

# ВОДНЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ

УДК 574.5

## ЗАМЕТКИ О СОВРЕМЕННОМ СОСТОЯНИИ ГИДРОБИОЛОГИИ КОНТИНЕНТАЛЬНЫХ ВОДОЕМОВ

© 2006 А.Ф. Алимов

Зоологический институт РАН, г. Санкт-Петербург

В статье рассмотрены основные положения продукции гидробиологии и теории биологической продуктивности и некоторые применения этих положений для решения теоретических и практических задач. Обращено внимание на необходимость разработки теории функционирования водных экосистем и слабую изученность потоков вещества и особенно потоков информации в экосистемах, а также на необходимость знания пространственно-временных связей в экосистемах различных водоемов. Такие знания необходимы для понимания механизмов функционирования водных экосистем.

В силу разных причин водные, главным образом пресноводные экосистемы оказались наиболее хорошо изученными. В гидробиологии раньше, чем в экологии суши, началось изучение надорганизменных форм организации биологических систем (планктона, бентоса, нектона и т.д.). Многие основные понятия, широко используемые в современной экологии, такие, например, как биомасса, биоценоз, продукция, трофические уровни, потоки энергии, вещества и другие, были сформулированы на основании изучения жизни в различных водоемах и водотоках.

Продукционная гидробиология – раздел гидробиологии, изучающий процессы образования (продукции) органических веществ в водоемах и их использования в водных экосистемах и направленный на разработку теории биологической продуктивности водоемов, водотоков и теории функционирования водных экосистем. Основы продукции гидробиологии были заложены Г.Г. Винбергом в начале 30-х годов XX столетия.

При продуционных исследованиях водных экосистем используется балансовый подход и энергетический принцип. Баланс органических веществ занимает особое место в экосистемах. Он охватывает широкий круг разнородных и сложных процессов в водоемах, с ним связаны балансы биогенных и многих других элементов. Его нельзя рассматривать как простую разность между поступ-

лением органических веществ в водоем и выносом их из него, поскольку органические вещества могут синтезироваться в самом водоеме и использоваться в его экосистеме. Поэтому большое значение имеют исследования скорости образования (продукция) и разрушения (деструкция) органических веществ в водоемах.

Энергетический принцип изучения трофических связей, биотического круговорота веществ и биологической продуктивности водоемов отражает фундаментальное положение о том, что энергия в цепи трофических превращений не исчезает, а может переходить лишь из одной формы в другую. Каждое из многообразных явлений, составляющих биотический баланс в экосистемах, занимает определенное положение по отношению к потоку энергии, направленному от организмов-накопителей к организмам-потребителям.

В соответствие с такой энергетической трактовкой Г.Г. Винберг предложил выразить биотический баланс в виде простого равенства:

$$A - R = \pm P,$$

где:  $A$  – новообразование органических веществ в водоеме,  $R$  – превращения органических веществ, связанные с процессами метаболизма у гидробионтов,  $P$  – продукция. Знак  $\pm$  перед последним членом балансово-

го равенства говорит о том, что баланс органических веществ может быть положительным и отрицательным.

В принципе, каждый из членов балансового равенства следует рассматривать как результат или сумму соответствующих функций отдельных организмов. Количественное выражение участия популяций отдельных видов в общих процессах превращения веществ и трансформации энергии в водоемах возможно лишь при знании скоростей их роста, скорости обмена у них, величин продукции популяций и сообществ организмов конкретных видов, которая представляет собой скорость прироста их биомассы.

В результате многочисленных исследований было убедительно показано, что скорости обмена ( $R$ ), роста ( $dW/dt$ ), питания ( $C$ ), экскреции ( $E$ ), размножения животных, как и скорости увеличения численности в их популяциях ( $r_m$ ), находятся в закономерной связи с массой организмов. Эти связи выражаются степенными уравнениями, с вполне определенными и биологически значимыми величинами параметров:

$$R = a_1 W^{0.75}; \quad dW/dt = a_2 W^b - a_3 W^{b1}; \quad C = a_3 W^{0.6}; \quad E = a_4 W^{b2}; \quad r_m = a_5 W^{-0.27}$$

Приведенные зависимости были получены при использовании сведений по экологической физиологии отдельных видов, что позволило количественно выразить важнейшие жизненные функции организмов, определить изменения их скоростей, в зависимости от изменений условий среды. Это позволило выделить, как раздел экологии, функциональную экологию животных [1], которая на основе аутэкологических исследований отдельных видов количественно оценивает значение популяций и сообществ животных в процессах биологической продуктивности, превращения веществ и трансформации энергии в экосистемах.

Из приведенных выше уравнений видно, что именно с массой организмов связаны все наиболее значимые функциональные характеристики животных. Сказанное соответствует представлениям о том, что с концентрацией массы живого вещества закономерно

связана его функциональная активность [7]. Массу всех представителей органического мира можно рассматривать как меру скорости или интенсивности обмена у них. Это отличает живые организмы от предметов неживой природы. Вместе с тем масса живых организмов, как и масса тел неживой природы, является мерой их инерционных и гравитационных свойств. Следовательно, **масса биологических объектов является одновременно и мерой инерции, гравитации, и мерой скорости или интенсивности обменных процессов, обеспечивающих жизнедеятельность организмов.**

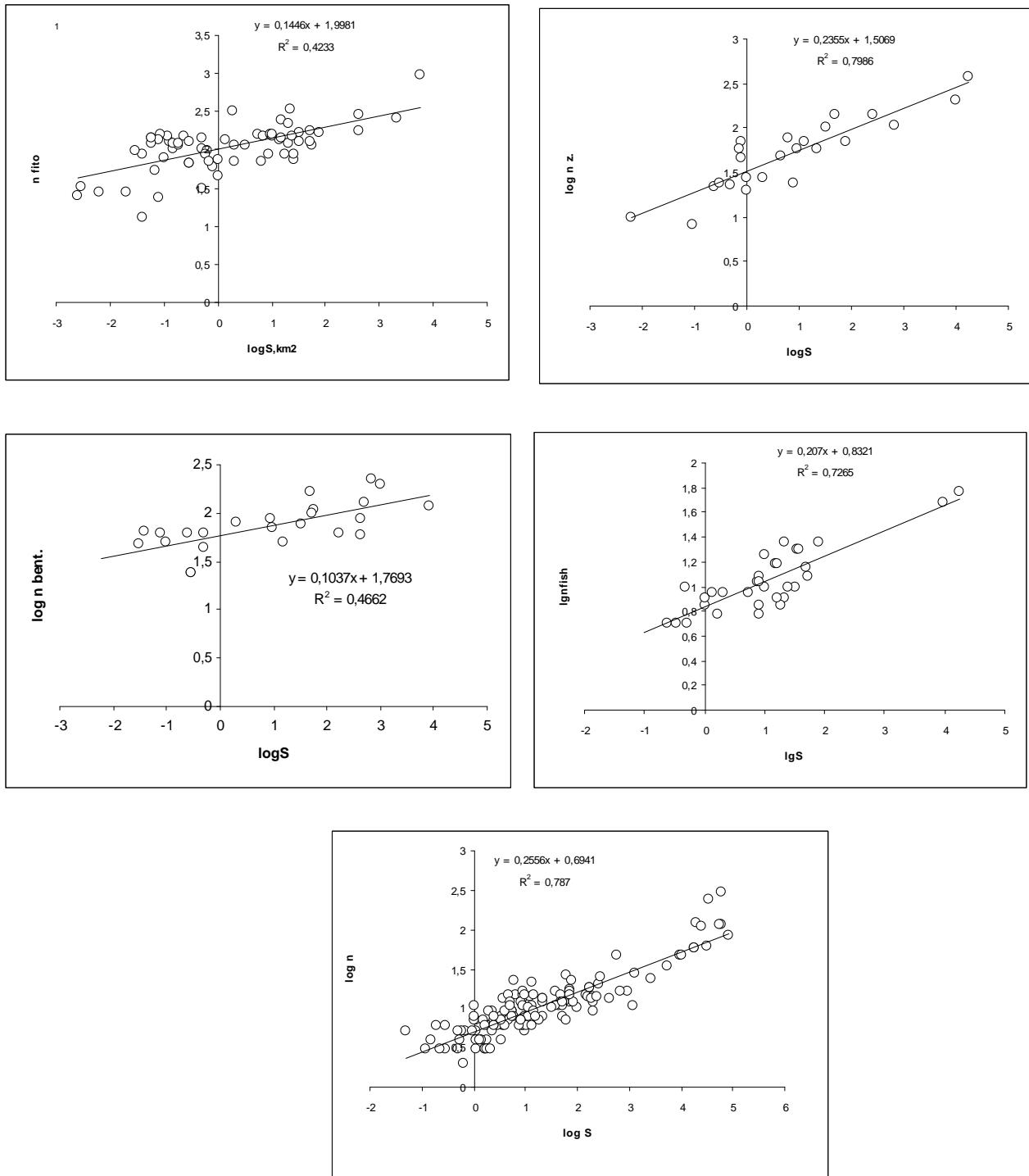
Один из важнейших вопросов, стоящих перед биологами и экологами - сколько видов может обитать на некоторой территории? Такие исследования по отношению к некоторым конкретным немногочисленным группам водных животных с разной степенью периодичности ведутся в течение многих лет [например, 9,10,11,12]. В результате было показано, что число видов в пределах отдельных таксономических групп животных и растений имеет тенденцию к увеличению с

уменьшением географической широты и с увеличением площади водоема.

Количество видов в пределах экосистем конкретных водоемов определяется различными факторами, в том числе и историей формирования фауны. Вместе с тем по отношению к каждой экосистеме важнейшие факторы, которые могут определять возможное количество видов, входящих в ее состав, - это территория или обитаемое пространство и трофические условия. Первый фактор может быть оценен площадью или объемом водоема, второй - величиной его первичной продукции.

Как видно из рис. 1, количество видов ( $n$ ) фито-, зоопланктона, бентоса и рыб в озерных экосистемах, независимо от типа водоемов, их географического положения и трофического статуса возрастает с увеличением площади зеркала озер ( $S, \text{км}^2$ ):

$$n = aS^b \quad (1)$$



**Рис. 1.** Зависимость логарифма числа видов ( $\log n$ ) фитопланктона (А), зоопланктона (Б), бентоса (В), рыб (Г) и общего числа видов (Д) от логарифма площади ( $\text{км}^2$ ) ( $\log S$ ) различных озер

При этом величина показателя степени в уравнении (1) составляет 0.26.

Пока нет биологически сколько-нибудь обоснованной интерпретации такой величины показателя степени в уравнении связи числа видов организмов с площадью водоема. Была попытка представить величину этого показателя равной 0.25 [10], т.е. такой же, как и средней для всего животного мира в уравнении связи интенсивности обмена с массой животных. Обоснованность возможности такой величины показателя степени была оценена с позиций статистики [8]. Однако полученные результаты пока не оказались убедительными для биологического обоснования величины показателя степени равной 0,25.

Число видов в сообществах гидробионтов возрастает по мере увеличения объема воды в водоемах ( $V$ , км<sup>3</sup>) [3]:

$$n = a_1 V^{b_1} \quad (2)$$

Из уравнений (1,2) следует, что количество видов в водоемах на единице площади или в единице объема воды находится в обратной зависимости от их площади или объема:

$$n/S = aS^{b-1}; n/V = a_1V^{b_1-1}$$

Следовательно, крупные по размерам водоемы оказываются, по сравнению с небольшими водоемами, как бы менее насыщены видами. Это позволяет предполагать, что, например, именно первые более удобны для инвазии в них новых видов. В этом отношении показательно, что количество видов интродуцентов в Великих Северо-Американских озерах увеличивалось с возрастанием их площади.

Поскольку средняя глубина озера ( $h$ ) может быть определена из соотношения между объемом воды в озере и его площадью ( $h = V/S$ ), из уравнений (2) и (1) следует:  $n = a_2 h^{b_3}$ , т.е. в озерах с большей средней глубиной при прочих равных условиях следует ожидать большего количества видов.

Кроме того, число видов, как в отдельных подсистемах и в целом в экосистемах, зависит от величины первичной продукции планктона. Наибольшее количество видов гетерот-

рофных организмов отмечено в водоемах, в которых величина первичной продукции планктона близка к 1400 ккал/м<sup>2</sup> за год [3]. В водоемах большей или меньшей продуктивности количество видов снижается.

Когда структура сообществ животных характеризуется просто числом видов, не принимаются во внимание взаимоотношения между ними, теряется информация о редкости одних видов и обычности других, т.е. о сложности организации структуры сообществ организмов.

Для оценки сложности структуры сообществ животных используют различные индексы разнообразия, среди которых наиболее широкое применение получил информационный индекс Шеннона ( $H$ ):

$$H = -\sum N_i/N \cdot \lg_2(N_i/N),$$

где:  $N_i$  – численность  $i$ -го вида,  $N$  – численность всех видов в сообществе.

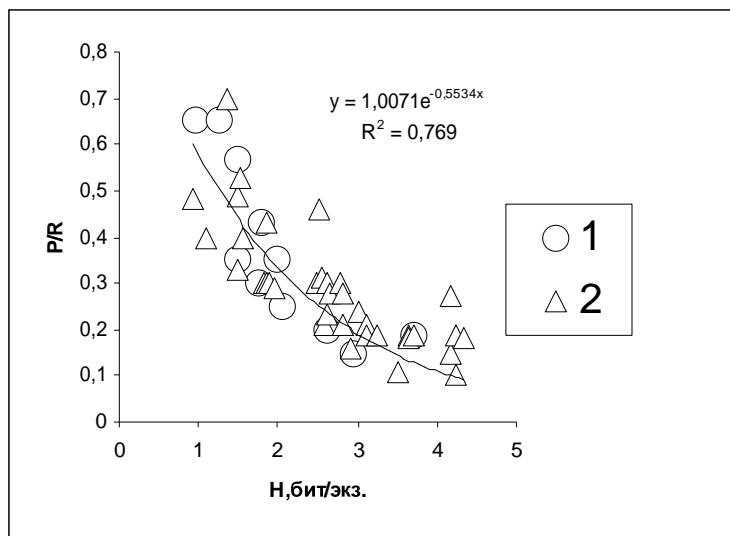
Этот индекс суммирует большое количество информации о численности и видовом составе сообществ, учитывает число видов и степень доминирования отдельных видов. Возрастание индекса указывает на увеличение однородности структуры изучаемой системы, снижение – показывает, что структура менее однородна и возрастает доминирование отдельных элементов. В первом случае структура более сложно организована.

Показано (9), что отношение продукции сообществ животных к тратам на обменные процессы у животных и индекс разнообразия, как обобщенная характеристика структурной сложности сообществ, находятся между собой в обратной зависимости (рис. 2):

$$P/R = \alpha \cdot e^{-\beta H},$$

где:  $\alpha, \beta$  – параметры уравнения,  $e$  – основание натурального логарифма.

Приведенное уравнение показывает, что по мере усложнения структуры сообществ и экосистем (увеличения их разнообразия) возрастает доля рассеиваемой энергии в виде тепловой по отношению к энергии, заключенной в продукции этих биологических систем. Более сложно организованные системы характеризуются большим разнообрази-



**Рис. 2.** Зависимость отношения продукции и трат на обменные процессы ( $P/R$ ) от величины индекса разнообразия Шеннона ( $H$ ) в сообществах зоопланктона (1) и зообентоса (2) в различных водоемах и водотоках

ем, меньшей продуктивностью, большей долей диссилируемой энергии по отношению к продуцируемой.

Из сказанного следуют два важных вывода. Во-первых, структура сообществ организмов и экосистем, а значит, и их разнообразие сохраняется не за счет установления устойчивых связей между элементами (как у объектов неживой природы), а за счет постоянных затрат энергии на поддержание упорядоченности и воспроизведения элементов системы, их структур и структур организмов. При этом затраты энергии на поддержание структуры в тех экосистемах, которые существуют главным образом за счет притока внешней энергии антропогенного происхождения значительно выше, чем в тех, которые существуют в основном за счет своих производственных возможностей. Во-вторых, установленные количественные связи между структурными и функциональными характеристиками биологических систем дают основание надеяться на получение количественных соотношений между потоками энергии и информации в водных экосистемах. Необходимо отметить, что в формировании структуры экосистем важнейшая роль принадлежит информационным связям, как регуляторам взаимодействий и связей между популяциями отдельных видов. Каждый перенос энергии и массы в пет-

лях обратных связей вызывает встречный поток информации. Информационные связи и потоки информации в экосистемах многочисленны, сложны и практически не исследованы. Однако следует понимать, что без знания организации информационных сетей и потоков информации невозможно разработать полноценную теорию функционирования экологических систем.

Состояние сообществ гидробионтов и экосистем может быть описано структурными и функциональными характеристиками. Изменение структуры системы, связанное, например, с исчезновением отдельных видов или появлением новых видов (изменение ее разнообразия), изменением трофических связей приводит к изменению функциональных характеристик системы, и система переходит в новое состояние, определяемое новыми значениями структурных и функциональных характеристик. Переход системы из одного состояния в другое обусловлен изменениями условий среды, в том числе и поступлением энергии, и происходит не в один момент, а в течение некоторого промежутка времени.

Сказанное дает возможность разработки способов расчета ожидаемых усилий при желании или необходимости перевода системы в новое состояние и поддержания ее в новом состоянии. Например, при желании по-

лучить определенный экономический эффект от увеличения продуктивности за счет удобрения водоемов, или удаления из них сорных рыб и заселения их ценными видами рыб, при развитии прудового рыбоводства, аквакультуры и т.п. Однако для достижения поставленных целей необходимо проведение ряда мероприятий, направленных на поддержание системы в новом состоянии. Это возможно лишь при условии приложения вполне определенных усилий, внешних по отношению к системе, которые в наиболее общей форме могут быть оценены в виде затрат энергии. Можно ожидать, что для перевода экосистемы водоема из эвтрофного состояния в мезотрофное должно быть затрачено большее количество энергии, чем из мезотрофного в олиготрофное. Поскольку известно, что в экосистеме при переходе с одного трофического уровня на другой рассеивается около 90% энергии, получение высокой продуктивности сообществ организмов или экосистем возможно лишь при упрощении их структуры, т.е. сокращении разнообразия.

В результате исследований структуры и функционирования экосистем пресноводных водоемов и их составляющих, изучения экологической физиологии водных организмов была разработана теория биологической продуктивности водоемов, создана производственная гидробиология. Активное применение положений производственной гидробиологии позволило оценить производственные показатели отдельных водоемов, разработать схему потоков энергии в экосистемах водоемов, представить направления возможных их изменений при разных антропогенных воздействиях.

Проведенные исследования на различных водоемах позволили разработать схему количественного выражения производственного процесса в водной экосистеме на всех уровнях в виде потока энергии или преложенного Г.Г. Винбергом термина «биотического баланса». Балансовый подход и энергетический принцип стали основополагающими в исследованиях экосистем разных водоемов.

Антропогенные воздействия на экосистемы могут приводить либо к их упрощению,

что наблюдается, например, при стрессовых на них воздействиях, либо к их усложнению. В последнем случае сложность и разнообразие систем возрастают. Это может иметь место при восстановлении нарушенных экосистем или, например, при разумной акклиматизации организмов. При антропогенном увеличении сложности экосистем такие внешние по отношению к экосистеме воздействия выступают как фактор, влияющий на ход сукцессионного процесса или запускающий его. Так, усиление пресса рыб как результат увеличения числа их видов или количества рыб в озерах-питомниках изменяет структуру пищевых цепей и продуктивность сообществ донных животных, блокирует основные направления сукцессионного процесса и возвращает сообщество на ранние стадии сукцессии [5].

Активное применение положений производственной гидробиологии позволило оценить производственные показатели отдельных водоемов, а также представить направления возможных их изменений при загрязнении, эвтрофировании, ацидофикации, эксплуатации водоемов в хозяйственных целях и других антропогенных воздействиях на них.

Развитие производственной гидробиологии подошло к такому этапу, когда созрели предпосылки к разработке теории функционирования водных экосистем, основные положения которой впервые были изложены автором [3]. Необходимость такой теории понимается не только научным сообществом, но и наиболее прогрессивными представителями организаций, ответственных за охрану природы, сохранение видового разнообразия, неистощимого использования природных экологических систем.

Методологической основой экологических исследований служит системный подход, ориентированный на раскрытие целостности объекта и обеспечивающих ее механизмов, на выявление многообразных связей сложного объекта и сведения их в единую теоретическую картину. При этом система, и экологическая система в том числе, понимается как совокупность взаимосвязанных элементов, образующих определенную целост-

ность, единство. Она характеризуется также непрерывным единством с окружающей средой, во взаимодействии с которой система и проявляет свою целостность.

Состояние системы, находящейся под воздействием конкретных факторов среды, может быть охарактеризовано ее структурными и функциональными показателями. Вся энергия биологических систем связана с их структурой или расходуется на производство работы. Объяснения процессов изменения систем могут быть связаны с поисками резервов и источников свободной энергии в самой системе или за ее пределами.

Экосистема поддерживает свою целостность благодаря многообразным взаимосвязям между ее компонентами, реализуемым через потоки энергии, вещества и информации. Для построения теории функционирования экосистем необходимо выявить количественные закономерности структуры, формирования и взаимодействия указанных потоков в экосистемах.

В результате взаимодействия организмов между собой и окружающих их средой внутри экосистемы организуются потоки вещества, энергии и информации. Количество таких потоков, даже если ориентироваться на те из них, по которым имеется количественная информация, достаточно велико. Экосистема может быть представлена как разнообразие видов плюс взаимосвязь потоков вещества и энергии и информации, последние рассматриваются как организующие и регулирующие [8]. Динамическое взаимодействие потоков вещества, энергии и информации, которое обеспечивает стабильность экосистемы во времени в конкретных условиях среды и есть ее **функционирование**. Теория функционирования экосистем должна объединить количественные закономерности структуры, формирования и взаимодействия указанных потоков.

Одна из функциональных характеристик экосистемы - отношение продукции к тратам на обменные процессы. Доля первичной продукции экосистемы по отношению к общим тратам на обменные процессы в экосистеме увеличивалась по мере возрастания в ней

суммарной биомассы гидробионтов [3]:

$$P_p / R_e = 0.360 \cdot B_e^{0.19}$$

Отношение продукции экосистемы к общим тратам на обменные процессы всеми гидробионтами экосистемы не имеет сколько-нибудь закономерной связи с трофическим статусом водоемов (табл. 1).

**Таблица 1.** Величины отношения продукции экосистемы и общих трат на обмен в экосистеме  $(P/R)_e$  в разных водоемах

водоем	$P_p$ , ккал/м <sup>2</sup> год	$(P/R)_e$
оз.Нарочь	1581	0.49
оз. Дривяты	1420	0.31
оз. Красное	1256	0.2
оз. Харбей	265	0.32
оз. Щучье	857	0.52
оз. Мястро	2361	0.104
Иваньковское вдхр.	1655	0.29
Куйбышевское вдхр.	3064	0.08
Пруды: № 3	992	0.21
№ 5	1696	0.18
№ 6	3060	0.49

Примечание: данные по водохранилищам, прудам Белоруссии из [2].

Из данных табл. 1 следует, что значение  $(P/R)_e$  во всех рассмотренных водоемах не зависит от их продуктивности и в среднем составляет 0,29, а для озер - 0,32.

Биомасса животных планктона и бентоса, как и биомасса гетеротрофов в целом, в экосистемах озер закономерно возрастает по мере увеличения продуктивности озер. Аналогичным образом с увеличением первичной продукции экосистемы возрастает биомасса бактериопланктона. Это хорошо согласуется с положением о том, что в направлении от олиготрофных вод к эвтрофным количество бактериальных клеток нарастает пропорционально увеличению содержания хлорофилла « $\alpha$ » [9].

Как было показано [2], биомасса экосистемы возрастает с увеличением продуктивности водоемов:  $B_e = 0.126 \cdot P_p$  (ккал/м<sup>2</sup> год),

доля биомассы гетеротрофов в общей биомассе озерных экосистем снижается по мере возрастания первичной продукции экосистемы:  $B_g / B_e = 1.72 \cdot P_p^{-0.338}$ .

Скорость оборота биомассы в отдельных подсистемах экосистем озер увеличивается с возрастанием первичной продукции в них. Такая же закономерность прослеживается и при эвтрофировании конкретного озера. В то же время скорость оборота биомассы в расчете за год в экосистеме в целом остается постоянной независимо от величины первичной продукции и практически близка к единице [3].

В качестве другой важной функциональной характеристики экосистемы, как и сообществ организмов, может рассматриваться отношение продукции экосистемы к тратам на обмен всеми гидробионтами в нее входящими ( $P/R$ )<sub>e</sub>. Поскольку для озерных экосистем, это отношение в среднем составляет 0,32, легко рассчитать, что ожидаемая величина коэффициента  $K_2$  для экосистемы в целом ( $K_{2e}$ ) близка к 0,24. Это выше, чем средняя величина  $K_2$  - коэффициента для сообществ планктонных и донных животных (0,2) и близка к величине этого коэффициента для популяций (0,26). Следовательно, примерно четверть энергии, ассимилированной в экосистеме, расходуется на создание ее продукции, что позволяет говорить о достаточно высокой эффективности функционирования озерных экосистем, которая может быть оценена величиной  $K_2$ - коэффициента.

Таким образом, во-первых, экосистема - более сложно организованная, чем сообщества организмов, в нее входящие, - характеризуется высокой эффективностью функционирования. Во-вторых, экосистему нельзя рассматривать как некую сумму входящих в нее компонентов. Она представляет собой систему с вполне определенными внутренними связями, определяющими ее стабильность в конкретных условиях и может быть охарактеризована такими важнейшими функциональными характеристиками, как скорость оборота биомассы за год ( $P/B$ )<sub>e</sub> и эффективность функционирования ( $K_{2e}$ ), которые не зависят от величин первичной про-

дукции экосистем.

В общих процессах круговорота веществ в озерных экосистемах участвуют аллохтонные органические вещества. В экосистемах, в которых ( $P_e > 0$ ) аллохтонная органика играет незначительную роль в биотическом круговороте, скорее всего в большей части, она поступает в донные отложения или окисляется за счет кислорода в воде, а не биотическим путем. В тех же экосистемах, в которых  $P_e < 0$  аллохтонные органические вещества должны активно вовлекаться в биотический круговорот. При допущении об одинаковом количестве аллохтонных органических веществ в озерах первой и второй группы - в первых заиление должно происходить более интенсивно.

Упрощение структуры сообществ организмов или экосистем сопровождается возрастанием вариабельности динамики биомассы, которую можно рассматривать как показатель устойчивости экосистем [3]. Вариабельность динамики биомассы может быть оценена величиной отношения минимальной за год биомассы к максимальной ее величине за тот же период. Чем больше вариабельность биомассы, тем более устойчива система к изменениям условий среды, в том числе антропогенным. Вариабельность динамики биомассы возрастает по мере упрощения структуры экосистемы, что в первую очередь связано с уменьшением числа видов, сокращением трофических связей, упрощением системы потоков энергии, вещества и информации, т.е. с уменьшением разнообразия системы. При этом доминирование переходит к видам с широкими экологическими спектрами.

Отметим, что проблема инвазий новых видов в экосистемы в настоящее время стала актуальной. Для таких экосистем характерно большое видовое разнообразие, наличие реликтовых и эндемичных видов, преобладание стенобионтных видов, значительное превышение процессов деструкции над процессами продуцирования. Такие сложные организованные системы оказываются мало выносливыми к различным по качеству и силе антропогенным воздействиям. Экосистемы эво-

люционно более старые оказываются более устойчивыми к внешним воздействиям. Для них характерно меньшее видовое разнообразие, преобладание эврибионтных видов и преобладание процессов продуцирования.

Увеличение биологического разнообразия экосистем благодаря вселению в водоемы новых видов - это естественный процесс, однако скорость которого возрастает в результате антропогенных воздействий. Во многих случаях вселение новых видов не оказывает существенного влияния на функционирование экосистем, но в ряде случаев виды-вселенцы могут существенно изменять функциональные характеристики экосистем. При этом вселение нового вида может полностью реконструировать пищевые цепи или привести к созданию новых пищевых цепей. Такая реконструкция не всегда выгодна человеку, поскольку может нанести прямой вред его хозяйственной деятельности (как, например, это было при вселении гребневика *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz 1865 в Черное море).

Структура сообществ организмов и экосистем сохраняется не за счет установления устойчивых связей между элементами, как у объектов неживой природы, а за счет постоянных затрат энергии на поддержание упорядоченности и воспроизведения элементов и структур элементов системы и структур организмов. При этом затраты энергии на поддержание структуры в экосистемах, которые существуют главным образом за счет притока внешней энергии, значительно выше, чем в тех, которые могут существовать в основном только за счет своих производственных возможностей.

Экосистема находится в стабильном состоянии, пока на нее с постоянной силой воздействуют конкретные по качеству факторы среды. Она характеризуется конкретными структурными и функциональными характеристиками. При изменении силы или качества воздействия на экосистему она переходит в новое состояние, характеризующееся новыми структурными и функциональными показателями. Переход экосистемы из одного стабильного состояния в другое стабильное состояние обусловлен изменениями ус-

ловий среды, в том числе поступлением энергии, и происходит не мгновенно, а в течение некоторого промежутка времени.

Способность к стабилизации представляется собой основное свойство экосистемы, которое отличает ее от популяций и сообществ гидробионтов. Это свойство экосистем обусловлено динамическим взаимодействием потоков энергии, вещества и информации. Развитие и активное использование результатов производственной гидробиологии позволило установить и количественно выразить основные потоки энергии в экосистемах и построить генеральную схему этих потоков. При этом показана большая роль рыб в стабилизации потоков энергии, как в сообществах животных, так и в экосистеме в целом. Кроме того, рыбы способствуют поддержанию высокого разнообразия в экосистемах. Менее подробно изучены потоки вещества в сообществах гидробионтов и экосистемах. Наиболее подробно изучены потоки биогенных элементов, главным образом фосфора и в меньшей степени азота.

Анализ функционирования водных экосистем показал, что экосистема представляет собой действительно систему, в которой имеются внутренние механизмы, стабилизирующие ее функционирование, как при неизменной, так и при измененной ее структуре.

В формировании структуры экосистем важнейшая роль принадлежит информационным связям. Именно они выступают как регуляторы взаимодействий и связей между популяциями отдельных видов, относящихся к одному или разным функциональным блокам. Информация присутствует как в структурах организмов, так и в потоках между структурами. Каждый перенос энергии и массы в петлях обратных связей вызывает встречный поток информации.

Биологические системы представляют собой сложные и упорядоченные объекты, обладающие уникальной способностью сохранять и передавать информацию в виде структур и функций, которые возникают в результате длительной эволюции. Синтез веществ и аккумуляция энергоносителей, их трансформация и разрушение любых веществ в живых

организмах идут только при участии АТФ и других макроэргов, в том числе нуклеозидов.

В биологии чаще всего передача информации изучается и описывается независимо от вещества и энергии. Но на самом деле есть материальные носители информации, например, энергия, которая необходима при записи и считывании информации. Информация присутствует как в структурах организмов, так и в потоках между структурами.

Информационные связи и потоки информации в экосистемах многочисленны, сложны и крайне слабо исследованы. По крайней мере в водных экосистемах они изучены значительно хуже, чем потоки вещества и тем более энергии. Точнее следует сказать, что исследования информационных связей и потоков информации в экосистемах находятся лишь в зачаточном состоянии и пока что-то не видно исследователей, нацеленных на такие работы. Для изучения и количественного выражения информационных связей и потоков информации в водных экосистемах предстоит выполнить огромный объем работы. Совершенно ясно, что такая задача может быть решена лишь скоординированными усилиями многочисленных коллективов по единой программе, основу и структуру которой еще предстоит разработать. Но для этого сначала необходимо достижение понимания необходимости работ в этом направлении. Однако при современном положении в гидробиологической науке пока такое понимание к сожалению не прослеживается. Вместе с тем без понимания структуры и организации информационных сетей и потоков информации и количественной оценки их взаимосвязей с другими потоками в экосистемах невозможно представить успешность разработки теории функционирования экосистем.

При антропогенном эвтрофировании, нетоксичном загрязнении вод органическими веществами в экосистемах происходят те же процессы, что и при эволюционном разви-

тии водоемов, но с более высокими скоростями. С ростом продуктивности водоемов в их экосистемах происходит увеличение числа событий и ускоряется ход времени в них.

Фактор времени постоянно присутствует при исследованиях потоков в экосистемах, так как они имеют размерность скорости. Поэтому понятно, что для понимания механизмов функционирования экосистем необходим учет и анализ временного фактора. Оценки биологического времени в экосистемах разной структуры необходимы, учитывая, что разные организмы существуют в собственном пространстве и времени, но внутри экосистемы структура времени приобретает упорядоченность, выражающуюся в подобии времени в размерном спектре [6].

Я не ставил перед собой задачи рассмотреть все основные результаты, полученные российскими гидробиологами, как и определить задачи и направления дальнейших работ. Считаю достаточным обратить внимание на наиболее общие и, с моей точки зрения, наиболее значимые результаты и следующие из них задачи, без решения которых не вижу возможности решительного движения вперед. Одновременно считаю необходимым подчеркнуть, что именно в нашей стране была разработана продукционная гидробиология, основные положения которой успешно использовались и используются в теоретических исследованиях и во многих практических проблемах, как в нашей стране, так и за ее рубежами. Однако, к сожалению, в последние годы наметились опасные тенденции потери или не использования этих знаний, отсутствие стремления движения вперед, исчезает любопытство у исследователей, а работы часто становятся все менее обобщающими и все более конъюктурными.

Работа поддержана грантами 05-04-49703, 1634 2003 4, грантом Президиума РАН «Исследование современной динамики биоразнообразия экосистем».

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алимов А.Ф. Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков. Л.: Наука, 1981.
2. Алимов А.Ф. Исследование биотических балансов экосистем пресноводных водоемов в СССР // Гидробиол. журн. 1987. Т. 23, № 6.
3. Алимов А.Ф. Элементы теории функционирования водных экосистем. СПб.: Наука, 2000.
4. Алимов А.Ф. Исследование биоразнообразия в сообществах планктона, бентоса, рыб и в экосистемах пресноводных водоемов разной продуктивности // Известия РАН. Сер. биол. 2001. № 1.
5. Голубков С.М. Динамика пищевых цепей и сукцессия сообществ донных животных в пресных водах // Биол. внутр. вод. 1997. № 1.
6. Мусатов А.П. Пространственно-временная структура водных экосистем. М, 1994.
7. Хайлов К.М., Празукин А.В., Минкина Н.И., Павлова Е.В. Концентрация и функциональная активность живого вещества в сгущениях разного уровня организации // Успехи соврем. биол. 1999. Т. 119.
8. Bayers R.J., Odum H.T. Ecological microcosms. N.Y., London.1993.
9. Connor E.F., McCoy E.D. The statistics and biology of the species – area relationship // Amer. Nat. 1979. Vol. 113.
10. Connor E.F., McCoy E.D., Cosby B.J. Model discrimination and expected slope values in species – area studies // Amer. Nat. 1983. Vol. 122.
11. Dodson S. Species richness of crustacean zooplankton in European lakes of different sizes // Verh. Intern. Limnol. 1991. Vol. 24.
12. Dodson S. Predicting crustacean zooplankton species richness. // Limnol. Oceanogr. 1992. Vol. 37, № 4.

## NOTES ON THE CURRENT STATUS OF HYDROBIOLOGY OF CONTINENTAL WATER-BODIES

© 2006 A.F. Alimov

Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg

The article deals with the main conceptions of production hydrobiology and the theory of biological productivity and some applications of these conceptions for the resolution of theoretical and practical tasks. Emphasis is placed on the necessity to develop a theory of the functioning of aquatic ecosystems and on the scanty knowledge of matter flows and particularly of information flows in ecosystems and on the necessity to gain knowledge of spatio-temporal relationships in ecosystems of different water-bodies. Such knowledge is needed for understanding the mechanisms of the functioning of aquatic ecosystems.