

В. С. ИВЛЕВ

ГЕТЕРОТРОФНАЯ ОБЛАСТЬ ПРОДУКЦИОННОГО ПРОЦЕССА*

Последние три десятилетия, начиная с работ А. Тинеманна (Thinemann, 1931) и Мюнстер Стрэма (Strom, 1932), проблема биологической продуктивности водоемов находится в центре внимания гидробиологов различных направлений. Как и другие активно развивающиеся области знания, проблема продуктивности по мере накопления фактического материала, претерпевает более или менее значительные изменения, требующие своевременного пересмотра сложившихся представлений. Настоящее сообщение представляет попытку в краткой форме изложить состояние и ближайшие перспективы проблемы биологической продуктивности водоемов в ее гетеротрофной области.

Очевидно, что столь широкий вопрос не может быть подвергнут обстоятельному рассмотрению в рамках короткой статьи. Отсюда многие важные элементы проблемы даются в неоправданно лаконичной форме. С другой стороны, стремясь придать изложению вопроса возможно более целостный характер, нам неизбежно придется коснуться ряда известных и даже банальных положений, рискуя, что для читателей они будут малоинтересными.

Нет необходимости останавливаться на проблеме продуктивности в целом. И в советской и в зарубежной литературе имеется большое количество обзорных работ, простое перечисление которых заняло бы слишком много места. Назовем в качестве примеров статьи и книги В. А. Водяницкого (1954), Ивлева (1945), Г. С. Карзинкина (1952), Кларка (Clarke, 1946, 1954), Эльстера (Elster, 1954), Макфедьена (Macfadyen, 1948, 1957), Одэма (Odum, 1953), Оле (Ohle, 1956), Риккера (Ricker, 1946). Этот перечень может быть многократно увеличен.

Следует отметить, что ограничение данной проблемы только анализом процессов образования первичного органического вещества, как это следует из работ Гроте (Grote, 1934), Харвея (Harvey, 1945), Мортимера (Mortimer, 1939) и некоторых других океанологов и лимнологов, оставляет за гранью данной проблемы важнейшие явления, протекающие в водоемах. Признавая фундаментальное значение вопросов, связанных с изучением первичной продукции, следует признать, что не менее важной стороной проблемы продуктивности будет рассмотрение дальнейшей судьбы первичной органики, трансформирующейся в последовательном ряде гетеротрофных организмов (Водяницкий, 1954). Такое, более широкое понимание проблемы является

* Доклад, прочитанный на научном совещании «Гетеротрофные звенья биологической продуктивности водоемов». Севастополь, 17—21 апреля 1961 г.

не только логическим следствием из интегрального подхода к протекающим в водоеме процессам, но и диктуется рядом дополнительных соображений, в частности, связанных с вопросами хозяйственной эксплуатации тех или иных ресурсов водоемов. Кроме того, ограничивая проблему продуктивности только процессом образования первичной органики, оказываются вне поля зрения пути и формы превращения аллохтонного органического вещества, роль которого в некоторых водоемах, обычно небольших, весьма значительна [Жадин (1940), Ивлев и Ивасик (1961)].

Следует признать, что в противоположность учению о первичной продукции основные принципы и формулировки гетеротрофной области проблемы продуктивности менее четки и определены. Эта неопределенность возникла вследствие принципиально большей сложности данной области и отсюда — меньшей изученности гетеротрофных звеньев продукционного процесса.

Прежде всего следует возможно более определенно сформулировать два положения.

1. Учитывая многоступенчатость процесса продуктивности в ее гетеротрофной области, необходимо решить, что будет служить количественным выражением процесса.

2. В каких единицах следует вести учет тех превращений, из которых в конечном счете данный процесс складывается.

Нам кажется, что универсальной меры в первом случае не может быть. В зависимости от конкретных задач такой мерой может служить любая, произвольно выбранная группа однородных по своему положению в экосистеме организмов. Идеальным будет такое положение, когда могут быть количественно оценены все предшествующие звенья продукционного процесса, от первичной продукции до интересующей нас в данном случае группы организмов. Однако последнее не необходимо. Достаточно убедительное решение задачи о факторах, определяющих продукцию данной категории организмов, может быть получено и без анализа всех звеньев процесса. Именно по такому пути развивается учение о рыбопродукции водоемов — учение первостепенной практической важности.

Более просто решается второй вопрос. Образовавшееся в водоеме первичное органическое вещество или аллохтонная органика, попавшая в него извне, может многократно воспроизводиться в последовательных звеньях. С другой стороны, энергия, заключенная в этом веществе, в ходе дальнейших превращений только теряется и никогда не воспроизводится гетеротрофными организмами заново. Следовательно, единственно объективной формой оценки многоступенчатого продукционного процесса будет выражение последнего в энергетических единицах.

Энергетический подход к проблеме продуктивности в настоящее время завоевал доминирующее положение. После работ Джеди (Juday, 1940), В. С. Ивлева (1939, 1945), Линдемана (Lindemann, 1942) расчет энергетических превращений в водоемах различного типа стал основным рабочим методом.

Коротко остановимся еще на двух моментах.

В теоретической экологии, начиная с упомянутой работы Линдемана, широкое распространение получила концепция «трофических уровней». Под уровнем понимается сумма организмов, занимающих одинаковое положение в трофических циклах: продуценты (растения), консументы первого порядка (животные-вегетарианцы), консументы

второго порядка (животные-хищники, питающиеся этими вегетарианцами) и т. д.

Плодотворность данного понятия не вызывает сомнений, поскольку его использование превращает все многообразие отдельных пищевых связей в стройную логическую систему. Во всех исследованиях, посвященных конкретному анализу продукционного процесса [Линдеман (Lindemann, 1942), Кларк (Clarke, 1954), Одэм (Odum, 1957) и др.], все расчеты велись на основании соответствующих величин, характеризующих продукцию последовательных уровней.

Тем не менее имеются серьезные возражения против этого понятия (Ивлев, 1945). Главным из них является то обстоятельство, что объединение в одну категорию — уровень животных, потребляющих одинаковую пищу, но совершенно различных по другим биологическим характеристикам, приводит к неоправданной схематизации. Например, пользуясь понятием уровней, мы должны как единое целое рассматривать группу из следующих животных: толстолобик, дафния и анадонта, поскольку для всех их пищей являются планктонные водоросли. В море подлежат объединению рыбы-планктофаги, гребневники, баянусы и другие животные.

Искусственность таких объединений очевидна. Однако, в тех случаях, когда уровень составляют виды достаточно биологически однородные, вести расчет, основываясь на данной концепции, возможно и удобно.

Важным элементом продукционного процесса являются бактерии. Роль последних в энергетических превращениях двояка. Во-первых, все процессы деструкции органического вещества в водоеме на всех уровнях являются чисто микробиологическими, поскольку прямого химического окисления органики в природе, по-видимому, нет (Кузнецов, 1952). Масштабы этого процесса огромны, и им совершенно не соответствуют проведенные до сих пор исследования. Во-вторых, микроорганизмы вновь вступают в трофические циклы в качестве пищевого материала. В последнем случае они не будут представлять чего-то принципиально специфического, и общие количественные закономерности питания в той или иной мере будут применимы к ним так же, как и к любой иной пище (Родина, 1951).

Мы не будем останавливаться на конкретных исследованиях продукционного процесса в его гетеротрофной области. Для этого, во-первых, потребовалось бы слишком много времени и, во-вторых, основные работы (Джеди, Линдемана, Кларка, Одэма) достаточно подробно обсуждены в последней книге Г. Г. Винберга (1960). Заметим лишь, что, кроме перечисленных работ, где произведена попытка оценить все звенья продукционного процесса и их количественные взаимосвязи, имеется огромное количество исследований, посвященных отдельным элементам общей картины. Нам кажется, что ближайшая перспектива изучения продукционного процесса, учитывая его сложность и многофазность, в основном, сводится к углубленному анализу процессов, характеризующих количественные закономерности в отдельных, но различных по своей природе звеньях. Лишь накопление фактического материала по отдельным элементам энергетических превращений и его последующая систематизация позволят подойти к решению более общих вопросов, касающихся всего продукционного процесса в целом.

Таким образом, основной задачей при изучении продукционного процесса будет определение величины продукции на любом ее уров-

не, а также оценка факторов, обуславливающих данную продукцию. Попытаемся представить систему отношений различных показателей, функционально определяющих интенсивность и направление энергетических превращений в одном трофическом звене.

Очевидно, что величина продукции будет равна произведению средних индивидуальных приростов в единицу времени на численность соответствующих животных. Следовательно, рассмотрению в данном аспекте подлежат две группы закономерностей: определяющие скорость индивидуального роста и регулирующие динамику численности учитываемых популяций животных. Природа этих закономерностей различна. Первые имеют в основном физиологический характер, вторые — экологический. Заметим, что такое деление несколько искусственно, и недавно на одном примере рыба—планктон мы пытались показать, как тесно переплетаются обе эти группы закономерностей (Ивлев, 1961). Тем не менее для удобства рассмотрим их в отдельности.

Физиологический аспект проблемы продуктивности в основном сводится к анализу закономерностей утилизации поглощенной пищи. Очевидно, что эта пища может расходоваться в трех направлениях:

1 — часть пищевого материала выводится организмом в неусвоенной форме;

2 — часть покрывает расходы энергии обменных процессов;

3 — если величина рациона оказывается больше суммы двух первых слагаемых, то избыток пищи используется организмом для роста или накопления депозитных материалов.

В простейшей форме баланс энергии растущего животного выражается следующим уравнением (Винберг, 1956):

$$aQ = Q' + M,$$

где: Q — энергия пищи, Q' — прирост, M — расходы энергии на обменные процессы (дыхание), a — усвояемость пищи.

Попытаемся несколько подробнее охарактеризовать количественную сторону каждого из перечисленных слагаемых.

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 какой-то мере от условий внешней среды. Пища, состоящая из материалов животного происхождения, как правило, в химическом отношении достаточно однородна. В силу этого величина усвояемости для хищников всех порядков варьирует в относительно узких пределах. Например, для подавляющего большинства рыб эта усвояемость близка к 0,8 или 80% от валового рациона.

Иное положение наблюдается у животных-вегетарианцев. Большая пестрота сравнительно небольших фактических данных в этой части не позволяет в настоящее время найти ни более или менее достоверные средние величины, ни даже определить предельные значения усвояемости. Во всяком случае диапазон последней очень широк, по-видимому, от величин, близких к 0,8 до сотых или даже тысячных долей рациона. Заметим, что влияние объема пищевой порции наибольшее значение имеет также при питании растительной пищей. При интенсивном питании некоторых животных нередко наблюдается, что усвояемость резко снижается и значительный процент пищи не ассимилируется организмом.

Следует вместе с тем иметь в виду, что неусвоенные продукты питания не выпадают из продукционного цикла, но вливаются в него на иных уровнях, обычно после переработки микроорганизмами. Известны даже случаи, когда малоизмененные в пищеварительных трактах животных неусвоенные элементы пищи повторно поглощаются теми же животными, что, по-видимому, повышает общий итог ассимиляции (Ивлева, 1961).

Энергетические расходы, связанные с обменными процессами, изучены наиболее полно, хотя некоторые вопросы и здесь еще нуждаются в дополнительных исследованиях.

Наиболее значительным обобщением в области энергетического обмена, адекватной мерой которого является скорость поглощения кислорода, явилось установление строгой количественной зависимости интенсивности обмена от индивидуальной массы животного. Накопленный обширный материал в данном направлении привел также к убеждению, что параметры найденной зависимости представляют собой весьма устойчивые величины для животных широких систематических групп. В настоящее время наиболее полно в этом отношении обработаны рыбы (Винберг, 1956) и ракообразные [последняя сводка под редакцией Уотермана (Waterman, 1960)]. Накоплены, но еще не обобщены материалы и по другим группам водных животных.

Данная зависимость имеет параболический характер и выражается уравнением:

$$M = bW^k$$

где: M — расход энергии на обмен, W — индивидуальный вес животного, b и k — коэффициенты.

Найденная закономерность представляет высокую ценность, ибо избавляет от необходимости в каждом отдельном случае проводить громоздкие и трудоемкие опыты по определению интенсивности обмена (Ivlev, 1960).

Однако, и в данной области имеются вопросы, подлежащие уточнению. Зависимость интенсивности обмена от веса животных хорошо оправдывается для последних, находящихся в состоянии относительного покоя. Но в природе, за сравнительно редкими исключениями, животные часть времени более или менее подвижны, причем сам процесс питания обуславливается определенными энергетическими расходами. Если учесть, что расходы энергии на движения (так называемый активный обмен) могут в несколько раз превышать интенсивность обмена в состоянии покоя, то значение этой формы энергетических превращений трудно переоценить (Ивлев, 1959).

Накопление фактических данных по активному обмену у водных животных только начинается, причем фактический материал здесь ограничивается почти исключительно рыбами (Винберг, 1956; Фру, 1957). Для большинства водных беспозвоночных даже отсутствует соответствующая методика измерений. Поэтому в настоящее время невозможно наметить пути будущих обобщений, которые, несомненно, выкристаллизуются в результате дальнейшей работы.

Весьма приближенно можно говорить лишь о порядке величин активного обмена у рыб. Сопоставление рационов, полученных разными методами, позволяет предполагать, что при некоторой «средней» ситуации активный обмен рыбы примерно равен энергетическим затратам ее же в состоянии покоя (Ivlev, 1960).

Не имея возможности подробнее останавливаться на этом вопро-

се, еще раз следует призвать к быстрейшему накоплению фактических данных в части количественной оценки активного обмена у водных животных разных систематических групп.

Не менее важным параметром энергетических превращений в организме является использование части рациона в процессе роста. Очевидно, что избыток ассимилированной 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 депозитных веществ, в первую очередь — жира.

Количественными показателями этих превращений служат энергетические коэффициенты роста: первого порядка, если относить энергию приростов к валовой энергии пищи, и второго — к ассимилированной части рациона (Ивлев и Ивлева, 1948).

Эти коэффициенты просты и удобны для использования в различных расчетах. Определяясь в высокой степени постоянными биохимическими системами, коэффициенты роста в свою очередь обладают большой устойчивостью и мало зависят от факторов окружающей среды (Ивлев, 1938).

Вместе с тем в процессе роста животных и изменений при этом энергетического баланса происходят закономерные изменения коэффициентов роста. Обладая в начальных стадиях роста максимальной величиной, данные коэффициенты затем начинают снижаться и, естественно, в момент прекращения роста они оказываются равными нулю (Ивлев, 1938).

Несмотря на общепризнанное значение коэффициентов роста, именуемых также коэффициентами использования энергии, характер их возрастных изменений изучен явно недостаточно. Во-первых, оказалось, что их постоянство не столь велико, как это казалось ранее. Во-вторых, их величина в значительной мере определяется энергетическими затратами, связанными с процессом добывания пищи, являющимся функцией плотности популяции пищевых организмов (Ивлев, 1961). Здесь мы вновь сталкиваемся с необходимостью измерений величин активного обмена и факторов, определяющих его удельный вес в общем энергетическом балансе животных.

Очевидно, что, зная количественные законы возрастной динамики коэффициентов роста, нетрудно рассчитать количество пищи, потребленной животным за всю его жизнь или любой отрезок последней. Нет нужды доказывать, что эти величины являются основой для оценки потока энергии в некоторой экологической системе или, другими словами, продукционного процесса в его гетеротрофной области.

Переходим к системе представлений, характеризующей другой аспект рассматриваемой проблемы. Следует заранее оговориться, что здесь мы оказываемся в менее изученной области и многие ее элементы не выходят за рамки предварительных гипотез.

Трофический принцип, лежащий в основе современного уровня учения о продуктивности водоемов, встречает многочисленные затруднения при переходе от анализа энергетических превращений, ограниченных отдельным индивидуумом, к попытке найти количественные энергетические закономерности, справедливые для популяций или более сложных экологических систем. Заметим, что при конкретных изучениях продукционного процесса вопрос о численности животных, составляющих тот или иной трофический уровень, практически игнорируется. Вместе с тем, очевидно, что даже в простейшем случае эко-

логический аспект продукционного процесса сводится к определению функциональной связи между численностями популяций, где одна служит пищевым материалом для другой.

Первым и наиболее очевидным вопросом в данной области будет вопрос о величине индивидуальных рационов в зависимости от концентрации пищевых организмов. Имеющиеся в этом отношении наблюдения позволяют наметить достаточно отчетливо формулируемые функциональные зависимости. Их природа показана нами на рыбах (Ивлев, 1957) и недавно Л. М. Сушеней (1961) — на животных-фильтровальщиках. Общий тип зависимости для животных столь различных типов питания вселяет надежду, что найденная зависимость достаточно универсальна и может быть использована для многих, если не всех простейших экологических систем.

Напомним, что данная зависимость имеет следующий вид:

$$\frac{dr}{dp} = c(R - r),$$

где: r — реальная величина рациона, наблюдаемая при концентрации пищи, равной p , R — максимальный рацион при p и c — безразмерный коэффициент. Проинтегрировав приведенное выражение, получаем:

$$r = R(1 - e^{-cp}).$$

В недавней работе Н. Рашевский (Rashevsky, 1959) предложил другую, неэкспоненциальную зависимость, несколько отличающуюся от нашей, а именно:

$$r = \frac{cRp}{1 + cp}$$

Согласно этому уравнению, кривая зависимости r от p идет более полого и величины рационов оказываются ниже, чем вычисленные по нашей формуле.

Необходимым условием объективного понимания количественных закономерностей продукционного процесса является знание динамики численности каждой из отдельных популяций. Нетрудно показать, что эти закономерности выходят за пределы чисто трофологической концепции проблемы продуктивности или входят в последнюю в очень осложненной форме. Например, гибель посадочного материала в результате похолодания в рыбоводном пруду не восполняют конечный выход рыбопродукции самые благоприятные кормовые условия данного водоема. Огромная смертность на ранних стадиях развития пелагических рыб в море не будет компенсирована богатым развитием планктона, являющегося пищей для рыб старших возрастов. Эти примеры достаточно элементарны, но они отчетливо свидетельствуют о том, что продукция любой группы животных еще не определяется ее пищевыми ресурсами. Если скорость роста животных в значительной мере обусловлена трофическими условиями, то второй элемент произведения — численность этих животных не находится в прямой функциональной зависимости от количества пищи или, другими словами, от энергетической характеристики предыдущего уровня.

Отсюда следует простое положение. Энергетические ресурсы предыдущего уровня определяют предел продукции последующего уровня, причем этот предел практически никогда не достигается. В силу того, что в природе не может быть идеального баланса, когда из не-

которой популяции пищевых организмов выедается строго та ее часть, которая определяет продукцию этой популяции на максимально высоком уровне, степень ее утилизации никогда не достигнет теоретически возможного выхода продукции.

Здесь уместны некоторые аналогии с современным учением о динамике численности популяции промысловых рыб, изложенном в капитальных сводках (Beverton a. Holt, 1957; Ricker, 1958 и др.). Как известно, основными показателями, характеризующими эту динамику, являются коэффициенты смертности: промысловой и естественной. Первый из них представляет скорость смертности от вылова части популяции, второй — смертность от любых природных причин.

В продукционном процессе, рассматривая любую популяцию организмов, служащих пищей для животных более высокого уровня, мы можем приравнять промысловую смертность к выеданию части популяции этими животными, и естественную смертность — к гибели второй части популяции от любых иных причин. Очевидно, что нас в первую очередь интересует первая величина, поскольку она определяет величину энергии, используемой в последующем трофическом звене. При изучении динамики популяции рыб этот показатель находится просто на основании данных промысловой статистики. В нашем случае количественная оценка выедания части популяции определенными, интересующими нас животными представляет весьма сложную задачу.

С другой стороны, в учении о динамике популяций рыб одной из главных величин, подлежащих определению, является абсолютная численность рыб в данной популяции. Различные подходы к этому вопросу далеко не совершенны и как правило применимы в отдельных, лишь наиболее благоприятных случаях. На уровнях продукционного процесса более низких, чем рыбы, современные гидробиологические методы количественной оценки численности популяций при соблюдении надлежащих условий могут дать достаточно надежные результаты.

Как видно, аналогия методов изучения динамики численности промысловых рыб и продукционного процесса, как и всякая иная аналогия, относительна. Однако, конечные цели в обоих случаях близки. Если в теории рыболовства главная задача заключается в оценке той части популяции рыб, вылов которой приведет к максимальным и устойчивым уловам (так называемым «оптимальным уловам»), то при изучении продукционного процесса нас также должен в первую очередь интересовать вопрос о максимально возможных величинах перехода энергии от одного уровня к последующему.

Заметим, что в конкретных исследованиях продукционного процесса (Линдеман, Одэм, Кларк) авторы основную задачу сводили к количественной оценке продукции отдельных уровней и определению многочисленных соотношений, выражаемых разного рода индексами, между отдельными элементами энергетических превращений. Такой подход к изучению продуктивности закономерен и почти неизбежен на первых стадиях анализа данной проблемы. Однако его нельзя признать совершенным, ибо научное познание какого-либо явления требует не только констатации фактов и их количественной характеристики, но и объяснения, почему имеют место именно наблюдаемые величины и какими они могут быть при изменении ситуации в том или ином направлении,

Возможность использования принципов и методов изучения динамики численности популяций рыб для анализа продукционного процесса, по-видимому, может быть полезна, но далеко недостаточна. Не следует забывать, что эти методы далеки от совершенства и сами находятся в стадии разработки. Экологическая обусловленность продукционного процесса значительно сложнее и требует привлечения дополнительных методов анализа. Напомним, что при изучении динамики популяций рыб игнорируются такие осложняющие обстоятельства, как избираемое питание, конкуренция, влияние характера распределения пищи и прочее. Эти обстоятельства в равной мере обязательны для анализа продукционного процесса, и все они еще не вошли в круг вопросов, оцениваемых с позиций проблемы продуктивности.

Выше говорилось об искусственности разделения закономерностей, определяющих ход продукционного процесса на физиологические и экологические. Фактически они переплетаются очень тесно и при конкретных расчетах продукции, даже в наиболее упрощенных системах, неизбежно приходится оперировать и теми и другими. Покажем эту взаимообусловленность на двух примерах.

Нами была предпринята попытка построить количественную модель для одного трофического звена рыба—планктон (Ивлев, 1961). Используя уравнение функциональной зависимости величин рациона от концентрации пищи, были найдены соответствующие величины последних для разных пищевых ситуаций. С другой стороны, на основании прямых определений величин энергетического обмена в состоянии покоя и при средней «охотничьей» подвижности рыбы вычислялись энергетические расходы, также зависящие от концентрации пищи. Используя параметры, характеризующие эти основные процессы, оказалось возможным представить баланс прихода и расхода энергии в зависимости от концентрации пищи. Отсюда, уже было нетрудно определить ту критическую концентрацию последней, когда получаемые в процессе охоты рационы не покрывали энергетические расходы самой охоты и рыбы были обречены на голод. Дополнительные расчеты позволили определить коэффициенты выедания и некоторые другие показатели, в частности, скорость роста в широком диапазоне пищевых условий.

Все эти расчеты выполнены для одной «средней» особи данной популяции рыб. Такой подход возможен, но в некоторых случаях он оказывается недостаточным для решения задач продукционного характера.

Представим себе систему «хищник—жертва», где популяция первых складывается из животных, быстро погибающих, если они получают рационы ниже некоторой минимально-необходимой величины. К таким животным относятся, в частности, личинки рыб в начальных стадиях экзогенного питания.

Очевидно, что в этом случае распределение величин рациона будет подчиняться вероятностно-случайным (стохастическим) закономерностям и при любом уровне питания, характеризуемого «средними» величинами рациона, часть популяции фатально получит рационы ниже, чем энергетические траты за тот же отрезок времени, и, следовательно, погибнет от недостатка пищи. С другой стороны, те же закономерности свидетельствуют, что даже в том случае, когда «средние» рационы будут ниже минимально необходимых, некоторая, вполне определенная доля личинок все же получит рационы, покрываю-

щие энергетические расходы и, следовательно, будет способна к дальнейшему существованию (Ивлев и Зонов, 1961).

Поскольку при анализе продукционного процесса мы всегда имеем дело со множественностью организмов, составляющих те или иные популяции, количественная характеристика различного рода связей, по-видимому, носит в основном не детерминированный, но скорее корреляционный характер и должна решаться при использовании методов теории вероятности.

Недетерминированный характер связей, характеризующий продукционный процесс, не исключает, но ограничивает трофологический принцип последнего. Не имея возможности подробнее остановиться на этом положении в настоящем сообщении, заметим, что в недавно опубликованной монографии Г. К. Ижевского (1961), посвященной рассмотрению закономерностей формирования промысловой продуктивности морей с позиций многолетних колебаний гидрологического режима в общепланетарном аспекте, автор оперирует связями в основном коррелятивного характера, хотя и не говорит об этом достаточно определенно. С другой стороны, Л. Г. Виноградов (1959) корреляционный анализ положил в основу анализа бентической продукции Каспийского моря, придя, как известно, к ряду важных заключений.

В заключение мы позволим себе заметить следующее.

В настоящее время не нуждается в доказательстве положение о том, что изучение проблемы продуктивности невозможно без широкого использования математических методов анализа. Однако, применяемые в этом направлении математические приемы, по-видимому, неадекватны сложности того явления, которое представляет продуктивность водоема.

Глубокий интерес в этом аспекте вызывает новая область математического анализа — теория информации. Возникшая немногим более 10 лет назад, теория информации нашла широкое применение в различных отраслях науки и техники, уже завоевав себе прочное положение в системе других математических дисциплин. Все глубже эта теория проникает в биологию, поскольку «она обеспечивает возможность количественного анализа организации и специфичности» (Йокки, 1960). Г. Кастлер (1960) пишет: «Эмпирически установлено, что, если система чрезвычайно сложна и состоит из очень большого числа компонентов, то имеет место явление объединения. Иными словами, некоторые компоненты организуются таким образом, что сильно взаимодействуют друг с другом, но по отношению к остальной части системы и внешнему миру выступают как единое целое... Подобное явление никогда не было объяснено по существу; не исключено, что использование теории информации сделает возможным его количественное рассмотрение». Нетрудно видеть, что явление биологической продуктивности весьма полно соответствует сформулированному положению. Действительно, продукционный процесс представляет собой поток информации, начало которого имеет космический характер (солнечная радиация) и конец — любой избранный уровень энергии. По-видимому, уже сейчас продукционный процесс может быть выражен в мерах количества информации. Имеется также возможность приближенно рассчитать максимально возможное использование энергии в каждом конкретном случае. Можно принять, что при этом система будет находиться в состоянии редкодостижимого равновесия, при котором энтропия имеет абсолютный максимум. Тогда, согласно Г. Брансону (1960), «всякое отклонение от равновесия означает

уменьшение энтропии». Поскольку информация является мерой негативной энтропии (Brillouin, 1956), продукционный процесс становится доступным для оценки с позиции его большей или меньшей организованности.

Эти положения уже начинают проникать в экологические проблемы, непосредственно соприкасающиеся с теорией продуктивности. Назовем недавнюю работу Х. Одэма с соавторами (Odum a. oth, 1960), статьи Б. Паттена (Patten, in press.) и другие. Будем надеяться, что теория информации даст в наши руки методы, которые позволят на более высоком уровне решать фундаментальной важности задачи, связанные с проблемой продуктивности водоемов.

ЛИТЕРАТУРА:

- Брансон Г. 1960. Рассмотрение некоторых мембранных явлений в рамках теории информации. Сб. «Теория информации в биологии», М.
- Винберг Г. Г. 1956. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск.
- Винберг Г. Г. Первичная продукция водоемов. Минск. 1960
- Виноградов Л. Г. 1959. Многолетние изменения северокаспийского бентоса. Тр. ВНИРО, т. 38.
- Водяницкий В. А. 1954. О проблеме биологической продуктивности водоемов и, в частности, Черного моря. Тр. Севаст. биол. ст., т. 8.
- Жадин В. И. 1940. Фауна рек и водохранилищ. Тр. Зоол. инст. АН СССР, т. 5.
- Ивлев В. С. 1938. О превращении энергии при росте беспозвоночных. Бюлл. МОИП, т. 47(4).
- Ивлев В. С. 1939. Энергетический баланс карпов. Зоол. журн., т. 18, вып. 2.
- Ивлев В. С. 1945. Биологическая продуктивность водоемов. Усп. совр. биол., т. 19, вып. I.
- Ивлев В. С. 1957. Экспериментальная экология питания рыб. М.
- Ивлев В. С. 1959. Опыт оценки эволюционного значения уровней энергетического обмена. Журн. общ. биол., т. 20, № 2.
- Ивлев В. С. 1961. Об утилизации пищи рыбами-планктофагами. Тр. Севаст. биол. ст., т. 14.
- Ивлев В. С. и Зонов А. И. 1961. Метод определения выживаемости пелагических личинок рыб в зависимости от обеспеченности их пищей. Тр. Севаст. биол. ст., т. 15.
- Ивлев В. С. и Ивасик В. М. 1961. Материалы по биологии горных рек Советского Закарпатья. Тр. Всесоюз. гидробиол. общ., т. 11.
- Ивлев В. С. и Ивлева И. В. 1948. Превращение энергии при росте птиц. Бюлл. МОИП, т. 53(4).
- Ивлева И. В. 1961. Питание белого энхитрея. Тр. ГосНИОРХ, т. 61.
- Ижевский Г. К. 1961. Океанологические основы формирования промысловой продуктивности морей. М.
- Июки Г. 1960. Некоторые вводные замечания о приложении теории информации к биологии. Сб. «Теория информации в биологии», М.
- Карзинкин Г. С. 1952. Основы биологической продуктивности водоемов. М.
- Кастлер Г. 1960. Азбука теории информации. Сб. «Теория информации в биологии», М.
- Кузнецов С. И. 1952. Роль микроорганизмов в круговороте веществ в озерах. М.
- Родина А. Г. 1951. О роли отдельных групп бактерий в продуктивности водоемов. Тр. пробл. и темат. совещ. Зоол. инст. АН СССР, I.
- Сущеня Л. М. 1961. Количественные данные о питании и балансе энергии *Artemia salina* (L). ДАН СССР, т. 143, № 5.
- Beverton R. J. H. and Holt S. J. 1957. On the dynamics of exploited fish populations. London.
- Brillouin L. 1956. Science and information theory. New-York.
- Clarke G. L. 1946. Dynamic of production in a marine area. Ecol. monogr., v. 16, Nr 3.
- Clarke G. L. 1954. Elements of ecology. N. Y.—London.
- Elster H. J. 1954. Einige Gedanken zur Systematik, Terminologie und Zielsetzung der dynamische Limnologie. Arch. Hydrobiol., Suppl.—Bd. 20.
- Fry F. E. J. 1957. The aquatic respiration of fish. The physiology of fishes, v. I, N. Y.

- Grote A. 1934. Der Sauerstoffhaushalt der Seen. Stuttgart.
- Harvey H. W. 1945. Recent advances in the chemistry and biology of sea water. Cambridge.
- Ivlev V. S. 1960. Bestimmungsmethode der von dem wachsenden Fisch ausgenutzten Futtermengen. Ztschr. Fischer., Bd. 9 N. F., H. 3/4.
- Juday C. 1940. The annual energy budget of an inland lake. Ecol., v. 21, Nr 3.
- Lindemann R. L. 1942. The trophic—dynamic aspect of ecology. Ecol., v. 23, Nr 3.
- Macfadyen A. 1948. The meaning of productivity in biological systems. J. animal ecol., v. 17, Nr 1.
- Macfadyen A. 1957. Animal ecology, aims and methods. London.
- Mortimer C. H. 1939. Physical and chemical aspects of organic production in lakes. Ann. appl. biol., v. 26, Nr 1.
- Odum E. P. 1953. Fundamentals of ecology. Philadelphia—London.
- Odum H. T. 1957. Trophic structure and productivity of Silver Spring. Florida. Ecol. monogr., v. 27, Nr 1.
- Odum H. T., Cantlon J. E. and Kornicker L. S. 1960. An organizational hierarchy postulate for the interpretation of species individual distributions, species entropy, ecosystem evolution, and the meaning of a species-variety index. Ecol., v. 41, Nr 2.
- Ohle W. 1956. Bioactivity, production and energy utilization of lakes. Limnol. a. Oceanogr., v. I, Nr 1.
- Rashevsky N. 1959. Some remarks on the mathematical theory of nutrition of fishes. Bull. mathem. biophys., v. 21, Nr 2.
- Ricker W. E. 1946. Production and utilization of fish populations. Ecol. monogr., v. 16, Nr 3.
- Ricker W. E. 1958. Handbook of computation for biological statistics of fish populations. Ottawa.
- Strom K. M. 1932. Tyrifjord. A limnological study. Skrift. Norsk. Vidensk. Akad. i Oslo. I Matem. Naturv. Klasse, 3.
- Thinemann A. 1931. Produktionsbegriff in der Biologie. Arch. Hydrobiol., Bd. 22, H. 4.
- Waferman T. H. and Wolvekamp H. P. 1960. Respiration. The Physiology of Crustacea., v. I, N. Y.—London.