают, что функционирование не связано с плотностью популяций. Если же такая связь существует, то принцип аддитивности при расчетах обмена популяции на основе физиологических экспериментов неизбежно поведет к ошибкам.

С позиций другого (условно скажем «экологического») подхода ситуация в эксперименте характеризуется по крайней мере двумя важными экологическими параметрами — объемом воды V (а следовательно, и величиной доступного организму фонда питательных веществ) и отношением их общей биомассы B к объему. Этот аллометрический показатель есть не что иное, как концентрация живой массы C_B в воде ($C_B = \frac{B}{V}$). Проводя эксперименты и публикуя результаты без ука-

зания величины C_B , мы вынуждены сравнивать экологические ситуации разной «напряженности», не зная, как она велика. Напряженность в экспериментальной ячейке может быть обусловлена как пищевым лимитированием (по многим формам пищи, из которых контролируются обычно лишь немногие), так и внешнеметаболическим автоингибированием, различить которые весьма трудно, и таких попыток почти нет.

При экологическом подходе величина C_B считается не менее, а более существенной для оценки интенсивности функционирования, чем величины $\bar{W}$, N и $(\bar{W}N)$, взятые отвлеченно от V , а следовательно, и от величины фонда химических веществ, находящихся в распоряжении данной группы организмов. Интересно отметить, что в обобщающей работе В. Н. Букова [8] феномен плотности популяций также связывается с величиной материальных фондов, имеющихся в распоряжении наземных организмов. При экологическом подходе задача типа $F(N)$,

или в лучшем случае $F\left(\frac{N}{V}\right)$, трансформируется в задачу описания связи $F(C_B)$, где C_B имеет размерность $\frac{\text{живая масса}}{\text{объем}}$, или, что то же, $F\left(\frac{\bar{W}N}{V}\right)$. Заметим, что параметр C_B с названной размерностью является значительно более общим основанием, чем N и даже $\frac{N}{V}$, для

сравнения любого эффекта (при анализе подобной связи всегда необходимо как-то учитывать индивидуальную массу организмов, обычно очень разнообразную).

Понятно, что сторонники биологического и экологического подходов предъявляют разные требования как к условиям проведения соответствующих экспериментов, так и к расчету популяционной функции.

Действительно, в экспериментальных работах биологического направления, где затрагивается проблема плотности популяций, ни объем сосудов, ни концентрация биомассы в них как существенные факторы не рассматриваются, нередко их значения вообще не приводятся, как в обзоре [21]. Представители экологического подхода, напротив, считают приведение данных о V и C_B обязательным условием публикации результатов [26, 34, 37, 47]. Они полагают также, что зависимость $F(C_B)$ разумно искать у разных видов организмов в условиях, когда индивидуальная масса особей не является переменной. В противном случае должны быть найдены двухфакторные зависимости, и, если коэффициент при численности особей окажется несущественным, это может служить объективным доказательством того, что популяционная плотность сама по себе регулятором жизнедеятельности не является.

Поскольку в рамках статьи невозможно охватить всю проблему, ниже рассмотрим прежде всего методические и некоторые другие причины, из-за которых разные исследователи нередко получают неодинаковые, даже диаметрально противоположные данные. Желательно особо выделить случай, когда в произведении $\bar{W}N$ величина $\bar{W}$ постоянна или изменяется несистематически. При этом останутся для особого обсуждения как теоретические стороны вопроса [55, 59], так и очень разнообразные механизмы плотностной регуляции.

Феноменология эффекта плотности (концентрации живой массы).

Обсуждение различных результатов. Материал о зависимости типа $F(N)$ или $F(C_B)$ имеется для пресноводных и морских организмов от бактерий до рыб. В ряде работ эта связь описывается и обсуждается как важная гидробиологическая закономерность или как обязательный аспект гидробиологической методики [24—26, 34, 37, 47, 51, 58, 60, 62]. Во многих работах численные значения зависимости $F(C_B)$ приводятся в табличной форме, но графически не представлены и не обсуждаются [4, 9, 30, 44, 64]. В наиболее обширных сводках по пресноводному бактериопланктону [16] и пресноводному фитопланктону [39], как и в некоторых других работах [27, 30], эффект плотности выявлен на природных популяциях, иногда весьма многосторонне [16], но как существенное экологическое или экспериментально важное явление не рассматривается.

Понятно, что для выявления связи типа $F(N)$ или $F(\bar{W}N)$ и обоснованного заключения о важности или несущественности переменной N необходимо проведение экспериментов или обсуждение других данных в условиях, когда N задается в возможно более широком диапазоне, а $\bar{W}$ по возможности неизменно или меняется случайным образом. Такие условия описаны в работах о бактериях и одноклеточных водорослях. В них величина $\bar{W}$ усредняется на большом числе организмов. Функциональных данных об этих группах довольно много, но далеко не всегда они охватывают достаточный диапазон N .

Редкий случай положительной связи П/Б морского бактериопланктона с концентрацией его биомассы приводит Ю. И. Сорокин (рис. 1; график построен по табличным данным из работы [64]). Кроме того, в сводке [16] имеется обширный материал, однозначно показывающий, что с увеличением плотности бактериопланктона снижаются и П/Б, и скорость деления клеток (рис. 2), и интенсивность их дыхания, и средний размер клеток в популяции. Аналогичная зависимость удельной продукции популяций пресноводного бактериопланктона видна на рис. 3 (график построен по табличным данным из работ [38] и [44]).

В обширной литературе по пресноводному и морскому фитопланктону в большинстве случаев выявляется отрицательная связь $F(V, C_B)$. В сводке мировых океанических данных [22] описана отрицательная связь интенсивности первичной продукции морского фитопланктона с концентрацией клеток, изменяющейся в диапазоне шести порядков. На большом материале описана связь П/Б-коэффициента

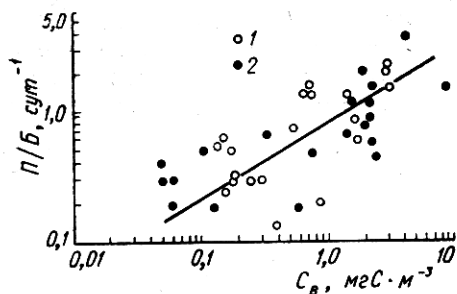


Рис. 1. Связь удельной продукции (П/Б) морского бактериопланктона с концентрацией его живой массы (C_B): 1 — ст. 6469 в Тихом океане; 2 — ст. 6490 в море Сулу (график построен по данным работы [64]).

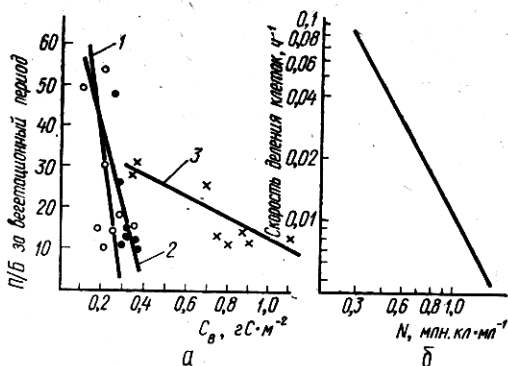


Рис. 2. Связь удельной продукции (П/Б) бактериопланктона из оз. Агараш (1), оз. Б. Теренкуль (2) и оз. Кисегач (3) с концентрацией его живой массы (C_B)—а и скорости деления клеток озерного бактериопланктона с плотностью его популяции (N)—б из работы [16].

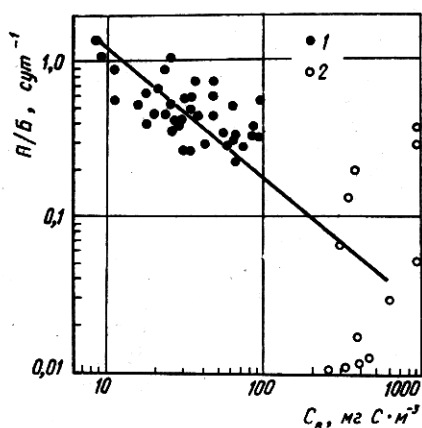


Рис. 3. Связь П/Б-коэффициента бактериопланктона с концентрацией его живой массы (C_B): 1 — оз. Красное [44]; 2 — оз. Дривятъ [38].

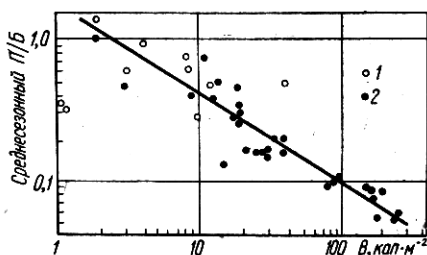


Рис. 4. Связь П/Б озерного фитопланктона с его биомассой в воде (B): 1 — оз. Дривятъ; 2 — другие озера Белоруссии.

с плотностью природных популяций пресноводного фитопланктона [39]. По другим функциям пресноводных одноклеточных водорослей также выявлена отрицательная связь с плотностью популяций [30, 57]. Наблюдается она и в моновидовых культурах одноклеточных водорослей [49, 56, 58]. У морских одноклеточных водорослей с увеличением плотности популяций клеток снижается интенсивность фосфорного питания, понижается темп деления и световое насыщение фотосинтеза требует большей интенсивности света [7]. В Севастопольской бухте описано также снижение скорости деления клеток фитопланктона в пределах порядка при увеличении плотности популяций в пределах четырех порядков [42].

Из рис. 4, составленного по табличным данным работы [30], относящимся к ряду озер Белоруссии, видно, что среднесезонный П/Б-коэффициент смешанного фитопланктона снижается на два порядка с увеличением его биомассы на три порядка. На рис. 5 приведен пример связи между интенсивностью фотосинтеза озерного фитопланктона его массы в воде. В небольшом диапазоне концентраций живой массы наблюдается значительная дисперсия значений фотосинтеза. В боль-

шем диапазоне концентрации клеток удается выявить значительное снижение интенсивности фотосинтеза. Аналогичным образом с увеличением концентрации живой массы снижаются ассимиляционные числа у пресноводного (рис. 6, а) и морского (рис. 6, б) фитопланктонов. В очень плотных популяциях озерного фитопланктона это, по крайней мере отчасти, может быть связано с взаимным затенением клеток. Но в значительно более разреженных популяциях морского фитопланктона

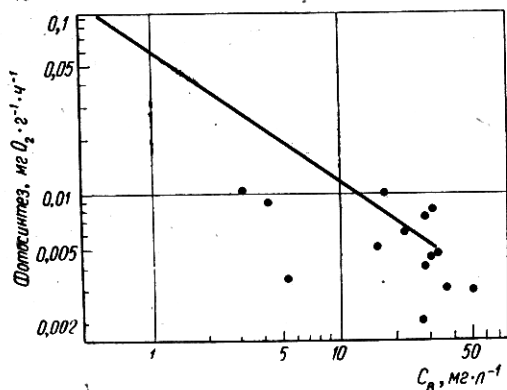


Рис. 5. Связь интенсивности фотосинтеза озерного фитопланктона с концентрацией его живой массы (C_B):

точки — фитопланктон оз. Дривяты на оптимальной для фотосинтеза глубине (график построен по данным работы [30]); линия регрессии — то же для фитопланктона датских озер (по данным той же работы).

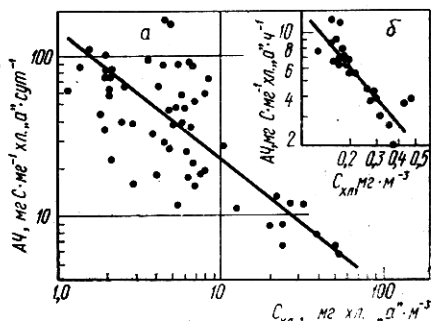


Рис. 6. Связь ассимиляционного числа ($AЧ$) фитопланктона оз. Красное с концентрацией хлорофилла ($C_{хл}$) в озере (график построен по данным работы [44]) — а и $AЧ$ фитопланктона Черного моря с концентрацией хлорофилла (график построен по данным работы [9]) — б (см. также [50]).

затенение обычно маловероятно, а поэтому у многих видов морских одноклеточных водорослей в монокультурах наблюдалось снижение функции, почти не связанной с освещенностью, — интенсивности потребления растворенных органических соединений (рис. 7). В разреженных популяциях фактор взаимного затенения клеток практически не играет никакой роли и тем не менее популяционный эффект выражен чрезвычайно сильно.

По многоклеточным растениям также имеется значительный материал, свидетельствующий о наличии функционального эффекта в малых группах (у высших растений [43]), влиянии популяционной плотности на скорость роста (у ряда видов морских макрофитов в природных условиях [62]) и изменении интенсивности органотрофии, связанном с концентрацией биомассы макрофитов в экспериментальных ячеиках [48]. В аквакультуре пресноводных рыбок также наблюдался аналогичный популяционный эффект [60]. Во всех перечисленных работах с водными многоклеточными растениями повышение N или C_B значительно снижало интенсивность жизненных функций. Замечено, что снижение физиологических функций в определенном диапазоне C_B тем сильнее, чем выше интенсивность метаболизма, присущая данному виду растений [48]: у бурых водорослей эффект, не зависящий от взаимного затенения растений, гораздо слабее, чем у зеленых. При математическом моделировании экосистем с морскими макрофитами связь функциональных параметров их популяций с концентрацией биомассы стала учитываться [53], как и в некоторых моделях фитопланктонных сообществ [12].

Обширный материал о связи $F(N)$ или $F(C_B)$ в природных и экспериментальных популяциях имеется по различным систематическим группам водных животных. В работах А. С. Константинова [24], проведенных на хирономидах, описана обратная зависимость интенсивности дыхания от плотности экспериментальной популяции животных.

Ингибирование различных жизненных проявлений с увеличением плотности экспериментальной популяции характерно для ряда видов моллюсков [5, 6, 11]. Обсуждение многих других вопросов, связанных с плотностной регуляцией роста, развития и обмена, в том числе у водных животных, имеется в книгах [51], [29], а также в других работах [1, 13, 25, 28, 40, 41, 46]. На рис. 8 величина П/Б приведена как функция биомассы в оз. Дривяты и средней индивидуальной массы, характерной для каждой группы организмов. Последняя рассчитана нами по данным статей из [4] и является приближенной оценкой. Тем не менее из рис. 8 видно, что не только $\bar{W}$, но и B определяет величину удельной продукции всех обитающих в озере групп водных животных.

Таким образом, можно констатировать, что интенсивность функционирования водных организмов связана с плотностью их природных популяций и экспериментальных групп. На всех приведенных выше рисунках, кроме рис. 1 и 3, наблюдается отрицательная связь типа $F(N)$ или $F(C_B)$. Можно заметить также, что снижение функциональной активности в плотных популяциях тем слабее, чем выше средняя индивидуальная масса организма, выше его положение по эволюционной лестнице и трофической пирамиде. Эта мысль подтверждается рис. 8: в эволюционном и одновременно трофическом ряду организмов угол наклона поверхности отклика П/Б к двум переменным — $\bar{W}$ и B — снижается.

Одним из авторов настоящей статьи [37] была сделана попытка выяснить, не существует ли общей для разных групп организмов зависимости интенсивности дыхания от групповой массы организмов.

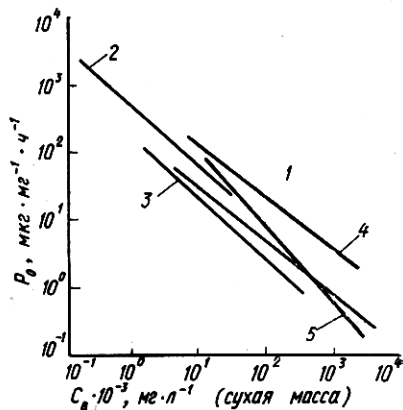


Рис. 7. Связь интенсивности гетеротрофного накопления углерода глюкозы с концентрацией живой массы в популяциях отдельных видов морского фитопланктона в условиях культур:

1 — *Prorocentrum micans*; 2 — *Cymnodinium lanskaya*; 3 — *Gyrodini* sp.; 4 — *Gymnodinium kovalevskii*; 5 — *Glenodinium foliaceum* (из работы [49]).

С этой целью экспериментальные данные ряда авторов [1, 30, 33, 24, 36], полученные с разными видами, в разных объемах воды, при разных температурах и разных плотностях экспериментальных групп, были перерассчитаны таким образом, чтобы привести величины дыхания к одной температуре (20°C), а также

выразить интенсивность дыхания не как функцию числа организмов на единицу объема воды, а как функцию более универсального параметра — концентрации их живой массы. Уже из рис. 8 вид-

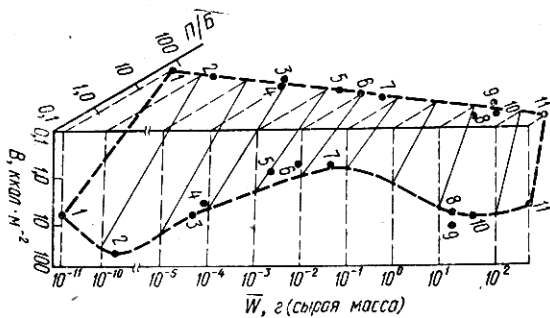


Рис. 8. Связь удельной продукции (П/Б) разных групп организмов оз. Дривяты с концентрацией их биомассы (B) в озере, выраженной в калориях (W — индивидуальная масса организма, осредненная по разным данным):

1 — бактериопланктон; 2 — фитопланктон; 3 — фильтрующий зоопланктон; 4 — хищный зоопланктон; 5 — хирономиды; 6 — олигохеты; 7 — мелкие моллюски; 8, 9 — крупные моллюски; 10 — мирные рыбы; 11 — хищные рыбы (график построен по данным из разных статей сборника [4]).

но, что при обобщении таких данных можно получить лишь двухфакторную зависимость $F(\bar{W}, C_B)$, и возникает необходимость разделения собственно эффекта концентрации живой массы и известной зависимо-

сти дыхания от индивидуальной массы тела. Подробности расчетов и детальное их обсуждение опубликованы ранее [37]. На рис. 9 результаты этих расчетов дополнены данными по дыханию фитопланктона¹. Зависимость интенсивности дыхания перечисленных на рис. 9 групп

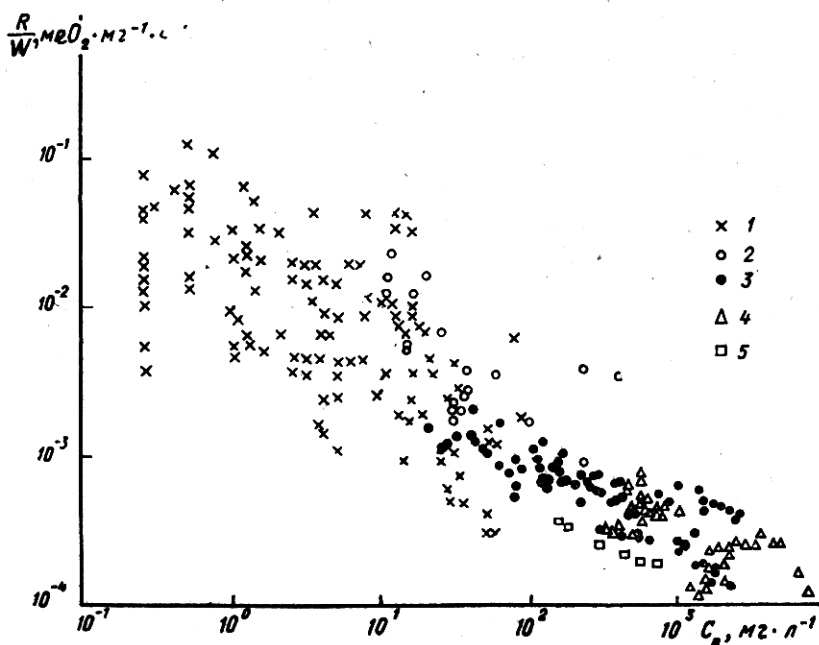


Рис. 9. Связь интенсивности дыхания ($\frac{R}{W}$) разных групп водных организмов с концентрацией их живой массы (C_B) в условиях экспериментов:
1 — одноклеточные водоросли [30]; 2 — ракообразные [33]; 3 — личинки хирономид [24]; 4 — рыбы [11]; 5 — моллюски [36].

животных от C_B (включающей $\bar{W}$ и N) в объеме воды V может быть описана уравнением $\frac{R}{W} = 3,67 \left(\frac{\bar{W} N}{V} \right)^{-0,53}$.

Аналогичная связь на рис. 9 для фитопланктона описывается уравнением $\frac{R}{W} = 2,21 \left(\frac{\bar{W} N}{V} \right)^{-0,57}$,

где $\frac{R}{W}$ — интенсивность дыхания, $\text{мг} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$, а $\frac{\bar{W} N}{V} = C_B$ — концентрация живой массы, $\text{мг} \cdot \text{л}^{-1}$. Коэффициент корреляции между $\frac{R}{W}$ и C_B в обоих уравнениях соответственно равен 0,79 и 0,77. Заметим, что показатели степени в приведенных уравнениях значительно выше, чем значения степенного коэффициента зависимости $\frac{R}{W} = a \bar{W}^b$. У 12 типов и классов водных животных b изменяется в пределах 0,18—0,28 [15]. Из работы [21] также следует, что степенные коэффициенты в уравнениях $R = a \bar{W}^b$ и $R = a C_B^b$ существенно различны: во втором они значительно выше. Следовательно, разница в значении степенных коэффициентов в уравнениях, где переменной является лишь $\bar{W}$ и где участвуют одновременно $\bar{W}$ и C_B , может быть приписана эффекту групповой массы.

¹ Величины дыхания фитопланктона рассчитаны на основе данных по фотосинтезу, приводимых в работе [30], из примерного соотношения: дыхание = 0,25 фотосинтеза.

Сделанный выше обзор феноменологии эффекта плотности указывает на несколько причин, по которым вопрос о регуляции этого типа остается в гидробиологии дискуссионным. Тем не менее ясно, что плотностная регуляция — общеэкологическое явление. Поэтому связь типа $F(N)$ выявляется тем полнее, чем больше систематических групп организмов подвергается одновременному анализу, чем больше физиологических функций или структурных признаков при этом учитывается, чем шире диапазон плотности в каждом конкретном случае. Значительная часть сомнений относительно связи популяционной и групповой плотностей с функционированием организмов вызвана чрезмерно узким подходом — попытками решить вопрос на отдельных систематических группах, в недостаточном диапазоне плотности. Последнее встречается особенно часто. Во многих работах диапазон плотности не превышает порядка, т. е. мал в сравнении с многопорядковым диапазоном в природе, при котором эффект выявляется отчетливо (рис. 2, 4, 6-А, 7 и 9). Из рис. 2, 4 и 6 можно видеть, что дисперсия функциональных оценок в пределах порядка обычно так велика, что «съедает» возможный тренд по плотности. Причиной большой дисперсии в полевых пробах может быть, например, сезонное изменение видового состава бактерио- и фитопланктона. Вероятно, именно эксперименты с узким диапазоном N во многом дают основание считать, что отсутствует связь $F(N)$. Но если те же данные (например, группу точек, случайно распределенных в нижней части рис. 5) дополнить другими, расширив диапазон N или C_B , тренд, как правило, может быть выявлен и тем лучше, чем шире диапазон (рис. 4, 7 и 9). Примечательно, что у мелких и мельчайших организмов технически несложно задать достаточно широкий диапазон N и C_B , поэтому в микробиологической литературе представление о наличии связи $F(N)$ обычно широко принимается. Напротив, задать в эксперименте широкий диапазон плотности крупных организмов (например, крупные моллюски, рыбы) по техническим причинам трудно; не случайно исследователи этих групп нередко сообщают об отсутствии связи с популяционной плотностью. Но при сопоставлении данных по рыбам и другим систематическим группам (рис. 9) можно видеть, что и рыбы оказываются в рамках общего популяционного тренда.

Отметим, что в исследованиях с популяциями бактерий и одноклеточных водорослей зависимость $F(\bar{W}, N)$ нельзя объяснить разницей $\bar{W}$ (аргумент М. Б. Ивановой [21]), так как средняя индивидуальная масса клеток в пробах, случайно взятых *in situ*, не изменяется закономерно. Поэтому связь, наблюдаемая на рис. 1, 2, 4 и 5, может быть обусловлена только изменением самой концентрации клеток.

Еще одна возможная причина сомнений относительно универсальности плотностного эффекта — различие знака отклика, а в некоторых случаях и полное отсутствие отклика. В этой связи заметим, что в разных областях науки при решении задач типа «доза—эффект» (в токсикологии, радиобиологии, медицине) на первых порах обнаруживались как положительные, так и отрицательные отклики, создавая видимость противоречия. Однако со временем было установлено, что кривая «доза—эффект» в большинстве случаев имеет одновершинный характер, а разные по знаку отклики возникают тогда, когда исследователи работают в существенно разных диапазонах «доз» (концентраций фактора). Как было показано на рис. 2, 4—9, в большинстве описанных гидробиологами случаев эффект отрицателен, реже положителен. И лишь немногим исследователям, работавшим, как правило, в области низких плотностей (концентраций живой массы), удалось описать одновершинный вид зависимости $F(N)$ или $F(C_B)$ [20, 31, 58]. В известных работах С. С. Шварца и сотрудников [51], [40] также выявляется оптимальная групповая плотность, ниже и выше которой плотностный эффект отрицателен по отношению к оптимуму. Можно думать, что именно эти исследования наиболее правильно отражают эффект групповой, а возможно, и популяционной плотности.

Является ли концентрация биомассы регулятором функций в водоемах? Гидробиологи нередко полагают, что вопрос о плотностной регуляции возникает лишь по отношению к экспериментальным условиям, что в природе в норме не создаются такие высокие концентрации организмов, какие бывают в экспериментах. На этом, вероятно, и основан аддитивный принцип расчета обмена водных популяций [10]. Но иногда считают, что даже в экспериментах можно обойтись без выявления связи функционирования с концентрацией биомассы в сосуде — достаточно лишь сохранить в эксперименте некий «оптимум» концентрации (плотности), чтобы получить «хорошие» данные.

Однако приведенные выше иллюстрации показывают, что преобладающим типом функционального отклика на увеличение концентрации живой массы является «плавное» ингибирование, названное в свое время откликом «дрозофила-тип» [8]. Этот факт и возможность обобщения

связи $\frac{R}{W}$ (C_B) (см. рис. 9) степенным уравнением показывают, что никакого «оптимума» плотности, одинакового для разных групп организмов, нет. Лишь в немногих случаях у групп водных организмов наблюдается видоспецифический оптимум — одновысший отклик, известный в общей экологии под названием «олли-тип».

Что касается преобладания «высоких» или «низких» концентраций организмов в природе, то надо указать на относительность этих понятий. Важнее то, что концентрация массы (например, фитопланктона) варьирует в океане в пределах шести порядков [22]. Плотность популяций фитопланктона водохранилищ лежит в пределах пяти порядков [39]. Диапазон численности бактерий в озерах, приводимый в работе [16], составляет четыре порядка величин. Диапазон численности морского зоопланктона в Черном море, приводимый в известной сводке Л. А. Зенкевича [18], составляет три порядка. Трехпорядковый диапазон концентраций зоопланктона наблюдается и в прибрежной зоне Баренцева моря [19]. Поэтому ставить вопрос о том, более типичны высокие или низкие концентрации организмов, — это то же, что задавать вопрос о том, более типичны высокие или низкие температуры. Как при различных температурах для сравнения интенсивности обмена данные приводятся, например, к 20°C, так при различных концентрациях организмов для сравнения интенсивности их обмена надо приводить данные к одной концентрации организмов изучаемого вида. При трехпорядковом различии плотности популяции (например, природного зоопланктона) мы не можем согласиться с мнением В. Н. Грезе [14, с. 166] о том, что «...расчеты, выраженные формулой $P = \sum v_i n_i$, где P — продукция популяции; v_i — прирост массы особи i -й стадии (размерной группы); n_i — численность i -й стадии, при достаточно хорошо обоснованной кривой роста массы организма дает наиболее объективные характеристики величин продукции, наблюдаемой в море популяции». Если бы кривая роста и величина определялись в экспериментах в диапазоне плотности популяции примерно в три порядка (как отмечалось выше), то расчет P по приведенной выше формуле не вызывал бы возражений; они возникают только потому, что эксперименты по росту проводятся с единичными особями или в небольших группах, а зависимость $P(C_B)$ или $P(N)$ для зоопланктона остается неизвестной. Между тем рис. 9 в общем виде показывает, что такая зависимость существует.

Иногда мнение о чисто методической природе эффекта популяционной плотности подтверждают соображением, что только в экспериментальных ячейках без водообмена создаются те специфические условия, которые приводят к ингибированию жизненных функций. Однако литература по аквакультуре, охватывающая все основные систематические группы водных растений и животных, ясно показывает, что эффект плотности проявляется и в условиях протока [3]. Даже простое перемешивание воды в замкнутом объеме ведет к интенсификации функции

[63]. Если же в ячейках в достаточно большом диапазоне задается разная скорость протока, то целый ряд биологических параметров, в первую очередь физиологических, интенсифицируется [23, 63]. При достаточно большом диапазоне скорости движения воды отклик принимает вид одновыпуклой кривой («колли-тип»). Легко заметить, что увеличение скорости протока через ячейку с организмами соответствует увеличению общего объема воды, который доступен организмам: из него они могут черпать необходимые ресурсы, а также выделять в воду продукты своей жизнедеятельности. В этом смысле варьирование скорости протока — это аналог варьирования концентрации биомассы в воде (хотя проток воды дает еще и чисто гидродинамические преимущества, которые мы не будем здесь обсуждать). Эта аналогия уже подмечена экспериментаторами и специалистами по аквакультуре [61].

Иногда аргументом в пользу отсутствия эффекта плотности (концентрации живой массы) в водоемах считают малочисленность данных об этом эффекте, полученных непосредственно *in situ*. Это действительно так, но объясняется в основном тем, что в водоемах (вне склянок) пока невозможно измерять наиболее популярные у гидробиологов функции — рационы, дыхание, выделение метаболитов и т. д. Однако в наземной экологии прямых наблюдений о связях типа $F(N)$ и $F(C_B)$ гораздо больше. Имеются они и в гидробиологии о функциях, измерение которых возможно непосредственно в водоеме или в выгородках на нем; продолжительность развития, темп роста, иногда рождаемость и смертность [20, 51]. Кроме того, имеется много данных о том, что с плотностью природных популяций водных растений и животных связаны такие нефункциональные параметры, как длина и масса тела [4, 51], концентрация химических веществ в теле [26], даже содержание в тканях [58]. Если все эти последствия жизнедеятельности при разных концентрациях биомассы имеют место, то за ними должны стоять и различия функций, к ним приводящие.

Таким образом, отрицание эффекта плотности в природе серьезно не обосновано. Нет каких-либо данных и о существовании в экспериментах специфических механизмов, которых не было бы в природе. Скорее всего в обоих случаях действуют лимитирование различными формами пищи, накопление продуктов жизнедеятельности и соответствующее ингибирование, а также целый ряд других биохимических, физиологических и поведенческих механизмов. Конечно, в эксперименте и природе они могут по-разному сочетаться один с другим. Поэтому численные значения коэффициентов, входящих в уравнения, и сами уравнения типа $F(N)$ или $F(C_B)$ едва ли окажутся одинаковыми в природе и эксперименте. Все вышеизложенное позволяет заключить, что связь функциональных параметров водных организмов с плотностью их популяций и концентрацией биомассы представляет собой часть общеэкологического явления. Отсюда следует, что расчеты популяционных функций, построенные на принципе аддитивности в том понимании, как об этом говорилось выше [17, 10, 2], не могут быть рекомендованы в дальнейшем. Для расчета популяционных функций желательно иметь уравнения, связывающие величину той или иной функции с концентрацией биомассы или ее аналогами.

1. Алексеева К. Д. Интенсивность обмена при групповом и одиночном содержании некоторых морских рыб. — Тр. Севастоп. биол. ст., 1959, 14, с. 372—395.
2. Алимов А. Ф. Функциональная экология пресноводных двухстворчатых моллюсков. — Л.: Наука, 1981. — 246 с.
3. Бардач Дж., Ритер Дж., Макларни У. Аквакультура (разведение пресноводных и морских организмов). — М.: Пищепромиздат, 1978. — 240 с.
4. Биологическая продуктивность эвтрофного озера / Под ред. Г. Г. Винберга. — М.: Наука, 1970. — 195 с.
5. Брегман Ю. Э., Россомко И. Ф., Тибилова Т. Х. Изучение продуктивности залива Посет Японского моря с проблемой воспроизводства запасов приморского гребешка. — В кн.: Proc. Second Sov.-Jap. symp. aquaculture. Nov. 1973, Moscow, Tokai Univ. March, 1977, p. 166—181.

6. Брайко В. Д. Дыхание мидий в зависимости от размеров респирометров. — Биология моря, Киев, 1979, вып. 48, с. 15—21.
7. Влияние плотности популяции морских одноклеточных водорослей на потребление фосфора и основные физиологические показатели клеток / З. П. Бурлакова, Д. К. Крупаткина, Л. А. Ланская, Д. Л. Яфарова. — В кн.: Взаимодействие между водой и живым веществом. М., Наука, 1979, т. 1, с. 231—235.
8. Буров В. Н. Плотность популяции как фактор динамики численности. — Зоол. журн., 1968, 10, с. 1445—1461.
9. Ведерников В. И., Кондратов Б. В., Кобленц-Мишке О. И. Первичная продукция и хлорофилл в Черном море. — В кн.: Bionprodukti des Pelagials in Schwarzen Meer. Wilhelm—Pieck Universitet, Rostoc, 1980, p. 23—32.
10. Винберг Г. Г. Многообразие и единство жизненных явлений и количественные методы в биологии. — Журн. общ. биологии, 1981, 42, № 1, с. 5—18.
11. Виленкин Б. Я., Виленкина М. Н. Дыхание литорины при имитации различной плотности популяции. — Зоол. журн., 1973, 52, № 3, 268—270.
12. Виноградова Л. А., Грузов Л. Н. Модель продукционного процесса, основанная на учете конкурентных отношений между компонентами фитоценоза. — Тр. Атлант. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии, 1979, 78, с. 48—67.
13. Герасимов В. В. К вопросу о взаимодействии и связи между особями в стае рыб. — В кн.: Структура и динамика водных животных, сообществ и популяций. Киев: Наук. думка, 1976, с. 152—168.
14. Грезе В. Н. (ред.). Основы биологической продуктивности Черного моря. — Киев: Наук. думка, 1979. — 387 с.
15. Дольник В. Р. Энергетический метаболизм и размеры животных: физические основы соотношения между ними. — Журн. общ. биологии, 1978, 39, № 6, с. 805—816.
16. Дробкова В. Г. Зональное изменение интенсивности микробиологических процессов в озерах. — Л.: Наука, 1981. — 212 с.
17. Заика В. Е. Удельная продукция водных беспозвоночных. — Киев: Наук. думка, 1972. — 141 с.
18. Зенкевич Л. А. Биология морей СССР. — М.: Изд-во АН СССР, 1963. — 739 с.
19. Зеликман Э. А., Головкин А. Н. Особенности распределения и продуктивности зоопланктона близ птичьих базаров севера Новой Земли. — В кн.: Особенности биологической продуктивности вод близ птичьих базаров севера Новой Земли. Л.: Наука, 1972, с. 92—114.
20. Зимбалева Л. Н. Популяции *Sida cristallina* O. F. Müll. в водоемах Днепра. — Экология, 1978, 4, с. 103—106.
21. Иванова М. Б. Продукция популяций планктонных животных. — Там же, 1973, 3, с. 52—62.
22. Кобленц-Мишке О. И., Ведерников В. И. Ориентировочное сопоставление первичной продукции и количества фитопланктона на поверхности океана. — Океанология, 1973, 1, с. 75—84.
23. Ковардаков С. А. Использование фосфора и углерода некоторыми видами морских макрофитов в условиях протока. — В кн.: III Всесоюз. совещ. по альгологии — макрофитобентосу. Киев: Наук. думка, 1979, с. 69—71.
24. Константинов А. С. Об интенсивности дыхания личинок хищников при одиночном и групповом содержании. — Гидробиол. журн., 1977, № 2, с. 28—32.
25. Константинов А. С. Общая гидробиология. — М.: Высшая школа, 1979. — 479 с.
26. Крупаткина Д. К., Бурлакова З. П. Влияние концентраций клеток на физиологические показатели скелетонемы во время цветения. — Экология моря, 1980, вып. 1, с. 15—20.
27. Кузьменко Л. В. Соотношение между первичной продукцией и биомассовой фитопланктона в Аравийском море. — Там же, 1975, вып. 5, с. 43—48.
28. Маликина Г. А., Александрюк С. П., Штефанеску М. О роли зрения в стадном поведении голянов и карасей. — Вopr. ихтиологии, 1962, 2, вып. 3, с. 511—516.
29. Мина М. В., Клевезаль Г. А. Рост животных. — М.: Наука, 1976. — 290 с.
30. Михеева Т. М. Оценка продукционных возможностей единицы биомассы фитопланктона. — В кн.: Биологическая продуктивность эвтрофного озера. М.: Наука, 1970, с. 50—70.
31. Огибин В. Н. О регуляции плотности популяции (*Ispstypographus* Coleoptera, Iridae) на преимагинальных стадиях развития. — Зоол. журн. 1974, 53, № 1, с. 40—49.
32. Одум Ю. Основы экологии. — М.: Мир, 1975. — 740 с.
33. Павлова Е. В. О некоторых факторах, влияющих на интенсивность потребления кислорода у морских планктонных животных. — Биология моря, Киев, 1975, вып. 33, с. 73—78.
34. Влияние плотности популяции морских одноклеточных водорослей на накопление радионуклидов / В. П. Парчевский, З. П. Бурлакова, К. М. Хайлов, Л. А. Ланская. — Экология, 1977, № 3, с. 96—98.
35. Пианка Э. Эволюционная экология. — М.: Мир, 1981. — 400 с.
36. Попов А. Е. Эффект группы в потреблении кислорода и растворенного органического вещества моллюсками *Rissoa splendida*. — Биология моря, Киев, 1978, вып. 44, с. 105—110.
37. Попов А. Е. О связи интенсивности энергетического обмена водных организмов

- с концентрацией их массы в условиях эксперимента. — В кн.: Экология водных организмов. Киев: Наук. думка, 1981, с. 98—104.
38. Потаенко Ю. С. Продукция озерного бактериопланктона. — В кн.: Биологическая продуктивность эвтрофного озера. М.: Наука, 1970, с. 81—88.
 39. Приймаченко А. Д. Фитопланктон и первичная продукция Днепра и днепровских водохранилищ. — Киев: Наук. думка, 1981. — 276 с.
 40. Пастолова О. А., Иванова Н. Л., Бугаева Е. А. Влияние плотности на рост и развитие личинок *Rana argalis* в естественных условиях. — Экология, 1982, 2, с. 18—26.
 41. Рыжков Л. П. Интенсивность газообмена у икры, личинок и мальков севанской форели при групповом и одиночном содержании. — Вопр. ихтиологии, 1968, 1, с. 117—125.
 42. Сеничева М. И. Сезонная динамика численности, биомассы и продуктивности фитопланктона Севастопольской бухты. — Экология моря, 1980, вып. 1, с. 3—11.
 43. Титов Ю. В. Эффект группы у растений. — Л.: Наука, 1978. — 150 с.
 44. Трифонова И. С. Фитопланктон литоральной зоны и его роль в общей первичной продукции озера. — В кн.: Эвтрофирование мезотрофного озера. М.: Наука, 1980, с. 134—147.
 45. Турпаева Е. П., Гальперин М. В. Влияние плотности поселения на энергетический баланс усоногого ракообразного *Balanus improvisus* в Азовском море. — Океанология, 1980, 20, вып. 3, с. 525—532.
 46. Федоров В. Д., Гильманов Т. Г. Экология. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1980. — 232 с.
 47. Хайлов К. М. Вопросы методологии и технологии гидробиологического эксперимента. — Гидробиол. журн., 1979, 15, вып. 5, с. 3—12.
 48. Хайлов К. М., Монина Т. Л. Органотрофия у морских макрофитов как функции плотности их популяций в условиях эксперимента. — Биология моря. Владивосток, 1976, № 6, с. 29—34.
 49. О связи органотрофии морских одноклеточных водорослей с плотностью их экспериментальных популяций и индивидуальной массой клеток / К. М. Хайлов, З. П. Бурлакова, Л. А. Ланская, Н. А. Лаврентьев. — Биология моря, Киев, 1977, вып. 42, с. 61—68.
 50. Чмыр В. Д. Содержание хлорофилла «а» в планктоне восточной части Экваториальной Атлантики. — Тр. Атлант. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии, 1977, 37, с. 191—200.
 51. Эффект группы в популяциях водных животных и химическая экология / С. С. Шварц, О. А. Пястолова, Л. А. Добринская, Г. Г. Рункова. — М.: Изд-во АН СССР, 1976. — 150 с.
 52. Шилов И. А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1977. — 233 с.
 53. Belyaev V. I., Khailov K. M., Okhotnikov I. N. Mathematical simulation of a marine coastal ecosystems containing macrophytes. — Aquatic Bot., 1977, 3, p. 315—328.
 54. Birch L. C. Experimental background to the study of the distribution and abundance in insects. — Ecology, 1953, 34, p. 1681—1696.
 55. Gilbert D. A. Density-dependent limitation of growth and regulation of cell replication by changes in the triggering levels of the cell cycle switch. — Bio-Systems, 1977, 9, p. 215—228.
 56. Griffiths D. H. Factors affecting the photosynthetic capacity of laboratory cultures of diatom *Phaeodactylum tricornutum*. — Mar. Biol., 1973, 21, p. 91—97.
 57. Kristiansen J., Mathiesen H. Phytoplankton of the Tystrup-Bavelse lakes. Primary production and standing crop. — Oikos, 1964, 15, p. 228—232.
 58. Laing J., Helm M. M. Factors affecting the semi — continuous production of *Tetraselmis suecica* (Kylin). — Aquaculture, 1981, 22, p. 137—148.
 59. Theoretical ecology: Principles and applications / Ed. by R. M. May. Philadelphia; Toronto. — W. B. Saunders co, 1976. — p. 317.
 60. Porath D., Hopher B., Coton A. Duckweed as an aquatic crop: evaluation of clones for aquaculture. — Aquatic Bot., 1979, 7, p. 273—278.
 61. Rodhouse P. G., Kelly M. O. Flow requirements of Oyster *Crasostrea gigas* Thunb. and *Ostrea edulis* L. in an upwelling column system. — Aquaculture, 1981, 22, p. 1—10.
 62. Schiel D., Choat J. H. Effects of density on monospecific stands of marine algae. — Nature, 1980, 285, N 5763, p. 324—326.
 63. Schwenke H. Marine ecology. Vol. 1. Environmental factors. Pt. 2. — London etc., 1971, p. 1091—1121.
 64. Sorokin Yu. I. Data on biological productivity of the Western Tropical Pacific Ocean. — Mar. Biol., 1973, 20, p. 177—196.

Ин-т биологии южных морей
им. А. О. Ковалевского АН УССР, Севастополь

Получено
16.03.82

K. M. KHAILOV, A. E. POPOV

**CONCENTRATION OF LIVE MASS AS A REGULATOR
OF AQUATIC ORGANISM FUNCTIONING**

Summary

Hydrobiological data are reviewed confirming existence of general relationship between intensity of functioning of all main taxonomic groups of aquatic organisms and concentration of their biomass („density“) in the experiment and in water bodies. A series of problems associated with the above mentioned are considered to be disputable, main reasons of this fact are shown.