

# **Качественные характеристики потоков веществ в пищевых сетях водных и околоводных экосистем**

**Юрий Юлианович Дгебуадзе**

**Институт проблем экологии и эволюции  
им. А.Н. Северцова РАН**

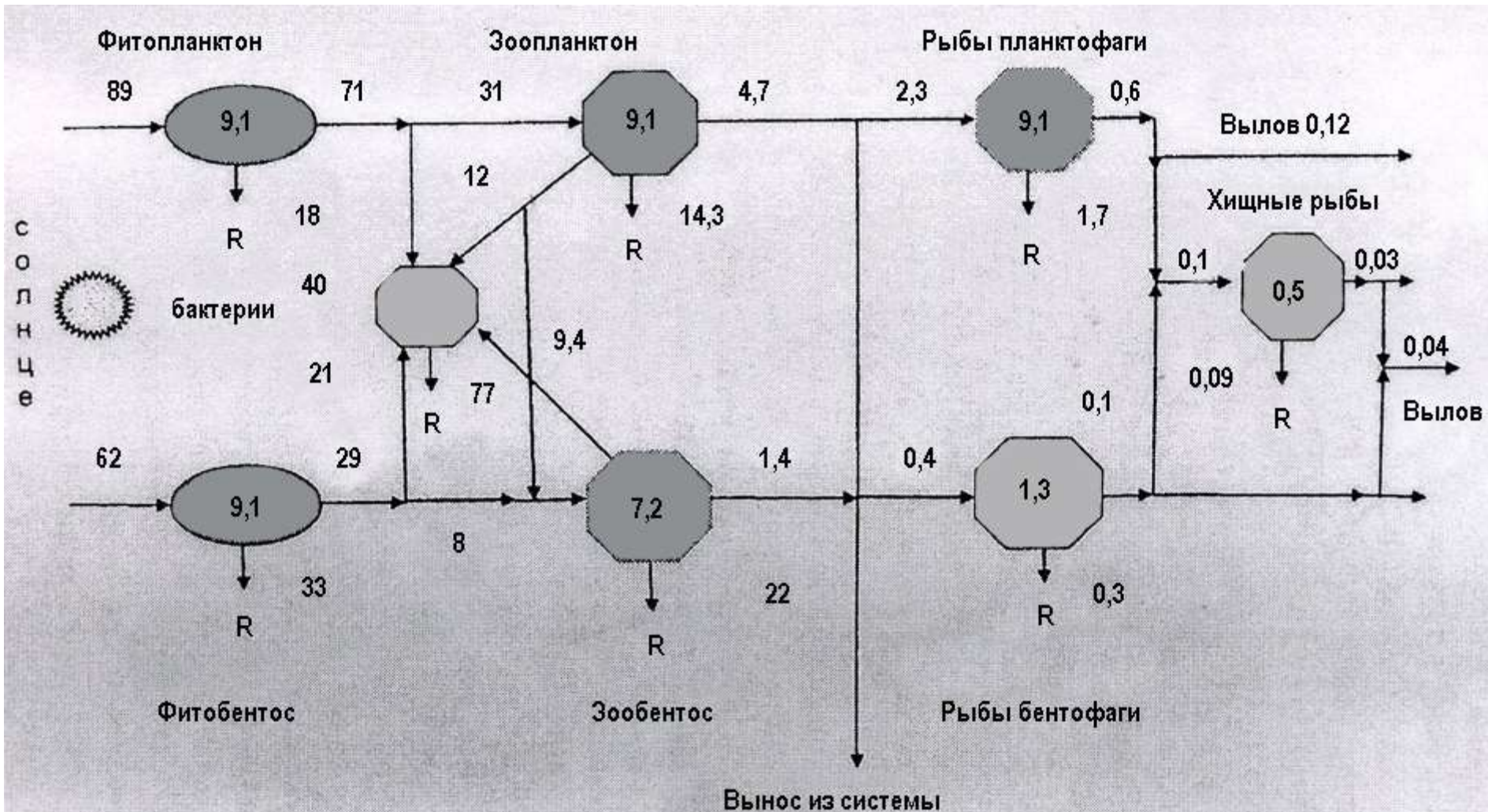
**Московский государственный университет  
им. М.В. Ломоносова.**

***dgebuadze@sevin.ru***

# ТЕРМИНОЛОГИЯ

- **Экосистема –пространственно ограниченная совокупность организмов и неживых компонентов среды, связанных между собой потоками вещества и энергии**

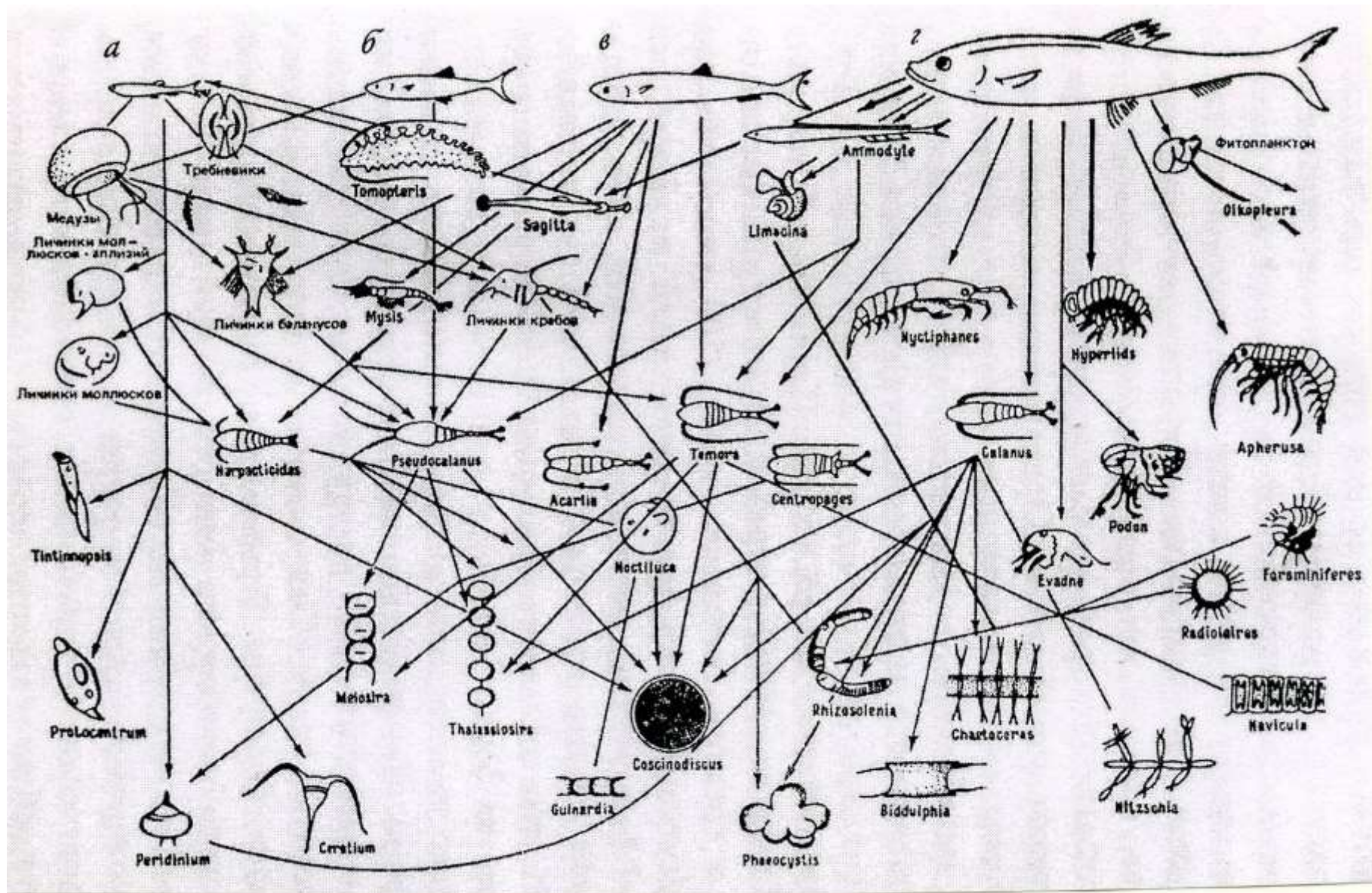
# ПОТОКИ ВЕЩЕСТВ В ЭКОСИСТЕМЕ ОЗ. ТИНГВАЛЛАВАТН (ИСЛАНДИЯ) ВЫЛОВ РЫБЫ – 0,3% (по Jonasson, 1992)



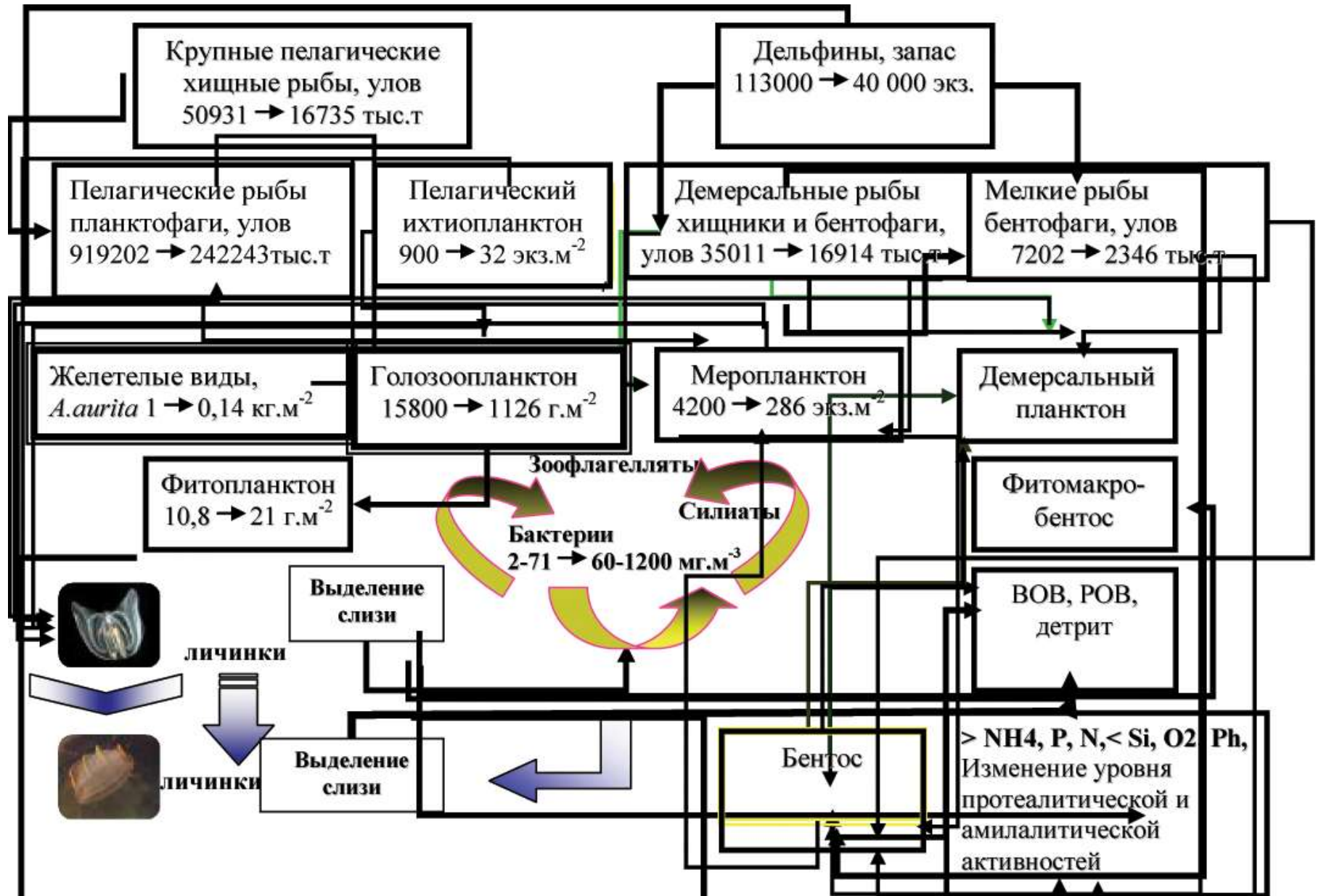
**Основными элементами,  
попадающими в экосистемы  
извне, продуцируемыми и  
переносимыми по сети  
являются азот, углерод и  
фосфор**

# Пищевая сеть с участием разноразмерных сельдей (а - 0,6-1,3 см; б - 1,3-5,5 см; в - 4,0-12,5 см; г - >12,5 см)

(по Рамад, 1981)



# Изменения в экосистеме Черного моря после вселения гребневиков (Shiganova et al., 2004)



# ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ В ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ ОПРЕДЕЛЯЮТСЯ В ПЕРВУЮ ОЧЕРЕДЬ ТРОФИЧЕСКИМИ СВЯЗЯМИ В ПИЩЕВЫХ СЕТЯХ

- Пищевая сеть характеризует всю систему связей между организмами, благодаря которым происходит перенос вещества и энергии между входящими в сообщество или экосистему организмами
- (Современный взгляд на структуру экосистемы (классическую для экологии трофическую пирамиду))

# ФОРМЫ ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ В ЭКОСИСТЕМАХ

- Конкуренция
- Взаимодействия хищник-жертва
- Взаимодействия паразит-хозяин
- Виды-эдификаторы (ключевые виды)
- Каскадный эффект
- Непрямые взаимодействия



# ФОРМЫ ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ В ЭКОСИСТЕМАХ

- Конкуренция
- Взаимодействия хищник-жертва
- Взаимодействия паразит-хозяин
- Виды-эдификаторы (ключевые виды)
- **Каскадный эффект**
- Непрямые взаимодействия

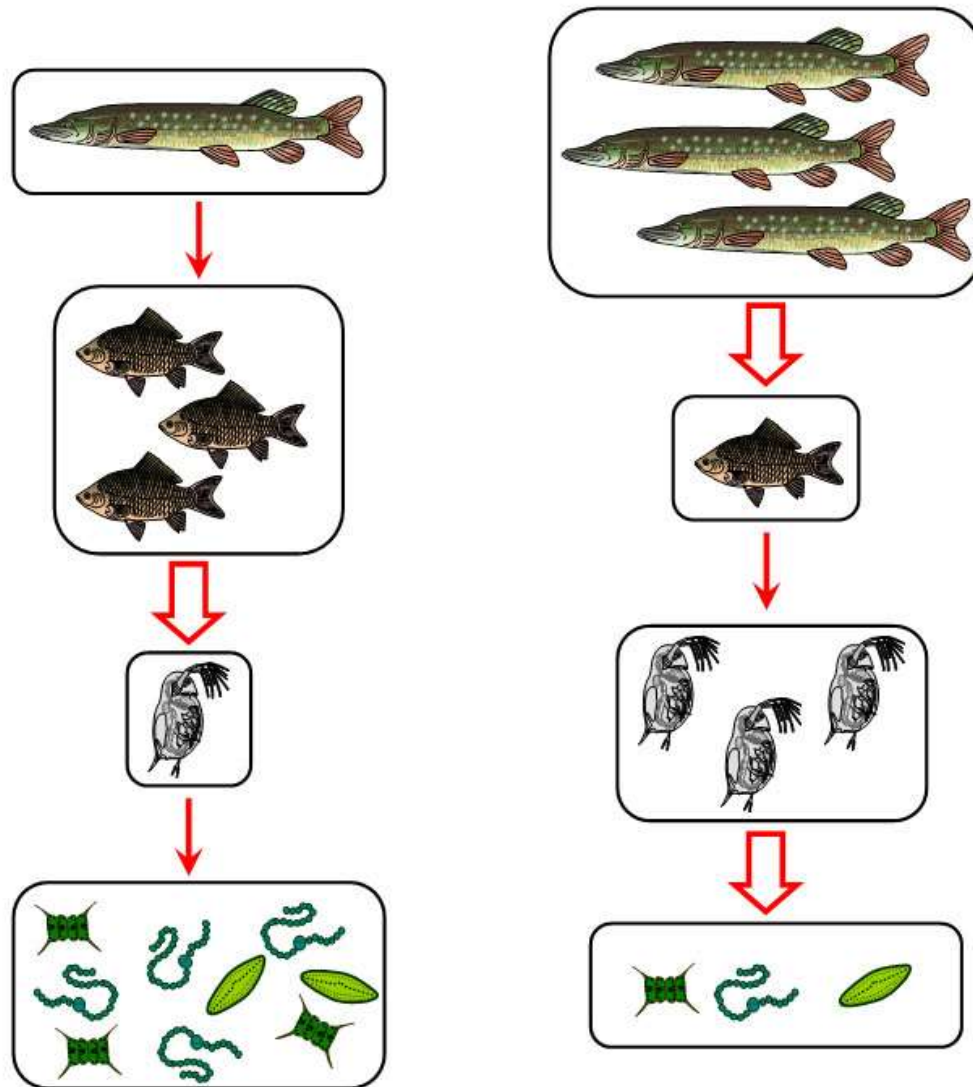
- **КАСКАДНЫЙ ЭФФЕКТ  
(БИОМАНИПУЛЯЦИЯ) –**

**изменение пресса (численности и биомассы) организмов, входящих в верхние (воздействие сверху вниз – “top-down”) и нижние (воздействие снизу вверх – “bottom-up”) пищевой пирамиды приводят к изменению потока биогенных элементов и структуры и функции всей экосистемы**

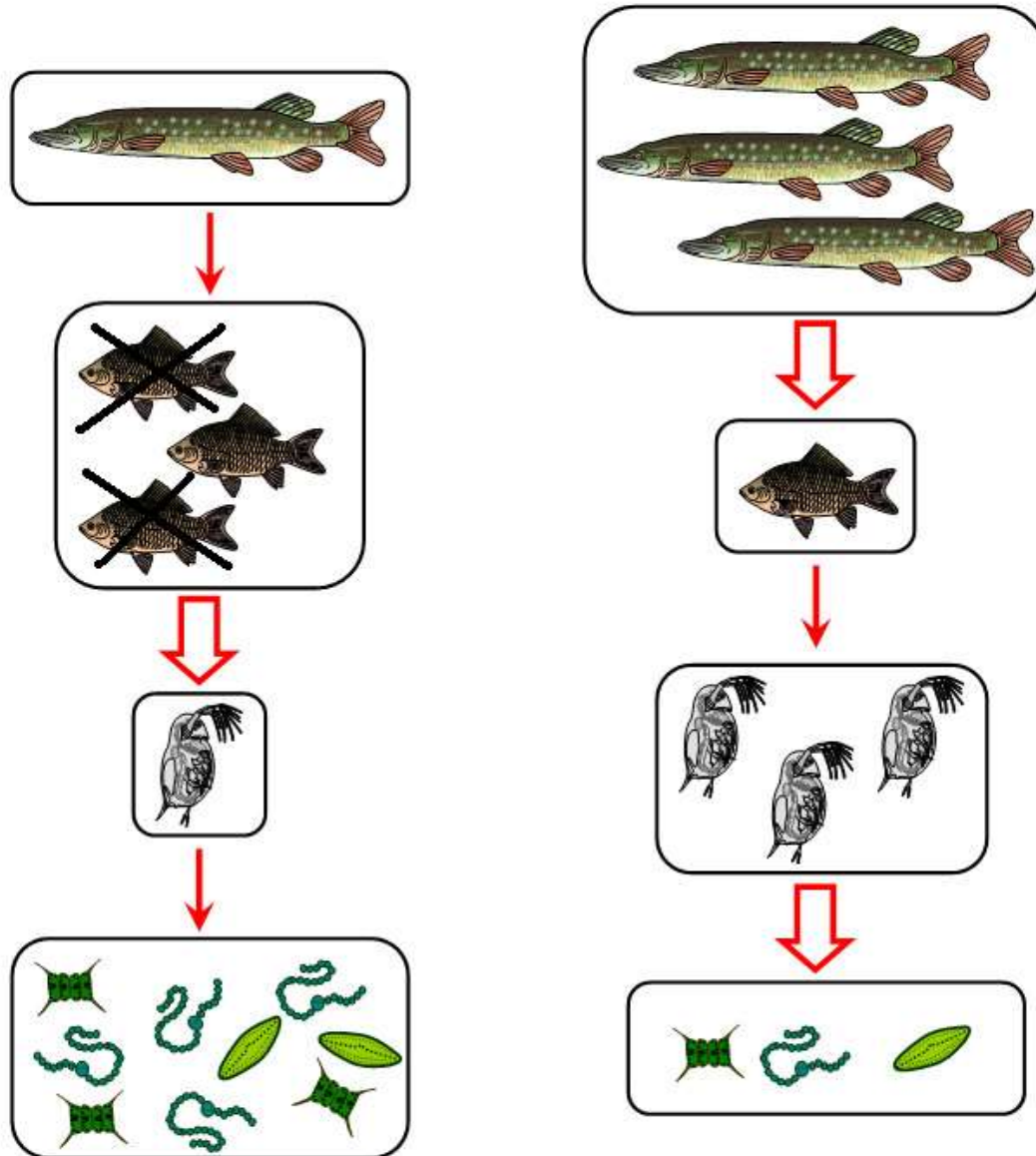
## **КАСКАДНЫЙ ЭФФЕКТ (БИОМАНИПУЛЯЦИЯ)**

- **Hrbáček J. et al., 1961. Demonstration of the effect of the fish stock on the species composition of zooplankton and the intensity of metabolism of the whole plankton assemblages //Verh. Int. Ver. Theoret. Agnew. Limnol. 14: 192-195.**
- **Hrbáček J., 1962. Species composition and the amount of zooplankton in relation to the fish stock //Rozpr. ČSAV MPV. Roč.72, N 10.116 s.**

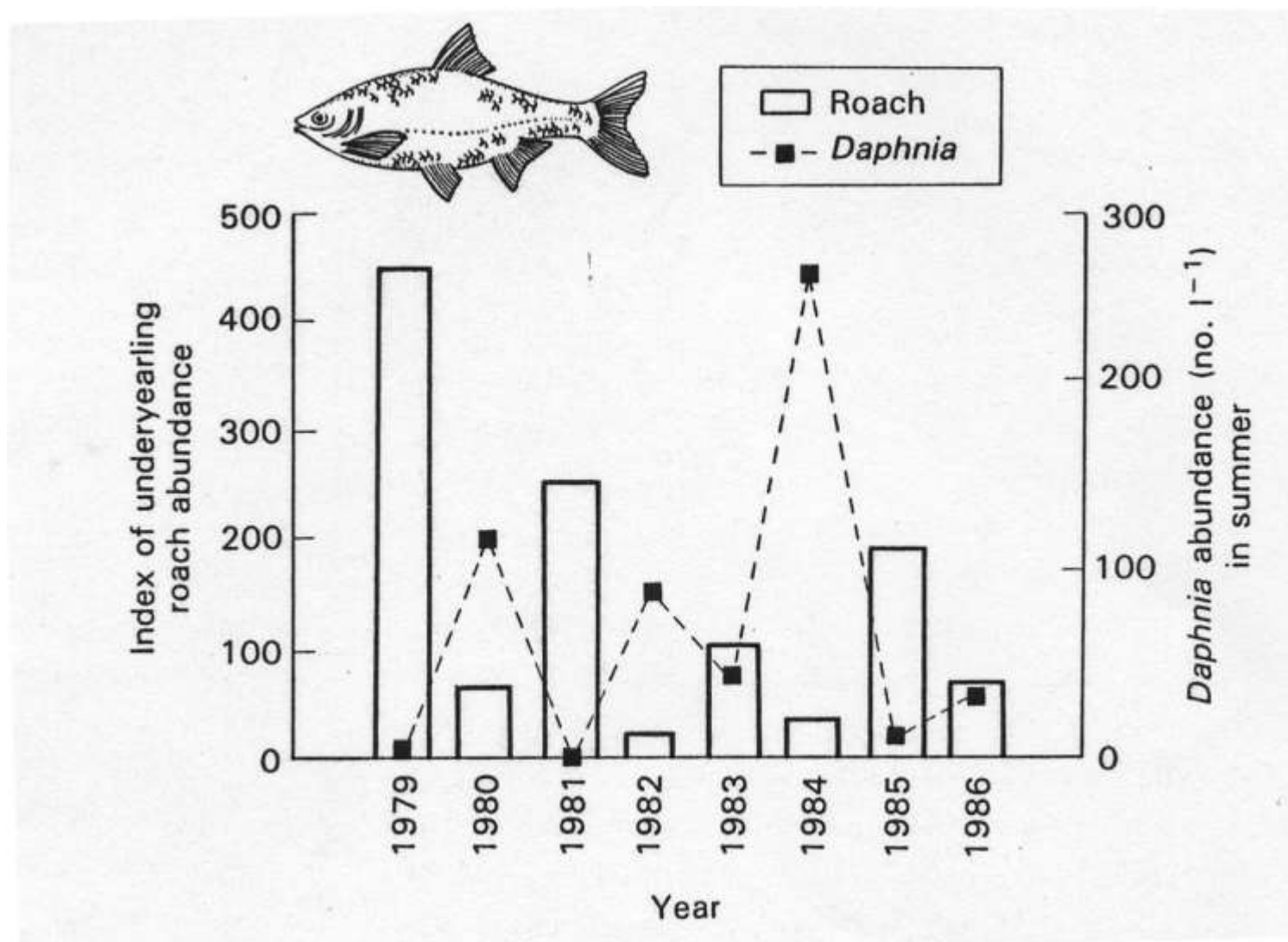
# КАСКАДНЫЙ ЭФФЕКТ (БИОМАНИПУЛЯЦИЯ, “top-down”)



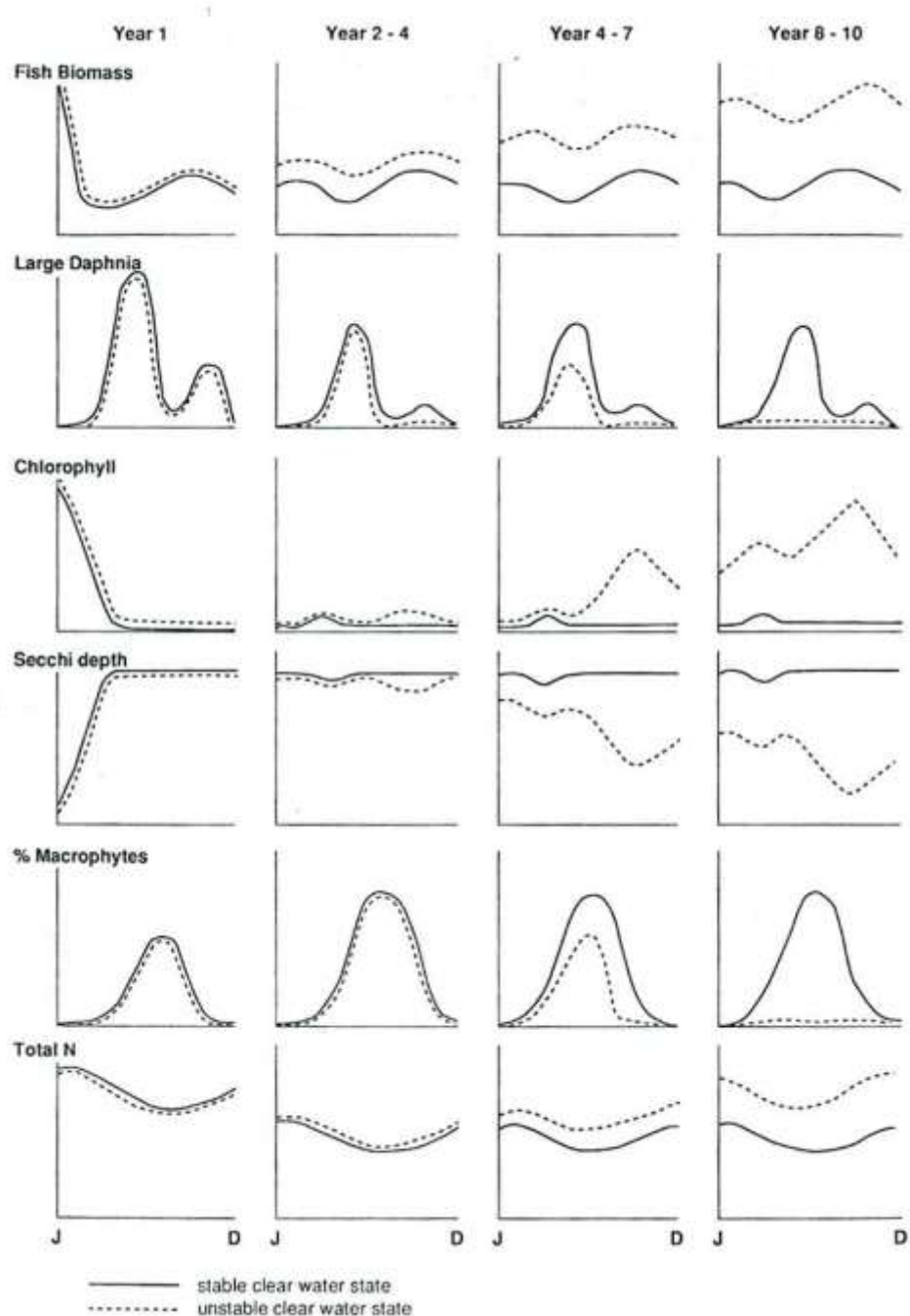
# КАСКАДНЫЙ ЭФФЕКТ (БИОМАНИПУЛЯЦИЯ, ПУТЕМ ИЗМЕНЕНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ ПЛАНКТОФАГА )



# Регуляция плотвой (*Rutilus rutilus*) численности дафний (*Daphnia*) в небольшом английском озере (по Townsend, 1988)

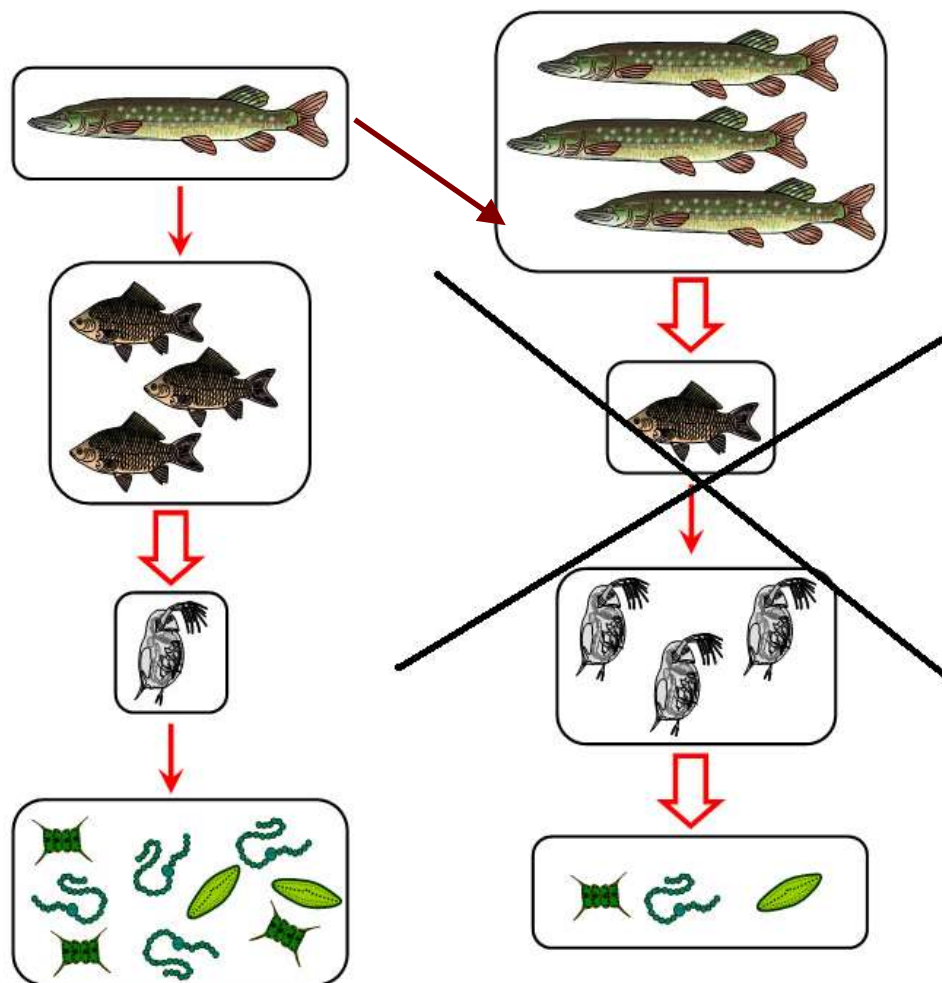


**Долговременные  
наблюдения на 3-х  
голландских и  
одном датском  
озерах на которых  
была произведена  
биоманипуляция  
(удаление рыб-  
планктофагов)  
(по Meijer et al.,  
1994)**



ПО ДАННЫМ 44-Х ЭКСПЕРТОВ ПО БИОМАНИПУЛЯЦИИ,  
ОПУБЛИКОВАННЫХ В 1961-1989 ГГ. – ТОЛЬКО В 20% СЛУЧАЕВ  
БИОМАНИПУЛЯЦИЯ ПРИВОДИЛА К УМЕНЬШЕНИЮ БИОМАССЫ

ВОДРОСЛЕЙ (De Melo et al., 1992)





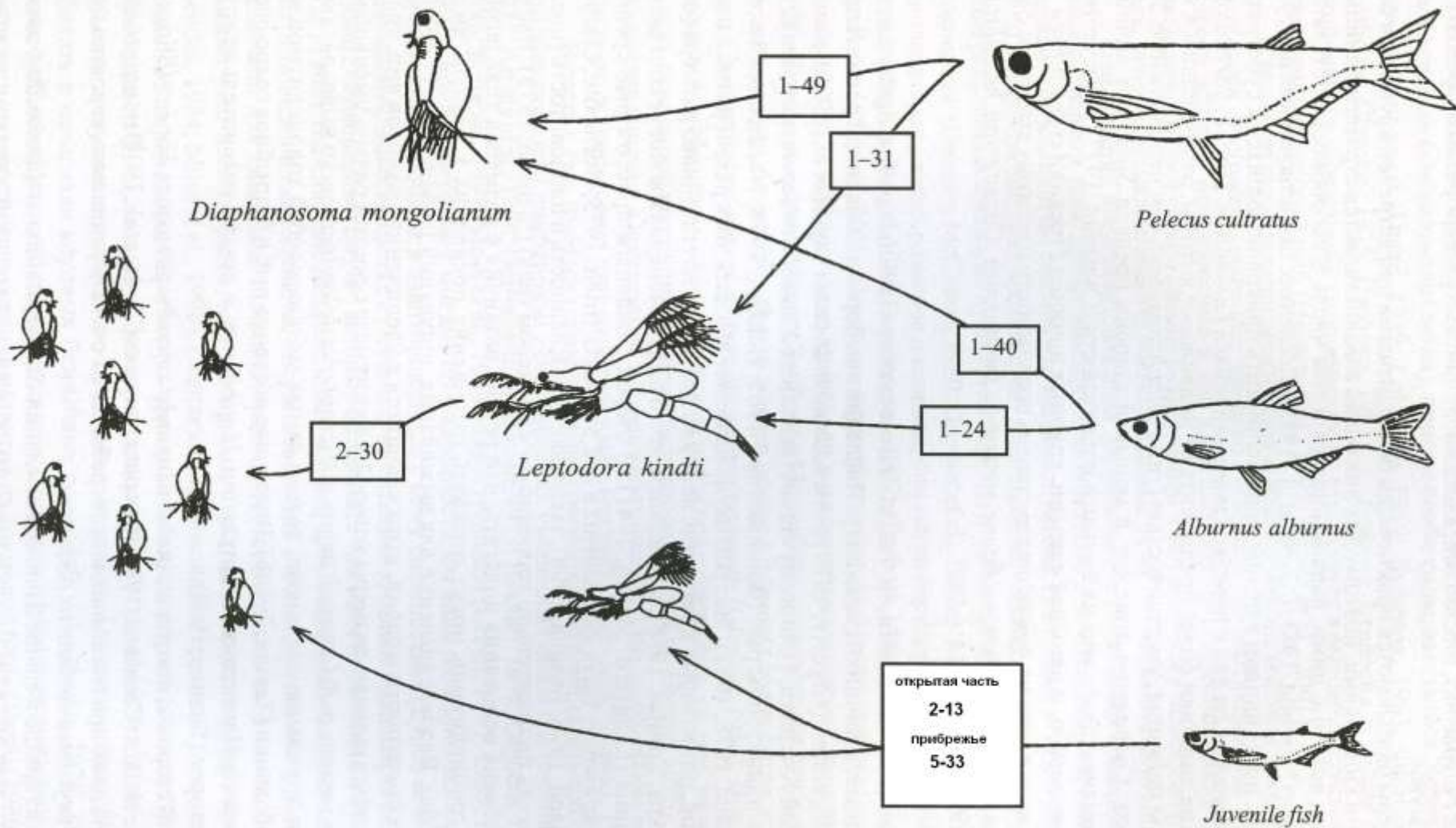
# ПРОЦЕССЫ ДЕМПФИРУЮЩИЕ КАСКАДНЫЙ ЭФФЕКТ (СЕТЕВЫЕ ТРОФОМЕТАБОЛИЧЕСКИЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ В ЭКОСИСТЕМЕ)

- Компенсаторные реакции жертв (планктона) - избегание
- Хищный зоопланктон
- Рост зоопланктона может быть ограничен качеством пищи ( $C:P > 200:1$  в кормовом фитопланктоне и дефицитом полиненасыщенных жирные кислот)
-

# ПРОЦЕССЫ ДЕМПФИРУЮЩИЕ КАСКАДНЫЙ ЭФФЕКТ (СЕТЕВЫЕ ТРОФОМЕТАБОЛИЧЕСКИЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ В ЭКОСИСТЕМЕ)

- онтогенетические изменения в питании рыбоядных рыб (молодь снижает численность кладоцер)
- экскреция фосфора и зоопланктоном, и планктоноядными, и бентосоядными рыбами, и зообентосом стимулирует развитие фитопланктона (при  $N:P < 29:1$ ) (Именно при таком соотношении биогенов наблюдаются вспышки цианобактерий («цветение» водоемов))
- бентосоядные рыбы снижают численность и биомассу зообентоса и макрофитов

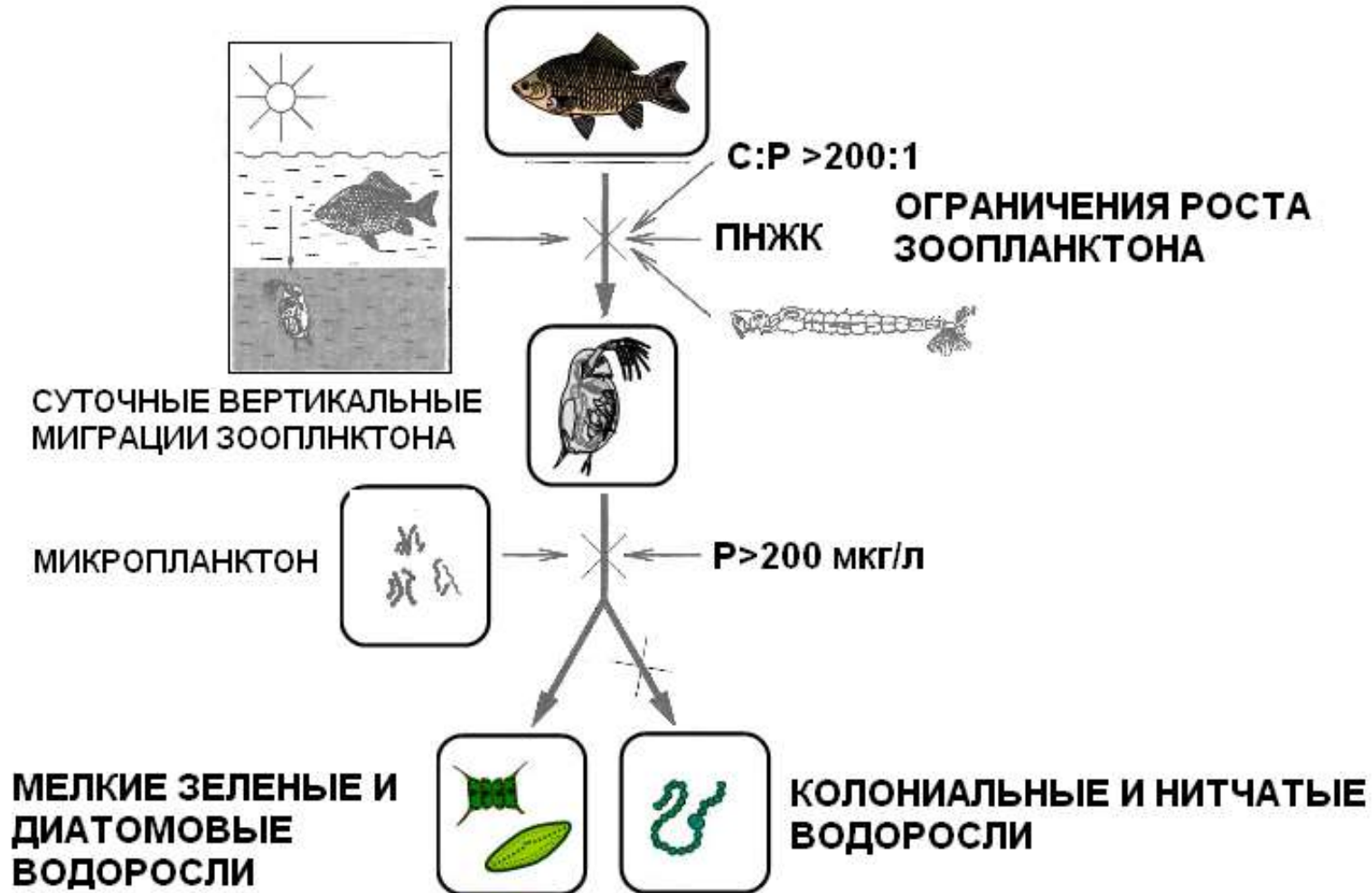
**Отношения хищник-жертва в оз. Нейзидлерзее летом (цифры показывают степень элиминации, представленную как процент от биомассы (по Herzig, 1995))**



## ПРОЦЕССЫ ДЕМПФИРУЮЩИЕ КАСКАДНЫЙ ЭФФЕКТ (СЕТЕВЫЕ ТРОФОМЕТАБОЛИЧЕСКИЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ В ЭКОСИСТЕМЕ)

- Неспособность зоопланктов-фильтраторов (*Daphnia*) потреблять виды колониальных и нитчатых водорослей, что дает преимущество последним в конкуренции с диатомовыми водорослями
- эффект наблюдается только при постоянной фосфорной нагрузке и **низких (< 200 мкг/л) концентрациях фосфора**
- Переход дафний на питание бактериями и гетеротрофными флагеллятами и инфузориями

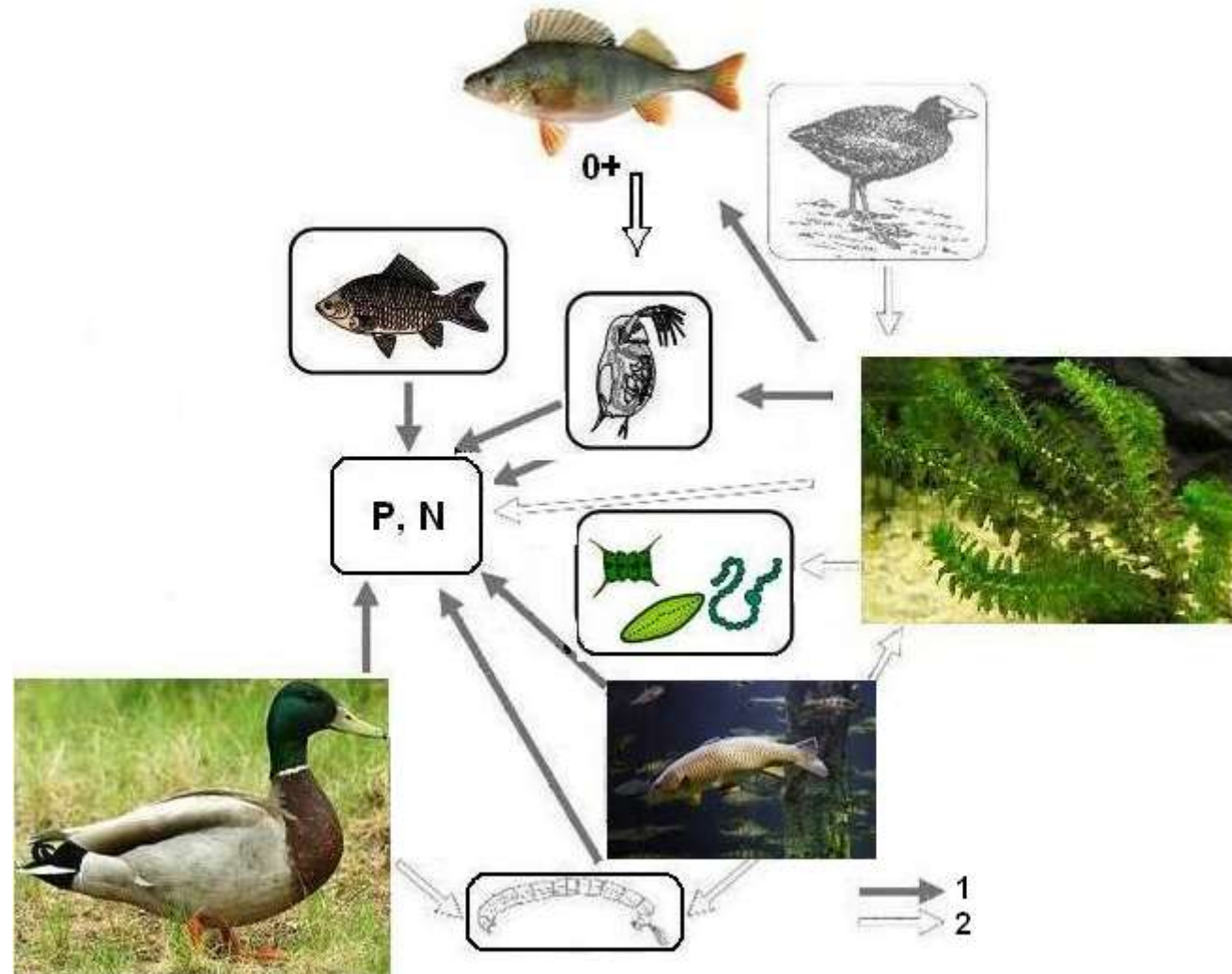
# ПРОЦЕССЫ ДЕМПФИРУЮЩИЕ КАСКАДНЫЙ ЭФФЕКТ



# **ПРОЦЕССЫ ДЕМПФИРУЮЩИЕ КАСКАДНЫЙ ЭФФЕКТ (СЕТЕВЫЕ ТРОФОМЕТАБОЛИЧЕСКИЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ В ЭКОСИСТЕМЕ)**

- **влияние макрофитов (конкуренция с фитопланктоном за минеральное питание, поступающего с берегов; убежище для рыбоядных рыб и зоопланктона; аллелопатия снижают развитие фитопланктона)**
- **Влияние водоплавающих птиц (экскреция фосфора стимулирует развитие фитопланктона; снижают численность и биомассу зообентоса и макрофитов)**
-

# ТРОФОМЕТАБОЛИЧЕСКИЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ В ВОДНОЙ ЭКОСИСТЕМЕ, ДЕЙСТВУЮЩИЕ В ОБХОД ТРОФИЧЕСКОГО КАСКАДА (БЕЗ ПЕЛАГИЧЕСКОЙ ЧАСТИ ТРОФИЧЕСКОЙ СЕТИ)



1 – ПОВЫШАЕТ  
2 - ПОНИЖАЕТ

# Таким образом (промежуточный вывод)

Многие процессы, свойственные устойчивым экосистемам часто демпфируются не только особенностями их структуры и функций и объемами потоков веществ, но и их **качественным составом**



# **ПЕРЕНОС ВЕЩЕСТВ МЕЖДУ ЭКОСИСТЕМАМИ**

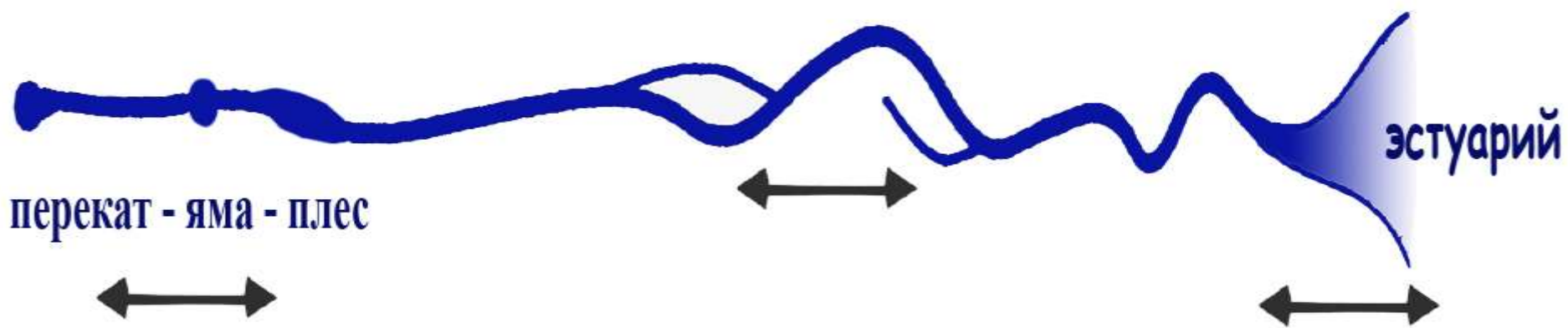
# Рабочее определение экотонов

- **Экотоны это транзитные зоны между смежными экосистемами, имеющие набор характеристик уникально определенных пространственным и временным масштабами и силой взаимодействий смежных экосистем**

# **Перенос веществ в пределах водных экосистем**

# ЭКОТОНЫ

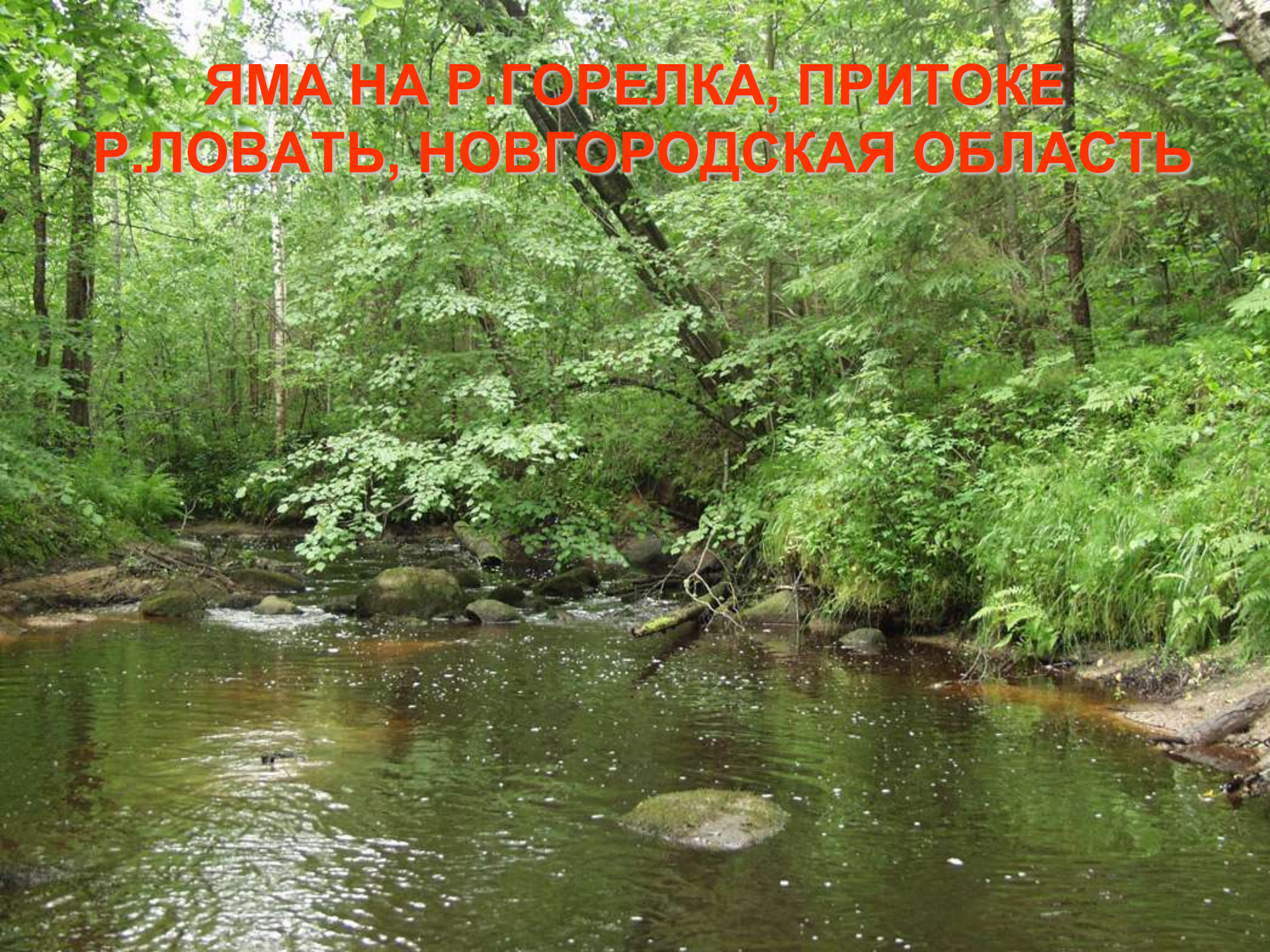
ПРОДОЛЬНОЕ ИЗМЕРЕНИЕ



**ПЕРЕКАТ С ВАЛУНАМИ НА Р.ГОРЕЛКА,  
ПРИТОКЕ Р.ЛОВАТЬ, НОВГОРОДСКАЯ  
ОБЛАСТЬ**



**ЯМА НА Р.ГОРЕЛКА, ПРИТОКЕ  
Р.ЛОВАТЬ, НОВГОРОДСКАЯ ОБЛАСТЬ**



**ПЛЕС НА Р.ГОРЕЛКА, ПРИТОКЕ  
Р.ЛОВАТЬ, НОВГОРОДСКАЯ ОБЛАСТЬ**



**Пищевая сеть и поток углерода в 3-х местообитаниях р. Саут Форк Ил, Калифорния (по Finlay et al., 2002)**

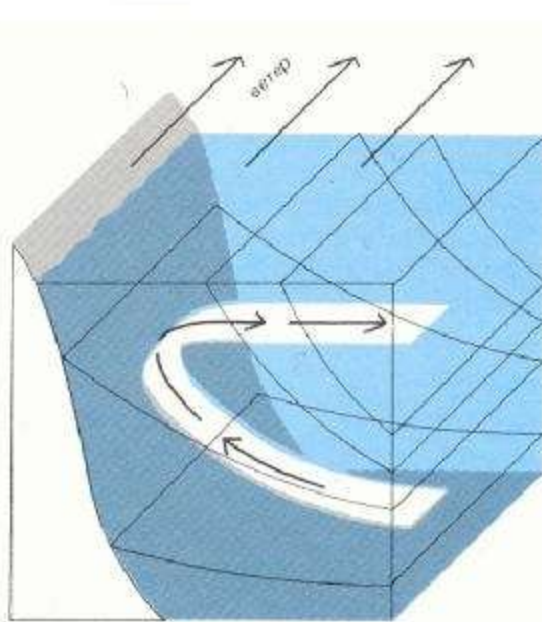




# Вклад продукции водорослей в мелководных прудах и перекатах в рацион жилой и проходной микижи (по Finlay et al., 2002)

| Местообитание    | Стандартная длина (cm) | <i>n</i> | % продукции прудовых водорослей (средняя ± 1 SE) | % продукции водорослей перекатов (средняя ± 1 SE) |
|------------------|------------------------|----------|--|---|
| Перекат          | 3.6-9.8                | 14       | 68.8 ± 9.2                                       | 31.2 ± 9.2  |
| Перекат          | 11.2-19.9              | 22       | 73.7 ± 9.0                                       | 26.3 ± 9.0  |
| Мелководный пруд | 4.2-7.8                | 7        | 77.2 ± 9.3                                       | 22.8 ± 9.3  |
| Мелководный пруд | 11.7-19.9              | 16       | 93.8 ± 10.7                                      | 6.2 ± 10.7  |
| Глубокий пруд    | 26-33                  | 4        | 90.1 ± 13.7                                      | 9.9 ± 13.7  |

# Зоны апвеллинга мирового океана



Накопление гуано на берегах (азотное и фосфорное сырье)

Восточный пассат сгоняет поверхностный слой воды



18°  
16°  
14°  
12°  
Подъем холодных, насыщенных элементами питания глубинных вод



В холодной воде хорошо растворяется кислород



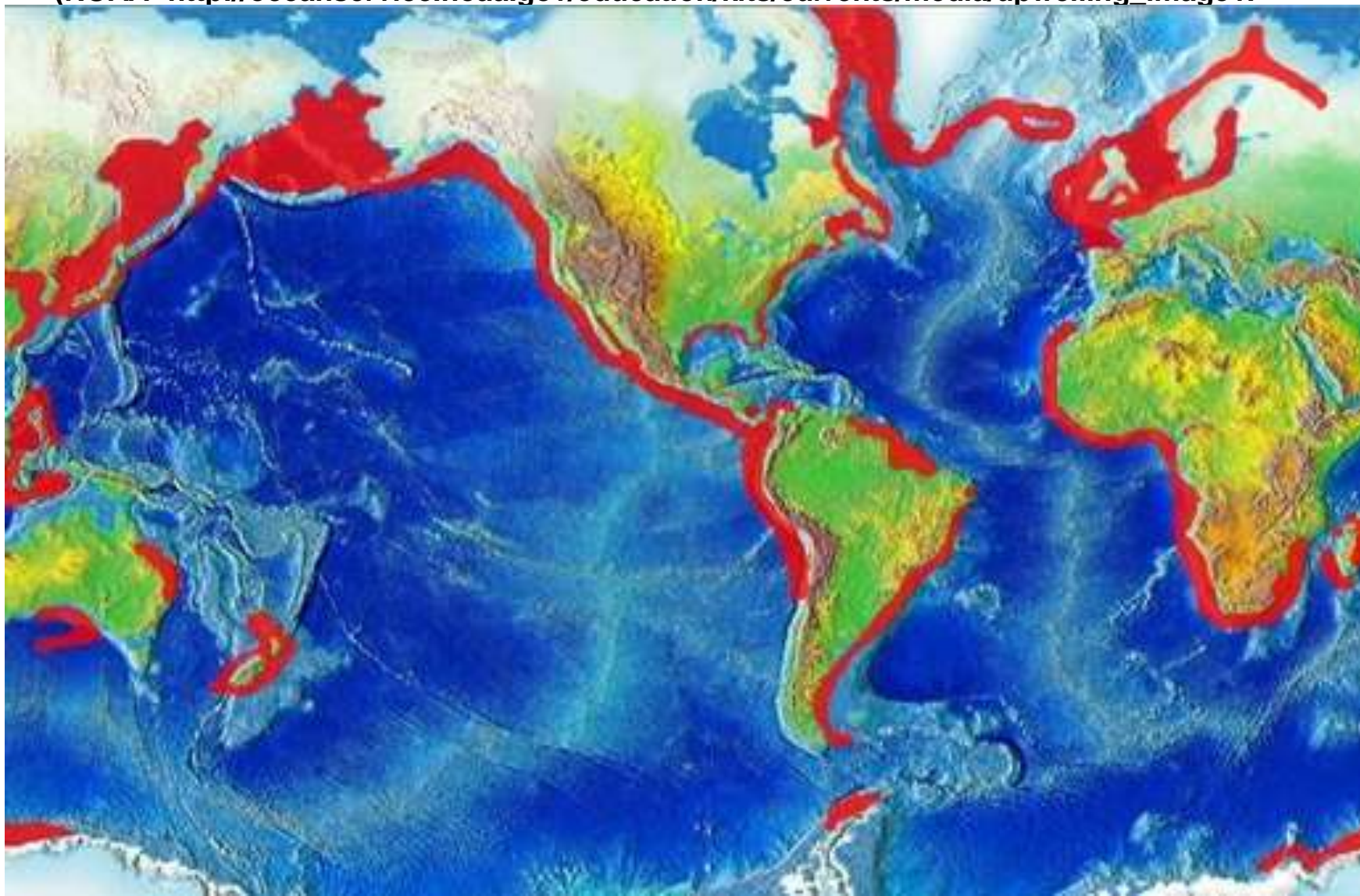
Огромная биопродуктивность



Развитое рыболовство

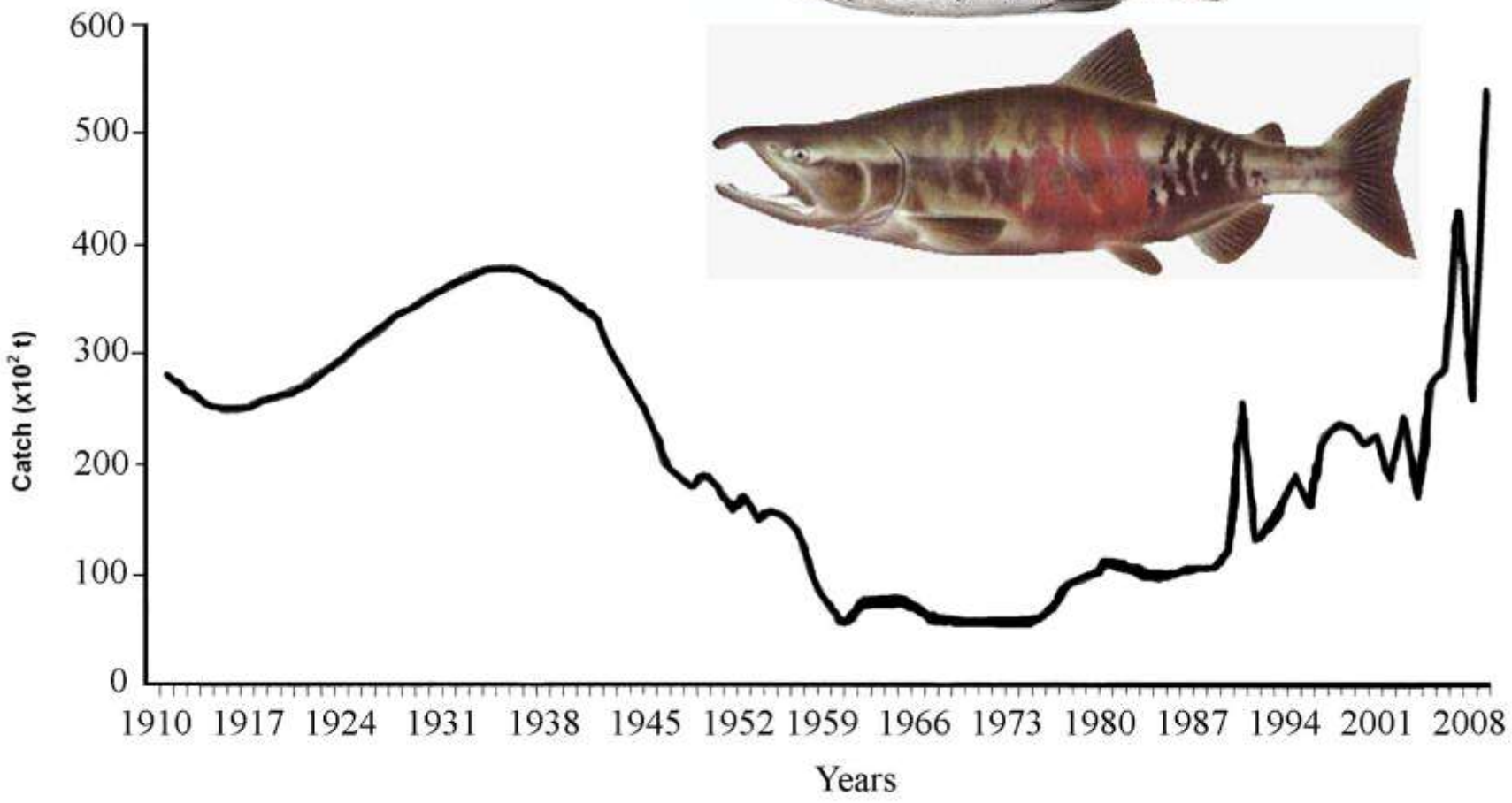
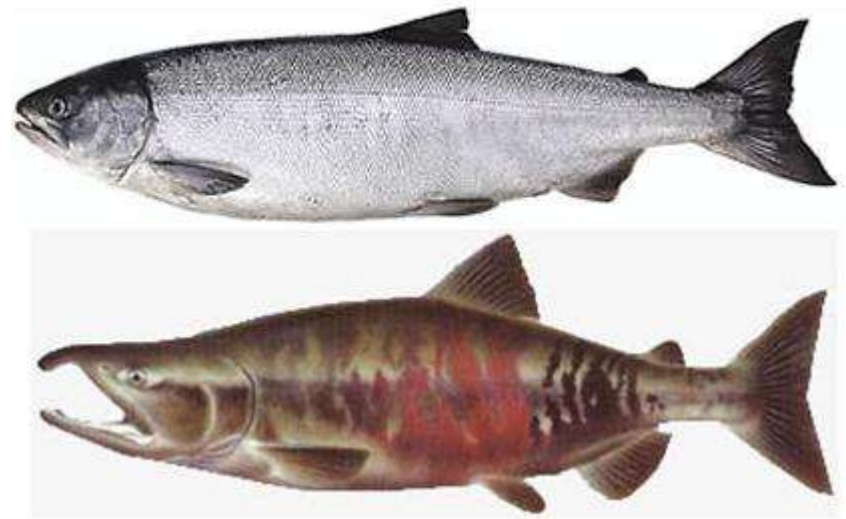
# Районы распространения прибрежного апвеллинга

(NOAA- [http://oceanservice.noaa.gov/education/kits/currents/media/upwelling\\_image1](http://oceanservice.noaa.gov/education/kits/currents/media/upwelling_image1).)



**Перенос вещества из моря в реки**

# Динамика промысловых уловов дальневосточных лососей в РФ в 1911-2009 гг., тыс. т (Гриценко, Кловач. 2010)



## Гипотеза Джадэя (Juday, 1932)

Трупы погибшей после нереста нерки *Oncorhynchus nerka* являются своеобразным удобрением для нерестовых озер, повышающим в них продуктивность планктона

# Проверка гипотезы Джадэя Е.М. Крохиным (1954)

- Исходя из знаний примерного прихода нерки на нерест в оз. Дальнее (Камчатка) подсчитал, что количество фосфора ежегодно вносимое в озеро рыбами может составлять 5% от общего его запаса.
- Но его прямые количественные данные показали, что отмирание значительного количества отнерестившейся рыбы мало сказывается на общей численности сапрофитных бактерий

# Данные с использованием стабильных изотопов

- В североамериканском оз. Илиамна до **90% азота** в донных водорослях и до **70% азота** в планктоне и молоди нерки происходило из трупов производителей лососей (по Kline, 1993)



# Перенос вещества из моря в реки и наземные экосистемы (по Levy, 1997)

- Уровни тяжелого азота ( $^{15}\text{N}$ ) в органической пленке на камнях из русла, прибрежных растений, водных беспозвоночных и рыб были в нерестовых реках значительно выше, чем в реках, где кижуч не нерестился.

В одной такой реке, количества азота морского происхождения колебалось от **10,9%** в хищных беспозвоночных до **30,6%** в молоди кижуча.

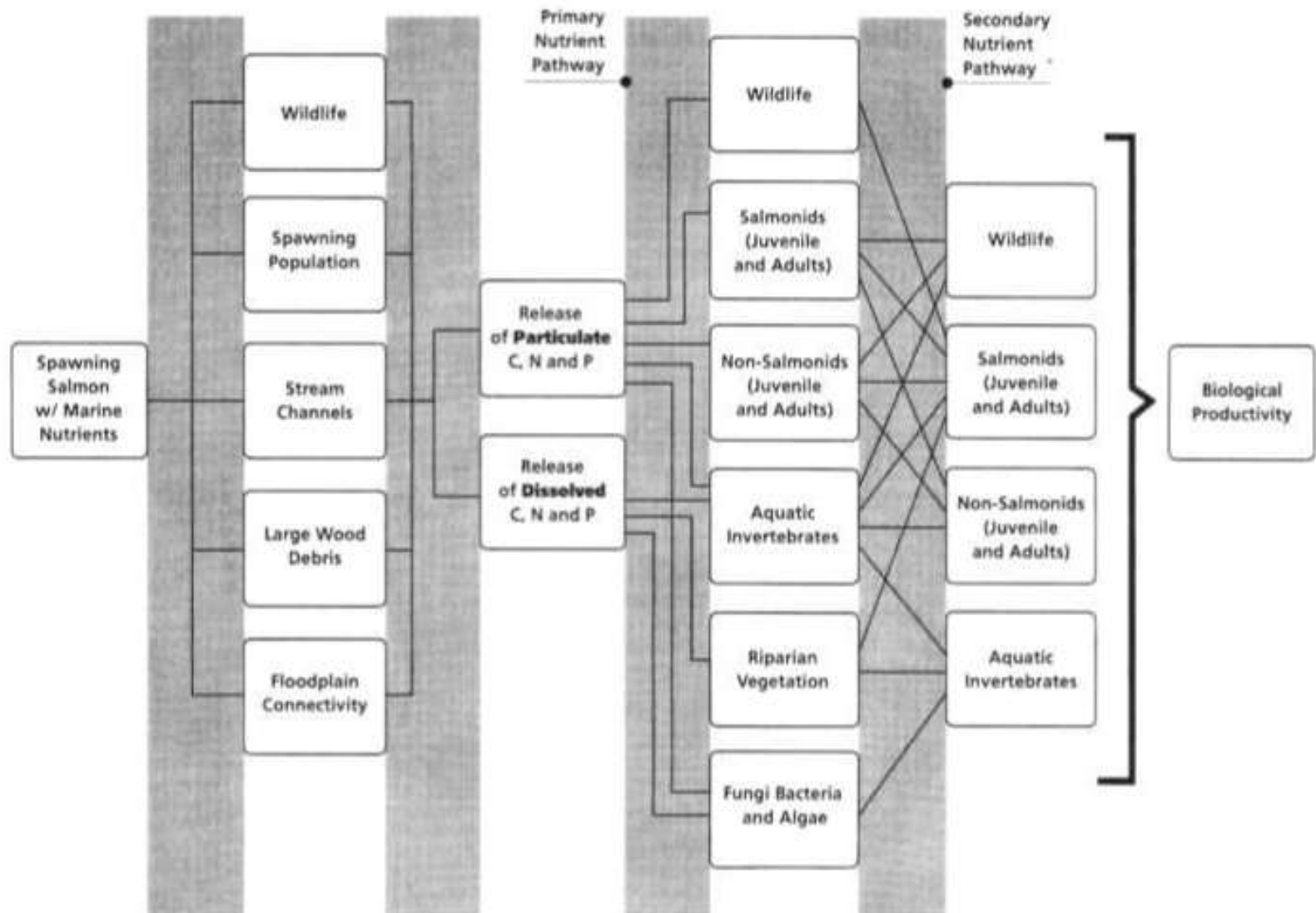
Уровни тяжелого углерода ( $^{13}\text{C}$ ) также были выше в биоте нерестовых рек.

**СРЕДНЯЯ МАССА (Г) И ЛИПИДНЫЙ СОСТАВ КИЖУЧА ПОСЛЕ ЕГО  
 ВЫРАЩИВАНИЯ В ИСКУССТВЕННЫХ РУЧЬЯХ С РАЗНОЙ  
 ПЛОТНОСТЬЮ ОСТАНКОВ (ТРУПОВ) ГОРБУШИ (WE –  
 ХОЛЕСТЕРИНОВЫЕ ЭФИРЫ, TAG - ТРИГЛИЦЕРИДЫ , ST - СТЕРОЛЫ,  
 FFA – ЖИРНЫЕ КИСЛОТЫ, SPL – СУММАРНО ВСЕ ОБНАРУЖЕННЫЕ  
 ФОСФОЛИПИДЫ) (по Heintz et al., 2004)**

| Остан-<br>ки<br>рыб/<br>кв. м | Жировой состав % |                   |      |      |      |      |      |
|-------------------------------|------------------|-------------------|------|------|------|------|------|
|                               | масса            | %<br>липи-<br>дов | WE   | TAG  | ST   | FFA  | ΣPL  |
| 0                             | 1.45             | 1.5               | 3.7  | 5.3  | 15.0 | 35.1 | 40.0 |
| 1                             | 2.56             | 4.8               | 11.1 | 42.2 | 13.9 | 21.8 | 1.9  |
| 4                             | <b>3.21</b>      | <b>5.7</b>        | 12.2 | 52.9 | 12.3 | 15.7 | 7.0  |

# ВЛИЯНИЕ НЕРЕСТЯЩИХСЯ ЛОСОСЕЙ И ПОЛУЧЕННЫХ ИЗ МОРЯ ПИТАТЕЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ НА БИОЛОГИЧЕСКУЮ ПРОДУКТИВНОСТЬ

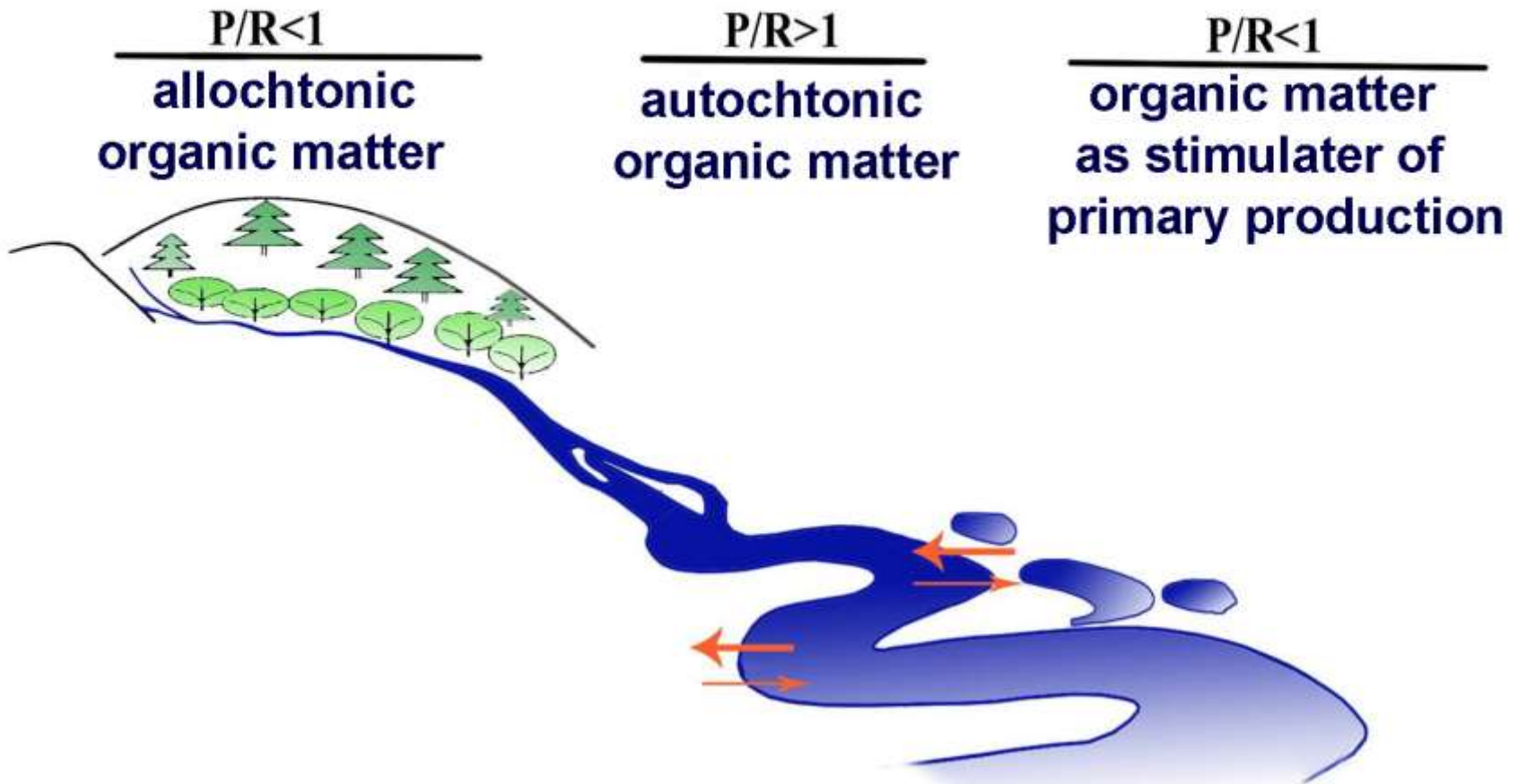
(по Cederholm et al., 1999)



# **Перенос вещества между водными и наземными экосистемами**

# ФОРМИРОВАНИЕ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ПРОДУКЦИИ В РЕКАХ

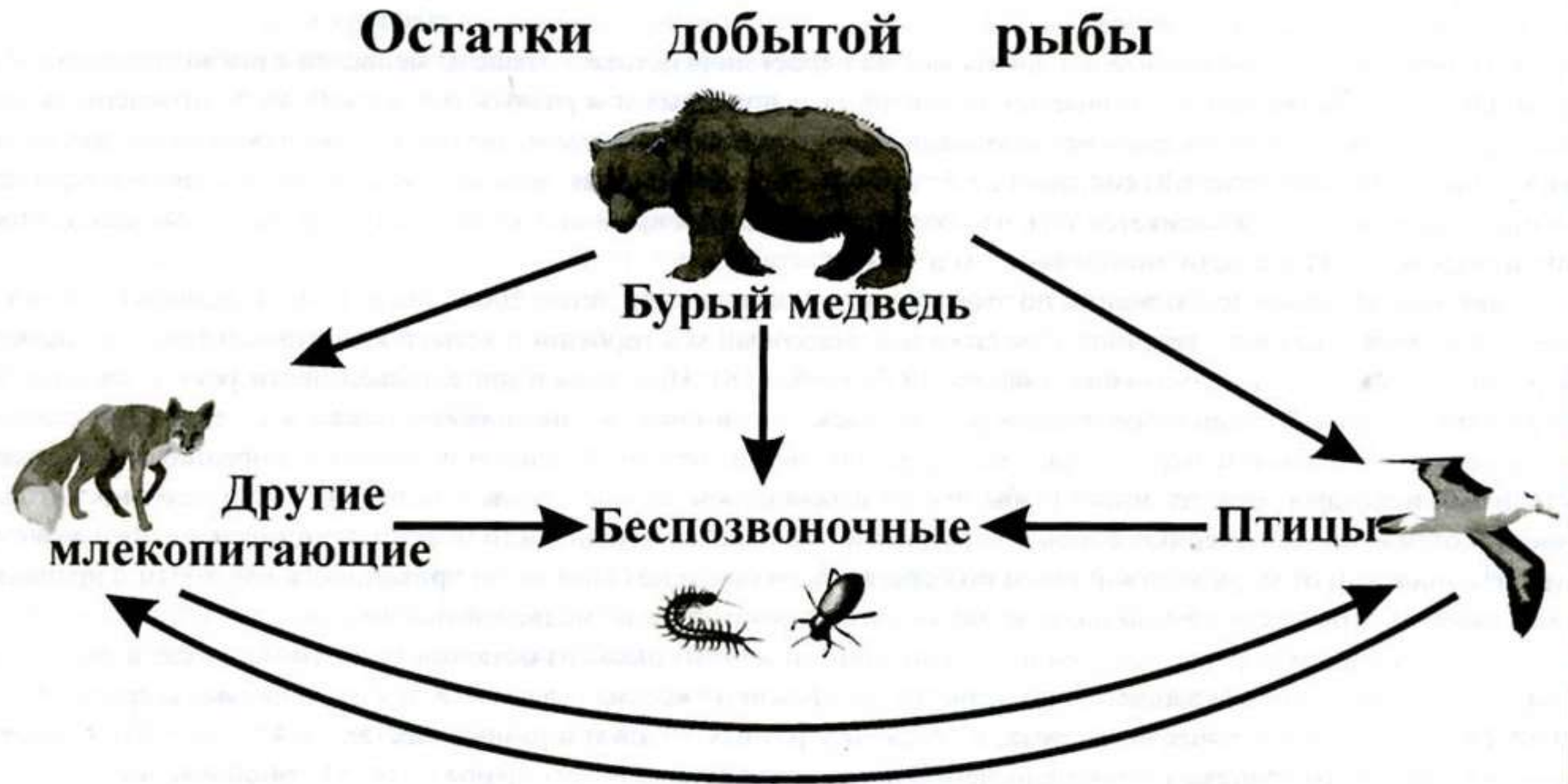
## ECOTONES



# СХЕМА ПЕРЕНОСА БИОГЕНОВ РЕКА-СУША (по Лобкову, 2008)



# Трофическая сеть в районе лососевых рек Камчатки (по Лобкову, 2008)



**Белоплечий орлан, орлан-белохвост, скопа**

*Краснозобая гагара, чернозобая гагара,  
длинноносый крохаль, большой крохаль*

Тихоокеанская чайка, серокрылая чайка,  
ворон, восточная клуша

**Лебедь-кликун, кряква,  
большой крохаль**

*Краснозобая гагара,  
гоголь, длинноносый  
крохаль, озерная чайка,  
тихоокеанская чайка,  
сизая чайка,  
черная ворона*

Чирок-свиистунок, морская  
чернеть, каменушка,  
большой улит, серокрылая  
чайка, речная крачка

**ПРОИЗВОДИТЕЛИ**

**И  
К  
Р  
А**

**ЛОСОСЕВЫЕ**

**М  
О  
Л  
О  
Д  
Ь**

**СНЕНКА**

**Краснозобая гагара,  
длинноносый крохаль,  
большой крохаль,  
речная крачка,  
полярная крачка,  
камчатская крачка**

*Чернозобая гагара,  
озерная чайка*

Серошекая поганка,  
каменушка, гоголь

**Орлан-белохвост, белоплечий орлан,  
озерная чайка, сизая чайка,  
тихоокеанская чайка, серокрылая чайка,  
черная ворона, ворон**

*Беркут, восточная клуша, бургомистр, сорока*

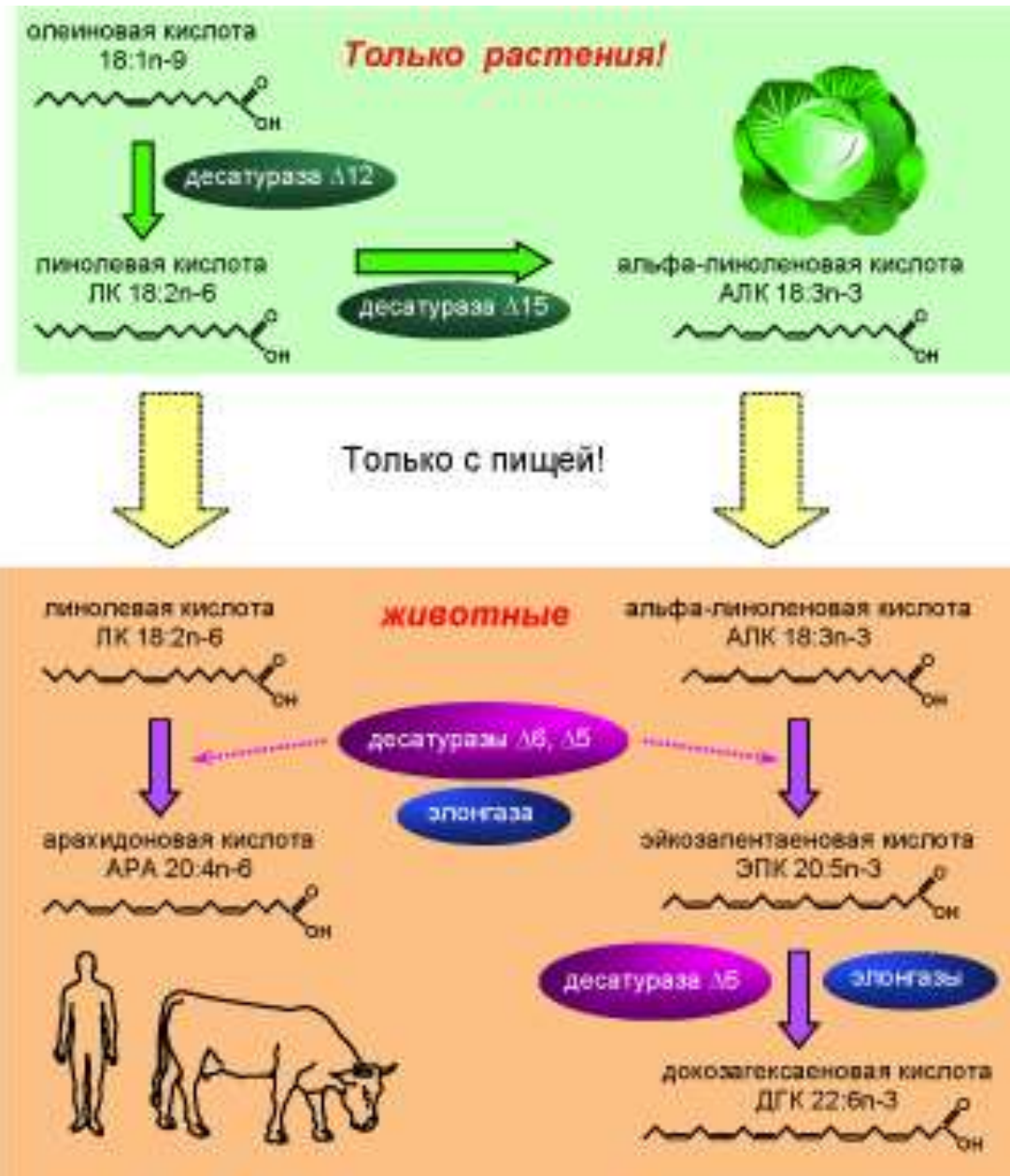
Лебедь-кликун, длинноносый крохаль,  
большой крохаль, большой пестрый дятел,  
малый пестрый дятел, пухляк, поползень



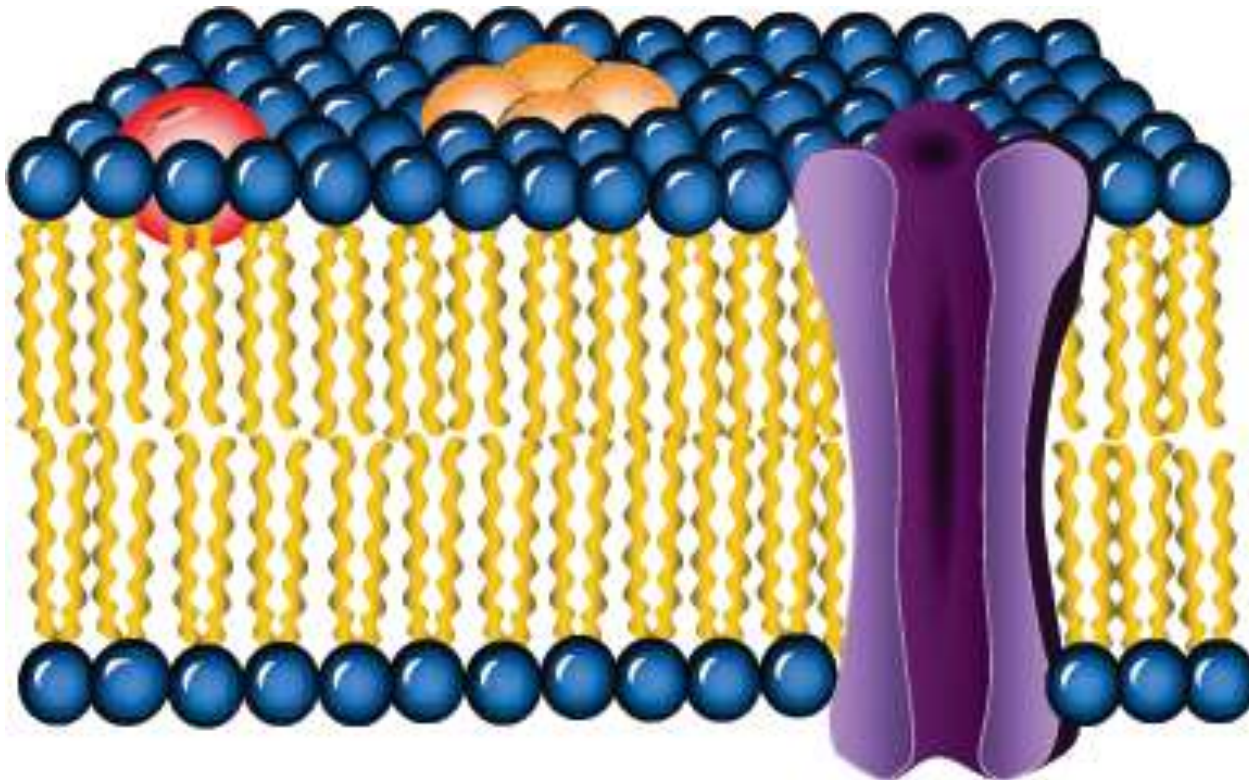
**Перенос веществ, которые  
производятся в основном в водных  
экосистемах и являются  
незаменимыми для организмов  
наземных экосистем**

**ЛИПИДЫ  
ПРЕЖДЕ ВСЕГО  
ПОЛИНЕНАСЫЩЕННЫЕ ЖИРНЫЕ  
КИСЛОТЫ (ПНЖК)**

# Схема синтеза полиненасыщенных жирных кислот у растений и животных (по Гладышев, 2012)



**Пространственная модель клеточной мембраны:  
фосфолипиды состоящие из гидрофильной «головки»  
фосфатидной кислоты (синяя) и двух  
жирнокислотных «хвоста» (желтые), белковые глобулы  
(в верхней части)  
(по Гладышев, 2012)**

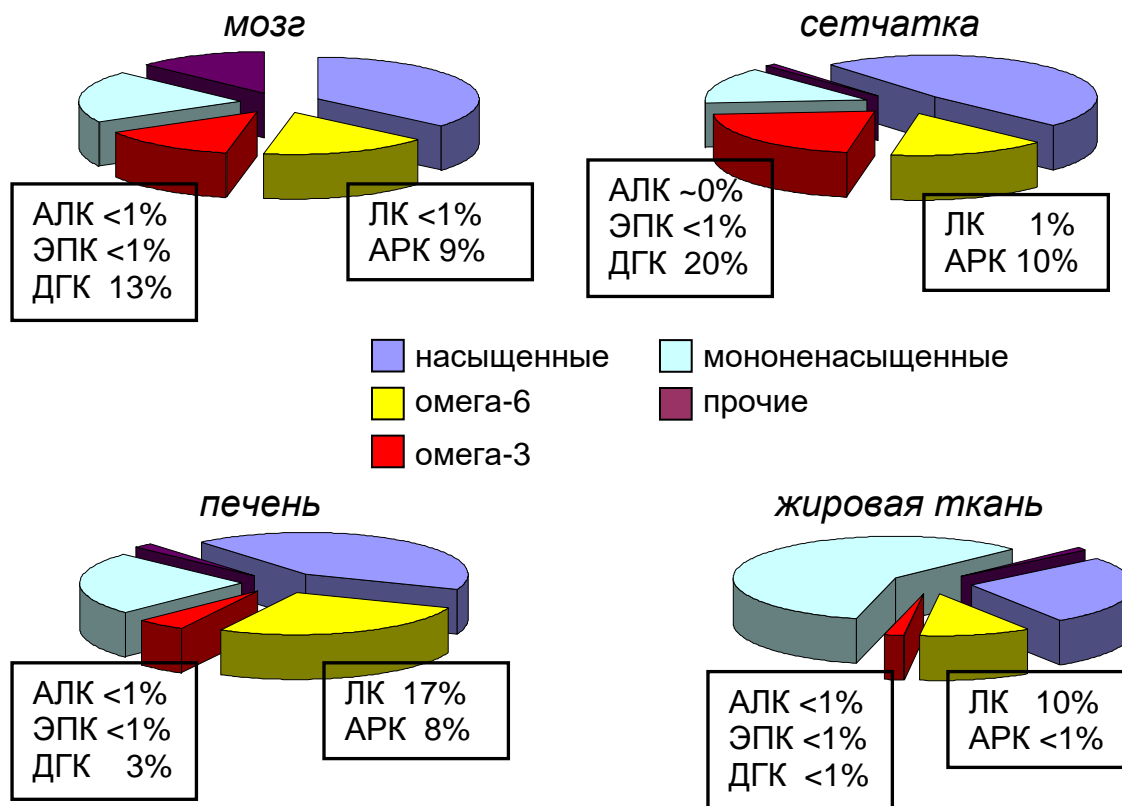


**Клеточная мембрана является основным структурно-функциональным компонентом живой клетки, и большинство процессов превращения вещества и энергии происходят именно на клеточных мембранах.**

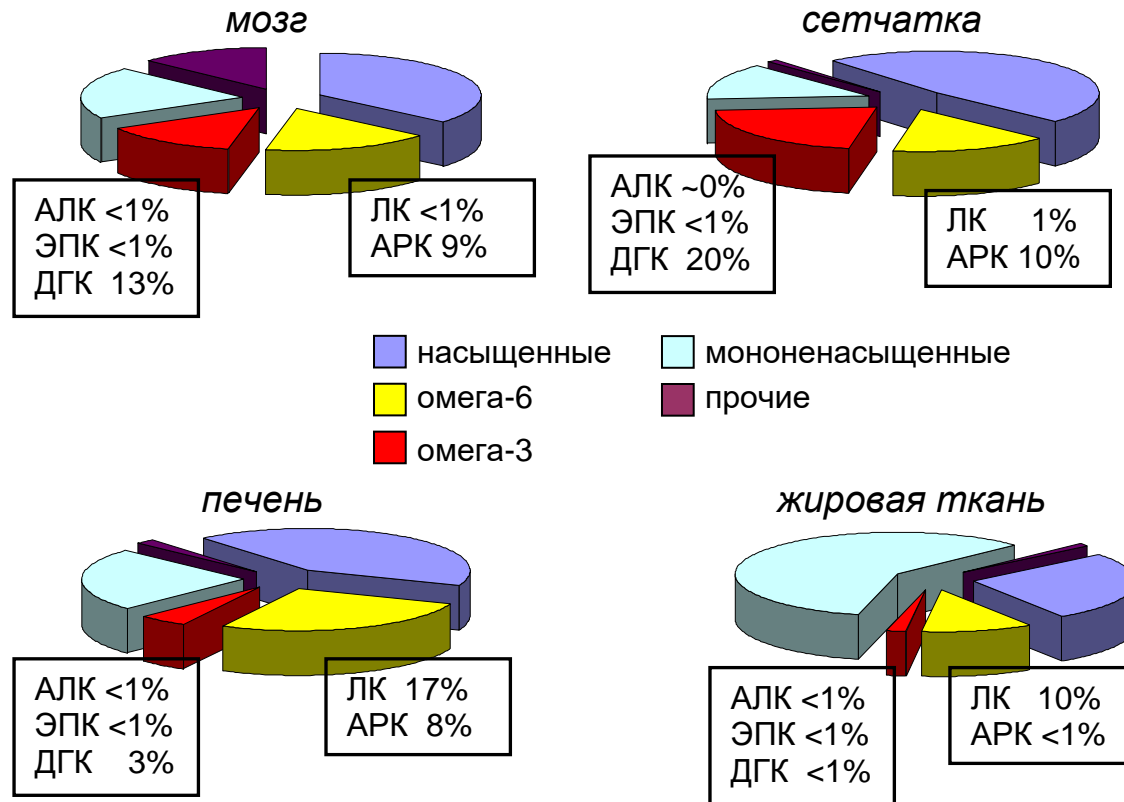
**Жирнокислотный состав фосфолипидов клеток разных органов и тканей существенно различается**

# Содержание (% от общей суммы ЖК) различных групп жирных кислот в клетках тканей человека

(Lauritzen et al., 2001; McNamara et al., 2006)



# Содержание (% от общей суммы ЖК) различных групп жирных кислот в клетках тканей человека (Lauritzen et al., 2001; McNamara et al., 2006)



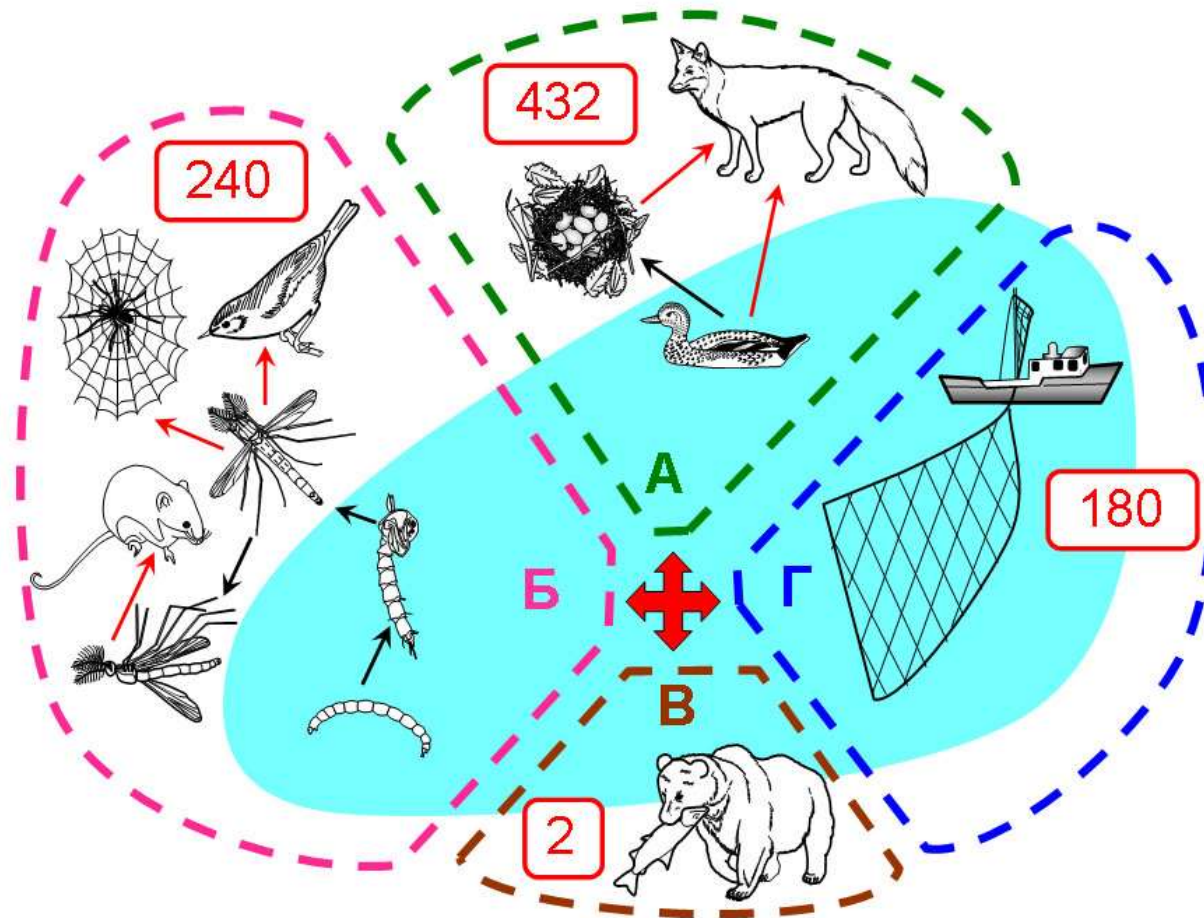
# ПРОЦЕССЫ ДЕМПФИРУЮЩИЕ КАСКАДНЫЙ ЭФФЕКТ



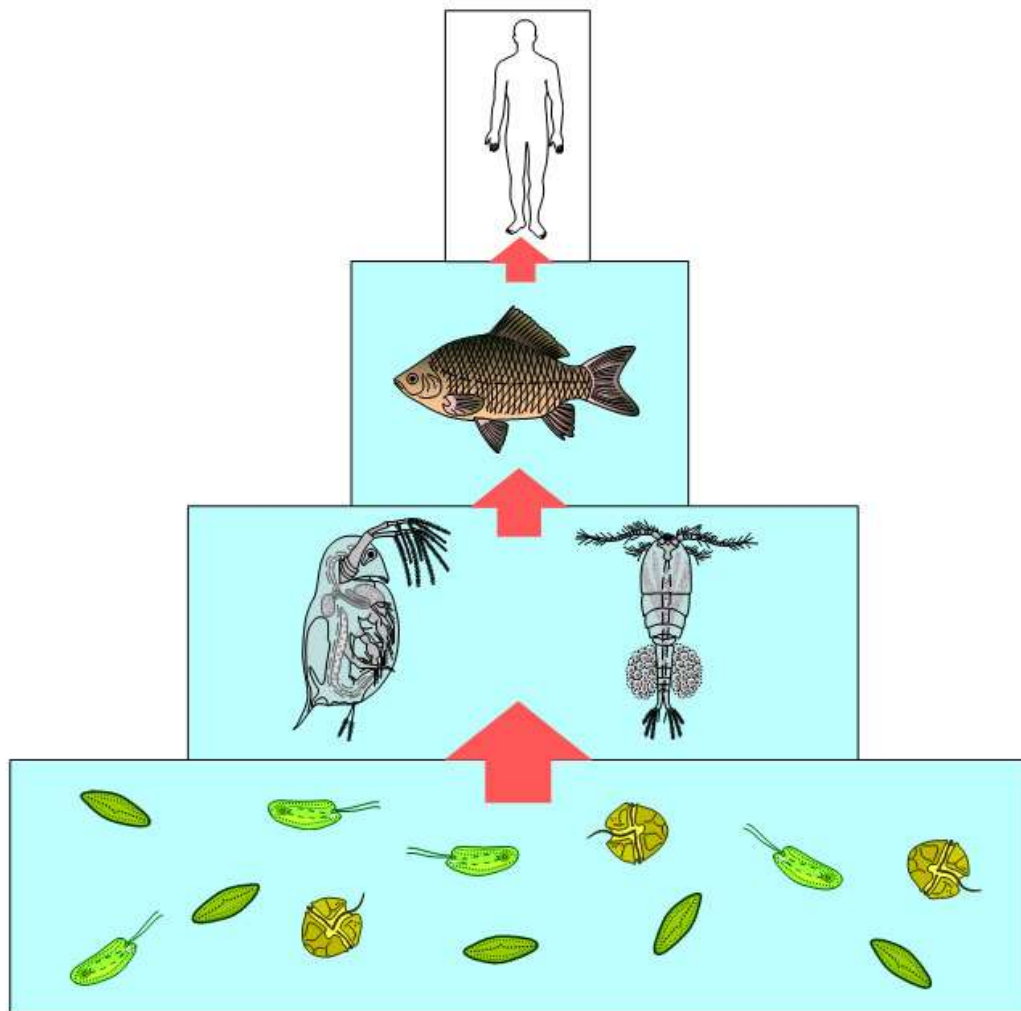


**Потоки ПНЖК из воды на сушу: А – за счёт водных птиц (432 тыс. т в год); Б – за счёт вылета амфибионтных насекомых (240 тыс. т в год); В – за счёт питания наземных хищников (2 тыс. т в год);**

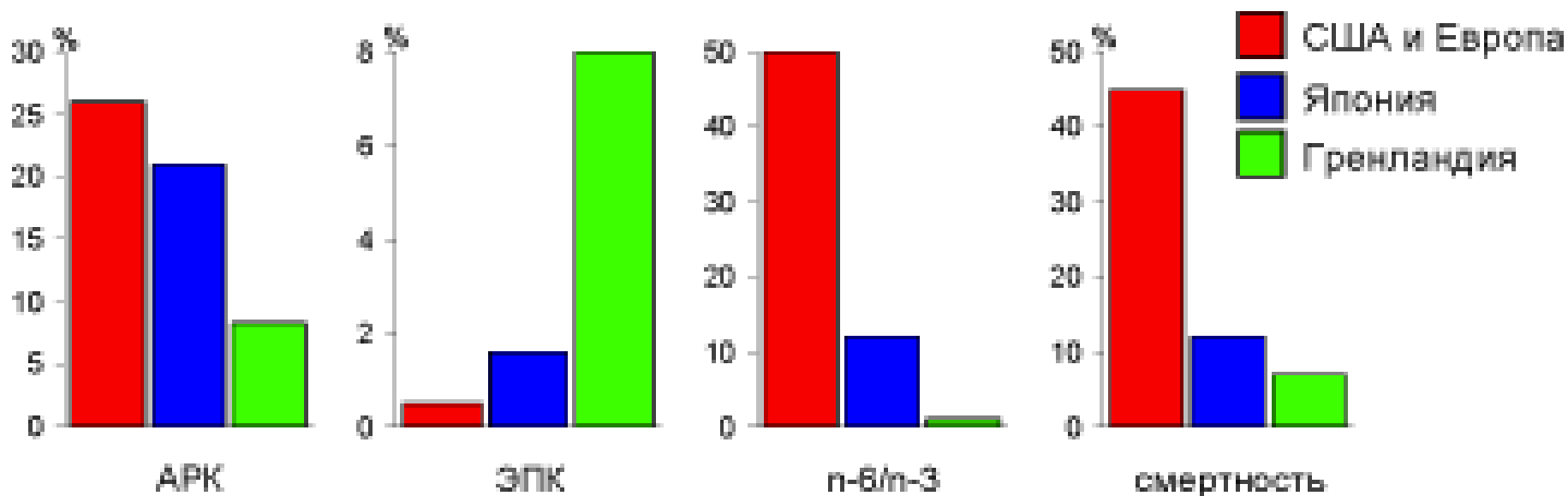
**Г – вылов человеком (180 тыс. т в год) (по Gladyshev MI, Sushchik NN, Makhutova ON (2013) Prostaglandins & Other Lipid Mediators 107:117–126)**



**Пищевая цепь, по которой человеку передаются длинноцепочечные омега-3 ПНЖК, синтезированные для человека диатомовыми, криптофитовыми и перидиниевыми микроводорослями.**  
**Рыба – основной источник длинноцепочечных ПНЖК**



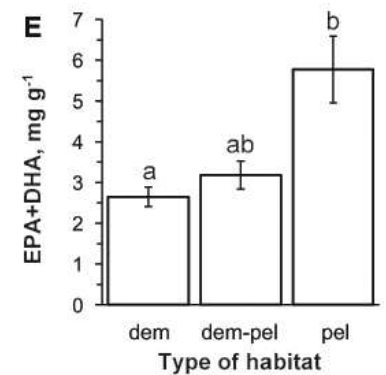
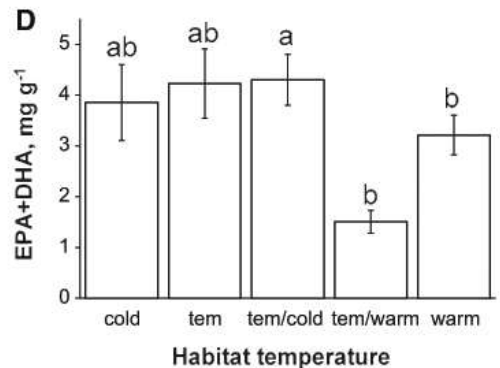
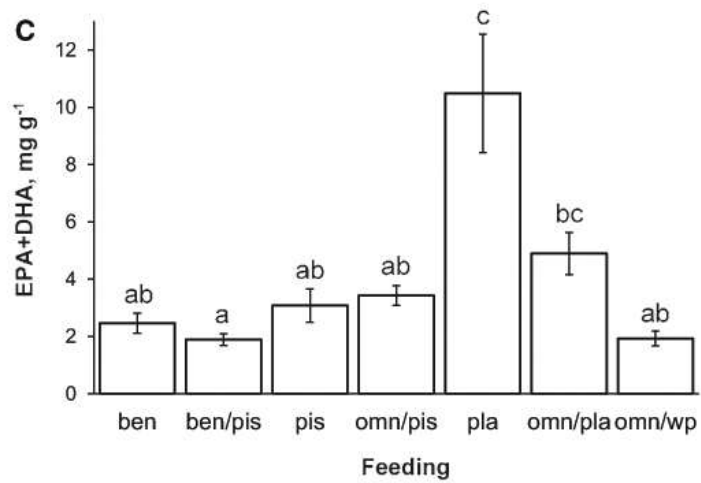
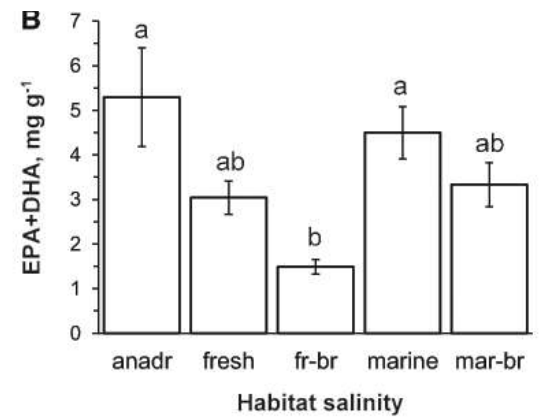
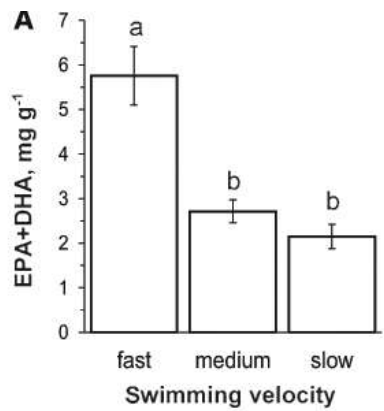
**Содержание ( % от суммы ЖК) арахидоновой и эйкозапентаеновой кислот в фосфолипидах тромбоцитов (клеток крови) населения разных стран, соотношение у них n-6 и n-3 ПНЖК, и доля ( %) смертности от сердечно-сосудистых заболеваний в общей смертности в этих странах (по Simoroulos, 2000)**



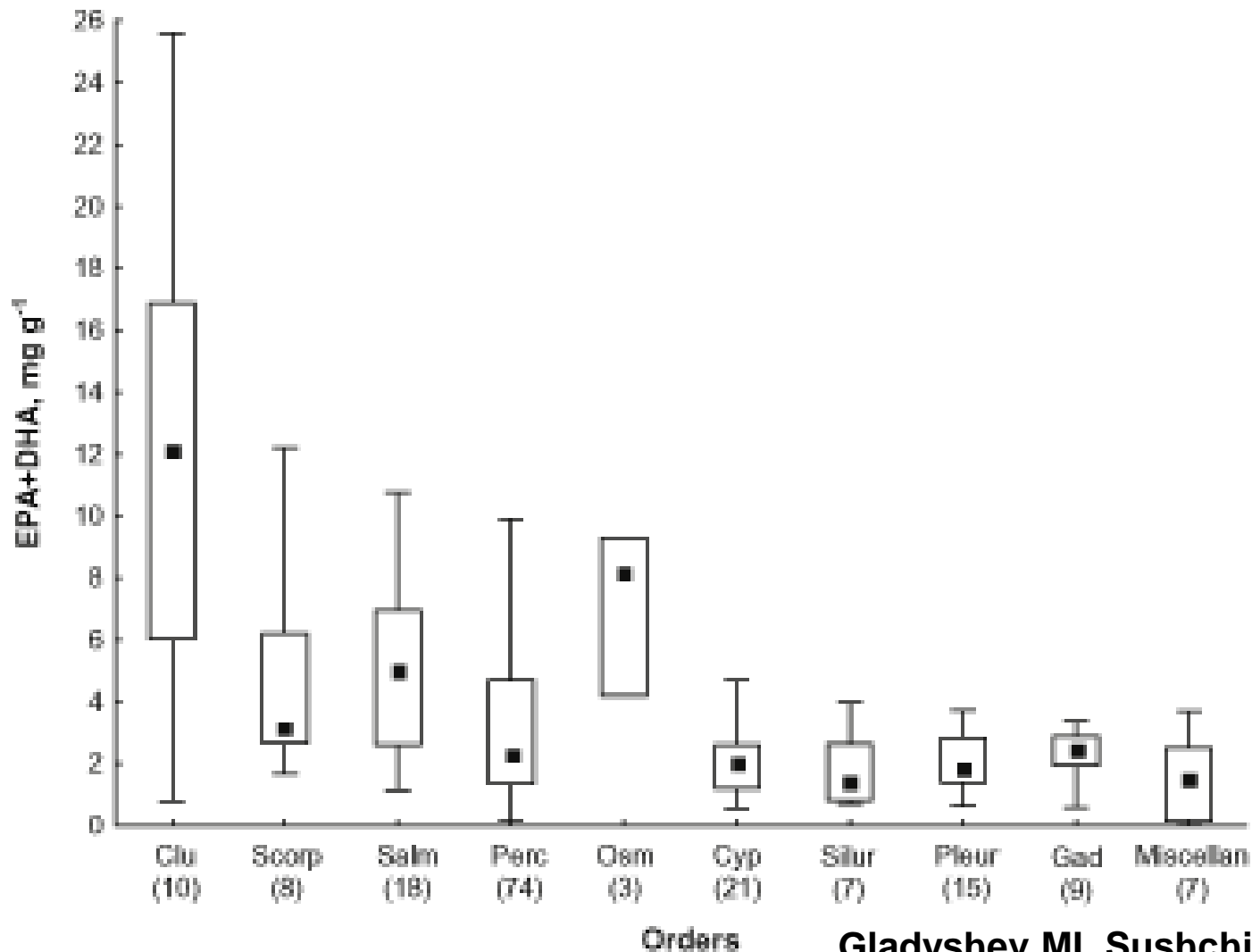
# **В каких рыбах больше всего ПНЖК?**

- **У принадлежащим к определенным систематическим группам (филогенетический фактор)?**
- **У обитающих в определенных условиях?**
- **У обладающих определенными экоморфологическими особенностями?**

**Средние значения суммы  
эйкозапентаеновой и  
докозагексаеновой кислот  
(EPA-DHA, мг г<sup>-1</sup> сырой  
массы) в мышечной ткани  
рыб в зависимости от их  
скорости плавания,  
солености, характера  
питания, температуры и  
типа местообитаний**

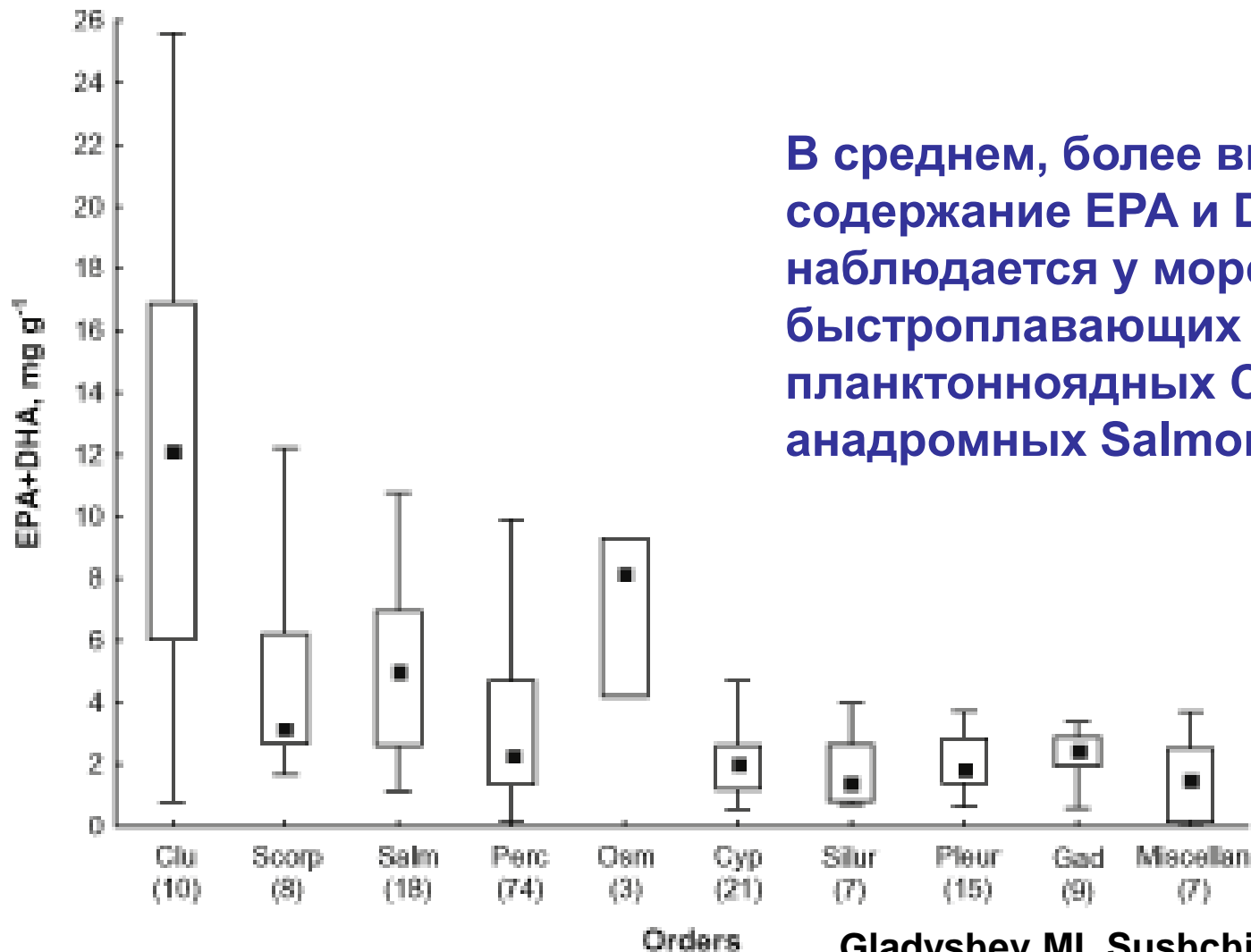


# Содержание эйкозапентаеновой и докозагексаеновой кислот (EPA+DHA, мг г<sup>-1</sup> сырой массы) в мышечной ткани рыб разных систематических групп (172 вида 16-ти родов)



Gladyshev MI, Sushchik NN, Tolomeev AP, Dgebuadze YuYu. (2017). Rev Fish Biol Fisheries. doi.org/10.1007/s11160-017-9511-0

# Содержание эйкозапентаеновой и докозагексаеновой кислот (EPA+DHA, мг г<sup>-1</sup> сырой массы) в мышечной ткани рыб разных систематических групп



В среднем, более высокое содержание EPA и DHA наблюдается у морских быстроплавающих планктоноядных Clupeiformes и анадромных Salmoniformes

# ЗАКЛЮЧЕНИЕ

- **Функционирование экосистем связано с сетевыми трофо-метаболическими взаимодействиями входящих в него компонентов прежде всего через потоки вещества и энергии**
- **Многие процессы, свойственные устойчивым экосистемам часто демпфируются не только особенностями их структуры и функций и объемами потоков веществ, но и их качественным составом**
- **В частности, рост зоопланктона может быть ограничен качеством пищи ( $C:P > 200:1$  в кормовом фитопланктоне и дефицитом полиненасыщенных жирные кислоты); изменение соотношения азота и фосфора стимулирует**



# ЗАКЛЮЧЕНИЕ

- Важную роль в потоках веществ (включая их качественный состав) играет их перенос из одних водных экосистем в другие
- Особенное значение для наземных животных, и человека имеет перенос ряда незаменимых для живых организмов веществ в наземные экосистемы
- Так, содержание незаменимых для человека ПНЖК, являющихся протекторами сердечнососудистых заболеваний в рыбе наблюдается у морских быстроплавающих планктоноядных Clupeiformes и анадромных Salmoniformes

# **ЗАКЛЮЧЕНИЕ**

- **Исследования качественных характеристики потоков веществ в пищевых сетях водных и околоводных экосистем безусловно требуют самого пристального внимания, т.к. с ними связаны не только вопросы биопродуктивности, но и сохранения здоровья населения**