

ЭЛЕМЕНТЫ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ ГИДРОБИОЛОГИИ

I

Прогресс современной науки в значительной степени обязан широкому развитию проблем, находящихся в местах соприкосновения различных, иногда на первый взгляд далеких друг от друга, дисциплин. Призыв Ломоносова — сближать «далековатые идеи» — впоследствии нашел осуществление в создании таких отраслей знания, как биохимия, биофизика, физическая химия и многие другие «гибридные» науки. Стремительный рост кибернетических представлений основан на том же принципе, ибо, как известно, кибернетика представляет собой теорию управления и связи в машинах и живых организмах (Wiener, 1948).

Настоящий очерк имеет целью проследить некоторые из наметившихся и более или менее успешно развиваемых вопросов в более узкой, но также пограничной области: гидробиологии и физиологии животных. Точнее, нашей задачей является попытка изложить состояние некоторых гидробиологических проблем, решаемых при использовании принципов и методов современной физиологии.

Очевидно, что, прежде чем наметить соответствующий круг проблем, надлежит по возможности точно сформулировать, какое содержание в настоящее время вкладывается в данные дисциплины, поскольку от этого в значительной мере зависит отбор рассматриваемых вопросов.

Нет необходимости характеризовать содержание физиологии животных. Следует только подчеркнуть, что общепризнанный тезис об изучении процессов, протекающих не только в клетках, отдельных тканях и органах, но и в организме как целостной биологической системе, в данном аспекте приобретает решающее значение.

Более неясной и дискуссионной остается оценка гидробиологической науки. В отличие от лимнологии, океанологии и других областей знания, изучающих с тех или иных позиций водоем, под гидробиологией, по-видимому, наиболее целесообразно разуметь экологию водных организмов, в частности водных животных (Зернов, 1934). Отсюда возникает вопрос, что же представляет собой современная экология животных? Нам кажется,

что удачная формулировка этой науки дана известным экологом Андресварта (Andrewartha, 1961). В его определении экология представляет собой науку, «изучающую распространение и численность (обилие) животных», причем, как подчеркивает автор, такое определение не сужает рамки этой науки, поскольку данные направления охватывают все многообразие частных вопросов, изучаемых современной экологией. Следовательно, гидробиология должна в основном изучать распространение и численность (обилие) водных организмов. При этом второе слабое звено данной формулы полностью соответствует более привычному для гидробиологов понятию биологической продуктивности, практически от него не отличаясь.

К этим двум генеральным направлениям, по-видимому, полезно добавить третье — изучение элементарных реакций животных на внешние воздействия. Эти реакции, как правило, имеют физиологическую основу. Если даже выделение данного раздела эколого-физиологических исследований не имеет принципиального значения, то оно целесообразно в аспекте организации последних.

Если принять такое содержание гидробиологии, архитектура дисциплины приобретает необходимую ей стройность и целенаправленность. Отсюда и вопросы, подлежащие разрешению с позиций физиологии, укладываются в логически связанную систему представлений, существенно отличную от содержания так называемой «гидрофизиологии» (Скадовский, 1955; Harnisch, 1951).

Очевидно, что в силу специфики материала многие факты, получаемые при изучении физиологических закономерностей у водных животных, стали достоянием сравнительной физиологии или обобщений типа физиологии или биологии водных животных (Nicol, 1960, и др.). Однако наш подход к отбору и классификации накопленных материалов принципиально иной, поскольку в основе нашего анализа лежит принцип экологической значимости тех или иных изучаемых закономерностей.

Как известно, современная экология оперирует биологическими системами, находящимися на трех уровнях организации: организм, популяция и биоценоз. Первый и последний уровни не вызывают сомнений, но популяция как естественная совокупность однородных особей данного вида представляет несколько искусственное образование. Если в генетическом аспекте события, развертывающиеся в популяции, являются законным материалом для научного анализа, то в экологическом отношении закономерности, присущие популяциям, как правило, оказываются результатом специфических условий специально организованного эксперимента. В природе есть биоценозы, но нет популяций в экологическом смысле. В виде аналогии популяции можно сравнить с культурами тканей, изучение которых может по-

мочь понять некоторые важные биологические явления, но не дает оснований выделять их в равноценный, по сравнению с клеткой или организмом, уровень организации живой материи.

II

Каждое экологическое исследование начинается с определения систематического положения изучаемых животных. Следовательно, первым вопросом, подлежащим рассмотрению в рамках настоящего очерка, является оценка физиологических критериев как таксономических признаков. Эти критерии приобретают все большее значение, и не случайно один из крупнейших современных систематиков — Майр (Myer, Linsley and Usinger, 1953) пишет, что физиологические признаки по своему постоянству, разнообразию и значению, вероятно, превосходят морфологические. С другой стороны, они имеют и существенный практический недостаток, поскольку могут быть изучены только на живых организмах.

В качестве крайнего случая использования физиологических критериев в таксономических целях следует назвать многие группы микробов, систематика которых основана исключительно на особенностях их метаболизма. Для животных физиологические показатели имеют в основном, во всяком случае в настоящее время, подсобное значение, дополняя или уточняя морфологическую природу данного объекта.

Физиологические признаки в систематическом отношении в настоящее время довольно отчетливо разделяются на две группы: к первой принадлежат специфические особенности различных функций, характерных для крупных таксономических подразделений, ко второй — признаки, позволяющие оценить степень сходства и различия у родственных видов или внутривидовых таксонов.

Важным принципом физиологических особенностей животных является общий план функциональной организации, охватывающий все без исключения формы животного царства. Например, обычные неорганические молекулы у всех животных находятся в определенной пропорции; пищеварительный гидролиз белков, также у всех животных, осуществляется последовательно рядом ферментов, каждый из которых специфичен для соответствующей связи в белковой молекуле; анаэробное расщепление мышечного гликогена во всех случаях происходит одним и тем же путем и т. д. Напомним также, что витамин В₁ найден у всех исследованных организмов, являясь составной частью ферментативной системы, регулирующей превращения универсального метаболита — пировиноградной кислоты. Флавопротеины, переносящие водород от дегидраз к некоторым его акцепторам, практически вездесущи и, возможно, являются са-

мым древним типом ферментов (Giese, 1957). Флоркен (Florkin, 1944) пишет, что функциональный план жизни представляет канву, на которой эволюция создает сложный узор многообразия форм.

Могут быть указаны многочисленные физиологические особенности, специфичные для более или менее широких систематических групп животных. В качестве иллюстраций таких особенностей можно назвать преимущественное накопление отдельных элементов (кальция — моллюсками и кораллами, кремния — некоторыми губками, ванадия — асцидиями, стронция — радиоляриями и т. д.), чрезвычайно высокое содержание мочевины в крови акулорых рыб, где она выполняет важную осморегуляторную функцию, наличие у оболочников целлюлозного покрова, подстилающего эпидермис (что свойственно в основном растительному миру), наличие в эритроцитах целомической жидкости сипункулид специального переносчика кислорода — гемэретрина, найденного у всех исследованных видов этой группы и только у них. Вообще дыхательные пигменты представляют хороший пример физиологической систематики. Так, истинные гемоглобины имеются у позвоночных, красные эритрохроурины, содержащие железо, — у многочисленных беспозвоночных, зеленые хлорохроурины — у некоторых аннелид, синие гемоцианины, содержащие медь, у многих ракообразных и моллюсков, красно-фиолетовые гемэретрины, содержащие железо, — только у сипункулид (Florkin, 1944).

В некоторых случаях природа переносчика кислорода отчетливо свидетельствует об особом положении некоторой группы животных в общей системе. Например, гемоглобин круглоротых по одним показателям (содержанию в нем гистидина и цистина) приближается к эритрохроурину беспозвоночных, по другим (содержанию аргинина и лизина) он близок к гемоглобину позвоночных.

Характерным различием биохимических особенностей позвоночных и беспозвоночных является также отношение щелочных и щелочно-земельных эквивалентов: у первых это отношение всегда больше 10, у вторых, тоже без всяких исключений, меньше 10.

В отличие от морфологических признаков и в силу недостаточно накопленных знаний физиологические признаки трудно поддаются оценке в смысле их систематического ранга. В некоторых не частых случаях наблюдается достаточно четкая картина. Например, хитин свойствен всему типу членистоногих, но у класса ракообразных в его состав входят неорганические соли, а у класса насекомых хитин этих солей не содержит. Несомненно, что дальнейшее накопление и анализ фактических данных упорядочит таксономическую ранжировку физиологических критериев.

Иной характер имеет комплекс признаков, используемых для систематики родственных видов и внутривидовых категорий. Здесь прежде всего следует остановиться на показателях серологической природы.

Впервые, еще в 1901 г., таксономическая серодиагностика была применена Нэттелем (Nuttal, 1901). Затем это направление стало активно развиваться, и в настоящее время здесь накоплен обширный материал.

Обстоятельные исследования Бойдена (Boyden, 1942, 1943, 1951) привели к характеристике серологических особенностей сыворотки ряда видов ракообразных, на основании которых построена количественная схема родственной близости исследованных форм (рис. 1). Бойден следующим образом формулирует основные принципы таксономической серологии:

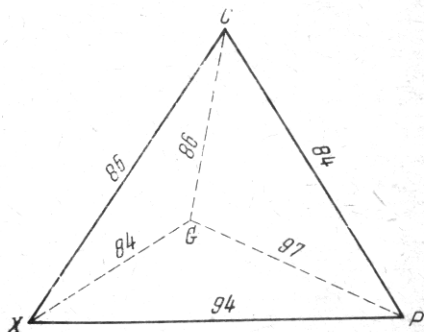


Рис. 1. Проекция пирамиды Бойдена (1951). Цифры показывают относительную близость четырех семейств ракообразных: C — Cancridae, G — Goneplacidae, P — Portunidae, X — Xantidae. Чем меньше число, тем ближе предполагаемое родство, установленное на основании серологической диагностики

1) антигенный состав животных представляет важный элемент их биологической природы, и его следует учитывать во всякой серьезной системе классификации;

2) белковые антигены представляют собой консервативные наследственные особенности организма;

3) реакция преципитации очень удобна для выявления относительного сходства белковых антигенов.

Многочисленные исследования проведены на рыбах, где серодиагностическими признаками пользовались Талиев (1935, 1940, 1941, 1946), Нересхеймер (Nerescheimer, 1908), О'Рурк (O'Rourke, 1959), Риджвей с соавторами (Ridgway and oth., 1959), Алтухов (1961, 1962) и другие. Выяснилась, в частности, пригодность этого метода для оценки внутривидовых различий и даже локальных стад рыб, не имеющих систематического ранга (Закс, Соколова, 1961).

Близким методом является использование для таксономических целей реакций гемоагглютинации. Наряду с истинно серодиагностическими критериями эти реакции также нашли применение для уточнения низших, главным образом, внутривидовых подразделений рыб (Талиев 1935; Sindermann, 1959).

В последнее время все более широкое применение в систематических целях находят отношения животных к важнейшему

фактору внешней среды — температуре. Эти отношения могут характеризоваться тремя уровнями реакций:

- 1) наиболее лабильный организменный уровень;
- 2) более устойчивый клеточный уровень;
- 3) самый консервативный и, по-видимому, древний — белково-молекулярный уровень.

В первом случае критерием служат два типа реакций. Во-первых, температурная резистентность животных данной группы, точнее верхний температурный порог, который может служить видовой характеристикой (Fry, 1957a); во-вторых, избираемая животным температура при градиентном распределении последней. Многими авторами замечено, что предварительная адаптация (акклиматизация) животных к той или иной температуре сдвигает в том же направлении избираемую зону. Естественно, что при этом можно найти точку, где избираемая температура совпадает с адаптационной. Эту точку Фрай (Fry, 1947) называет «окончательной избираемостью» (*final preferendum*) и считает ее важным физиолого-систематическим показателем.

Обширный материал накоплен по определению величин термоустойчивости тканей, клеток и белков. Эти работы, выполненные главным образом Ушаковым (1959a, 1959b, 1961, и др.) и его сотрудниками на многих видах водных и наземных животных, свидетельствуют о том, что получаемые показатели действительно во многих случаях могут иметь систематическое значение (рис. 2). Зарегистрированы примеры, когда длительная адаптация к иным климатическим условиям в продолжение ряда поколений не изменяет исходные показатели термоустойчивости.

В других случаях тканевая термоустойчивость, по-видимому, может в некоторых пределах изменяться под действием новой экологической обстановки (Ивлева и Попенкина, 1966a, 1966b; Ушаков, 1961). Это направление представляется весьма перспективным, главным образом при таксономическом анализе внутривидовых категорий.

При оценке физиологических признаков с таксономических или иных любых позиций прежде всего возникает вопрос о степени устойчивости этого признака. Здесь мы вступаем в область важнейших общебиологических представлений, ибо устойчивость биологических систем является одной из фундаментальных особенностей организации живой материи (Schrödinger, 1945).

Устойчивость или организованность живой системы может иметь или структурный, или функциональный характер. Лабильность физиологических признаков является свойством, обеспечивающим устойчивость системы в целом. Если приспособитель-

ные реакции морфологических структур приводят к видимым и необратимым изменениям, то функциональная приспособляемость, в силу лабильности физиологических процессов, может иметь временный характер, не приводя к перестройке всей системы. «Можно сказать, что обратимая лабильность функций эквивалентна необратимой изменчивости структур» (Ивлев, 1959).

Вместе с тем, степень вариабильности физиологических реакций, как правило, не адекватна возмущающим воздействиям внешней среды. Гомеостатические механизмы живых систем представляют своеобразный буфер, удерживая амплитуду функциональных изменений в определенных, более или менее узких пределах.

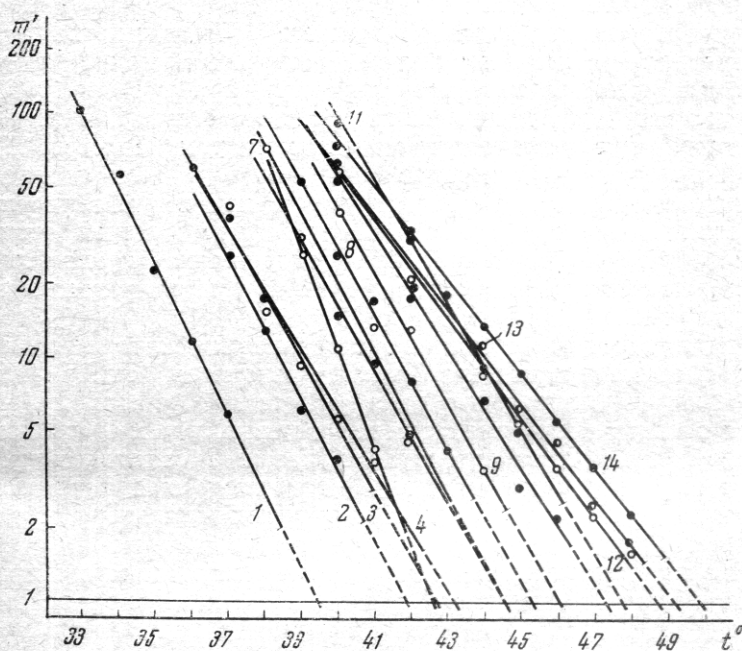


Рис. 2. Термоустойчивость мышечной ткани средиземноморских полихет
 1 — *Scolecipis fuliginosa*; 2 — *Hyalinoecia tubicula*; 3 — *Protula intestinum*; 4 — *Spirographis spallanzanii*; 5 — *Nephtys incissa*; 6 — *Nephtys hombergii*; 7 — *Eunice harassii*; 8 — *Eunice rousseaui*; 9 — *Glycera gigantea*; 10 — *Sigalion mathildae*; 11 — *Nereis diversicolor*; 12 — *Halla aparthenopeia*; 13 — *Nereis falsa*; 14 — *Diopatra neapolitana*. Абсцисса — температура, ордината (логарифмическая шкала) — длительность воздействия до момента потери возбудимости. Каждая линия характеризуется параметрами: температурой при $m = 1$ и угловым коэффициентом. Часть точек зачерчена для того, чтобы легче определить принадлежность точек к отдельным линиям (по Ивлевой, 1962)

В общей форме данная закономерность следует принципу Ле Шателье, гласящему, что при выведении системы из равновесия она перестраивается таким образом, чтобы уменьшить степень воздействия возмущающего фактора. Применительно к открытым термодинамическим системам, к которым относятся все живые организмы, Пригожин (Prigogine, 1955) формулирует их основной принцип следующим образом: скорость образования положительной энтропии в системе, находящейся в состоянии стационарного равновесия, стремится при данном уровне к минимально возможной величине.

Устойчивость физиологических реакций определяется ансамблем координирующих систем. Многие регулирующие механизмы в настоящее время изучены с большой полнотой и широко известны. Назовем регуляцию интенсивности дыхания, содержания в крови сахара (Лейбсон, 1962), терморегуляцию у гомойотермных животных (Precht und andere, 1955) и многие другие. Находясь под контролем интероцепторных систем (Черниговский, 1960), гомеостатические аппараты работают по принципу сервомеханизмов, использующих обратные связи. В обзоре, посвященном физиологическим приспособлениям, Проссер (Prosser, 1955) различает два основных пути данных адаптаций: физиологические приспособления, т. е. изменения внутреннего состояния организма адекватно воздействию внешней среды, и физиологическое регулирование — поддержание относительного постоянства внутреннего состояния в широких пределах изменяющейся обстановки (рис. 3, 4).

Ряд важных особенностей устойчивости биологических систем сформулированы известным физиологом Эшби (Ashby, 1960). Справедливо подчеркивается, что данное свойство относится обязательно ко всей системе в целом и не может быть отнесено к какой-либо отдельной ее части. Очевидно также, что принцип устойчивости присущ не организму как материальному телу, но только тому или иному функциональному проявлению, «свойству или аспекту», как пишет Эшби.

Возникает естественный вопрос: что важнее, постоянство или лабильность? По-видимому, оба аспекта хорошо совместимы, ибо «постоянство одних переменных может быть связано с высокой активностью других» (Ashby, 1960). Поскольку постоянство основных функциональных особенностей имеет кардинальное значение, то активность (лабильность) других переменных важна лишь постольку, поскольку она приводит к достижению этой цели (Ashby, 1960).

Эшби специально оговаривает, что если биологическая система после какого-то начального состояния приходит к равновесию, то это равновесие всегда имеет адаптивный характер. (Ashby, 1960).

Изучение гомеостатических реакций имеет многочисленные

аспекты. В программной статье Баллок (Bullock, 1960) намечает следующие четыре основных направления изучения гомеостаза у морских животных:

1) природа физиологических адаптаций — фенотипических или генотипических;

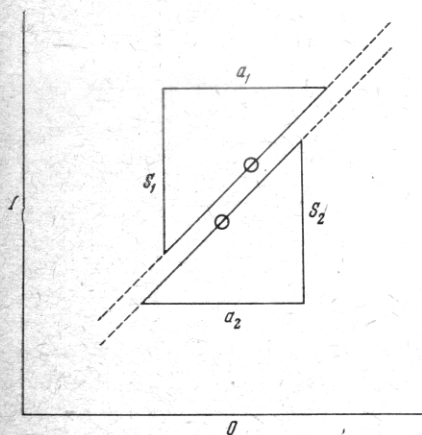


Рис. 3. Диаграмма, изображающая отношения между внутренним состоянием организма (I) и внешним воздействием среды (O) при физиологическом приспособлении на двух уровнях адаптации. a_1 и a_2 характеризуют пределы двух адаптационных уровней, соответствующих пределам выживаемости при состояниях S_1 и S_2 . Сплошные линии представляют выживаемость при неограниченно длительном воздействии, пунктирные — при коротком воздействии. Для большей ясности линии разделены вертикалями (Prosser, 1955)

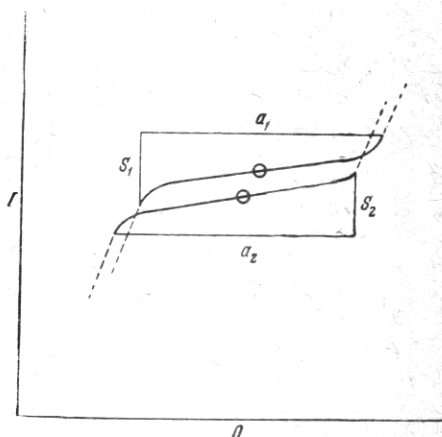


Рис. 4. Диаграмма, изображающая отношения между внутренним состоянием организма (I) и внешним воздействием среды (O) при физиологической регуляции на двух уровнях адаптации. S_1 и S_2 характеризуют пределы выживаемости по внутреннему состоянию, соответствующие двум пределам внешней среды (a_1 и a_2) на двух уровнях адаптации. Пунктирные линии описывают область, где внутренняя регуляция перестает функционировать и выживание ограничивается короткими отрезками времени. Вертикальные линии нанесены для большей ясности (Prosser, 1955)

2) распространение гомеостатических реакций у животных разных таксономических и экологических категорий;

3) биогеографические пределы гомеостаза и роль последнего в жизни популяций;

4) физиологическая природа гомеостатических механизмов.

Баллок справедливо отмечает, что многие стороны гомеостаза изучены совершенно недостаточно. и требуют организации специальных исследований. Тем не менее можно привести большое число примеров, иллюстрирующих гомеостатический характер физиологических функций. Ограничимся рассмотрением воз-

действий факторов, представляющих наибольший гидробиологический интерес.

Как известно, интенсивность обмена находится в функциональной зависимости от температуры. Многочисленными исследованиями показано, что у животных, адаптированных к разным температурам, интенсивность обмена неодинакова, причем чем ниже температура адаптации, тем выше интенсивность обмена при равных условиях опыта. Оказалось также, что данная закономерность свойственна не всем животным, способным переносить изменения температуры в достаточно широких пределах, но только тем из них, которые в этих пределах ведут активный образ жизни (Edwards, 1953).

Выше говорилось о параметрах тканевой термоустойчивости как о важных эколого-физиологических показателях. Выяснено, что и эти показатели, обладающие вообще высокой устойчивостью, в некоторой степени зависят от адаптации животных, в частности полихет, к той или иной температуре, причем эти адаптации имеют и акклиматизационный (генотипический) характер, и акклимационный, т. е. фенотипический. Другими словами, величины тканевой термоустойчивости зависят от температурного режима естественного ареала данной популяции, а также могут быть изменены путем индивидуального выдерживания червей при разных температурах (Ивлева, Попенкина, 1966б).

Огромный фактический материал накоплен по осморегуляторным процессам (Robertson, 1960; Shaw, 1960). Здесь можно наблюдать широкую гамму приспособительных возможностей различных животных и специфические, отличающиеся друг от друга, механизмы осмотического гомеостаза. Например, при падении осмотического давления среды почти в 10 раз осмотическое давление крови морского угря уменьшается лишь на 17% (Hill, 1931). Даже в одной группе родственных животных имеются различного типа осморегуляторные реакции. У краба *Carcinus maenas* при снижении солености воды на $\frac{2}{3}$ от исходной изосмотическое вначале давление в крови уменьшается лишь на $\frac{1}{3}$. У другого краба (*Portunus depurator*) снижение солености в окружающей среде быстро приводит к параллельному падению осмотического давления крови, причем при солености в 0,7 от исходной он погибает. Наконец, *Portunus ruber* занимает промежуточное положение между названными видами. В разбавленной воде ему требуется значительное время (до 24 часов) для того, чтобы возникло равновесие с окружающей средой, причем он без видимого вреда может выдержать значительное опреснение (Schlieper, 1929). Все эти различия хорошо прилифованы к экологическим особенностям видов. Там, где животные естественно сталкиваются с значительным диапазоном данного фактора среды, у них вырабатываются или регуляторные

механизмы, или способность толерантного отношения к изменяющимся условиям. Там же, где вид или популяция длительно существует в относительно константных условиях, это свойство отсутствует, и животные погибают даже при сравнительно небольших отклонениях от нормы.

Стремление к устойчивому состоянию находит осуществление даже в поведенческих реакциях. Например, как видно на

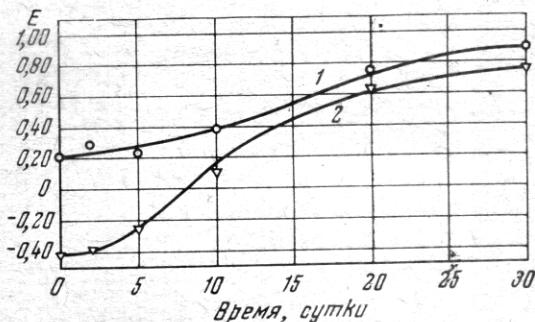


Рис. 5. Влияние длительности пищевой адаптации на величину избираемости пищи (E).

1 — личинки хирономид; 2 — моллюски. $E = \frac{r-p}{r+p}$, где r — доля данного ингредиента в рационе, p — доля его же в ареале питания животного (Ивлев, 1955)

рис. 5, длительная тренировка рыбы на определенную пищу приводит к тому, что коэффициенты избираемости этой пищи существенно повышаются, причем в более высокой степени для той пищи, которая до тренировки имела наименьшие показатели (Ивлев, 1955). Здесь мы имеем частный случай общей закономерности, в количественной форме описываемой уравнением насыщения; если животные подвергаются какому-либо внешнему воздействию, то возникшее изменение будет тем больше, чем меньше исходная величина данного параметра (Гаузе, 1945).

Важной особенностью адаптационных новообразований является наблюдающаяся иногда тенденция к уменьшению величин возникших сдвигов и при удлинении сроков воздействия каким-либо фактором возвращение реакции к норме. Так, Мانتельман (1958), изучая распределение молоди радужной форели в термоградиентных условиях, нашла, что в первые дни адаптационного воздействия низкой температуры избираемая зона последней понизилась с 17 до 9°. Дальнейшее увеличение длительности адаптации привело к повышению избираемой температуры, и через 2,5 месяца последняя становится равной исходной величине, т. е. 17° (рис. 6). Аналогичная картина наблюда-

ется при анализе тканевой терморезистентности у полихет. Оказалось, что и в данном случае отклоняющиеся от нормы температурные условия достоверно изменяют соответствующие показатели, которые при более длинных сроках адаптации имеют тенденцию вернуться к норме (Ивлева, Попенкина, 1966б).

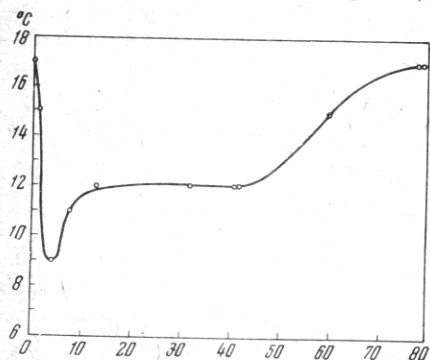


Рис. 6. Возвращение к норме избирательной температурой радужной форели при длительной адаптации. Ордината — избирательная температура (модальная), абсцисса — время адаптации в сутках. Температура адаптации варьировала в пределах 6,5—8° (Мантельман, 1958)

Следует полагать, что данная малоизученная закономерность имеет общий характер. Гаузе (1941) считает, что при изменении напряженности фактора среды, к которому чувствителен данный организм, первоначальная реакция всегда является более сильной, чем последующая устойчивая реакция, устанавливающаяся на новом уровне воздействия этого фактора.

Мы хотели бы обратить внимание еще на одно малоизученное явление. Распространение животных ограничивается обычно пороговыми величинами тех или иных факторов внешней среды.

Имеются факты, свидетельствующие о том, что если смещается соответствующий порог, то животные получают стимул к расширению ареала, причем в процессе этого расширения они преодолевают прежнюю величину данного фактора, являющуюся пороговой. Приведем следующий пример. Начавшееся примерно в тридцатых годах этого столетия потепление и осолонение Балтийского моря привело к тому, что многие виды морских рыб, беспозвоночных и водорослей стали проникать в центральные и северные районы моря, где они раньше не встречались (Николаев, 1949, 1950). При этом они заселили участки акватории, характеризующиеся термическими и соленостными условиями более низкими, чем те исходные пограничные величины, которые оказывались ранее непреодолимыми. Поскольку расселение здесь охватило ряд видов (более 20), то налицо иная ситуация, чем отмеченная Майром (Мауг, 1942) смена периодов застоя и экспансии в расселении отдельных животных.

Сходная картина наблюдается при анализе явления биполярного распределения растений и животных. Как известно, Берг (1947) относит возникновение биполярности к четвертичному периоду, когда в силу некоторого похолодания тропической зоны бореальные формы смогли преодолеть данный барьер и вселить-

ся в Южное полушарие. Берг настойчиво подчеркивает, не давая этому объяснения, что северные формы расселялись на юг, но не обратно. Можно предположить, что данное одностороннее расселение также вызвано некоторой инерцией, поскольку «толчок» возник с севера.

Возможно, хотя это маловероятно, что причина данного явления имеет чисто экологический характер и объясняется, например, отсутствием в новой зоне обитания хищников или конкурентов для вселившихся видов. Вместе с тем наблюдаемая картина напоминает так называемые процессы активации, когда система, преодолевая некоторый энергетический барьер, переходит на иной устойчивый уровень.

Принцип устойчивости биологических систем выходит далеко за пределы индивидуальных реакций организмов. В последнее время активно разрабатывается теория устойчивости систем на биоценоотическом уровне (MacArthur, 1955; Patten, 1961). Не имея возможности останавливаться здесь на распространенных в этой части представлениях, поскольку они носят, как правило, чисто экологический характер, укажем на одно кардинальное отличие организменной регуляции от биоценоотической. В первом случае регулирующие механизмы в энергетическом отношении чрезвычайно экономны. Например, максимальная мощность терморегуляционного механизма составляет примерно 0,00005 вт, причем ее достаточно, чтобы управлять процессами, мощность которых равна минимум 50 вт, откуда коэффициент усиления должен быть порядка 10^6 (Beier, 1960). В популяции или биоценозе регулирующим механизмом является вся система в целом.

Следовательно, биоценоз представляет не «организм высшего порядка», как когда-то считали Тинеманн (Thienemann, 1925), Клементс и Шелфорд (Clements and Shelford, 1939) и другие, но систему, находящуюся по сравнению с организмом на несравненно более низком уровне энергетической организации.

Проблема устойчивости и регулирования биологических систем является одной из важнейших в современной науке. Накопленные многочисленные факты настоятельно требуют классификации и создания единой теории. Возможно, что основой этой теории явится учение о фазовом пространстве или иные представления кибернетического характера (Ashby, 1956, 1960), но во всяком случае система знаний в данной области, по-видимому, находится на этапе построения обобщений, важных в физиологическом и в экологическом аспектах.

III

Рассмотренные явления, характеризующиеся наличием внутренней устойчивости системы по отношению к изменениям внешней среды, иногда не совсем точно называют «микрорповедением» (Гаазе-Рапопорт, 1961). Соответственно «макрорповедением» именуют движение системы относительно окружающей обстановки, при практическом постоянстве параметров, характеризующих состояние системы. Очевидно, что такая классификация далека от совершенства, но она удобна для группировки явлений, подлежащих нашему рассмотрению.

Одним из наиболее важных эколого-физиологических параметров является оптимум внешней среды или оптимальное значение какого-либо отдельного фактора. Несмотря на, казалось бы, определенность этого понятия, в литературе отсутствует четкое и единообразное его толкование. Даже в том случае, когда вопрос не осложнен перекрещивающимся влиянием нескольких факторов и анализу подвергается один из них, бывает нелегко определить ту его напряженность, которая безоговорочно может быть признана оптимальной.

Следует разграничить оптимумы, оцениваемые со строго физиологических позиций и рассматриваемые в эколого-физиологическом аспекте. В первом случае под оптимумом понимается такая напряженность элемента внешней среды, при которой реакция протекает с наибольшей скоростью и с наименьшими энергетическими тратами (Janisch, 1932). Во втором случае исследователь имеет дело с множественностью отдельных процессов и сам оптимум приобретает интегральный характер.

Не останавливаясь подробно на анализе данного понятия, что нами сделано в другом месте (Ивлев и Лейзерович, 1960), приведем два элементарных примера, иллюстрирующих сказанное. Известно, что оптимальной температурой пищеварительно-ферментной активности у рыб является примерно 40°. Очевидно, что для большинства рыб эта температура будет не только не оптимальной, но летальной (Пегель, 1950). Оптимальной температурой развития икры многих лососевых будет 1—2° тогда как молодь этих рыб наиболее активно питается и растет при температуре, равной 15—18°.

В настоящее время имеется два основных критерия для определения оптимальной зоны некоторого фактора внешней среды. Во-первых, за основную меру принимаются особенности динамики популяции, т. е. комплекс процессов размножения, развития и смертности, составляющих данную популяцию животных (Кожанчиков, 1937; Vollenweider, 1953). Практически данный критерий может быть использован весьма редко, поскольку он требует длительного времени, когда условия среды обычно не остаются постоянными. Во-вторых, под оптимумом можно понимать ту величину изучаемого фактора, которую животное

избирает при возможности свободного выбора. Очевидно, что в этом случае должна иметься непрерывная гамма в распределении различных напряженностей этого фактора, или, другими словами, пространственно-градиентное распределение последнего.

Подход к понятию оптимума с этих позиций представляет большое методическое удобство и логическую четкость. Животное в этом случае реагирует как целостная система, в полной мере используя свои координирующие механизмы.

По анализу распределения животных в термоградиентных условиях в настоящее время имеется обширный материал (Ивлев, Лейзерович, 1960). Меньше работ по фотоградиентному распределению. Хорошо отработана, применительно к двум названным факторам, методика (Ивлев, 1962б, 1962в). На рис. 7 и 8 представлены картины распределения рыб в фото- и термоградиентных условиях.

Можно не сомневаться, что дальнейшее развитие градиентного анализа даст немало ценных факторов эколого-физиологического характера, поскольку он позволяет исследовать не только вопросы, связанные с понятием оптимума, но и многие другие явления, например количественно оценивать степень эври- и стенобионтности, различные реакции организма, их лабильность и устойчивость при адаптациях той или иной длительности и многое другое (Ивлев, Лейзерович, 1960).

Простейшей реакцией организма на внешнее воздействие является его перемещение в пространстве. Эти перемещения в настоящее время принято разделять на две группы: таксисы и кинезы. В первом случае наблюдаются направленные движения по отношению к действующему фактору (положительный или отрицательный таксисы), во втором — при отсутствии направленности изменяется лишь двигательная активность. Различают ортокинезы, характеризующиеся изменением скорости движения, и клинокинезы, в основе которых лежит изменение числа двигательных актов — поворотов или отдельных перемещений (Fraenkel and Gunn, 1940).

Нам представляется, что данное подразделение страдает некоторой условностью. Обычно обе характеристики взаимобусловлены, и увеличение числа перемещений идет параллельно с возрастанием скорости. Правда, в некоторых случаях как будто удастся различать эти типы кинезов. Например, Джонс (Jones, 1955) утверждает, что у личинок миног по одну сторону светового порога наблюдается клинокенез, по другую — ортокинез.

Следует сказать, что и распределение животных в градиентных условиях основано на клинокинезе или сходном с ним явлении. Показано, например, что распределение мальков некоторых рыб в термоградиентных условиях точно соответствует величинам скорости их движений (рис. 9).

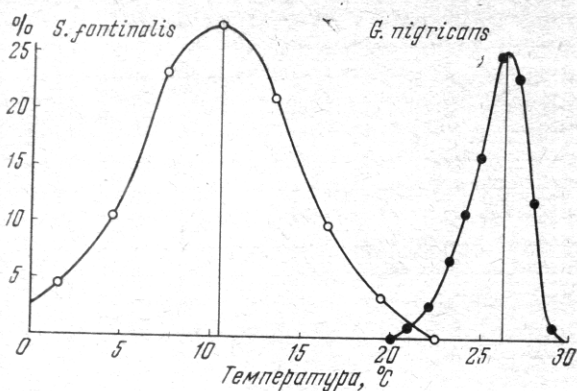


Рис. 7. Распределение двух видов рыб (*Salvelinus fontinalis* и *G. nigricans*) в термоградиентных условиях. Вертикальные линии — модальные температуры, ордината — число встреч в % (Ивлев и Лейзерович, 1960)

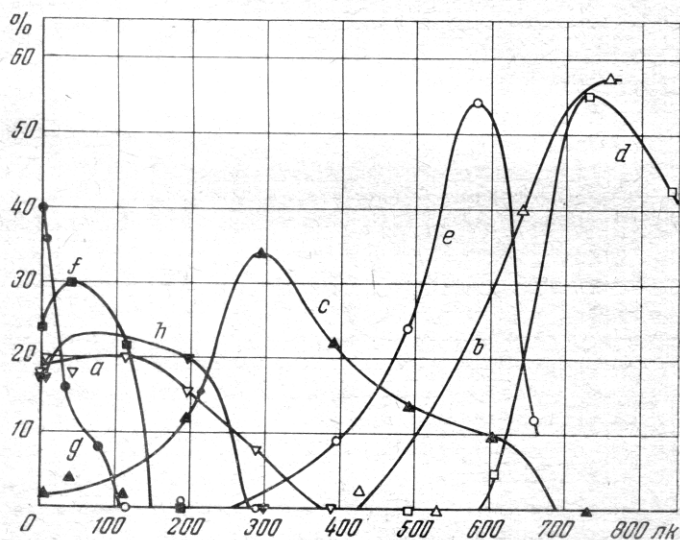


Рис. 8. Распределение молоди рыб в фотоградиентных условиях
a — атлантический лосось; *b* — ручьевая форель; *c* — радужная форель;
d — байкальский омуль; *e* — карп; *f* — карась; *g* — угорь; *h* — девяти-
 иглая колюшка. Абсцисса — освещенность в люксах; ордината — число
 встреч в % (Ивлев, 1962б)

Нет сомнений, что наиболее важное значение в поведении животных имеют реакции, основанные на высшей нервной деятельности. В рамках данного очерка нет возможности даже в самой общей форме оценить многообразие фактов и явлений, относящихся к компетенции учения о рефлексах. Ограничимся лишь предельно лаконичным рассмотрением роли рецепторных систем в поведении водных животных. Заметим, что почти все

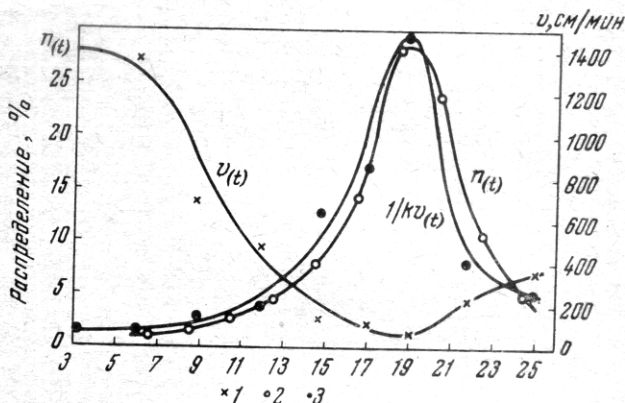


Рис. 9. Зависимость распределения мальков лосося от скорости их движения при разной температуре

1 — средняя скорость движений; 2 — фактическая кривая распределения мальков в термоградиентных условиях; 3 — теоретическая кривая, вычисленная на основании величин скорости движения по формуле $n_t = 1/kv_t$, где n_t — число рыб, наблюдаемое при данной температуре; v_t — скорость движения рыб при той же температуре; k — коэффициент соответствия (Ивлев, 1960)

наблюдения в данной области относятся к рыбам и непросто-тельно мало исследований проведено на водных беспозвоночных.

В общей форме схема участия отдельных сенсорных систем в поведении рыб дана Вундером (Wunder, 1936). По сравнению с другими животными обращает внимание наличие у рыб специальной рецепторной системы — боковой линии и сейсмочувствительных каналов, воспринимающих инфразвуковые частоты (Дислер, 1960).

Рефлекторная, в основном пищедобывающая роль различных органов чувств для рыб изучена довольно полно (Андрияшев, 1955; Аронов, 1960). В частности, функциональные особенности зрительных и слуховых анализаторов служили предметом многочисленных исследований, выполненных на высоком методическом уровне (Малюкина, Протасов, 1960; Kleerekoper, 1954; Lovenstein, 1957).

Менее исследованной оказалась область изучения хеморецепторных систем, хотя в последние годы они заслуженно начали привлекать пристальное внимание многих исследователей (Флеров, 1962, Abstract of Symposium Papers, 1961; Hasler, 1956, 1957). В этой части заслуживает быть отмеченной изумительно высокая чувствительность ольфакторных реакций и не менее изумительная строгая специфичность последних. Так, порог концентрации В-фенилэтилалкоголя для угря, по свидетельству Тинеманна (Thienemann, 1940), равняется $3 \cdot 10^{-20}$, т. е. количество вещества, которое находится в воде, заполняющей ольфакторный мешок, в этом случае составляет 2—3 молекулы.

Широко известны опыты по действию на рыб вытяжек из кожи особей того же или другого вида. Оказалось, что эти реакции не только весьма чувствительны, но и обладают строгой систематической специфичностью, что дало основание Кульцеру (Kulzer, 1959) предложить их в качестве таксономического признака. Наконец, серия работ, выполненная Хаслером и его сотрудниками (Флеров, 1962), продемонстрировала роль хеморецепции в ориентации рыб при их миграциях.

Очевидно, что вопросы высшей нервной деятельности должны занять доминирующее положение при анализе конфликтных взаимоотношений животных. Столкновение противоречивых тенденций в системе хищник — жертва разворачивается на фоне мобилизации врожденных и приобретенных особенностей у обоих элементов системы. Изучение конкурентных отношений также показало (Ивлев, 1953), что и при данной форме конфликта, особенно в случае принадлежности соконкурентов к разным видам, решающая роль принадлежит реакциям рефлекторного характера¹.

Остановимся еще на некоторых аспектах эколого-физиологического анализа действия на животный организм факторов внешней среды.

В природной обстановке любой элемент внешних условий, как правило, не находится на постоянном уровне, но имеет амплитуду колебаний той или иной широты. Эта вариабильность связана с суточным или годовым ритмами или определяется другими причинами, например фазами луны. Отсюда возникает

¹ В основу классификации факторов внешней среды могут быть положены разные принципы. Факторы разделяются на биотические и абиотические, факторы, имеющие только ограничительное значение и влияющие главным образом на скорость физиологических процессов, во всем своем диапазоне и т. д. Возможно также различать непосредственное воздействие данного фактора на организм или его чисто сигнальное значение, когда прямой биологический эффект будет определяться другой причиной, включаемой сигнальным фактором. Хорошо известным примером сказанного являются вертикальные миграции зоопланктона, биологический смысл которых имеет трофическую природу, сигнальным же фактором является свет.

необходимость оценки действия данного фактора не только при его стационарном состоянии, но и в условиях более или менее быстрых колебаний. В тех случаях, когда изменения данного фактора совершаются в достаточно медленном темпе, для характеристики биологического эффекта, по-видимому, в первом приближении достаточно использовать среднюю взвешенную величину данного фактора за определенный отрезок времени. Подчеркиваем, что адекватной мерой будет именно средняя взвешенная, но отнюдь не простое осреднение ряда периодических измерений, поскольку интенсивность воздействия любого фактора изменяется нелинейно и будет иной в разных участках его диапазона. Широко известным примером сказанному служит температурный коэффициент Вант Гоффа, который согласно Эге и Крогу (Ege and Krogh, 1914) изменяется в зависимости от температуры.

Иное положение наблюдается в том случае, если частота колебаний какого-либо фактора оказывается достаточно высокой. Здесь биологический эффект может резко отличаться от любого «осреднения», и соотношение частоты и амплитуды может оказывать и стимулирующее, и угнетающее действие. Имеющиеся в данном направлении факты в основном относятся к физиологии насекомых (Chauvin, 1949).

В настоящее время особое внимание привлекает изучение биологических ритмов, т. е. функциональных проявлений, повторяющихся с той или иной периодичностью. Только за последние годы данный вопрос обсуждался в нескольких больших сводках (Bünning, 1958; Croudslley-Thompson, 1961; Harker, 1958; Pintendrih, 1960) и многочисленных оригинальных работах.

Биологические ритмы, как указано, могут обуславливаться адекватной вариабильностью внешней среды, но могут иметь и прочно закрепленный наследственный характер, в малой степени завися от состояния окружающей обстановки. В качестве иллюстрации ритмической жизнедеятельности водных животных укажем на характерный тип размножения некоторых представителей морского бентоса в связи с приливо-отливными течениями (рис. 10).

Вторым важным обстоятельством является анализ совокупного действия факторов. Не останавливаясь на таких умозрительных понятиях, как «голоцен» Фридерикса (Friederichs, 1930), или попытке оценить суммарное действие факторов внешней среды в виде ее «сопротивления» (Chapman, 1928), а также на не оправдавшем себя в зоологической экологии учении Митчерлиха (Mitscherlich, 1923), напомним, что анализ одновременного действия двух факторов — температуры и влажности — привел к широко используемому в наземной экологии методу составления так называемых климограмм. Тот же принцип успешно применен Зенкевичем и Брочкой (1937) для характерис-

тики распределения бентоса в Баренцевом море; имеется и ряд других аналогичных исследований.

Однако внешняя среда представляет более сложную систему, чем два одновременно действующих фактора, и для ее количественной интерпретации требуются иные подходы.

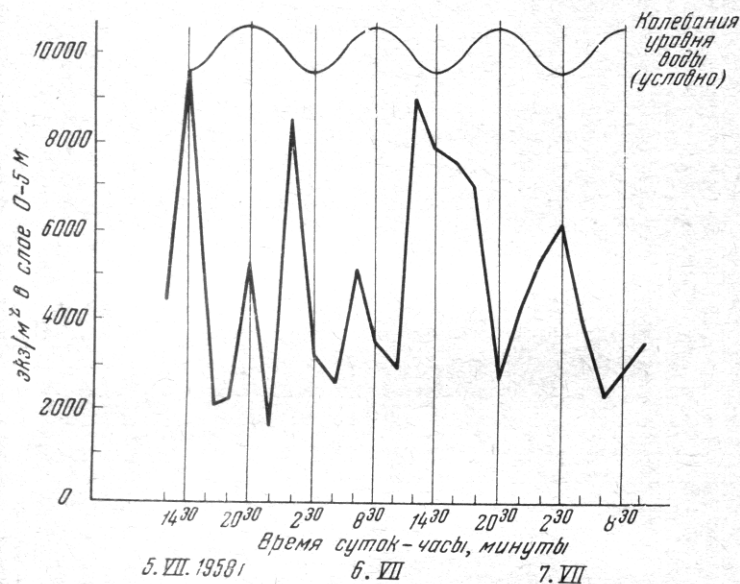


Рис. 10. Ритм изменения суммарной численности всех видов пелагических личинок донных беспозвоночных в прибрежных районах Белого моря (по Милейковскому, 1960)

Согласно Гиббсу, динамическое состояние системы может быть определено положением некоторой точки в двухмерном пространстве при n координатах и n импульсах (Hill, 1956). Такое пространство называется фазовым. Если система изменяется хотя бы за счет одной из координат, характеризующая ее «изображающая точка» будет перемещаться, описывая фазовую траекторию.

При биологическом анализе возможно в некотором фазовом пространстве ограничить область существования системы, за пределами которой эта система разрушается, и область «нормальных состояний», очерченную контуром переключений (Газе-Рапопорт, 1961). Точка, преодолевая данный контур, изменяет режим системы, ее параметры или структуру таким образом, что возвращается в область нормальных состояний (рис. 11).

Учение о фазовом пространстве представляется весьма перспективным для количественного анализа сложных экологических ситуаций. Ее использование в данном аспекте только начина-

ется, и нам известна лишь одна попытка в этом направлении Хатчинсона (цит. по Паттену, 1962), который, применив понятие фазового пространства, обосновывает характеристику «фундаментальной ниши» и анализирует принципы биоценотических отношений организмов.

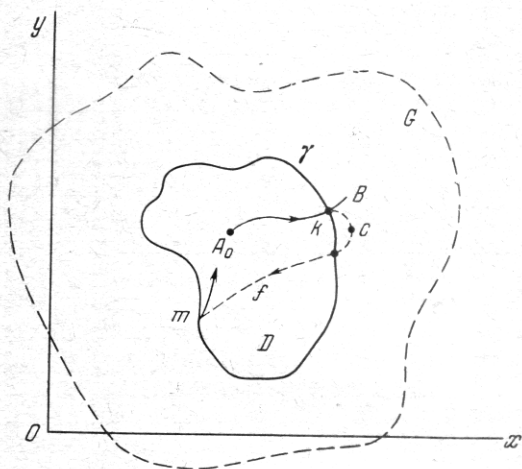


Рис. 11. Схема двухмерного фазового пространства

A_0 — начальное положение изображающей точки, описывающей фазовую траекторию; G — область существования системы; D — область нормальных состояний, ограниченная контуром переключений γ . При выходе точки из области D саморегулирующая система будет описывать траекторию $kclf$, т. е. точка вернется в область D . Новое изменение параметров может произойти в точке m на границе области D . Процесс продолжается до тех пор, пока будут действовать такие параметры системы, что она останется в пределах границы γ (по Гаазе-Рапопорту, 1961)

Специальной областью изучения перемещений водных животных являются их миграции — суточные, сезонные или непериодические, — осуществляемые, как правило, под физиологическим контролем. В настоящем обзоре не делается попытки рассмотрения относящихся сюда вопросов, во-первых, из-за невозможности в краткой форме изложить накопленные в данной области факты и представления и, во-вторых, по той причине, что последние обстоятельно приводятся в многочисленных сводках (Lack, 1954).

Физиологический подход к изучению перемещений животных имеет также другой аспект. Оказываясь в иных пространственных координатах, животные — индивидуум, популяция или вид, — как правило, сталкиваются с новым внешним абиотическим и биотическим окружением. Разделение в данном случае условий обитания на пространственные (географические) и экологиче-

ские, по-видимому, не имеет смысла, поскольку практически нет различных географических участков, характеризующихся идентичным комплексом экологических факторов. Следовательно, физиологические признаки в неменьшей мере, чем морфологические, должны обладать географической изменчивостью, поскольку все они так или иначе имеют адаптивное значение (Мауг, 1942).

Два круга явлений могут иллюстрировать географическую изменчивость физиологических особенностей водных животных: во-первых, общие закономерности изменчивости функциональных систем, охватывающие широкие комплексы животных, приуроченных к той или иной географической области; во-вторых, вариабильность физиологических признаков при обитании представителей одного вида в различных географических условиях.

Приведем несколько примеров, поясняющих сказанное.

Одним из фундаментальных физиологических показателей является уровень энергетического обмена животных. обстоятельное изучение количественной стороны обменных процессов показало, что характеризующие данную закономерность параметры оказываются относительно постоянными для широких систематических групп животных, до класса включительно. Шолендер с соавторами (Scholander and oth., 1953a, 1953b) провели тщательно выполненное сравнительное изучение уровней обмена у тропических и арктических рыб и ракообразных. Оказалось, что уровень обмена у тропических ракообразных при соответствующей их местообитаниям температуре (30°) в 26—30 раз выше, чем у арктических, при 0° . Однако при расчете, в соответствии с нормальной кривой Крюга, обмена тропических форм для температуры, равной 0° , величина последнего оказывается в 30—40 раз ниже, чем при 30° (рис. 12).

Еще более разительная картина наблюдается у рыб. Здесь обмен тропических видов при 30° лишь в 3—4 раза выше, чем обмен арктических рыб при 0° . Другими словами, в идентичных условиях обмен тропических рыб закономерно ниже, чем арктических, т. е. подтверждается вывод о снижении уровня обмена при адаптации животных к высоким температурам (Винберг, 1956).

Данная закономерность имеет первостепенное значение, поскольку в известной степени уравнивает пищевые потребности животных, обитающих в различных климатических условиях (Винберг, 1961).

Не менее отчетливая картина наблюдается при определении температурных реакций у животных из разных географических зон. Избираемые температуры, как правило, следуют температурному режиму естественных местообитаний животных (Ивлев, Лейзерович, 1960). Обработав обширный фактический материал для разных групп пойкилотермных животных, Жирмунский

(1960) и Джамусова (1960) показали, что тканевая термоустойчивость тем выше, чем больше температура в районах происхождения данных видов. Аналогичные результаты получены Ивлевой (1962) при изучении термоустойчивости мышечной ткани

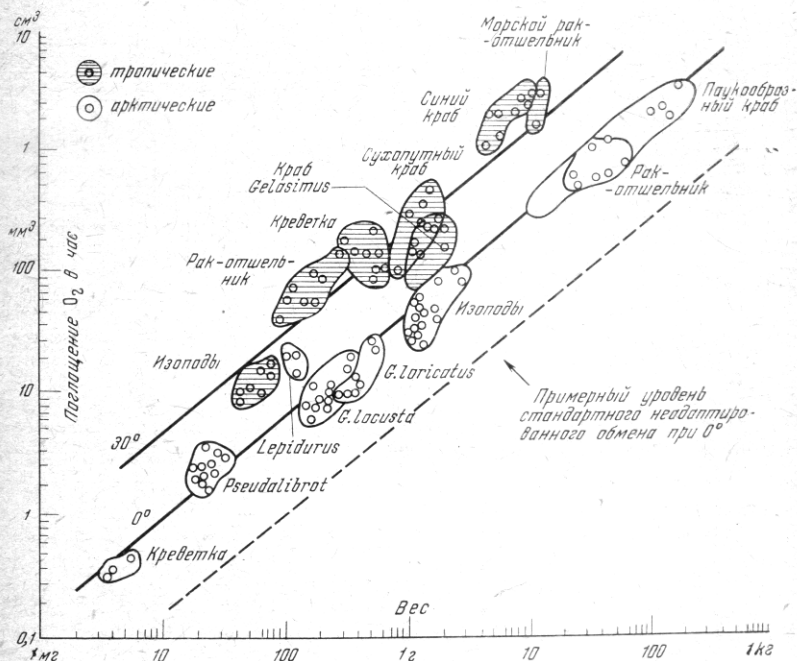


Рис. 12. Уровни обмена у тропических и арктических ракообразных разных размеров в зависимости от температуры их естественных местообитаний. Если данные для тропических форм экстраполировать к 0° (согласно нормальной кривой Крюга), уровень обмена оказывается в 30—40 раз ниже, чем при 30°, и в 26—30 раз ниже, чем у арктических видов при 0° (по Scholander, Flagg and oth., 1953 b)

средиземноморских полихет, причем оказалось, что даже родственные виды характеризуются разной термоустойчивостью в зависимости от температуры в районах обитания отдельных популяций.

Сходные результаты получены при изучении географической изменчивости осмотических характеристик. Например, по данным Шлипера (1929), кровь *Scarcinus maenas* из Северного моря практически изотонична морской воде. Однако осмотическое давление крови того же краба из Кильской бухты, где точка замерзания воды вдвое ниже, чем в Северном море, лишь на 15—20% меньше по сравнению с североморскими экземплярами.

Осмотические условия среды, в свою очередь, оказывают существенное влияние на ряд других физиологических параметров. Известно, что понижение солености воды, как правило, сопровождается повышением интенсивности дыхания (Krogh, 1939). Исключением из этого правила являются актинии, у которых интенсивность обмена снижается по обе стороны некоторой оптимальной солености (Shour, 1932). Возможно, что широко известный факт уменьшения размеров многих морских животных при их вселении в опресненные акватории объясняется именно повышением интенсивности обмена, а отнюдь не недостатком в кальции, как считает Ремане (Remane, 1934). Соленость окружающей среды влияет также на тканевую термоустойчивость, причем повышение солености закономерно повышает термоустойчивость (Ивлева и Попенкина, см. настоящий сборник).

Можно привести значительное число других примеров географической изменчивости физиологических признаков. Многие из них связаны с процессом размножения. Например, у различных видов лягушек имеются географические расы, где часть самцов оказываются гермафродитными. Тинеманн (1940) показал, что альпийские особи *Planaria alpine* имеют нормальное размножение, а североευропейские черви того же вида размножаются исключительно бесполом путем (цит. по Майру, 1942).

Ярким примером локальной изменчивости являются моллюски *Fruticiola lantzi*, обладающие в норме правозавитой раковиной. Однако в Казахстане найдены популяции этого вида, где раковины имеют левозавитую форму, причем эта аномалия сопровождается рядом неблагоприятных особенностей, приводящих к пониженной жизнедеятельности по сравнению с нормальной формой (Гаузе, 1940).

Значительная функциональная перестройка наблюдается у животных, попадающих в иную по сравнению с исходной среду обитания. Накоплен обширный материал по изменению физиологических показателей у форм, акклиматизированных в новых географических районах или проникших туда без сознательного вмешательства человека. В качестве иллюстраций таких изменений укажем на акклиматизацию европейского карпа в Индонезии (Buschkiel, 1937) и севанской гегаркуни в Иссык-Куле (Лужин, 1956). В обоих случаях новые условия привели к коренным изменениям биологических особенностей этих видов, причем возникшие новые характеристики приобрели значение таксономических признаков.

IV

Переходим ко второму разделу физиологических основ гидробиологии. Как указано в начале очерка, проблема обилия или численности животных в современной гидробиологии именуется

проблемой биологической продуктивности. Очевидно, что основными процессами, определяющими обилие животных, будут их плодовитость, рост и смертность на разных возрастных стадиях. Последний процесс, хотя и связан в известной степени с физиологическими показателями, характеризующими состояние животных, в основном имеет специально экологический характер и тем самым выходит из круга рассматриваемых вопросов.

Изучению плодовитости животных посвящены многочисленные оригинальные работы и ряд полноценных обзоров (Anderswartha and Birch, 1954; Beverton and Holt, 1957; Lack, 1954; Thorson, 1950, и др.). Наиболее универсальной закономерностью в данной области будет прочно установленная зависимость плодовитости не от возраста животных, но от их размеров (Lack, 1954; Thorson, 1950). Поскольку, как будет показано ниже, скорость роста является прямой функцией интенсивности питания, основным фактором, регулирующим индивидуальную плодовитость в пределах видовых возможностей данного животного, является степень обеспеченности последнего пищей. С другой стороны, если говорить не строго о плодовитости, т. е. о количестве яиц у одной самки, но о численности потомства, достигшего более или менее стойких стадий онтогенеза, то и здесь трофический фактор, хотя и более осложненно, приобретает решающее значение (Lack, 1954).

Регулируют количество потомков два механизма:

во-первых, хорошая обеспеченность пищей родительских особей приводит к повышенной жизнестойкости потомства, особенно на ранних стадиях его развития;

во-вторых, достаточное количество пищи, нужного качества, там и тогда, когда она требуется, определяет долю выжившей молодежи (Ивлев, 1963). Можно предполагать, что эта зависимость имеет тем большее значение, чем моложе животное, поскольку с увеличением возраста растет сопротивляемость организма вредным последствиям голодания, и животное приобретает некоторую возможность «маневрирования» при временном недостатке пищи (Ивлев, 1955).

В ихтиологической литературе принято различать плодовитость абсолютную и относительную, т. е. выраженную на единицу веса самки. Оба эти показателя, особенно первый, представляют естественный интерес. Вместе с тем важной величиной будет средняя плодовитость особи некоторой неоднородной по возрастному и половому составу совокупности животных данного вида, поскольку именно она характеризует репродуктивную потенцию популяции в целом (Ивлев, 1953).

Как видно, многие вопросы физиолого-гидробиологического характера связаны с особенностями питания животных, следствием чего явилось создание в гидробиологии специального трофодинамического направления (Гаевская, 1948; Ивлев, 1948,

1955; Lindemann, 1942). Главным принципом последнего является количественный подход к различным сторонам питания животных или, используя более строгую формулировку, к анализу его энергетического баланса.

Неоднократно указывалось, что энергетический подход к проблеме продуктивности может быть подразделен на два аспекта:

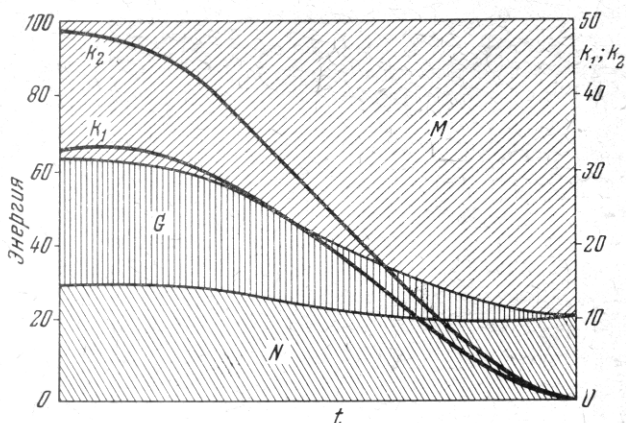


Рис. 13. Схема возрастных изменений энергетического баланса при рационе, равном 100%

N — неассимилированная часть энергии рациона; M — энергия обмена; G — энергетические эквиваленты приростов. Кривые изображают возрастную динамику энергетических коэффициентов роста: k_1 — первого порядка, k_2 — второго порядка. Левая ордината — энергия в % от потребленной пищи; правая ордината — безразмерные коэффициенты k_1, k_2

экологический и физиологический (Ивлев, 1945). Первый из них рассматривает закономерности поступления энергии в тело животных, второй — превращение этой энергии внутри организма. Очевидно, что в данном случае нас в первую очередь интересуют физиологические закономерности энергетических превращений, т. е. энергетический баланс животного организма.

Предложен ряд схем, характеризующих баланс энергии в теле различных организмов (Винберг, 1962; Ивлев и Ивлева, 1948; Ивлев, Зонов, 1963; Brody, 1945; Terroin, 1922). Для наших целей наиболее простой, но достаточной является схема Винберга (1962), согласно которой усвоенная часть энергии пищи равна сумме метаболической энергии и энергии, накопленной в теле организма в процессе роста или жиροобразования. Следовательно, величинами, подлежащими определению, являются рационы, степень усвояемости, приросты и энергетический обмен. Очевидно, что достаточно знать три из этих элементов, чтобы без труда найти четвертый. Поскольку вопрос о закономерностях, определяющих величину рационов, как указано, относится (в ос-

новном) к экологическому аспекту проблемы, рассмотрим три другие стороны энергетического баланса (рис. 13).

Величина усвояемости, выражаемая обычно в виде доли от тотального размера рациона, в первую очередь зависит от химической природы пищевого материала, особенностей пищеварительного аппарата питающегося животного, разовых объемов порций пищи и, в известной степени, от условий внешней среды. Пища, состоящая из материалов животного происхождения, как правило, в химическом отношении достаточно однородна. В силу этого величины усвояемости у животных-зоофагов варьируют в относительно узких пределах. Например, для подавляющего большинства изученных рыб эта усвояемость близка к 0,8 или 80% от тотального рациона (Винберг, 1962).

Иное положение наблюдается у животных-вегетарианцев. Большая пестрота сравнительно немногочисленных эмпирических данных в этой области (Гаевская, 1948; Ивлев, 1938, Леванидов, 1949; Сушня, 1963; Richman, 1958) не позволяет в настоящее время найти ни более или менее достоверные средние величины, ни даже предельные значения усвояемости. Во всяком случае, диапазон последних очень широк: от величин, близких к 0,8, до сотых и тысячных долей рациона. По-видимому, они близки чаще всего к 50—60%. Заметим, что влияние пищевой порции наибольшее значение имеет также при употреблении растительной пищи. При интенсивном питании некоторых животных нередко наблюдается, что усвояемость резко снижается и значительная часть пищи не ассимилируется организмом (Гаевская, 1948). Следует иметь в виду, что неусвоенные продукты питания не выпадают из продукционного цикла, но вливаются в него на низших уровнях, обычно после переработки микроорганизмами. Известны случаи, когда малоизмененные в пищеварительных трактах животных неусвоенные элементы пищи повторно поглощаются теми же животными, что повышает общий итог ассимиляции (Ивлева, 1961).

Энергетические расходы, обусловленные обменными процессами, изучены наиболее полно.

Важным обобщением в области энергетического обмена явилось установление строгой количественной зависимости последнего от индивидуального веса животных (рис. 14). Накопленный обширный материал в данном направлении привел к убеждению, что параметры найденной параболической зависимости представляют собой весьма устойчивые величины для животных широких систематических групп. В настоящее время наиболее полно в этом отношении изучены рыбы (Винберг, 1962) и ракообразные (Винберг, 1950, Бруевич, 1939; Waterman, 1960). Частично обобщены материалы и по другим группам водных животных (Ивлев, 1962 г., Hemmingesen 1960; Zeuthen, 1953). Найденная закономерность представляет высокую ценность,

ибо избавляет от необходимости в каждом отдельном случае проводить громоздкие и трудоемкие опыты по определению интенсивности обмена (Ивлев, 1962а).

Однако и в данной области имеются вопросы, подлежащие уточнению. Параболическая зависимость интенсивности обмена

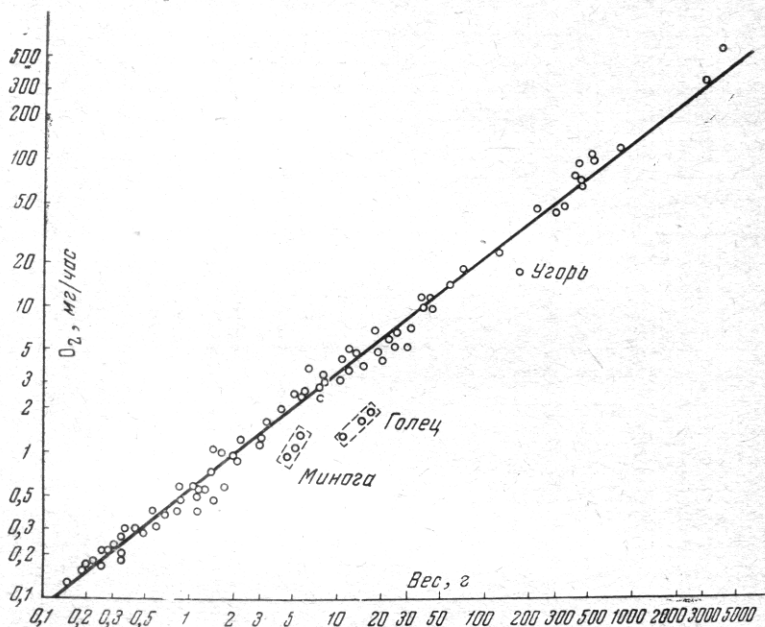


Рис. 14. Пример параболической зависимости интенсивности обмена (в единицах поглощенного кислорода) от индивидуальной массы животных. В логарифмической системе координат парабола превращается в прямую линию. Точки изображают найденные величины интенсивности обмена для 22 видов рыб, принадлежащих к 9 семействам. Данные для миноги, гольца и угря несколько ниже других, по-видимому, вследствие их малой подвижности при проведении опытов (Ивлев, 1954)

от веса животных хорошо оправдывается для подопытных объектов, находящихся в состоянии относительного покоя. В природе, как правило, животные часть времени более или менее подвижны, причем сам процесс питания обусловлен определенными энергетическими расходами. Если учесть, что расходы энергии на движения (активный обмен) могут в несколько раз превышать интенсивность обмена в состоянии покоя, то значение этой формы энергетических превращений трудно переоценить.

Накопление фактических данных по активному обмену у водных животных только начинается, причем количественные данные здесь ограничиваются почти исключительно рыбами

(Fry, 1957b). Для водных беспозвоночных, за исключением креветок (рис. 15), отсутствует даже необходимая методика измерений. Поэтому в настоящее время невозможно наметить пути будущих обобщений, которые несомненно выкристаллизуются в результате дальнейшей работы.

Весьма приближенно можно говорить о порядке величин активного обмена у рыб, находящихся в природной обстановке.

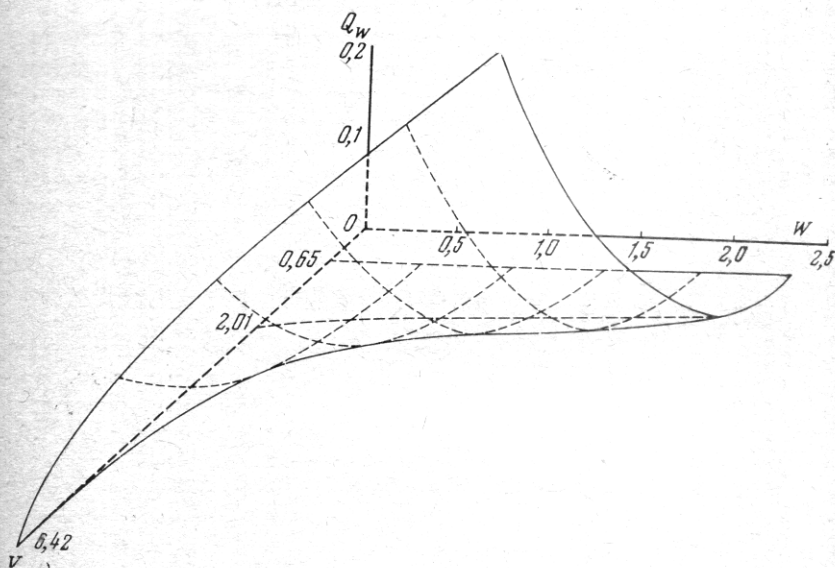


Рис. 15. Трехмерная диаграмма, изображающая интенсивность активного обмена креветок (Q_w в мл O_2 /час) как функцию двух переменных: веса животных (W в г) и скорости их движений (V в см/сек) (Ивлев, 1963)

Составление рационов, полученных разными методами, позволяет предполагать, что при некоторой «средней» ситуации активный обмен рыбы примерно равен энергетическим тратам ее же в состоянии покоя (Spraas, 1959). Заметим также, что если влияние температуры на скорость стандартного обмена хорошо описывается нормальной кривой Крота (Ege and Krogh, 1914; Krogh, 1941), то температурная зависимость активного обмена представляет значительно большую сложность, о чем свидетельствуют превосходные исследования канадских ученых (Fry, 1947).

Не менее важным элементом энергетических превращений в организме является использование части рациона для роста. Очевидно, что избыток ассимилированной энергии пищи после удовлетворения энергетических расходов обменного характера

будет в той или иной форме аккумулироваться организмом. Эта аккумуляция приведет или к росту данного животного, или к накоплению депозитивных веществ, в первую очередь — жира. Первый процесс практически имеет необратимый характер, при втором — накопленные энергетические материалы при снижении интенсивности питания используются для удовлетворения энергетических потребностей. Известны случаи, когда накопление и расход жира приобретают строго выраженный суточный ритм (Петипа, 1963).

Количественными показателями этих превращений служат энергетические коэффициенты роста: первого порядка, если относить энергию приростов к тотальной энергии пищи, и второго — к ассимилированной части рациона (Ивлев, 1939). Эти коэффициенты формально просты и удобны для использования при различных расчетах. Определяясь в высокой степени постоянными биохимическими системами, коэффициенты роста, в свою очередь, обладают большой устойчивостью и мало зависят от факторов внешней среды (Ивлев, 1938). Вместе с тем в процессе роста животных и изменений при этом их энергетического баланса происходит закономерное уменьшение коэффициентов роста: обладая в начальных стадиях развития максимальной величиной, эти коэффициенты затем начинают снижаться, и, естественно, в момент прекращения роста они оказываются равными нулю (рис. 13).

Несмотря на общепризнанное значение коэффициентов роста, именуемых также «коэффициентами использования энергии», характер их возрастных изменений изучен недостаточно. Во-первых, оказалось, что их постоянство на начальных этапах не столь велико, как это казалось ранее. Во-вторых, попытка выразить возрастную динамику этих параметров в виде функции времени (Ивлев, 1938) нуждается в пересмотре. По-видимому, правильнее возрастные изменения их выражать как функцию не времени, но размеров животного, полагая, что в каждый данный момент величина коэффициента будет пропорциональна разнице между максимальной и реальной массой животного.

Наконец, коэффициенты роста определяются энергетическими тратами, связанными с процессом добывания пищи, являющимися функцией плотности популяций пищевых организмов (Ивлев, 1961). Здесь мы вновь сталкиваемся с необходимостью измерений величин активного обмена и факторов, определяющих его удельный вес в общем энергетическом балансе животного (рис. 16).

Очевидно, что, зная количественные закономерности возрастной динамики коэффициентов роста, нетрудно рассчитать количество пищи, потребляемой животным за всю его жизнь или любой ее отрезок. Нет необходимости объяснять, что эти величины являются основой для оценки потока энергии в некоторой

биологической системе или, другими словами, продукционного процесса в его гетеротрофной области.

В современной гидробиологии принципы энергетической физиологии распространены на большие или меньшие совокупности организмов, составляющих экосистемы.

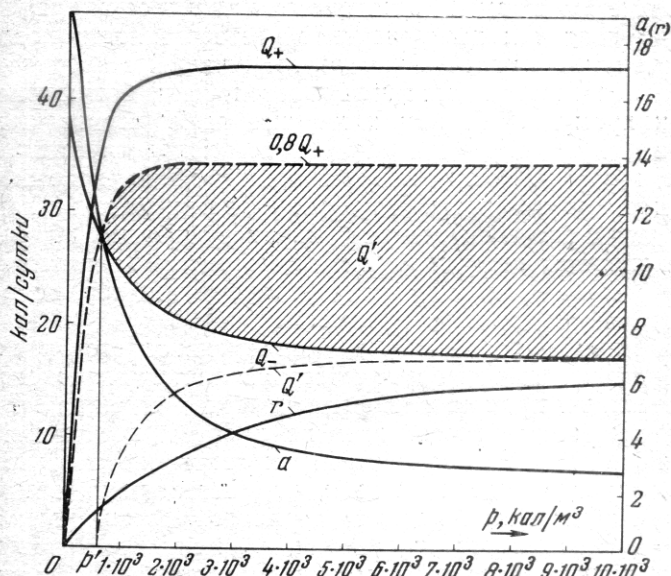


Рис. 16. Зависимость ряда параметров энергетического обмена у рыб (укляя) от концентрации пищи (p — планктон)

Q_+ — приход энергии (валовые рационы), $0,8Q_+$ — ассимилированная энергия; Q_- — расход энергии (общий обмен); Q' — приросты; a — продолжительность питания (часов в сутки); r — часовые рационы; $a(r)$ — суточные рационы. Точка p' (примерно $= 600 \text{ кал/м}^3$) соответствует пороговой концентрации пищи, ниже которой рыбы будут голодать. Заштриховано — суточные приросты. Характер изменений суточных приростов представлен также пунктирной линией Q' (Ивлев, 1961).

Теория биологической продуктивности, построенная на особенностях энергетических превращений в некотором водоеме или его части, оперирует понятиями и даже методами количественного анализа, практически совпадающими с рассмотренными выше.

Господствующее положение в данном анализе занимает концепция «трофических уровней», под которыми понимаются последовательные ряды сходных по трофическому характеру организмов, где составляющие низшего уровня служат пищей для организмов последующего. Начиная с широко цитируемой работы Линдемана (Lindemann, 1942), все расчеты продукционного характера производятся применительно к параметрам, характеризующим энергетические состояния и взаимоотношения трофических уровней.

Прогрессивное значение данной концепции несомненно, поскольку ее применение позволило сложную и нередко неопределенную картину частных «пищевых связей», осложненную к тому же возрастными особенностями питания (рис. 17), превратить в стройную и логически построенную систему. Вместе с тем объединение организмов по характеру пищи в один трофический уровень приводит к неопределенной гетерогенности последнего и вносит элемент искусственности, граничащей с абсурдом. Так, растительноядные коловратки и толстолобики, брюхоногие моллюски и хромуди, актинии и хищные рыбы составляют соответствующие «уровни» при всех своих физиологических, экологических и прочих различиях. Эти примеры элементарны, но они достаточно показательны. Другими словами, использование для практических расчетов величин, характеризующих трофические уровни, является вынужденным и несомненно временным приемом, применение которого продолжится до тех пор, пока не будет предложено что-либо лучшее.

Отличительной особенностью современного состояния проблемы биологической продуктивности является выражение всех продукционных процессов в энергетических единицах. Вызвано это обстоятельство простой идеей: в процессе последовательных превращений вещество может фигурировать многократно и столь же многократно подсчитываться, что, естественно, приводит к грубой ошибке; энергия же, от первичной формы до конечного продукта, образует единый поток, рассеиваясь в каждом отдельном пункте ее трансформации. Отсюда количественная характеристика продукционного процесса выражается двумя типами показателей: абсолютными величинами, отражающими в энергетических эквивалентах обилие растений или животных данного трофического уровня, и безразмерными коэффициентами, устанавливающими соотношение отдельных абсолютных величин или скоростей тех или иных процессов образования и разрушения органического вещества соответствующей категории.

Первый тип величин не требует пояснений. На втором следует остановиться, хотя бы в силу того, что предложенные индексы в высшей степени многообразны и индивидуальны.

Линдеман (1942) рассуждает следующим образом. Изменение запаса энергии на некотором уровне определяется двумя показателями скорости данного процесса: положительным, являющимся мгновенной скоростью перехода энергии от низшего уровня, и отрицательным, характеризующим убыль энергии за счет ее ухода на высший уровень. Разность этих показателей является мерой изменений, в положительную или отрицательную сторону, запасов энергии данного уровня. Прибегая к многочисленным допущениям, Линдеман рассчитывает продукцию для трех водоемов: оз. Мендота (по данным Джудая — Juday, 1940),

оз. Цедар-Бог (собственные материалы) и Каспийского моря (по Бруевичу, 1939).

Аналогичные расчеты произведены также некоторыми другими авторами (Cloudsley-Thompson, 1961; Teal, 1957; Dienen, 1953) для иных водоемов.

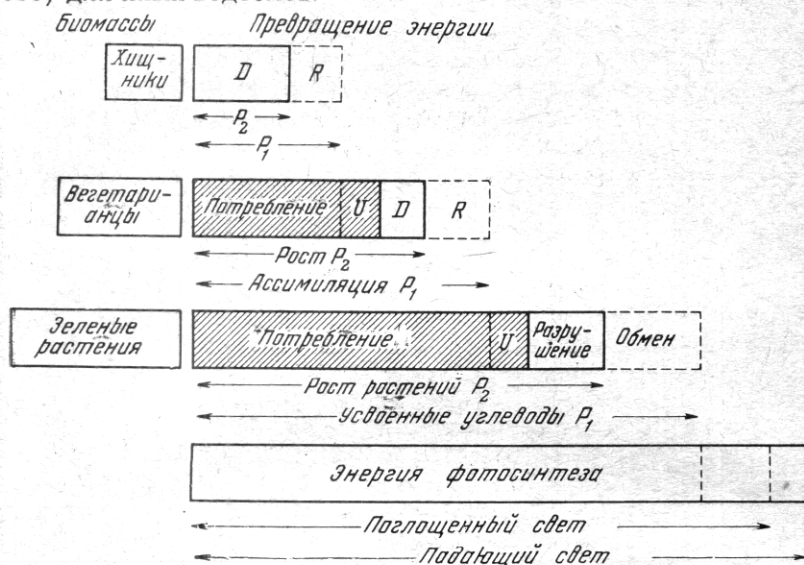


Рис. 18. Превращения энергии в идеальной экосистеме при отсутствии прироста и снижения биомассы

P_1 — валовая продукция (усвоенная энергия); P_2 — чистая продукция; R — обмен; D — разрушение (декомпозиция). Заштриховано — продукция, потребляемая организмами последующего уровня, U — неассимилированная ее часть (по Clarke, 1946)

Кларком (Clarke, 1946) предложена серия индексов, основанных на очевидных и не требующих пояснений величинах. Этими индексами являются:

- 1) отношение использованной доли продукции низшего уровня к его чистой продукции;
- 2) отношение ассимилированной энергии к потребленной;
- 3) отношение чистой продукции к валовой;
- 4) доля прироста от чистой продукции.

На основании созданной схемы Кларк рассчитывает ряд величин для участка Атлантического океана в районе Вудс-Холла. Для трех уровней максимальные величины чистой продукции оказались равны (в $\text{кал}/\text{м}^2/\text{сутки}$): фитопланктон — 9000, зоопланктон — 440 и вылов рыбы — 7,7 (рис. 18).

Одам (Odum, 1957) на основе тщательного изучения небольшого проточного водоема Сильвер Спринг различает следующие количественные показатели:

- 1) эффективность утилизации продукции предыдущего уровня;
- 2) эффективность ассимиляции;
- 3) эффективность физиологического роста;
- 4) эффективность экологического роста;
- 5) отношение продукций соседних уровней;
- 6) эффективность, рассчитанная по Линдеману.

В результате всех расчетов Одам получает следующие величины годовой продукции для четырех трофических уровней

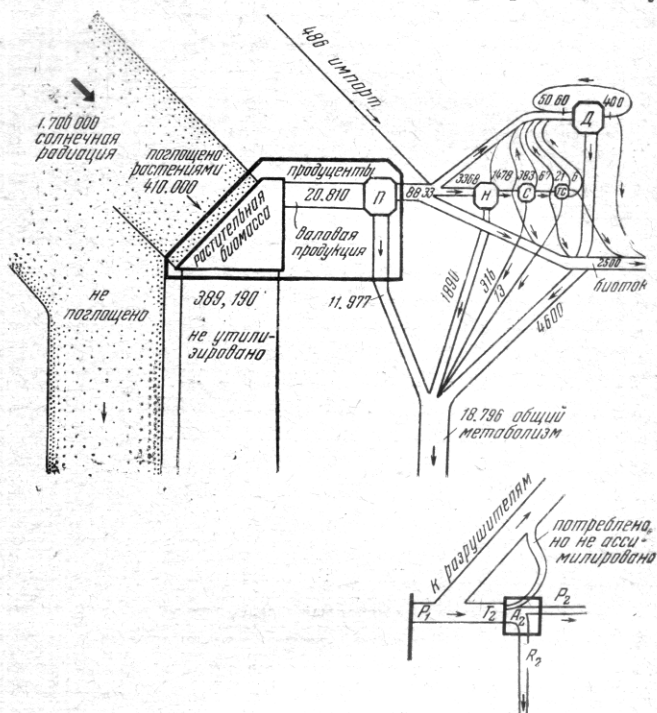


Рис. 19. Схема потока энергии в экосистеме водоема Сильвер Спринг, Флорида (в ккал/год/м²)

Валовая первичная продукция = 20810, аллохтонная органика = 486, общий метаболизм = 18796; общая продукция животных-вегетарианцев = 1478, продукция крупных вегетарианцев = 368, продукция мелких вегетарианцев = 2110, метаболизм вегетарианцев = 1890, общий прирост вегетарианцев = 3368 (сумма продукции и метаболизма); метаболизм хищников = 316, их прирост = 383, продукция хищников = 67; метаболизм деструкторов = 4600 (бактерии дна и зарослей), продукция деструкторов = 460, прирост энергии деструкторов = 5060; метаболизм растений продуцентов = 11491, удаление органики из водоема (снос) = 2500, чистая продукция растений = 8833. Ряд величин энергетических превращений определен приблизительно. Годовые биомассы: P — растений, H — вегетарианцев, C — хищников I порядка, TC — хищников II порядка, D — деструкторов. Внизу справа — схема превращений энергии для второго трофического уровня: P_1 — продукция, I_1 — утилизированная энергия, A_2 — биомасса, R_2 — метаболизм.

(в кал/м²): фитопланктон — 8833, животные-вегетарианцы — 1478, хищники первого порядка — 67 и хищники второго порядка — 6 (рис. 19, см. стр. 37).

Не приводя других примеров, укажем лишь, что при сопоставлении энергетических процессов на уровне отдельных популяций основными количественными показателями также служат соответствующие «эффективности», т. е. индексы, тождественные энергетическим коэффициентам роста, применяемым для характеристики индивидуальных превращений энергии. Примером сказанного является последняя сводка Слободкина (Slobodkin, 1962), где также основной мерой энергетических превращений являются соотношения прироста энергии к энергии потребленной пищи. Укажем еще на недавнюю статью Винберга (1962), в которой автор использует тот же путь сопоставления продукции на автотрофном уровне и суммы продукции на гетеротрофных уровнях. Другими словами, в основе всех в общей форме перечисленных количественных показателей энергетических превращений в экосистемах лежит тот же принцип сопоставления приходной части энергетического баланса и различных путей энергетических расходов, что и при изложенном выше анализе энергетики отдельного животного организма.

Как видно, энергетический подход к изучению физиологических процессов, охватывающих не отдельный индивидуум, но некоторую совокупность их, составляющих экосистему, привел к необходимости использования ряда положений современной термодинамики, которая служит мощным оружием исследователя, несмотря на то что она оперирует очень общими представлениями, не спускаясь до уровня отдельных частных.

Включение биологических проблем в сферу современных термодинамических представлений привело к разделению энергетических систем на изолированные, закрытые и открытые. Биологические системы, как правило, являются открытыми, в них обмен веществом и энергией с внешним миром является обязательным условием для сохранения системы в равновесном состоянии. В природе отсутствуют биологические системы любого уровня организации, от молекулы живого вещества до гетерогенного по своему составу сообщества организмов, в которых постоянный обмен веществом и энергией с окружающей средой не явился бы необходимой предпосылкой их нормального и длительного существования. Нет также непреодолимых барьеров на пути такого обмена.

Следует уточнить понятия вещества и энергии применительно к энергетическому метаболизму живых организмов. Как заметил Шредингер (1945), в общей форме обмен веществом и энергией не имеет биологического смысла. Одни атомы азота, углерода или фосфора не являются ни лучше, ни хуже других, и от их обмена биологическая система ничего бы не выигрывала.

Также и калории в физическом смысле равны между собой, и равновеликие потоки энергии противоположных направлений не смогли бы поддерживать равновесное состояние биологической системы. Следовательно, только включение в энергетический цикл химических комплексов, обладающих минимальной энтропией, и непрерывное удаление энергетически деградированных веществ создают необходимые условия для существования организма.

Важной особенностью открытых систем является следующее обстоятельство. Как известно, энергетическое равновесие в изолированных термодинамических системах не зависит от скорости идущих в них процессов, и время в качестве необходимого параметра не входит в классические уравнения термодинамики.

В биологических системах открытого типа скорости реакции являются основной характеристикой их жизнедеятельности и от степени сбалансированности этих скоростей зависит уровень упорядоченности и, следовательно, устойчивости системы. Кроме того, удивительным свойством открытых систем, в частности биологических, оказывается также их способность к определенному стационарному состоянию, не зависящему от исходных характеристик.

Термодинамический аспект физиологии водных экосистем, естественно, привел к попытке анализа последних с позиций кибернетических представлений. Укажем в качестве примера на статью Паттена (1959), которая прямо называется «Введение в кибернетику экосистем». Используя фактический материал других исследователей (Juday, 1940; Lindemann, 1942; Teal, 1957) особенно первоклассные данные Одама (1957), Паттен рассчитывает поток энергии в экосистеме не в энергетических единицах, как это обычно делается, а в единицах количества информации — битах.

Сейчас нелегко определить, насколько данный путь окажется более перспективным, чем применявшиеся ранее расчеты. В частности, трудно согласиться с Паттенем, что его подход является действительно кибернетическим, поскольку в его анализе отсутствуют фундаментальные атрибуты кибернетики: управление, обратная связь и т. д. Однако использование принципов и методов изучения экосистем с позиций кибернетики, теории информации, теории игр и других ультрасовременных математических теорий и дисциплин приведет, по-видимому, к радикальному пересмотру господствующих до недавнего времени представлений. Биология, как и другие области знаний, в настоящее время находится на крутом повороте. Несомненно, что и гидро-биология будет вовлечена в общий поток новых систем и представлений, вооруженная арсеналом принципиально иных методов познания природы. К этому следует быть готовым.

ЛИТЕРАТУРА

- Алтухов Ю. П. 1961. О влиянии пола и возраста некоторых рыб на теплоустойчивость и степень серологической близости их мышечных белков.— Цитология, т. 3, в. 598—601.
- Алтухов Ю. П. 1962. Исследование теплоустойчивости изолированных мышц и серологический анализ «крупной» и «мелкой» ставриды Черного моря.— Тр. Карадаг. биол. ст., в. 18, 3—16.
- Андрияшев А. П. 1955. Роль органов чувств в отыскании пищи у рыб.— Тр. совещ. по метод. изуч. кормов. базы и питания рыб АН СССР. М., 135—142.
- Аронов М. П. 1960. Эколого-физиологические особенности органов чувств и пищевые реакции некоторых черноморских рыб. Канд. диссертация.
- Берг Л. С. 1947. Климат и жизнь. М.
- Бруевич С. В. 1939. Распределение и динамика живого вещества в Каспийском море.— Докл. АН СССР, т. 25, № 2, 139—143.
- Винберг Г. Г. 1950. Интенсивность обмена и размеры ракообразных.— Журн. общ. биол., т. 12, в. 5, 367—380.
- Винберг Г. Г. 1956. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск.
- Винберг Г. Г. 1961. Новые данные об интенсивности обмена у рыб.— Вопр. ихтиол., т. 1, в. (18), 157—165.
- Винберг Г. Г. 1962. Экологический принцип изучения трофических связей и продуктивности экологических систем.— Зоол. журн., т. 41, в. 11, 1618—1630.
- Гаазе-Рапопорт М. Г. 1961. Автоматы и живые организмы. М.
- Гаевская Н. С. 1948. Трофологическое направление в гидробиологии, его объект, некоторые основные проблемы и задачи.— Сб. памяти акад. Зернова. М., 27—47.
- Гаузе Г. Ф. 1940. Асимметрия протоплазмы. М.— Л.
- Гаузе Г. Ф. 1941. Экологическая приспособляемость.— Усп. совр. биол., т. 14, в. 2, 227—242.
- Гаузе Г. Ф. 1945. Приобретенные признаки и исходные свойства.— Бюлл. МОИП, отд. биол., т. 50 (3—4), 3—17.
- Джамусова Т. А. 1960. Теплоустойчивость мышечной ткани морских моллюсков.— Цитология, т. 2, № 3, 274—286.
- Дислер Н. Н. 1960. Органы чувств системы боковой линии и их значение в поведении рыб. М.
- Жирмунский А. В. 1960. Исследование температурных адаптаций беспозвоночных Южно-Китайского моря.— Цитология, т. 2, № 6, 675—691.
- Закс М. Г. и Соколова М. М. 1961. Иммуно-серологические различия между отдельными стадами нерки.— Вопр. ихтиол., т. 1, в. 4 (21), 707—715.
- Зенкевич Л. А. и Броцкая В. И. 1937. Материалы по экологии руководящих форм бентоса Баренцева моря.— Учен. зап. МГУ, в. 13, 203—226.
- Зернов С. А. 1934. Общая гидробиология. М.— Л.
- Ивлев В. С. 1938. О превращении энергии при росте беспозвоночных.— Бюлл. МОИП, отд. биол., т. 47 (4), 267—277.
- Ивлев В. С. 1939. Энергетический баланс карпов.— Зоол. журн., т. 18, в. 2, 303—317.
- Ивлев В. С. 1945. Биологическая продуктивность водоемов.— Усп. совр. биол., т. 19, в. 1, 98—120.
- Ивлев В. С. 1948. Трофология как наука.— Природа, № 8, 27—33.
- Ивлев В. С. 1953. Метод оценки популяционной плодовитости рыб.— Тр. Латв. отд. ВНИРО, т. 1, 37—41.
- Ивлев В. С. 1954. Зависимость интенсивности обмена у рыб от веса их тела.— Физиол. журнал, т. 40, № 6, 717—721.
- Ивлев В. С. 1955. Экспериментальная экология питания рыб. М.

- Ивлев В. С. 1959. Опыт оценки эволюционного значения уровней энергетического обмена.—Журн. общ. биол., т. 20, № 2, 94—103.
- Ивлев В. С. 1960. Анализ механизма распределения рыб в условиях температурного градиента.—Зоол. журн., т. 39, в. 4, 454—499.
- Ивлев В. С. 1961. Об утилизации пищи рыбами-планктофагами.—Тр. Севастоп. биол. ст., т. 14, 188—201.
- Ивлев В. С. 1962а. Метод вычисления количества пищи, потребляемой растущей рыбой.—Сб. «Биол. внутр. водоемов Прибалтики», Петрозаводск, 132—137.
- Ивлев В. С. 1962б. Методы определения избираемой освещенности. Руковод. по метод. исслед. физиол. рыб. М. 333—340.
- Ивлев В. С. 1962в. Методы определения избираемой температуры. Там же, 344—353.
- Ивлев В. С. 1963а. О параметрах, характеризующих уровни энергетического обмена.—Применение матем. метод. в биол., сб. 2, 146—151.
- Ивлев В. С. 1963б. Расход энергии при движении креветок.—Зоол. журн., т. 42, в. 10, 1465—1471.
- Ивлев В. С. и Зонов А. И. 1963. Метод определения выживаемости пелагических личинок рыб в зависимости от обеспеченности их пищей.—Тр. Севастоп. биол. станции, т. 15, 279—287.
- Ивлев В. С. и Ивлева И. В. 1948. Превращение энергии при росте птиц.—Бюлл. МОИП, отд. биол., т. 53 (4), 23—37.
- Ивлев В. С. и Лейзерович Х. А. 1960. Экологический анализ распределения животных в градиентных температурных условиях.—Тр. Мурманск. морск. биол. инст. т. 5, 3—27.
- Ивлева И. В. 1961. Вопросы питания белого энхитерея *Enchytraeus albidus* Henle при его культивировании.—Изв. Гос НИОРХ, т. 51, 96—117.
- Ивлева И. В. 1962. Теплоустойчивость мышечной ткани полихет Средиземноморского бассейна.—Зоол. журн., т. 41, в. 9, 1798—1810.
- Ивлева И. В. и Попенкина М. А. 1966а. Влияние общего содержания солей в среде на тепловую устойчивость мышечной ткани полихет.—См. настоящий сборник.
- Ивлева И. В. и Попенкина М. А. 1966б. Влияние температурной адаптации на тканевую термоустойчивость полихет.—Сборник по изучению Черного моря, в печати.
- Кожанчиков И. В. 1937. Плодовитость чешуекрылых в зависимости от экологических условий.—Зоол. журн., т. 16, в. 4.
- Леванидов В. Я. 1949. Значение аллохтонного материала как пищевого ресурса в водоеме на примере питания водяного ослика (*Asellus aquaticus* L.) —Тр. Всесоюз. гидробиол. общ., т. 1, 100—117.
- Лейбсон Л. Г. 1962. Сахар крови. М.—Л.
- Лужин Б. П. 1956. Иссыккульская форель гегаркуни. Фрунзе.
- Малюкина Г. А. и Протасов В. Р. 1960. Слух, «голос» и реакции рыб на звук.—Усп. совр. биол., т. 50, в. 2 (5), 229—242.
- Мантельман И. И. 1958. О распределении молоди некоторых видов рыб в термоградиентных условиях.—Изв. ВНИОРХ, т. 47, в. 1, 3—62.
- Милейковский С. 1960. Суточная динамика численности пелагических личинок донных животных в поверхностных водах пролива Великая Салма.—Зоол. журн., т. 39, вып. 3.
- Николаев И. И. 1949. О продвижении тепловодных и солоноводных элементов фауны и флоры во внутреннюю (восточную) Балтику.—Докл. АН СССР, т. 68, № 2, 397—400.
- Николаев И. И. 1950. Биологические показатели осолонения Балтийского моря.—Природа, № 5, 15—20.
- Пегель В. А. 1950. Физиология пищеварения рыб. Томск.
- Петипа Т. С. 1963. Суточный ритм в питании и суточные рационы *Calanus helgolandicus* в Черном море.—Тр. Севаст. биол. ст., т. 15.

- Скадовский С. Н. 1955. Экологическая физиология водных животных. М.
- Сушения Л. М. 1963. Количественные закономерности фильтрационного питания.—Тр. Севаст. биол. ст., т. 16, 256—276.
- Талиев Д. Н. 1935. К изучению реакции гемоагглютинации у рыб.—Тр. Байкальск. лимнол. ст., т. 6, 87—97.
- Талиев Д. Н. 1940. Опыт применения реакции преципитации к познанию происхождения и истории байкальской фауны.—Тр. Байкальск. лимнол. ст., т. 10, 241—355.
- Талиев Д. Н. 1941. Серологический анализ рас байкальского омуля (*Coregonus migratorius* George).—Тр. Зоол. инст., т. 6, в. 4, 68—92.
- Талиев Д. Н. 1946. Серологический анализ некоторых диких и культурных форм сазана.—Тр. Зоол. инст., т. 8, в. 1, 43—88.
- Ушаков Б. П. 1959а. Теплоустойчивость тканей — видовой признак пойкилотермных животных.—Зоол. журн., в. 9, 1292—1301.
- Ушаков Б. П. 1959б. Физиология клетки и проблема вида в зоологии.—Цитология, т. 1, № 5, 541—561.
- Ушаков Б. П. 1961. О некоторых спорных вопросах цитэкологии.—Цитология, т. 3, № 4, 455—466.
- Флеров Б. А. 1962. Обоимание рыб.—Вопр. ихтиол., т. 2, в. 3 (24), 517—529.
- Черниговский В. Н. 1960. Интероцепторы. М.
- Abstract of Symposium Papers. 1961. Honolulu.
- Andrewartha H. G. 1961. Introduction to the study of animal populations. London.
- Andrewartha H. G. and Birch L. C. 1954. The distribution and abundance of animals. Chicago.
- Ashby W. R. 1956. An introduction to cybernetics. London. (Эшби. 1959. Введение в кибернетику. М.).
- Ashby W. R. 1960. Design for a brain. London. (Эшби. 1962. Конструкция мозга. М.).
- Baule B. 1918. Mitscherlichs Gesetz der physiologischen Beziehungen. Landwirtschaft. Jahrb., Bd. 51, 363—385.
- Beier W. 1960. Biophysics. Leipzig (Байер. Биофизика. 1962. М.).
- Beverton R. J. H. and Holt S. J. 1957. On the dynamics of exploited fish populations. London.
- Boyden A. A. 1942. Systematic serology: a critical appreciation.—Physiol. Zool., v. 15, N 2, 109—145.
- Boyden A. A. 1943. Serology and animal systematics.—Amer. Naturalist, v. 77, N 770, 234—255.
- Boyden A. A. 1951. A half-century of serology.—Serol. Museum Bull., N 6, 1—3.
- Brody S. 1945. Bioenergetics and growth. N. Y.
- Bullock T. H. 1960. Homeostatic mechanisms in marine organisms. Perspective. Marine Biol., 199—210.
- Bünning E. 1958. Die physiologische Uhr. Berlin — Göttingen — Heidelberg (Бюннинг. 1961. Ритмы физиологических процессов. М.).
- Buschkiel A. E. 1937. Lehren aus tropischen Teichwirtschaft.—Z. Fischerei, Bd. 2, 181—199.
- Chapman R. N. 1928. The quantitative analysis of environmental factors.—Ecology, v. 9, N 2, 111—122.
- Chauvin R. 1949. Physiologie de l'insecte. Paris (Шовен. 1953. Физиология насекомых. М.).
- Clarke G. L. 1946. Dynamics of production in a marine area.—Ecol. Monogr., v. 16, N 3, 321—335.
- Clarke G. L. 1954. Elements of ecology. N. Y.—London.
- Clements F. E., Shelford V. E. 1939. Bio-ecology. N. Y.—London.
- Cloudsley-Thompson J. L. 1961. Rhythmic activity in animal physiology and behavior. N. Y.

- Dieneen C. F. 1953. An ecological study of a Minnesota pond.—*Amer. Midland Naturalist*, v. 50, N 2, 349—376.
- Edwards G. A. 1953. Respiratory metabolism. Insect physiology. N. Y.—London, 96—146.
- Ege R., Krogh A. 1914. On the relation between the temperature and the respiratory exchange in fishes.—*Internat. Rev. ges. Hydrobiol. und Hydrogr.*, N 1, 48—55.
- Florkin M. 1944. L'évolution biochimique. Paris. (Флоркен. 1947. Биохимическая эволюция. М.).
- Fraenkel C., Gunn D. F. 1940. The orientation of animals. Kinesis, taxis and compass reactions. Oxford.
- Friederichs K. 1930. Die Grundfragen und Gesetzmässigkeiten der land- und forstwirtschaftlichen Zoologie insbesondere Entomologie. Berlin.
- Fry F. E. J. 1947. Effect of the environment on animal activity.—*Univ. Toronto Stud., Biol. ser.* N 55, Publ. Ontario Fish. Res. Lab., N 68, 1—62.
- Fry F. E. J. 1957a. The lethal temperature as a tool in taxonomy.—*Ann. biol.*, ser. 3, v. 33, N 1, 1—6.
- Fry F. E. J. 1957b. The aeration respiration of fish. In the physiology of fishes, v. 2. N. Y., 1—63.
- Fry F. E. J., Hart J. S. 1948. Cruising speed of goldfish in relation to water temperature.—*J. Fish. Res. Board. Canada*, v. 7, N 4, 169—175.
- Giese A. C. 1957. Cell physiology. Philadelphia—London (Гизе. 1959. Физиология клетки. М.).
- Harker J. E. 1958. Diurnal rhythms in the animal kingdom.—*Biol. Revs.*, v. 33, N 1, 1—52.
- Harnisch O. 1951. Hydrophysiologie der Tiere. Stuttgart.
- Hasler A. D. 1956. Perception of pathways by fishes in migration. *Quart. Rev. Biol.*, N 3, 200—209.
- Hasler A. D. 1957. The sense organs: olfactory and gustatory senses of fishes.—In the physiology of fishes, v. 2. N. Y., 187—207.
- Hemmingsen A. M. 1960. Energy metabolism as related to body size and respiratory surfaces and its evolution.—*Repts Steno Mem. Hosp. and Nord. Insulin Lab.*, v. 9, pt. 2, 7—110.
- Hill A. V. 1931. Adventures of biophysics. London (Хилл. 1935. Эпизоды из области биофизики. М.).
- Hill T. L. 1956. Statistical mechanics. N. Y.—Toronto—London (Хилл. 1960. Статистическая механика. М.).
- Janisch E. 1932. The influence of temperature on the life-history of insect.—*Trans. Entomol. Soc. London*, v. 80, 137—168.
- Jones F. R. H. 1955. Photo-kinesis in the ammocoete larva of the brook lamprey.—*J. Exper. Biol.*, v. 32, N 3, 492—503.
- Juday C. 1940. The annual energy budget of an inland lake.—*Ecology*, v. 21, N 3, 438—451.
- Kleerekoper H., Chagnon E. C. 1954. Hearing in fish, with special reference to *Semotilus atromaculatus* (Mitchill).—*J. Fish. Res. Board. Canada*, v. 11, N 2, 130—152.
- Krogh A. 1939. Osmotic regulation in aquatic animals. London.
- Krogh A. 1941. The comparative physiology of respiratory mechanisms. Philadelphia.
- Kulzer E. 1959. Neue Untersuchungen über Schreck- und Warmstoffe in Tierreich. *Naturwissen. Rundschau*, Bd. 12, H. 8, 296—302.
- Lack D. 1954. The natural regulation of animal numbers. Oxford (Лэк. 1957. Численность животных и ее регуляция в природе. М.).
- Lee J. I. 1961. Le sardine du golfe Lion (*Sardina pilchardus*); Premières données sur l'hémotologie et la sérologie.—*Rev. travaux*, v. 25, fasc. 4, 417—516.
- Lindemann R. L. 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology.—*Ecology*, v. 23, N 3, 399—418.

- Lovenstein O. 1957. The acoustico-lateralis system. In the physiology of fishes, v. 2. N. Y. 155—186.
- MacArthur R. 1955. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability.—*Ecology*, v. 36, N 3, 533—536.
- Mayr E. 1942. Systematics and the origin of species. N. Y. (Майр. 1947. Систематика и происхождение видов. М.).
- Mayr E., Linsley E. G., Usinger R. L. 1953. Methods and principles of systematic zoology. N. Y. (Майр, Линсли, Юзингер. 1956. Методы и принципы зоологической систематики. М.).
- Mitscherlich E. A. 1923. *Bodenkunde für Land- und Forstwirte*. Berlin.
- Neresheimer E. 1908. Über den Nachweis der Blutverwandtschaft bei Fischen durch die Serumdiagnose.—*Allgem. Fischerei-Ztg.*, Bd. 19, H. 33, 542—544.
- Nicol J. A. C. 1960. The biology of marine animals. London.
- Nuttall G. H. F. 1901. On the formation of specific antibodies in the blood following upon treatment with the sera of different animals, together with their use in legal medicine.—*J. Hyg.*, v. 1, 357—387.
- Odum H. T. 1957. Trophic structure and productivity of Silver Spring, Florida.—*Ecol. Monogr.*, v. 27, N 1, 55—112.
- O'Rourke F. I. 1959. Serological relationships in Genus *Gadus*.—*Nature*, v. 183, N 25, 1192.
- Patten B. C. 1959. An introduction to the cybernetics of the ecosystem: the trophic-dynamic aspect.—*Ecology*, v. 40, N 2, 221—231.
- Patten B. C. 1961. Preliminary method for estimating stability of plankton.—*Science*, v. 134, N 3484, 1010—1011.
- Patten B. C. 1962. Species diversity in net phytoplankton of Raritan Bay.—*J. Marine Res.*, v. 20, N 1, 57—75.
- Pintendrih C. S. 1960. Perspectives in the study of biological clocks.—*Perspect. Marine Biol.*, 239—268.
- Precht H. J., Christophersen J., Hensel H. 1955. *Temperatur und Leben*. Berlin.
- Prigogine J. 1955. An introduction on the thermodynamique of irreversible processes. Brussel.
- Prosser C. L. 1955. Physiological variation in animals.—*Biol. Revs.*, v. 30, N 3, 229—262.
- Remane A. 1934. Die Brackwasserfauna.—*Zool. Anz.*, 7 Suppl., Bd. 34—74.
- Richman S. 1958. The transformation of energy by *Daphnia pulex*.—*Ecol. Monogr.*, v. 28, N 3, 273—291.
- Ridgway G. J., Klontz G. W., Matsumoto C. 1959. Intraspecific differences in the serum antigens of red Salmon demonstrated by immunochemical methods. Bur. Commercial Fish. Seattle—Washington.
- Robertson J. D. 1960. Osmotic and ionic regulation in aquatic invertebrates. Sympos.: Res. advances in invertebr. physiol., Oregon. 229—246.
- Schlieper C. 1929. Über die Einwirkung niederer Salzkonzentrationen auf marine Organismen. *Zs. vergl. Physiol.*, Bd. 9, H. 2/3, 478—514.
- Scholander P. F., Flagg W., Hock R. J., Irving L. 1953a. Studies on the physiology of frozen plants and animals in the Arctic.—*J. Cell. and Compar. Physiol.*, v. 42, suppl. 1, 1—56.
- Scholander P. F., Flagg W., Walter W., Irving L. 1953b. Climatic adaptation in arctic and tropical poikilotherm.—*Physiol. zool.*, v. 26, N 1, 67—92.
- Schrödinger E. 1945. What is life? N. Y. (Шредингер. 1947. Что такое жизнь? М.).
- Shaw J. 1960. The mechanisms of osmoregulation.—In comparative biochemistry, v. 2. N. Y.—London, 471—513.
- Shoup Ch. 1932. Salinity of the medium and its effect on respiration of the sea-anemone.—*Ecology*, v. 13, N 1, 81—85.

- Sindermann C. J., Mairs D. F. 1959. A major blood group system in Atlantic sea herring.—Copeia, N 3, 228—232.
- Slobodkin L. B. 1962. Growth and regulation of animal populations. N. Y.
- Spaas J. T. 1959. Contribution à la biologie de quelques Cichlides. 3. Phénomènes énergétiques en fonction de la température.—Hydrobiol., v, 14, N 2, 155—176.
- Teal J. M. 1957. Community metabolism in a Cold Spring.—Ecol. Monogr., v. 27, N 3, 283—302.
- Teichmann H. 1957. Das Riechvermögen des Hales (*Anguilla anguilla* L.).—Naturwissenschaften, Bd. 44, H. 7, 242.
- Terroine E. F., Wurmser R. 1922. L'énergie de croissance. I. Le développement de l'*Aspergillus niger*.—Bull. Soc. chim. biol., t. 4, 519—567.
- The physiology of Crustacea, v. 1. 1960. Waterman T. H. (Ed.). N. Y.—London.
- Thienemann A. 1925. Der See als Lebensinheit.—Naturwissenschaften, Bd. 13, N 27, 589—600.
- Thienemann A. 1940. Rassenbildung bei *Planaria alpina*.—Zool. Ber., Bd. 49, H. 3, 84—85.
- Thorson G. 1950. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates.—Biol. Revs., v. 25, H. 1, 1—45.
- Vollenweider R. A. 1953. Einige Bemerkungen zur ökologischen Valenzanalyse. I. Mitt. Mathematisch-ökologische Analyse.—Schweiz. Z. Hydrobiol., Bd. 45, N 4.
- Wiener N. 1948. Cybernetics. N. Y. (Винер. 1958. Кибернетика. М.).
- Wunder W. 1936. Physiologie der Süßwasserfische Mitteleuropas. Handb. der Binnenfisch. Mitteleuropas, Bd. 2, Stuttgart.
- Zeuthen E. 1953. Oxygen uptake as body size in organisms.—Quart. Rev. Biol., N 1, 1—12.