



**В.Д. ФЕДОРОВ**

**ИЗМЕНЕНИЯ  
В ПРИРОДНЫХ БИОЛОГИЧЕСКИХ  
СИСТЕМАХ**

*Под редакцией и с комментариями  
профессора В.Н. Максимова*

Москва

2004





УДК  
ББК  
С

Москва, издательство «Спорт и Культура», 2004, 368 стр.

В книге собраны работы автора по ключевым вопросам биологии, экологии и гидробиологии второй половины XX века.

ISBN



## СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие редактора .....	5
Полифосфаты фотосинтезирующих бактерий .....	8
О закономерности отмирания клеток в размножающихся культурах сине-зеленых водорослей <i>Anabaena variabilis</i> и <i>Amorphanostoc punctiforme</i> .....	13
Сине-зеленые водоросли и эволюция фотосинтеза .....	20
Физиологические особенности бактериального фотосинтеза ...	41
Методы математического планирования — новые пути исследования многофакторных биологических систем .....	50
Биохимическая эволюция с позиций микробиолога .....	52
Изучение методами математического планирования влияния добавок биогенных элементов на первичную продукцию водоемов .....	68
Доминирующие формы фитопланктона Белого моря .....	70
Функциональное разнообразие фитопланктонного сообщества и его обобщенное выражение .....	75
Сообщества фитопланктонных организмов и сезонные изменения их структуры .....	80
Биотическое разнообразие фитопланктонного сообщества и его продукционные характеристики .....	97
Первичная продукция как функция структуры фитопланктонного сообщества .....	109
Особенности организации биологических систем и гипотеза «вспышки» вида в сообществе .....	114
Связь первичной продукции с содержанием биогенных элементов в водоеме и составом фитопланктона .....	128
Связь видового разнообразия фитопланктона с изменением условий минерального питания .....	130
Об экологических нишах, локусах биотопа и эволюционном разнообразии видов .....	136
Проблема сложного в биологии и особенности ее решения ...	144
Новый показатель неоднородности структуры сообщества ....	162
Устойчивость экологических систем и ее измерение .....	166

К стратегии биологического мониторинга .....	185
Принципы организации биологического мониторинга .....	200
Концепция устойчивости экологических систем.....	207
Биологический мониторинг: обоснование и опыт организации ...	220
Проблема предельно допустимых воздействий антропогенного фактора с позиций эколога .....	230
Проблема оценки нормы и патологии состояния экосистем ...	251
Относительное обилие симпатрических видов и модель экспоненциально разломанного стержня (ЭРС) .....	259
Загрязнение водных экосистем (принципы изучения и оценка действия) .....	284
Оценка парциальной активности популяций в природных сообществах .....	302
К стратегии экологического прогноза .....	312
Актуальное и неактуальное в гидробиологии .....	339

## ПРЕДИСЛОВИЕ РЕДАКТОРА

Обычно сборник статей известного (тем более выдающегося) ученого под названием «Избранные работы», «Избранные сочинения» и т.п. — издают благодарные ученики после кончины (конечно, «безвременной») их автора. Тем самым автор не только лишается удовольствия еще раз увидеть свои творения напечатанными, но и теряет возможность убедиться в искренности своих ближайших сотрудников, демонстрирующих при его жизни свою преданность и уважение. Тем, кто знаком с В.Д.Федоровым, хорошо известно, что он редко упускает какие-либо возможности и еще реже отказывается себе в разнообразных удовольствиях. Издание данного сборника — наглядное тому свидетельство. Впрочем, «пусть устыдится тот, кто дурно об этом подумает»: сидя на собственном чествовании, разве не задумывается любой юбиляр над тем, что приветствия, даже самые душевные, представляют собой, быть может, «заготовки» надгробных речей...

Когда В.Д. Федоров предложил мне взяться за редактирование этого сборника, я принялся, было за классификацию этого достаточно пестрого набора статей, с тем чтобы объединить их по определенным темам, вроде: «Структура и функция биологических систем», «Измерение биоразнообразия», «Изменения в биологических системах — наблюдение и прогноз» и т.п. Однако после того как я прочел все эти работы (должен сознаться, что некоторые — впервые) и прокомментировал многие из них, я пришел к выводу, что лучше всего расположить их просто в хронологическом порядке. В этом случае читатель может проследить не только эволюцию научных интересов автора, но и сопоставить эту «научную биографию» с развитием экологии во 2-й половине XX века, когда прикладные задачи стали доминировать над чисто академическими интересами исследователей.

Следует отметить, что начинал свою научную карьеру В.Д.Федоров, как микробиолог, и его статья 1959 года «Полифосфаты фотосинтезирующих бактерий», как принято говорить, «отражает основное содержание» его кандидатской диссертации. Когда после защиты он перешел на кафедру гидробиологии, он сначала пытался продолжать исследования этой, несомненно, очень интересной группы микроорганизмов. Познакомившись с методами планирования многофакторных экспериментов, он сразу оценил их полезность для биологов и, в первую очередь, для микробиологов. Характерно, что, используя факторные планы в своих собственных исследованиях, В.Д. Федоров немедленно принялся активно распространять идеи планирования эксперимента среди биологов. Небольшая заметка 1966 года «Методы математического планирования — новые пути исследования многофакторных биологических систем» (тезисы одного из выступлений в Микробиологическом обществе) — это лишь отзвук той бурной профетической деятельности автора.

Проблема, однако, состояла в том, что для гидробиологов того времени эти идеи были не очень интересными, прежде всего потому, что основным подходом в гидробиологических исследованиях было наблюдение, а не эксперимент. К тому же после смерти С.Н.Скадовского в 1962 г. заведующим кафедрой гидробиологии стал (не без участия В.Д.Федорова) В.Г.Богоров, который интересовался в первую очередь биологической продуктивностью Мирового Океана, а вовсе не аутоэкологией микробов и оптимизацией условий их культивирования. Как человек необыкновенно мудрый, основным принципом которого было «ничего не делать из принципа», он не препятствовал нашей с В.Д. Федоровым не слишком гидробиологической деятельности, но при всяком удобном случае давал понять, что пора бы заняться и чем-нибудь более полезным, ну, скажем, изучением процессов первичной продукции водоемов. В конце концов, это привело к тому, что во время одного из очередных пропагандистских выступлений (кажется, это было в институте Озероведения) В.Д.Федорову пришла в голову идея метода планируемых добавок, суть которой изложена в статье 1967 года «Изучение методами математического планирования влияния добавок биогенных элементов на первичную продукцию водоемов».

Воплощение в жизнь этой идеи выразилось в организации многолетних экспедиционных работ на Белом море, результаты которых и представлены в серии публикаций 1969/71 гг. На материале этих экспедиций было защищено несколько кандидатских диссертаций и докторская диссертация самого В.Д. Федорова, содержание которой отражено в статьях 1970 г. Одним из оппонентов на защите В.Д. Федорова был Г.Г. Винберг, который в свойственной ему ехидной манере отметил, что считает возможным присудить соискателю степень доктора наук, так сказать, «авансом». Я не думаю, что соискатель в душе был с этим согласен, но статьи, опубликованные вскоре после защиты, в 1971 и 1972 годах, несомненно были призваны доказать научной общественности, что аванс был выдан не зря.

Довольно резкий поворот в направлении исследований В.Д. Федорова произошел в 1971 году, когда совершенно неожиданно для всех нас скончался В.Г. Богоров и В.Д. Федоров стал заведующим кафедрой. Тут прежде всего, пришлось заняться не столько наукой, сколько административной деятельностью, важнейшей составной частью которой во все времена был поиск финансовых средств для дальнейшего развития этой самой науки. Должен заметить, что вопреки существующему сейчас мифу о процветании науки «в доброе старое время», с финансированием академической и университетской (т.е. фундаментальной) науки и в те годы дело обстояло вовсе не блестяще. Я уж не говорю о том, что прожить на зарплату старшего лаборанта или младшего научного сотрудника без кандидатс-

кой степени было и тогда невозможно. Но и получить средства на организацию экспедиции, приобретение оборудования или на расширение штата научных сотрудников в университете можно было только за счет привлечения этих средств «со стороны». Сейчас это называют «найти спонсора» или «получить грант», а тогда говорили «заключить хоздоговор».

Такого спонсора и нашел В.Д.Федоров в лице Госкомгидромета, организации, одной из многочисленных задач которой было создание службы контроля окружающей среды. Впрочем, если уж говорить о лицах, то правильнее было бы назвать личность, поскольку это был ныне здравствующий Ю.А. Израэль (да продлит Аллах его годы!). Точное название темы хоздоговора я уже не помню, но суть проблемы, которую нужно было решить, заключалась в разработке системы биологического мониторинга природных вод. Именно этой теме посвящены почти все статьи В.Д. Федорова в этой книге, опубликованные с 1973 по 1980 г. В свойственной ему манере он сразу начал с обоснования и формулирования основных принципов биологического мониторинга и в 1974 г. опубликовал две статьи с броскими названиями: «К стратегии биологического мониторинга» и «Устойчивость экологических систем и ее измерение». В более поздних статьях эти основополагающие идеи были развиты и подкреплены собственными экспериментальными работами.

Конечно, далеко не все эти идеи были восприняты и использованы нашими заказчиками, но думаю тем не менее, что полученные по хоздоговору средства были потрачены не зря. Дальнейшие исследования и накопленный опыт внесли, конечно, определенные коррективы в наши представления о целях и методах экологического мониторинга. Кое-что об этом я попытался сказать в своих примечаниях к статьям В.Д. Федорова, относящимся к этому периоду его деятельности. Примечания эти, конечно, весьма субъективны, но они в какой-то мере отражают те изменения, которые произошли за последние 20 лет в наших взглядах на механизмы функционирования экосистем и связь их состояния с внешними воздействиями.

*В.Н.Максимов*

## ПОЛИФОСФАТЫ ФОТОСИНТЕЗИРУЮЩИХ БАКТЕРИЙ

В настоящее время полифосфаты обнаружены у ряда низших организмов (бактерии, грибы, водоросли). Подобное изучение обмена полифосфатов, проведенное в ряде лабораторий ((<sup>1-3</sup>) и др.), показало их важную роль во внутриклеточных превращениях фосфора и в энергетических процессах клетки. В связи с этим особый интерес представляет изучение вопросов о возможном участии полифосфатов в процессе бактериального фотосинтеза. До сих пор по этому вопросу нет сколько-нибудь определенных данных, и даже самое наличие полифосфатов в клетках фотосинтезирующих бактерий не доказано. Имеются лишь единичные указания на возможное присутствие полифосфатных гранул у некоторых бактерий этой группы (<sup>4-6</sup>). Однако эти указания носят характер лишь предварительных предположений, выдвинутых на основании электронно-микроскопического изучения. На каких аналитических данных, подтверждающих наличие полифосфатов у фотосинтезирующих бактерий, в литературе не имеется. Поэтому нами была в настоящей работе предпринята попытка обнаружить присутствие полифосфатов у фотосинтезирующих бактерий прямыми химическими методами. Это позволило бы поставить вопрос об изучении возможной связи процессов бактериального фотосинтеза с обменом полифосфатов.

В качестве объекта были взяты чистые культуры представителей трех различных семейств фотосинтезирующих бактерий: зеленых серобактерий *Chlorobium thiosulphatophilum* (сем. Chlorobacteriaceae), пурпурных серобактерий *Chromatium*, штамм К (сем. Thiiorhodaceae) и пурпурных несерных бактерий *Rhodospseudomonas palustris* (сем. Athiorhodaceae). Бактерии выращивали в анаэробных условиях при круглосуточном освещении на синтетических средах, предложенных для культивирования пурпурных бактерий Ван-Нилем (<sup>7</sup>) и зеленых серобактерий — Ларсеном (<sup>8</sup>). Урожай клеток снимали приблизительно в стационарной фазе роста. Не потребленные соли среды растворяли путем подкисления соляной кислотой до 0,05 N, после чего бактериальную массу отделяли от среды центрифугированием, промывали дистиллированной водой и в течение 3 часов и фиксировали 96% этанолом. Затем клетки обрабатывали смесью спирт-эфир (1:3) в течение 3—4 часов (для удаления основной массы каротиноидных пигментов), 2 раза эфиром и высушивали в вакуум-эксикаторе над серной кислотой. Полученную сухую обезжиренную бактериальную массу использовали для анализа.

Ортофосфат определяли по методу Беренблум и Чейна в модификаторе Вейль-Малерба и Грина (<sup>9</sup>) с небольшими изменениями. Суммарное количество нуклеиновых кислот определяли спектрофотометрически

(<sup>10</sup>). При анализе бактериальной массы полифосфаты изучали как в кислоторастворимой, так и в кислотонерастворимой фракциях.

Для выделения кислоторастворимой фракции навеску сухих бактерий дважды экстрагировали при 0°С 2% хлорной кислотой: первый раз — в течение часа, второй — в течение 30 мин. Специальные опыты с *Chlorobium thiosulphatophilum* показали, что экстракция хлорной кислотой более высокой концентрации (6%) вызывает некоторую деполимеризацию нуклеиновой кислоты (РНК) и ее частичный переход в кислоторастворимую фракцию. Из полученной кислоторастворимой фракции полифосфаты осаждали свежеприготовленным раствором насыщенного уксуснокислого бария при рН 4,5. Бариевые осадки отделяли центрифугированием и промывали дистиллированной водой. Нерастворимые бариевые соли полифосфатов переводили в растворимые натриевые соли путем обработки катионитом У-2 в Na-форме. Водный слой с перешедшими в него полифосфатами отделяли от смолы центрифугированием. Смолу промывали дистиллированной водой, и промывные воды присоединяли к основному центрифугату. В полученном растворе весь лабильный фосфор принадлежит полифосфатам. За количество лабильного фосфора принимали фосфор, гидролизующийся до ортофосфата в течение 7-минутного гидролиза в 1 N HCl при 100°С. Последующие 23 мин. гидролиза при тех же условиях служили дополнительным контролем на полноту разрушения лабильного фосфора. Таким образом, при анализе кислоторастворимой фракции в каждом случае определяли ортофосфат, 7 и 30-минутный фосфор и общий фосфор. Близкое совпадение в наших опытах величин  $P_{7м}$  и  $P_{23м}$  указывает, что уже в первые 7 мин. гидролиза появляется весь лабильный фосфор. Это позволяет вычислить количество полифосфатов в кислоторастворимой фракции по разности:  $P_{пф} = P_{7м} - P_{орт}$ . Полученные данные по определению полифосфатов в кислоторастворимой фракции представлены в табл. 1.

Кислотонерастворимый остаток после удаления кислоторастворимой фракции трижды промывали 96% этанолом для удаления оставшейся хлорной кислоты. Обычно суммарное количество полифосфатов кислотонерастворимой фракции определяют по содержанию лабильного фосфора, гидролизующегося до ортофосфата в течение 15 мин. при 90°С в 6% хлорной кислоте (экстракция по Шнейдеру). Чайен и др. (<sup>11</sup>) предложили проводить экстракцию в течение 1 часа. В этих условиях, по их данным, гидролизуются 94% полифосфатов и 15% фосфора нуклеиновой кислоты. Однако, в случае применения данной модификации существует опасность «загрязнения» экстракта фосфором не только от частичной минерализации нуклеиновой кислоты, но и от не учитываемой минерализации других стабильных соединений фосфора (например, фосфорилиро-

ванные полисахариды, фосфопротеиды). Такое «загрязнение чужим фосфором» неизбежно, оно будет варьировать от объекта к объекту, и уменьшить «загрязнение» можно лишь путем сокращения времени гидролиза. Поэтому в нашей работе общее содержание полифосфатов кислотонерастворимого остатка определяли по лабильному фосфору, гидролизующемуся от ортофосфата в течение 7 мин. в 1 N HCl при 100°C. Согласно данным Эбея (2), за первые 7 мин. гидролиза в 1 N HCl от нуклеиновых кислот отщепляется приблизительно столько же фосфора, сколько расщепляется за последующие 23 мин. Следовательно, количество полифосфатов кислотонерастворимой фракции можно вычислить по разности:  $P_{\text{пф}} = P_{7\text{м}} - P_{23\text{м}}$ . Полученные результаты по определению полифосфатов кислотонерастворимой фракции представлены в табл. 1.

Таблица 1

СОДЕРЖАНИЕ РАЗЛИЧНЫХ ФОРМ ФОСФОРА  
В ФОТОСИНТЕЗИРУЮЩИХ БАКТЕРИЯХ

(в процентах на сухой вес обезжиренной бактериальной массы)

Фотосинтезирующие бактерии	Р общий	Р кислоторастворимый				Р кислотонерастворимый			
		ортофосфат	лабильный	стабильный	общий	лабильный	нуклеиновый	стабильный Р остатка	общий
<i>Chlorobium thiosulphatophilum</i>	1,40	0,24	0,46	0,20	0,90	0,11	0,41	0,003	0,523
<i>Rhodospseudomonas palustris</i>	1,19	0,013	0,164	0,020	0,197	0,56	0,45	00,001	1,011
<i>Chromatium</i>	8,75	1,99	4,29	0,04	6,32	2,00	0,47	0,01	2,48

Представленные в табл. 1 данные по количеству лабильного фосфора свидетельствуют о наличии полифосфатов во всех трех изученных бактериях. Особенно высокое количество полифосфатов (более 70% от общего Р) обнаружено в клетках пурпурных серобактерий *Chromatium*.

В условиях экстракции кислотой полифосфаты присутствуют как в свободной (кислоторастворимая фракция), так и в связанной (кислотонерастворимая фракция) формах. Клетки исследуемых бактерий не содержат сколько-нибудь значительных количеств ненуклеинового стабильного фосфора, и почти весь их фосфор принадлежит полифосфатам и нуклеиновым кислотам.

Окрашивание толуидиновым синим согласно технике, предложенной Эбелем (12), показало, что кислоторастворимая фракция всех

3 культур обнаруживает четкую метахромазию. Однако, после осаждения полифосфатов кислоторастворимой фракции барием в кислых условиях надосадочной жидкости исследуемых бактерий эта фракция сохраняет метахромазию, что прямо указывает на ее «неполифосфатную» природу. Поскольку за «неполифосфатную» метахромазию могут быть ответственны макромолекулярные полисахариды, содержащие сульфозфирные радикалы (типа мукоитинсерной кислоты), то можно предполагать наличие подобного типа веществ в исследованных препаратах бактерий.

Вместе с тем растворы кислоторастворимых полифосфатов, полученных после обработки бариевых осадков катионитом, не обнаруживают метахромазии (в некоторых опытах с *Rhodopseudomonas palustris* иногда удается получить незначительное метахроматическое окрашивание). Так как давно Эбелем <sup>(12)</sup> было показано, что метахроматическое окрашивание дают лишь сравнительно длинные цепи конденсированных фосфатов (начиная с 8 фосфорных групп), то можно полагать, что кислоторастворимые фракции исследуемых бактерий содержат только низкие полимеры фосфатов (менее 8 групп). Отмеченное незначительное метахроматическое окрашивание в препаратах *Rhodopseudomonas palustris*, очевидно, может указывать на присутствие в кислоторастворимой фракции данной бактерии некоторого количества полифосфатов более высокой степени конденсации.

В настоящей работе культура зеленых серобактерий была изучена более детально. Данные по возрастным изменениям содержания полифосфатов в кислоторастворимой и кислотонерастворимой фракциях культуры *Chlorobium thiosulphatophilum* представлены в табл. 2.

Таблица 2

ВОЗРАСТНОЕ ИЗМЕНЕНИЕ СОДЕРЖАНИЯ  
КИСЛОТОРАСТВОРИМОГО И КИСЛОТОНЕРАСТВОРИМОГО  
ЛАБИЛЬНОГО ФОСФОРА В КУЛЬТУРЕ ЗЕЛЕННЫХ  
СЕРОБАКТЕРИЙ *CHLOROBIVM THIOSULPHATORHILUM*  
(в процентах на сухой вес обезжиренной бактериальной массы)

	lag-фаза- 12 час.	Начало lg-фазы- 24 час.	lg-фаза= 48 час.	Начало стационар- ной фазы 96час.	Стацио- нарная фаза 192 часа
Лабильный Р кисло- растворимой фракции	0,21	0,09	0,12	0,20	0,32
Лабильный Р кисло- растворимой фракции	0,08	0,12	0,06	0,053	0,04
Общий Р навески	1,05	1,00	0,92	0,97	1,12
Общий Р полифос- фатов	0,29	0,21	0,18	0,253	0,36

Полученные результаты свидетельствуют о том, что максимум накопления лабильного фосфора наблюдается в стационарной фазе роста, когда процессы клеточного синтеза замедляются. В фазе логарифмического роста интенсивные процессы синтеза препятствуют сколь угодно значительному накоплению полифосфатов. Особенно интересно, что соотношение кислоторастворимых полифосфатов к кислотонерастворимым в lag-фазе и фазе логарифмического роста значительно смещены в сторону последних, т.е. более активных. Очевидно, такая закономерность является в известном смысле общей, так как она была показана уже на дрожжах<sup>(2)</sup>, плесневых грибах<sup>(1)</sup> и бактериях<sup>(13)</sup>.

Таким образом, полученные в настоящей работе аналитические данные показывают на присутствие полифосфатов в клетках изученных представителей 3 различных семейств фотосинтезирующих бактерий. Есть основания полагать, что полифосфаты кислоторастворимой фракции, в основном, являются низкополимерными. Изучение возрастных изменений в содержании полифосфатов различных фракций (культура *Chlorobium thioaulphatophilum*) подтверждает закономерности, обнаруженные ранее в других организмах.

Приношу самую глубокую благодарность профессору А.Н. Белозерскому и А.С. Спирину за большую помощь в выполнении настоящей работы, а также И.С. Кулаеву — за искренний интерес, проявленный к работе, и постоянные консультации по ряду практических вопросов, связанных с ее выполнением.

### Список литературы

- Белозерский А.Н., Кулаев И.С.* Биохимия, **22**, 30, 1957.  
*Ebel E.P.* Bull. Soc. Chim. biol., **34**, 321, 330, 491, 498, 1952.  
*Krishnan P.S., Damle S.P., Bajaj V.* Arch. Biochem. and Biophys., **67**, № 1, 1957.  
*Niklowitz W., Drews G.* Arc. Mikrobiol., **23**, 123, 1955/  
*Vatter A.E., Wolfe R.S.* J. Bacteriol., **75**, 480, 1958.  
*Vatter A.E., Wolfe .S.* The Report of the VII Intern. Congr. Microbiol., Stockholm, 1958.  
*Van Niel C.B.* Arch. Microbiol., **3**, Н. 1, 1931.  
*Larsen H. D. K. N. V. S.* Skrifter, № 1, 1, 1953.  
*Weil-Malherbe H., Green R.H.* Biochem. J., **49**, 286, 1951.  
*Спирин А.С.* Биохимия, **23**, 656, 1958.  
*Chayen R., Chayen S., Roberts E.R.* Biochim. et biophys. acta, **16**, 117, 1955.  
*Ebel E.R., Muller S.* Exp. Cell. Res., **15**, 21, 1958.  
*Mudd S., Yoshida A., Koike M.* J. Bacteriol., **75**, 224, 1958.

ДАН, **126**, №2, 1959.

**О ЗАКОНОМЕРНОСТИ ОТМИРАНИЯ КЛЕТОК  
В РАЗМНОЖАЮЩИХСЯ КУЛЬТУРАХ  
СИНЕ-ЗЕЛЕННЫХ ВОДОРОСЛЕЙ  
ANABAENA VARIABILIS И  
AMORPHONOSTOC PUNCTIFORME**

Наблюдения за содержанием живых клеток с помощью трифенил-тетразолийхлорида (ТТХ) в чистых культурах синезеленых водорослей *Anabaena variabilis* и *Amorphonostoc punctiforme*, развивающихся на минеральных средах, обнаружили, что во время лаг-фазы роста урожай водорослей слегка падал, процент содержания живых клеток в культурах повышался (табл. 1, рис. 1).

*Таблица 1*

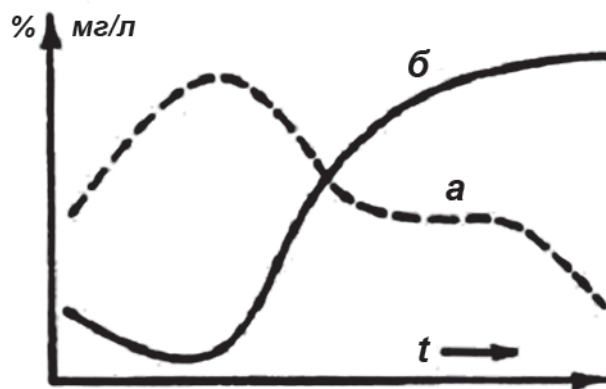
ИЗМЕНЕНИЕ СОДЕРЖАНИЯ МЕРТВЫХ КЛЕТОК В  
РАЗВИВАЮЩИХСЯ КУЛЬТУРАХ СИНЕЗЕЛЕННЫХ ВОДОРОСЛЕЙ  
ANABAENA VARIABILIS И AMORPHONOSTOC PUNCTIFORME

Возраст культуры в днях	Anabaena variabilis				Amorphonostoc punctiforme			
	опыт № 1		опыт № 2		опыт № 1		опыт № 2	
	а	б	а	б	а	б	а	б
0	31	63	111	22	46	51	53	51
2	27	23	—	—	35	44	48	41
3	—	—	77	11	—	—	—	—
4	—	—	106	17	—	—	—	—
5	30	9	—	—	40	14	68	4
6	—	—	153	25	—	—	—	—
8	95	24	—	—	71	21	92	5
11	135	33	162	35	110	26	120	13
14	150	41	—	—	132	31	140	21
17	160	44	—	—	149	37	158	26
18	—	—	170	40	—	—	—	—
20	163	58	—	—	155	65	167	61
21	—	—	173	58	—	—	—	—

Примечание: а — урожай водорослей в миллиграммах сухого веса биомассы на 1 л среды;

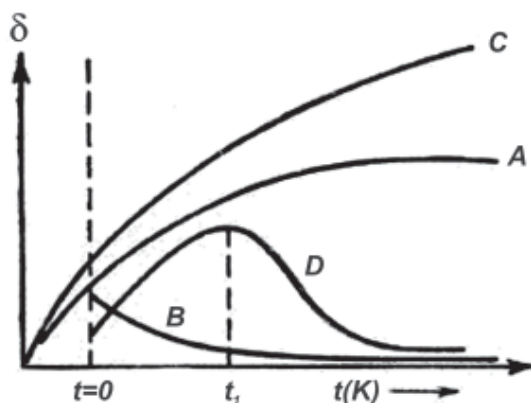
б — содержание мертвых клеток в процентах.

При микроскопировании культуры, находящейся в начале лаг-фазы роста, наблюдаются скопления деструктурированных, потерявших контуры, автолизирующихся клеточных остатков, слипшихся в массы, напоминающие виноградные гроздья. При добавлении к среде ТТХ в скоплениях часто обнаруживаются короткие цепочки из целых клеток с кристаллами фермазана, в то время как сама масса скоплений никогда не содержит таковых. Это хорошо согласуется с предположением,



**Рис. 1.** Корреляция между процентом живых клеток (*a*) и динамикой биомассы (*б*) в развивающихся культурах сине-зеленых водорослей

что в лаг-фазу роста автолизируются только мертвые клетки, внесенные в среду с инокулятом. К концу лаг-фазы гродья клеточных остатков окончательно автолизируются и расплываются, что немедленно вызывает падение биомассы и подъем процентного содержания живых клеток в культурах водорослей. Во время логарифмической фазы на фоне роста биомассы водорослей процент живых клеток падает по довольно характерной кривой (табл. 1, рис. 1). Эта зависимость оказалась совершенно неожиданной и требовала объяснений. Поскольку процентное содержание является величиной относительной, для истолкования наблюдаемой корреляции было сделано следующее допущение: в каждую генерацию размножающихся культур сине-зеленых водорослей отмирает приблизительно постоянный процент клеток. Далее мы вывели уравнение кривой, которому отвечает сделанное допущение.



**Рис. 2.**

Пусть в исходный момент  $t=0$  общее количество клеток равно  $N$ . Пусть  $\beta$  — доля отмирания клеток каждой генерации. Для простоты будем считать  $\beta = \text{const}$ . Пусть  $a$  — число актов удвоения клеток в единицу времени. Тогда спустя  $t$  времени после начала процесса величину  $K=t/a$  можно рассматривать как число актов деления, происшедших за время  $t$ . Составим следующую таблицу (см. табл. 2).

Таблица 2

К	n	Число мертвых клеток, $N_m$	Число живых клеток, $N_{ж}$
0	1	$N\beta$	$N - N\beta = N(1 - \beta)$
1	2	$N\beta + 2N\beta(1 - \beta)$	$2N(1 - \beta) - 2N\beta(1 - \beta) = 2N(1 - \beta)$
2	3	$N\beta + 2N\beta(1 - \beta) + 4N\beta(1 - \beta)^2$	$4N(1 - \beta)^2 - 4N\beta(1 - \beta)^2 = 4N(1 - \beta)^3$
3	4	$N\beta + 2N\beta(1 - \beta) + 4N\beta(1 - \beta)^2 + 8N\beta(1 - \beta)^3$	$8N(1 - \beta)^3 - 8N\beta(1 - \beta)^3 = 8N(1 - \beta)^4$

Легко видеть, что количество живых клеток в любой момент времени равно соответствующему члену геометрической прогрессии со знаменателем  $2(1 - \beta)$ , первым членом  $N(1 - \beta)$  и  $n=K+1$ :

$$N_{ж} = N2^k (1 - \beta)^{k+1} \quad (1)$$

Общее число мертвых клеток к любому моменту времени равно сумме членов геометрической прогрессии с тем же знаменателем и первым членом  $N\beta$

$$N_m = \frac{N\beta}{1 - 2\beta} \left\{ \left[ 2(1 - \beta) \right]^{k+1} - 1 \right\} \quad (2)$$

Обозначим  $(1 - \beta) = a$  и  $\frac{\beta}{1 - 2\beta} = \gamma$ . Тогда формулы (1) и (2) примут вид:

$$N_{ж} = N2^k a^{k+1} \quad (1a)$$

$$N_m = N\gamma \left[ (2a)^{k+1} - 1 \right] \quad (2a)$$

Общее количество клеток после  $K$  делений равно сумме живых и мертвых клеток ко времени  $t$ , прошедшего с начала опыта

$$N = N \left\{ 2^k a^{k+1} + \gamma \left[ (2a)^{k+1} - 1 \right] \right\}, \quad (3)$$

а доля мертвых клеток ( $\delta$ ) к моменту времени  $t$  :

$$\delta = \frac{N_M}{N} = \frac{\gamma[(2a)^{k+1} - 1]}{2^k \cdot a^{k+1} + \gamma[(2a)^{k+1} - 1]} \quad (4)$$

Определим предельное значение  $\delta$  при бесконечном числе делений ( $K \rightarrow \infty$ ). Так как  $2a > 1$ , то при ( $K \rightarrow \infty$ ),  $2a^{k+1} \gg 1$ . Поэтому единицей в уравнении можно пренебречь и

$$\lim_{K \rightarrow \infty} \delta = \frac{\gamma[(2a)^{k+1} - 1]}{2^k \cdot a^{k+1} + \gamma[(2a)^{k+1} - 1]} = \frac{\gamma(2a)^{k+1}}{2^k \cdot a^{k+1} + \gamma(2a)^{k+1}}.$$

Разделив все члены на  $(2a)^{k+1}$ , получим

$$\lim_{K \rightarrow \infty} \delta = \frac{2\gamma}{1 + 2\gamma}$$

Подставим в это уравнение  $\gamma = \beta / (1 - 2\beta)$ ; тогда

$$\lim_{K \rightarrow \infty} \delta = 2\beta \quad (5)$$

Так как доля мертвых клеток не может быть больше единицы, из формулы (5) следует, что процесс образования живых клеток прекратится при условии  $\beta \geq 1/2$  или  $\beta \geq 50\%$ .

Представим зависимость  $\delta(t)$  из формулы (4) графически (рис. 2, кривая А).

Пусть сделанное допущение о постоянстве доли отмирающих клеток в каждой генерации неверно, тогда биологически оправдан разбор двух возможных вариантов:

1). При размножении клеток в культурах вовсе не образуется новых порций мертвых клеток, а лишь присутствует та часть, которая попала в среду вместе с инокулятом. Тогда графически это изобразится кривой В (рис. 2), которая будет падать за счет «разбавления» числа внесенных мертвых клеток размножающимися живыми.

2). При размножении клеток  $\beta \neq const$ , но закономерно изменяется со временем. Тогда  $\beta$  может либо возрасть, либо падать. Допущение, что  $\beta$  изменяется хаотически, не имеет биологического смысла. Если  $\beta$  возрастает, то при достижении значения  $\beta = 0,5$  прирост живых клеток закончится, а при  $\beta > 0,5$  культура отомрет. В этом случае процесс прироста мертвых клеток можно изобразить кривой С, стремящейся к единице при

$$\beta = \beta_0 + ct.$$

Если  $\beta$  падает, то процент мертвых клеток будет падать при приросте биомассы, стремясь к нулю по кривой D (рис. 2) при

$$\beta = \beta_0 - ct$$

и условии, что  $\beta$  начинает падать с момента  $t_1$ , либо по кривой В, если  $\beta$  падает с момента  $t = 0$ .

Если сделанное допущение приблизительно верно и количество отмирающих клеток прямо пропорционально количеству живых клеток к любому моменту времени, то самым важным условием является достижение плато на графике при  $\delta \approx 2\beta$ . Можно утверждать, что любая стабилизация величины  $\delta$  во времени в ходе эксперимента может быть истолкована только сделанным допущением с той лишь поправкой, что  $\beta$  не строго, а приблизительно постоянно при прочих равных условиях (температура, рН среды, питание и т.д.). Но учитывая длительность периода наблюдения, действительное значение  $\beta$ , по-видимому, все время достаточно близко к своему среднему значению.

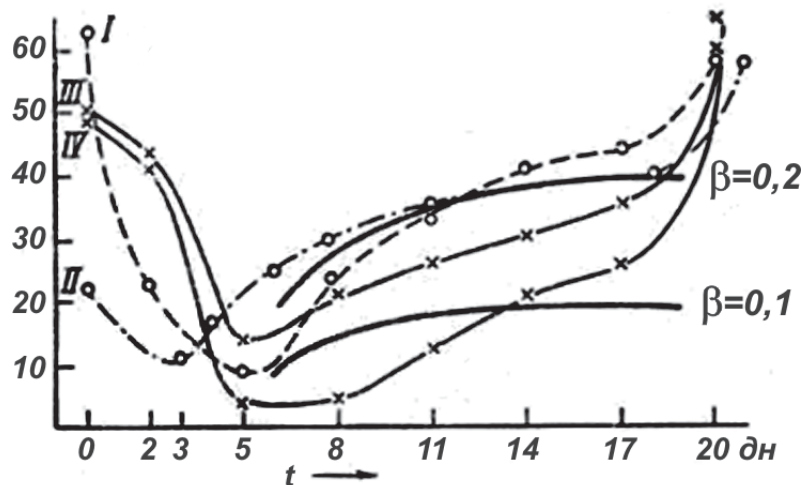


Рис. 3. Изменение процентного содержания мертвых клеток в развивающихся культурах *Anabaena* (I,II) и *Amorphanostoc* (III,IV). I, III — опыт № 1; II, IV — опыт № 2

На рис. 3 представлены данные табл. 1 по изменению процента мертвых клеток в динамике развития водорослей. Для сравнения на этом же рисунке изображены две кривые, вычерченные по формуле (4), где  $\beta$  выбрано произвольно (0,1 и 0,2 или 10 и 20%). Сравнение рис. 3 и 2 показывает, что полученные кривые более или менее точно (насколько это возможно в биологическом эксперименте) совпадают между собой по характеру, достигая плато к определенному времени — окончанию логарифмической фазы роста культуры. Это можно истолковать только в плане справедливости сделанного допущения,

а именно: в ходе логарифмической фазы в размножающихся культурах сине-зеленых водорослей *Anabaena variabilis* и *Amorphonostoc punctiforme* в каждый момент времени отмирает приблизительно постоянная доля от общего числа живых клеток. Каким образом можно объяснить механизм постоянства отмирания определенной доли живых клеток?

Казалось заманчивым допустить, что у каждой клетки отмирает строго определенное потомство, накопившее определенное число леталей (например, 3, как это для простоты иллюстрации изображено на рис. 4). В этом случае можно представить, что материнская клетка образует через интервалы времени  $\Delta t$  (время жизни генерации)  $n$  дочерних клеток и после этого отмирает. Каждая дочерняя, после ее образования, сама становится материнской и производит потомство сходным образом (рис. 4). При этом легко показать, что число мертвых клеток во времени в этом случае будет изменяться по кривой, аналогичной кривой А на рис. 2. Биологически это представляется весьма возможным, особенно, если учитывать, что положение выполняется лишь приблизительно верно, поскольку мы имеем дело с живой клеткой (рис. 4).

В стационарную фазу роста на фоне замедления темпа прироста биомассы отмирание клеток происходит, вероятно, с возрастающей  $\beta$ , что приводит к довольно резкому изменению характера кривой в сторону С-типа (рис. 2). Аналогичным образом по типичной кривой С происходит отмирание клеток в культурах водорослей, выращенных на минеральных средах и затем помещенных в темноту (кривая Е рис. 3).

Таким образом, в настоящей работе показано, что при пересевах сине-зеленых водорослей в новую среду в течение лаг-фазы автолизуются мертвые клетки, внесенные с инокулятом, что приводит к повышению доли живых клеток в культурах. Далее, в ходе интенсивного прироста биомассы водорослей происходит падение процентного содержания живых клеток вследствие отмирания приблизительно постоянной.

Установленные закономерности были получены на сине-зеленых водорослях, однако, вполне вероятно, что в той или иной степени они могут быть выражены и при размножении других одноклеточных организмов.

Приношу благодарность Б.Д. Сумму за помощь в выполнении работы.

### Л и т е р а т у р а

Гусев М.В., Федоров В.Д. Микробиология, **31**, № 3, 1962.

ДАН, **144**, № 6, 1962.

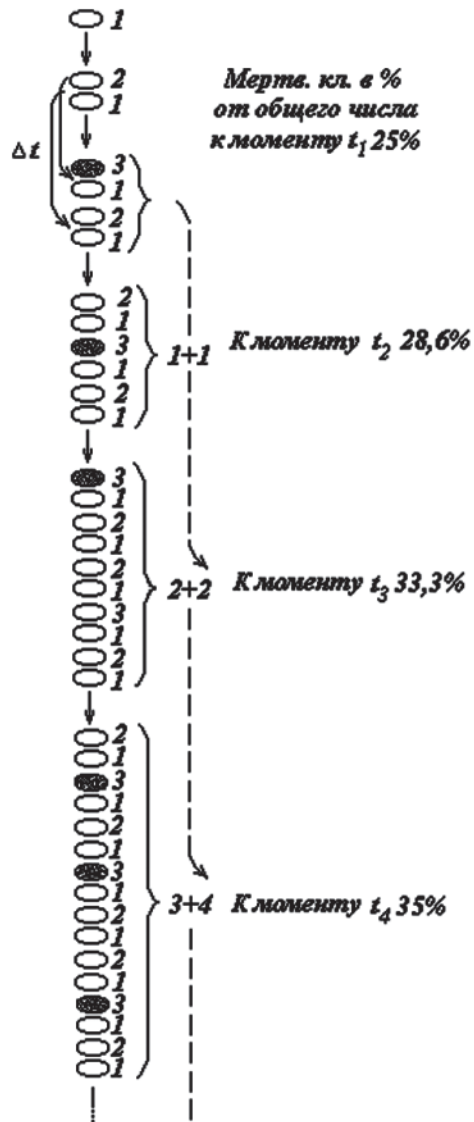


Рис. 4. Предположительная схема отмирания клеток в культурах синезеленых водорослей

## СИНЕ-ЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРОСЛИ И ЭВОЛЮЦИЯ ФОТОСИНТЕЗА

### Введение

Несмотря на многолетние и многочисленные исследования жизнедеятельности самых различных видов сине-зеленых водорослей, их филогенетическое положение в системе растительного царства до сих пор во многом неясно. Правда, в настоящее время уверенно можно уже сказать, что сине-зеленые водоросли, следуя непосредственно за царством бактерий, дали начало всем остальным растительным организмам, осуществляющим фотосинтез с выделением молекулярного кислорода. Но мы не располагаем пока достаточными сведениями, чтобы решить, какая именно группа водорослей произошла от Cyanophyta. Мнение ряда исследователей (Kylin, 1944; Dougherty, Allen, 1960; Гудвин, 1961), согласно которому сине-зеленые водоросли дали начало багрянкам (Rhodophyta), покоится исключительно на данных о близком сходстве их пигментов, участвующих в фотосинтезе, и поэтому требует дополнительных доказательств.

С другой стороны, накопился, по-видимому, достаточный для обобщений материал, который позволяет конкретно указать на группы микроорганизмов, давших начало сине-зеленым водорослям.

В настоящей работе обсуждаются особенности фотосинтетических аппаратов сине-зеленых водорослей и филогенетически предшествующих им бактерий, утверждающие их эволюционное родство.

### История вопроса

Впервые на эволюционное родство сине-зеленых водорослей и зеленых серобактерий указали в 1925 г. Гейтлер и Пашер (Geitler, Pascher, 1925). На основании многочисленных морфологических исследований и визуального наблюдения за окраской большого числа зеленых микроорганизмов Гейтлер и Пашер выделили особую таксономическую группу Chlorobacteriaceae — Cyanochlorodinae, включившую в себя желто-зеленые (бактерии) и сине-зеленые (водоросли) формы. Введение такой таксономической группы основывается на попытке представить Chlorobacteriaceae — Cyanochlorodinae, как боковую ветвь различных Cyanophyta, а также на наблюдении, что «желто-зеленые и бледно-зеленые формы связываются через все возможные переходные оттенки с явно сине-зелеными типами». Однако Гейтлер и Пашер указывали, что «дальнейшие исследования дадут возможность расчленить Chlorobacteriaceae — Cyanochlorodinae на отдельные естественные компоненты». Позднее Прингсгейм (Prings-

heimJ 1949, 1953 а, в) действительно нашел, что значительная часть организмов, отнесенных Гейтлером и Пашером к группе «зеленых бактерий», являются на самом деле сине-зелеными водорослями. Но все же установление Гейтлером и Пашером смешанной таксономической группы заключало в себе важное в эволюционном отношении следствие. Сближая сине-зеленые водоросли с зелеными серобактериями, оно подчеркивало их филогенетическую близость.

Шесть лет спустя после выхода работы Гейтлера и Пашера блестящими экспериментами Ван Ниля (Van Niel, 1931),; было доказано физиологическое сходство зеленых (сем. Chlorobacteriaceae) и пурпурных (сем. Thiorhodaceae, Athiorhodaceae) фотосинтезирующих бактерий, после чего их эволюционное родство стало очевидным.

Таким образом, были высказаны первые соображения родстве сине-зеленых водорослей и фотосинтезирующих бактерий, позволившие постулировать филогенетическую цепь:

пурпурные бактерии → зеленые бактерии → сине-зеленые водоросли.

### **Физиологическая близость сине-зеленых водорослей и фотосинтезирующих бактерий**

Существует много физиологических данных, утверждающих эволюционное родство сине-зеленых водорослей и фотосинтезирующих бактерий. Из всех известных водорослей Суанорphyта уступают по физиологическому разнообразию только бактериальным организмам, причем целый ряд особенностей, специфичных для сине-зеленых водорослей, присущ также и фотосинтезирующим бактериям. Следует отметить по крайней мере три момента физиологической близости сравниваемых групп, из которых два прямо, а третий косвенно связаны с особенностями фотосинтетического процесса.

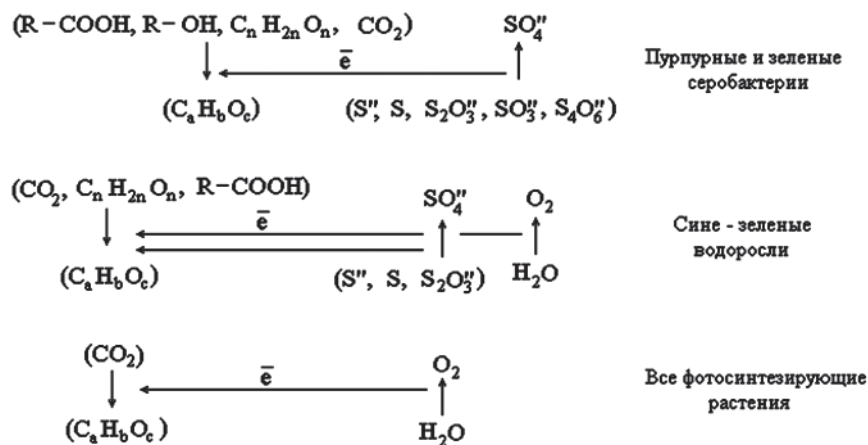
1) Некоторые представители Суанорphyта обнаруживают способность к фотоокислению соединений серы, осуществляя фотосинтез по типу бактерий без выделения молекулярного кислорода (Nakamura, 1938).

2) Для многих сине-зеленых водорослей, как и для фотосинтезирующих бактерий, установлена прямая фотоассимиляция органических соединений (Кондратьева, 1961; Гусев, 1961).

3) Из всех фотосинтезирующих организмов только некоторые бактерии и отдельные представители Суанорphyта (приблизительно 20 родов) способны к фиксации молекулярного азота атмосферы (Гусев, 1961).

К сказанному можно добавить, что не существует какой-либо другой группы водорослей, помимо Суанорphyта, которая обладала бы совокупностью перечисленных выше признаков свойственных фотосинтезирующим бактериям.

С тех пор как Клейверовская концепция «сравнительной биохимии» (Kluyver, Donker, 1926) получила всеобщее признание, осмысливание изменений, вызываемых организмами в окружающей среде, послужило ключом для отыскания общих черт в сходных по своему существу биологических процессах. В этом случае все вариации единого пути хорошо укладываются в рамки «особенностей», присущих тем или иным группам организмов. В самом общем виде характер превращения веществ, связанный с жизнедеятельностью фотосинтезирующих бактерий и сине-зеленых водорослей, можно представить следующим образом:



Такой способ изображения качественно отражает две принципиально важные стороны осуществляемых организмами превращений. Левая часть схемы отражает темновые процессы синтеза клеточных компонентов (условно изображенных как  $C_a H_b O_c$ ) из различных углеродсодержащих соединений среды — углекислоты, органических кислот ( $R-COOH$ ), спиртов ( $R-OH$ ) и углеводов ( $C_n H_{2n} O_n$ ) за счет «ассимиляционных сил» клетки — аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ) и восстановленных пиридин-нуклеотидов (ПН — Н). Правая часть отражает процессы, связанные со световыми реакциями фотосинтеза, в ходе которых соединения серы окисляются до сульфата (фотосинтез серобактерий) или вода до молекулярного кислорода (фотосинтез растений), что сопровождается накоплением «ассимиляционных сил» клетки — АТФ и ПН — Н.

Рассмотрение схемы обнаруживает тенденцию к сужению спектра соединений, вовлекаемых в конструктивные процессы синтеза

сравниваемых организмов, в направлении пурпурные и зеленые серобактерии → сине-зеленые водоросли → все прочие фотосинтезирующие растения. В соответствии с развитыми нами представлениями о принципах, определивших направление биохимической эволюции на нашей планете, можно полагать, что падение гетеротрофности в указанном ряду является следствием стабилизации конвергентных путей конструктивных процессов синтеза, которое в конечном счете привело к истинному автотрофизму. Таким образом, наиболее древними следует считать пурпурные и, затем зеленые бактерии, которые дали начало сине-зеленым водорослям, а последние, в свою очередь, — всему остальному растительному царству.

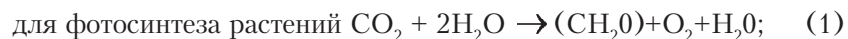
С другой стороны, если высказанное предположение об эволюционном родстве фотосинтезирующих бактерий и зеленых водорослей верно, нужно признать, что именно Cyanophyta в ходе эволюционного усложнения фотосинтетического аппарата впервые приобрели механизм, освобождающий молекулярный кислород из воды. Появление кислорода в атмосфере сделало возможным возникновение и совершенствование аэробных форм жизни на нашей планете.

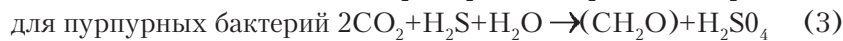
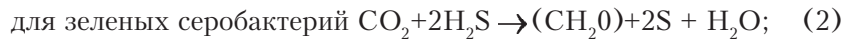
Возникновение механизма, освобождающего кислород из воды, выдвинуло на передовой рубеж исследований проблему фотолиза воды, — загадку фотохимического механизма растений, которая требовала ответа на вопросы: имеет ли место фотолиз воды в бактериальном фотосинтезе; если «да», то почему в ходе бактериального фотосинтеза не выделяется кислород; если «нет», то с каким усовершенствованием фотохимического аппарата растений связана способность фотолитического разложения воды.

### **Фотолиз воды и бактериальный фотосинтез**

В 1941 г. одновременно А. П. Виноградов и Р. В. Тейс (1941) и Рубен с сотрудниками (Ruben a. oth., 1941) показали в опытах с меченым кислородом, что процент  $O^{18}$  в образующемся в ходе фотосинтеза кислороде всегда равен его проценту в воде и не зависит от концентрации его в карбонате. Таким образом, экспериментально было доказано наличие фотолиза воды в фотосинтезе, сопровождающемся выделением кислорода.

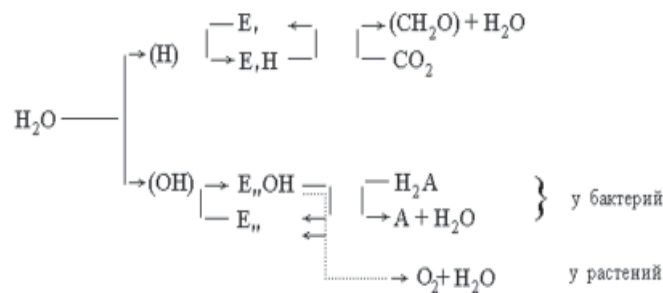
С другой стороны, хорошо известно, что в случае бактериального фотосинтеза процесс выделения кислорода, по-видимому, заменяется окислением соединений серы. На основании бросающегося в глаза сходства уравнения классического фотосинтеза (1) и установленных стехиометрических соотношений между потребленной углекислотой и окисленным сероводородом для фотосинтезирующих бактерий (2, 3):





Ван Ниль (Van Niel, 1931) выдвинул версию, что вода не участвует в фотохимической реакции бактерий, заменяясь соединениями серы. Однако уже четырьмя годами позже и во всех последующих публикациях Ван Ниль (1935, 1941, 1949 а, в, 1956) распространил идею фотолиза воды и на бактериальный фотосинтез. Механизм фотосинтеза по Ван

Ниллю можно представить следующим образом. Первичная фотохимическая реакция как для фотосинтеза растений, так и для бактериального фотосинтеза состоит в фотолизе воды, т. е. в расщеплении ее на окисляющий (ОН) и восстанавливающий (Н) компоненты.



Восстанавливающий компонент (Н), связанный с  $E$ , в  $E'H$ , дает начало цепи ферментативных процессов, которые в конечном счете акцептируют его на углекислоте или каком-либо другом углеродном субстрате, восстанавливая их до уровня клеточного материала. Окисляющий компонент (ОН) связывается с  $E''$ , и окисляет его в  $E'''$ ,  $OH$ , давая начало цепи процессов, которые должны привести к восстановлению  $E''$ ,  $OH$  либо за счет спонтанного восстановления с образованием перекиси и последующего выделения кислорода (в случае растений)  $4 \cdot E''$ ,  $OH \rightarrow 4 \cdot E'''$ ,  $+ 2 \cdot H_2O_2 \rightarrow 2 \cdot H_2O + O_2$ , либо за счет окисления соединений серы (в случае серобактерий)



Таким образом, фотолиз воды при фотосинтезе, по Ван Ниллю, является первичной фотореакцией, своего рода доминантой, общей для всех известных типов фотосинтеза. Эта точка зрения поддерживается в настоящее время многими крупными исследователями фотосинтеза (Гаффрон, Frenkel и др.). К сожалению, несмотря на ее логическую привлекательность, она «подкрепляется» весьма сомнительными соображениями. Так, например, Гаффрон (1961) выдвигает два довода в пользу признания фотолиза воды у фотосинтезирующих бактерий.

Первый из них основывается на наблюдениях, согласно которым зеленые, сине-зеленые, красные и бурые водоросли способны адаптироваться к фотовосстановлению углекислоты за счет молекулярного водорода, что сопровождается снижением выделяющегося на свету кислорода. По мнению Гаффрона, это указывает на способность «переключения» фотосинтеза указанных водорослей на бактериальный тип при сохранении основной фотохимической доминанты — фотолиза воды. Косвенность довода Гаффрона очевидна, поскольку интерпретация установленного феномена может быть иной. Например, адаптация в атмосфере водорода активирует гидрогеназу, которая конкурирует с фотохимической системой за первичный акцептор водорода — окисленный пиридин-нуклеотид. Таким образом, гидрогеназа, с одной стороны, восстанавливая в ходе темповых реакций ПН, тормозит его фотовосстановление, а с другой — сдвигает «шунтовое» равновесие в сторону восстановления фотоокисленных цитохромов, конкурируя со второй фотореакцией (см. ниже).



Второй довод в пользу фотолиза воды, по Гаффрону, покоится на установленном постоянстве квантового выхода, величина которого не зависит от природы световой реакции и природы окисляемых в ходе фотосинтеза соединений.

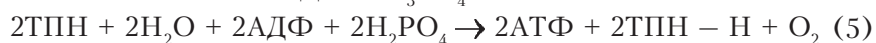
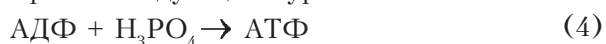
Однако кажется более правдоподобным, что близкие квантовые числа, найденные при фотосинтезе бактерий и фотосинтезе растений (минимальное квантовое число равно 9), свидетельствуют только об одинаковой потребности в энергии для какого-то фотопроцесса. Сомнительно, что этот процесс является фотолизом воды, так как в этом случае пришлось бы признать, что для фотолиза воды в бактериальном фотосинтезе требуется меньше энергии, чем для фотолиза воды в фотосинтезе растений, поскольку кванты, поглощаемые, например, пурпурными бактериями в инфракрасной области, беднее энергией. Поэтому второй довод Гаффрона скорее ставит под сомнение, чем утверждает возможность фотолиза воды в бактериальном фотосинтезе.

Наконец, известны исследования (Sistrom, Griffiths, Stainier, 1956), результаты которых можно интерпретировать как аргумент против признания фотолиза воды в фотосинтезе, осуществляемом бактериями. Под действием ультрафиолетового света Стениером был получен устойчивый сине-зеленый мутант пурпурной несерной бактерии *Rhodospseudomonas sphaeroides*, не содержащий окрашенных каротиноидов. Сине-зеленый мутант рос в анаэробных условиях на свету или, как истинный представитель сем. *Athiorhodaceae* развивался в темноте при доступе кислорода. Но свет и кислород, действовавшие одновременно, убивали бактерии. Связав это наблюдение с потерей мутантом окрашенных каротиноидов, Стениер выдвинул гипотезу, согласно которой каротиноиды, являясь антиокислителями, защищают организм от окисляющего действия кислорода.

Поэтому если бы в анаэробных условиях при фотосинтезе возникал окисляющий компонент (ОН) — продукт фотолиза воды, то бескаротиноидный мутант, беззащитный против молекулярного кислорода, оказался бы столь же беспомощным и против (ОН), химически более активного соединения. Правдоподобнее кажется допущение, что в ходе бактериального фотосинтеза бескаротиноидный мутант в анаэробных условиях не сталкивается с необходимостью защиты от окислителя. Поэтому вряд ли можно рассматривать фотолиз воды как доминанту общего фотосинтетического процесса. Но тогда нужно решить, что же все-таки можно считать доминантой фотосинтеза?

### Доминанта фотосинтеза

В 1959 г. Арнон (Arnon, 1959) выдвинул концепцию, согласно которой главной доминантой в фотосинтезе является не фотолиз воды, как это допускал Ван Ниль, а фотофосфорилирование, — процесс, общий для зеленых растений и фотосинтезирующих бактерий. По Арнону, превращение энергии света в физиологически используемую энергию химических связей лежит в основе фотохимического процесса, который индуцирует синтез АТФ и восстановление пиридин-нуклеотидов. Кроме того, поскольку темновые реакции ассимиляции  $\text{CO}_2$  не приводят к выделению кислорода, фотохимический процесс зеленых растений должен объяснять также и механизм образования кислорода на свету. Поэтому фотохимический процесс, по Арнону, может быть отражен следующими уравнениями:



Уравнения (4) и (5) отражают способность хроматофоров бактерий и хлоропластов растений соответственно к образованию на свету, макроэргических фосфорных связей АТФ. Реакция; (4), при, кото-

рой АТФ является единственным продуктом поглощенной световой энергии, определяется Арноном как циклический тип фотофосфорилирования, а реакция (5), в которой часть световой энергии, поглощенной фотоактивным пигментом, используется для образования АТФ, а часть — на, образование фоторедуктанта — ТПН-Н, определяется Арноном как нециклический тип фотофосфорилирования. Не вдаваясь в тонкости предложенной Арноном общей схемы фотосинтеза, которые достаточно пространно в различных вариантах излагаются в последних публикациях Арнона, следует подчеркнуть принципиально важную часть его концепции, связывающую различия между бактериальным фотосинтезом и фотосинтезом растений с различной природой доноров электронов. По Арнону (1961), у бактерий окисляемыми субстратами являются соединения серы или восстановленные органические вещества, тогда как у растений донором электронов становится вода. Таким образом, фотоокисление воды не свойственно для фотосинтеза бактерий и не требуется обязательно для достижения двух основных результатов фотохимического акта — фотовосстановления пиридин-нуклеотидов и образования АТФ.

Перечисленные выше моменты, являясь сильной стороной предложенной Арноном общей схемы фотосинтеза, тем не менее не убеждают в справедливости выдвинутой им доминанты фотосинтеза — фотофосфорилирования, Действительно, против признания арноновской доминанты можно выдвинуть следующие соображения.

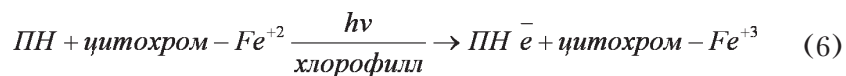
Во-первых, в настоящее время хорошо известно, что на свету в хромофорах бактерий и хлоропластах растений происходит неферментативное окисление цитохромов (Duysens, 1952, 1954 а, в; Smith, 1957, 1959), которые восстанавливаются ферментативно в темноте (Чанс, Нишимура, 1961). Известно также, что на свету (ферментативно?) хлоропласты растений (Vishniac, Ochoa, 1952, 1952 а; Duysens, 1954 а, в, 1955) и хромофоры бактерий (Duysens, Sweep, 1957; Vernon, 1958 а, в; Duysens, 1959) восстанавливают ТПН и ДПН соответственно. И, наконец, известен также факт сопряжения на свету окисления цитохромов с восстановлением пиридин-нуклеотидов (Duysens, 1955, 1957; Frenkel, 1958; Vernon, 1959). При этом в ряде работ было показано, что фотовосстановление ДПН бесклеточными препаратами *Rhodospirillum rubrum* (Frenkel; 1958; Yemen, Ash, 1959) и *Chromatium* (Ogata, Nozaki, Arnon, 1960) в присутствии янтарной и аскорбиновой кислот не обязательно сопровождается фотофосфорилированием. Но образующийся на свету ПН-Н при наличии подходящего конечного акцептора электронов уже может дать по «дыхательной цепи» водородного (электронного) транспорта всю энергию, необходимую для синтеза макроэргических пирофосфатных связей. Кроме того, как показали наблюдения Нишимуры (Nishimura, 1962), фотофосфорилирование осуществляется в три

стадии: в ходе первой, индуцируемой светом, образуется что-то такое, что в ходе двух последующих темновых стадий экстерифицирует неорганический фосфат на АДФ.

Во-вторых, Арнон на 5-м Международном биохимическом конгрессе (1961) утверждал, что «в соответствии с прежними формулировками образование АТФ рассматривается как процесс, идущий в ходе переноса электронов между цитохромом и хлорофиллом». Если бы это было так на самом деле, то фотофосфорилирование действительно можно было бы рассматривать как фотосинтетическую доминанту. Но в этом случае фотофосфорилирование должно было бы происходить всегда, поскольку в ходе первичной фотореакции происходит передача электрона цитохрома хлорофиллу (см. Красновский, 1961); и происходить раньше или по крайней мере одновременно с восстановлением пиридиннуклеотидов. В действительности же фотофосфорилирование имеет место *не всегда* (Frenkel, 1958; Vernon, Ash, 1959; Ogata a. oth., 1960) и происходит позже световой стадии (Nishimura 1962), в ходе которой восстанавливаются пиридин-нуклеотиды.

Кроме того, зависимость фотофосфорилирования от темновых стадий, которые могут различаться в деталях у различных организмов, также затрудняет рассмотрение этого процесса в качестве общей доминанты фотосинтеза. Конечно, скомпрометировать фотофосфорилирование трудно, так как Арнон фактически предложил рассматривать в качестве доминанты процесс, приводящий к образованию одного из двух «двигателей» внутриклеточных эндергонических реакций синтеза (АТФ). Но поскольку фотофосфорилирование может рассматриваться уже как следствие какого-то первичного, чисто фотохимического процесса, кажется разумным объявить общей доминантой фотосинтеза именно первопричину, а не ее следствие.

Мне кажется, что доминантой, общей для фотосинтеза бактерий и фотосинтеза растений, является сенсibilизированное Хлорофиллом на свету фотоокисление цитохрома, сопряженное с восстановлением пиридин-нуклеотида

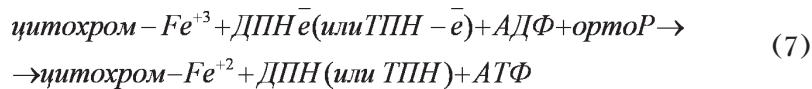


В основе реакции (6) лежит электронный сдвиг под действием света в комплексе хлорофилл — цитохром, который приводит к «забрасыванию» электрона на энергетический барьер, с которого может быть произведена работа. Таким образом, общая доминанта фотосинтеза в сущности является природной разновидностью реакции Красновского (Красновский, Брин и др., 1949; Брин, Красновский, 1959; Красновский, 1960, 1961), которая обуславливает фотохимический перенос электрона против градиента падения

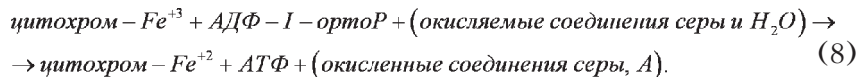
окислительно-восстановительного потенциала, например от аскорбиновой кислоты или восстановленного цитохрома к окисленным пиридин-нуклеотидам или флавионам.

При этом фотофосфорилирование происходит, вероятно, только при переносе электрона к фотохимически окисленному цитохрому (вопреки Арнону, который полагает, что оно осуществляется на участке «цитохром хлорофилл») по одному из двух путей.

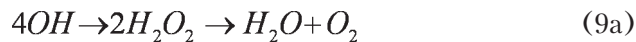
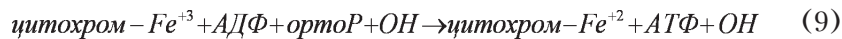
Первый путь подразумевает образование «шунта» через сопряженную цепь переносчиков водорода (электронов) между фотохимически восстановленным пиридин-нуклеотидом и фотохимически окисленным цитохромом. Этот темновой процесс, соответствующий арноновскому «циклическому фотофосфорилированию», очевидно, тождествен отдельному участку «дыхательной цепи» и объясняет образование АТФ в хроматофорах бактерий и хлоропластах растений без расходования добавленных извне доноров и акцепторов электронов по уравнению:



Второй путь определяет наблюдаемые различия между бактериальным фотосинтезом и фотосинтезом растений. В случае бактерий внешние доноры водорода (углеродсодержащие соединения — H<sub>2</sub>A) или электронов ( $S''$ ,  $S$ ,  $S_2O_3''$ ,  $SO_3''$ ,  $S_4O_6''$ ) окисляются через неизвестные посредники и восстанавливают фотоокисленный цитохром. Это сопровождается образованием эстерной; фосфатной связи согласно реакции



В случае растений окисляемым соединением является вода, которая транспортирует свои электроны на; фотоокисленный цитохром с образованием в конечном счете эстерной фосфатной связи и выделением молекулярного кислорода согласно реакции (9):



Уравнения (8) и (9, 9a) связывают различия между фотосинтезом, осуществляемыми бактериями и растениями, с различной природой донора электронов, участвующих в восстановлении фотоокисленных цитохромов (см. схему фотосинтеза).



Таким образом, фотолиз воды явился следствием замены в ходе эволюции дефицитных внешних доноров электронов самым распространенным соединением на нашей планете — водой; Но поскольку энергия отдельных квантов, поглощенных фотоактивными пигментами, слишком мала (30–45 ккал) для возможности образования радикалов воды ( $\text{H}_2\text{O} \rightarrow -\dot{\text{H}} + \text{OH} \cdot - 110 \text{ ккал / моль}$ ) приходится допускать либо возможность суммации энергии квантов на базе возбужденной молекулы пигмента, либо присоединиться к точке зрения Ван Ниля (1956) о «посредствующей функции энзимов, которые уменьшают энергию активации молекулы воды и приводят к образованию единиц  $E$ ,  $H$  и  $E, \text{OH} \cdot$ ». Точнее говоря, необходимо найти у сине-зеленых водорослей механизм, ответственный за фотохимическое расщепление воды, который отсутствует у фотосинтезирующих бактерий, и дать обоснование его энергетической потенции.

### Природа зеленых пигментов и их фотохимическая потенция

В природных условиях (водоемах, почве и т. д.) фотосинтезирующие бактерии развиваются под покровом водорослей и высших растений, в зоне анаэробно-анаэробия и пониженной интенсивности света. Их пигментная система поглощает недоиспользованную энергию света, которую пропускают водоросли и высшие растения (Stanier, Cohen-Bazire, 1957).

Сравнение положения максимумов поглощения фотосинтезирующих бактерий (пурпурных и зеленых) с таковыми сине-зеленых водорослей и высших растений показывает, что максимумы поглощения первых как бы «раздвинуты» за пределы, в которых поглощают вторые (рис. 1). Если признать, что смещение максимумов поглощения носит эволюционно-приспособительный характер, то в качестве возможного объяснения особенностей фотосинтеза, связанного с выделением кислорода, можно привлечь различия в природе зеленых пиг-

ментов сравниваемых групп организмов. Действительно, хорошо известно, что пурпурные бактерии, зеленые бактерии и сине-зеленые водоросли обладают отличными друг от друга хлорофиллами, максимумы которых лежат в различных участках спектра:

бактериохлорофилл пурпурных бактерий — у 800, 840–860 и 875–895  $m\mu$ ;

бактериовиридин зеленых серобактерий — у 665–675, 740–750 и 800–810  $m\mu$ ;

хлорофилл «а» сине-зеленых водорослей — у 672–674, 680–684, 690–695  $m\mu$ ;

Попытка связать различия в энергии квантов, поглощаемых пигментами, с приобретением механизма фотолиза воды казалась допустимой, поскольку разница энергии в 10 ккал (в области 860  $m\mu$  квант характеризуется энергией порядка 30 ккал, в области 680  $m\mu$  — 40 ккал) может оказаться достаточной для обоснования возможности фотолитического процесса у растений.

Так, если зеленые пигменты при освещении «поднимают» электрон пропорционально энергии поглощенного кванта, то можно было бы ожидать, что их уровни возбуждения заметно разнятся между собой и что у бактерий энергии для фотолиза воды не хватает. Молекулы хлорофилла, поглотившие квант света, переходят в возбужденное состояние с временем жизни  $10^{-14}$ – $10^{-15}$  сек (рис. 2), что делает маловероятной возможность использования организмом этой энергии за столь короткий промежуток времени. После рассеивания части энергии поглощенного кванта в виде тепла молекула хлорофилла переходит в свое основное возбужденное состояние (синглетный уровень возбуждения —  $S_1$ ) с временем жизни порядка  $10^{-8}$ – $10^{-9}$  сек, достаточным для мобилизации энергии возбуждения организмами (рис. 2).

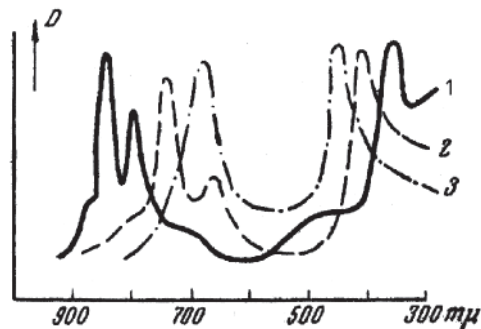


Рис. 1. Спектры поглощения пурпурных (1) и зеленых (2) бактерий, водорослей и высших растений (3)

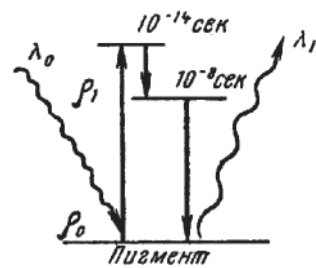


Рис. 2. Схема возбуждения молекулы хлорофилла (объяснения в тексте)

Показателем синглетного уровня возбужденной молекулы хлорофилла служит спектр флуоресценции. При флуоресценции молекула возвращается в стабильное невозбужденное состояние S благодаря испусканию кванта света, соответствующего переходу  $S_1 \rightarrow S$ . Поэтому максимум флуоресценции интактных клеток фотосинтезирующих организмов всегда определяет реально существующий уровень возбуждения, энергия которого может быть использована живой клеткой.

Если бы синглетный уровень возбуждения хлорофилла являлся следствием исключительно качества поглощенного света, то можно было бы ожидать при постоянном тепловом рассеивании сохранения абсолютных различий в синглетных уровнях сравниваемых пигментов. На самом деле в молекулах между максимумами поглощения и флуоресценции постоянного соответствия нет, как можно видеть из приведенных выше спектров флуоресценции различных хлорофиллов. У бактериохлорофилла максимум флуоресценции *in viva* наблюдается в области 920 *мμ*, у бактериовиридина — в области 690 *мμ*, у хлорофилла «а» — в области 680–685 *мμ*.

Флуоресценция бактериохлорофилла в области 920 *мμ* указывает на сравнительно низкую эффективность фотохимического аппарата у пурпурных бактерий, что может быть привлечено для подтверждения положения о недостаточности энергии поглощенного кванта для фотоллиза воды. Однако максимумы флуоресценции бактериовиридина и хлорофилла «а» близки друг другу (690 и 680 *мμ* соответственно), и, следовательно, уровни возбуждения молекул сравниваемых пигментов не могут объяснить различий между фотосинтезом осуществляемым зелеными бактериями с окислением соединений серы, и фотосинтезом растений с выделением кислорода. Несомненно, что в обоих случаях энергии достаточно для фотоллиза воды, и отсутствие выделения кислорода организмами, содержащими бактериовиридин, вызвано какой-то другой причиной.

Последняя может быть связана с реакционной активностью возбужденной молекулы пигмента, с ее способностью отдачи электронов другим биохимическим системам, мерой которой является окислительно-восстановительный потенциал. Измерение окислительно-восстановительных потенциалов зеленых пигментов в метаноле, проведенное Годхиром и др. (Goedheer, Noveus de Haas, Schuller, 1958), показало, что склонность вступать в реакции сближает бактериовиридин скорее с бактериохлорофиллом, чем с хлорофиллом «а». Так, величины окислительно-восстановительных потенциалов бактериохлорофилла и бактериовиридина равны  $550 \pm 2$  и  $550 + 10$  *mv* соответственно, в то время как у хлорофилла «а» он равен  $645 + 20$  *mv*, а у хлорофилла «в» —  $680 \pm 25$  *mv*. Однако следует подчеркнуть, что окислительно-восстановительные потенциалы пигментов в растворе, хотя и свидетельствуют о вероятных различиях их химического состава и фотохимической активности *in vitro*, тем не менее они ничего

не говорят об истинном положении вещей *in vivo*, когда взаимодействие между собой отдельных молекул пигмента, связанное с их структурно-пространственной ориентацией, спецификой взаимодействия с другими биохимически и биофизически активными системами, может полностью изменить картину их участия в окислительно-восстановительных реакциях.

Тем не менее «промежуточное» положение, занимаемое бактериовиридином между хлорофиллом «а» и бактериохлорофиллом, как будто подтверждается влиянием хинона на флуоресценцию различных хлорофиллов в органических растворителях: с увеличением концентрации хинона флуоресценция зеленых пигментов в растворах метанола сильнее всего падает у хлорофилла, слабее — у бактериовиридина и слабее всего — у бактериохлорофилла (Goedheer, 1958).

### **Вторая фотохимическая реакция фотосинтеза и фотолиз воды**

По мнению многих исследователей, фотосинтез растений является следствием двух отдельных фотохимических реакций, каждая из которых требует присутствия особого фотоактивного пигмента.

Все существующие фотосинтезирующие организмы, за возможным исключением *Xanthophyceae*, содержат более чем один пигмент, поглощающий свет (у фотосинтезирующих бактерий — хлорофиллы и каротиноиды, у сине-зеленых водорослей — хлорофилл «а» и фикобилины). Кроме того, показано, что хлорофиллы присутствуют в клетках живых организмов в различных состояниях, каждое из которых характеризуется определенной степенью агрегации отдельных молекул, сдвигающей максимумы поглощения различных форм одного пигмента в сторону инфракрасной области спектра (Красновский с сотр., 1952, 1955; French, 1958, 1959). При этом максимумы различных форм бактериохлорофилла различаются между собой на 40–50 *мμ* (Wassink a. oth., 1939), бактериовиридина — на 60–80 *мμ* (Красновский, Пакшина, 1959; Красновский, Ерохин, Федорович, 1960) и хлорофилла «а» — на 10–12 *мμ*, (French, Towner a. oth., 1954).

Наконец, существуют доказательства того, что не только различные пигменты, но и различные формы одного пигмента выполняют в фотосинтетическом процессе различные, строго определенные функции. Так, еще в 1950 г. Хексо и Блинке (Нахо, Blinks, 1950) обнаружили, что свет, поглощенный хлорофиллом в красной области, малоэффективен для фотосинтеза *Cyanophyta* и *Rhodophyta* по сравнению со светом, поглощенным фикобилиновыми пигментами. Однако дополнение светом другой волны, поглощаемой вторым пигментом, доводит фотосинтез до эффективности, которая наблюдается при освещении белым светом. Таким вторым («сопровождающим») пигмен-

том могут быть хлорофилл «в», фикобилины, фукоксантин (каротиноид) или, наконец, одна из форм хлорофилла «а», поглощающая у  $670\text{ м}\mu$  а (French, 1960). Эти наблюдения, подкрепленные Френчем и Фоком (1961), которые нашли, что эффект совместного действия двух различных длин волн можно разделить во времени, послужили основанием для утверждения, согласно которому эффект усиления светом более короткой волны связан с участием в фотосинтезе двух фотореакций.

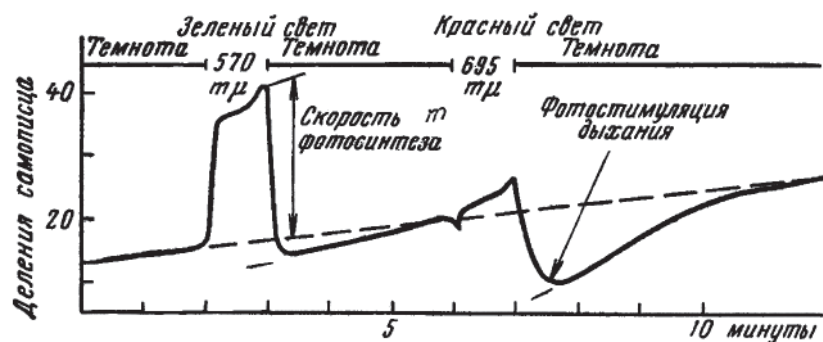


Рис. 3. Выделение кислорода по Френчу и Фоку (1961).  
(Объяснения в тексте)

Однако у фотосинтезирующих бактерий (Арнон, 1961), некоторых Xanthophyceae (Emerson, Snalmers, Cederstrand, 1957; Нахо, 1960) и Chrysophyceae (Аллен, 1961) не удалось обнаружить влияния дополнительного света на спектр действия фотосинтеза, что, по-видимому, следует расценивать как доказательство отсутствия второй фотохимической реакции у изученных организмов.

Исследование продуктов двух фотореакций было проведено Френчем и Фоком (1961). Изучая увеличение дыхания в темноте после предварительного освещения и скорости образования кислорода при освещении различным светом красной водоросли *Porphyridium cruentum*, Френч и Фок показали, что спектр действия стимуляции дыхания совпадает со спектром поглощения хлорофилла, тогда как спектр действия выделения кислорода определяется фикоэритрином (рис. 3).

Так, на рис. 3 видно, что освещение зеленым светом ( $570\text{ м}\mu$ ) резко стимулирует выделение кислорода, но в ходе последующего затемнения заметной стимуляции дыхания не происходит. Наоборот, при освещении красным светом ( $695\text{ м}\mu$ ) кислород выделяется значительно слабее, но именно в этот период накапливается что-то такое (ПН-Н?), что расходуется в ходе последующего темнового периода, вызывая сильную стимуляцию дыхания.

Далее, изучение фотохимических реакций с помощью электронного парамагнитного резонанса (ЭПР) показало, что у пурпурных бактерий и сине-зеленых водорослей при освещении возникает сигнал ЭПР в виде простого пика, который уменьшается до нуля при выключении света. В зеленых водорослях затухание сигналов ЭПР в темноте подчиняется более сложному закону: одна компонента затухает быстро, как у бактерий и сине-зеленых водорослей, тогда как другая затухает гораздо медленнее (Sogo, Jost, Calvin, 1959; Allen, Piette, Murchio, 1962). В медленно затухающем спектре ЭПР заметны 6 полос, принадлежащих  $Mn^{4+}$  и исчезающих при обработке клеток цианидом или ЭДТА, после чего спектр ЭПР зеленых водорослей становится сходным с таковым у бактерий и *Cyanophyta*. Примечательно, что у пурпурных бактерий, как и у сине-зеленых водорослей, полосы  $Mn^{4+}$  в спектре ЭПР отсутствуют (Аллен, 1961).

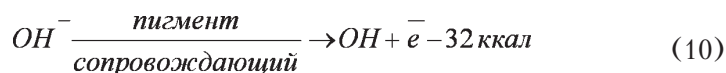
Итак, в фотохимическом аппарате фотосинтезирующих бактерий, сине-зеленых водорослей и всех прочих фотосинтезирующих организмов можно отметить следующее.

1. Зеленые пигменты (бактериохлорофилл, бактериовиридин, хлорофилл «а») участвуют, по-видимому, в одной фотореакции, общей для фотосинтезирующих аппаратов всех сравниваемых организмов (см. реакцию 6), которая образует продукт, используемый в дыхании (вероятно, ПН-Н).

2. Сопровождающие пигменты участвуют в другой образующей непарный электрон фотореакции, которая ответственна за выделение кислорода из воды. Удаление тем или иным способом сопровождающего пигмента (каротина) прекращает реакцию Хилла, которая, однако, восстанавливается при добавлении каротина (French, 1959). Помимо этого, по данным Сейджер (Sager, 1959), бледно-зеленый мутант *Chlamydomonas*, содержащий следы каротиноидов, погибает при выращивании на свету. Создается впечатление, что каротиноиды помимо своей защитной антиокислительной функции (Stanier, 1959), не принимая непосредственного участия в фотосинтезе (Sager, 1959), — точнее в акте фотолитического расщепления воды, — тем не менее поставляют необходимую энергию для этой реакции, осуществляемой, возможно, одной из форм зеленого пигмента, что в общем-то хорошо согласуется с установленным Duysens (1952) фактом передачи хлорофиллу энергии, поглощенной каротиноидами.

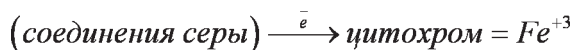
3. Отсутствующая у фотосинтезирующих бактерий вторая фотореакция впервые появляется в ходе эволюционного совершенствования фотохимического аппарата у сине-зеленых водорослей. Однако механизм, освобождающий кислород из воды у *Cyanophyta*, очевидно, недостаточно совершенен (в выделении кислорода не участвует  $Mn^{++}$ ), что обуславливает в определенных условиях возможность «возврата» сине-зеленых водорослей к бактериальному типу фотосинтеза.

4. Вторая фотореакция снабжает организм энергией, достаточной для фотолитического расщепления воды. Образование радикала  $OH'$  из иона гидроксила  $OH$  требует 1,4 эв, что эквивалентно 32 ккал, — энергии, доставляемой поглощением кванта сопровождающим пигментом.



Освобожденный электрон передается через какие-то переносчики к фотоокисленному цитохрому, в ходе чего осуществляется возможность перехода кинетической энергии его движения в статическую энергию эстерной фосфатной связи.

Для бактерий дополнительной фотореакции не требуется, так как фотоокисленный цитохром является достаточно сильным окислителем по отношению к окисляемым соединениям серы (сем. Chlorobacteriaceae и сем. Thiobacteriaceae), чтобы создать необходимую разность потенциалов для движения электронов по пути



У представителей сем. Athiorhodaceae при наличии соответствующих дегидраз, активирующих водород органических соединений ( $H_2A$ ), в сущности имеет место открытый наружу клетки «шунт», напоминающий перевернутую на  $180^\circ$  дыхательную цепь.

В заключение можно отметить, что рассматриваемый выше механизм фотосинтеза растений точно соответствует установленному факту, что выделение одной молекулы кислорода требует 8 актов поглощения света и 4 молекулы  $H_2O$ . Согласно схеме, поглощение первого кванта вызывает электронный сдвиг между цитохромом и пиридин-нуклеотидом (реакция 6), тогда как поглощение второго кванта приводит к восстановлению фотоокисленного цитохрома и образованию радикала  $OH$  (реакции 10 и 9). Повторение указанных двух актов поглощения квантов обеспечивает образование второго радикала  $OH$  и дает им возможность проре-комбинировать с образованием перекиси водорода. Последующие 4 кванта приводят к образованию второй молекулы  $H_2O_2$ , что позволяет рассматривать выделение кислорода как процесс разложения двух молекул перекиси с образованием молекулярного кислорода и воды.

### Заключение

Анализ существующих данных говорит о постепенном усложнении фотосинтетического аппарата, которое привело к возникновению у сине-зеленых водорослей в ходе эволюции дополнительной световой реакции, связанной с фотолитическим разложением воды

и выделением молекулярного кислорода. У пурпурных и зеленых бактерий фотосинтетический процесс зависит от наличия в среде соединений, биохимическая мобилизация которых не требует значительных предварительных затрат энергии. Поэтому фотосинтезирующие бактерии осуществляют только одну фотохимическую реакцию, ответственную за образование восстановителя, который в принципе может дать всю энергию, необходимую для процессов синтеза разнообразных клеточных компонентов. Замена в ходе эволюции фотосинтеза донора электронов, необходимых для восстановления фотохимически окисленных цитохромов, способствовала ликвидации зависимости фотосинтетического процесса от внешних дефицитных соединений (органические субстраты, окисляемые соединения серы), что позволило растениям, окисляющим воду, оттеснить фотосинтезирующие бактерии в скромные по масштабам экологические ниши и завоевать воду и сушу.

Из всего вышеизложенного нельзя, конечно, заключить, что сине-зеленые водоросли произошли непосредственно от фотосинтезирующих бактерий. Однако если считать всякое усложнение биохимической и фотохимической организации свободноживущих организмов эволюционным шагом вперед, то прародителями сине-зеленых водорослей нужно признать фотосинтезирующие зеленые серобактерии.

## BLUE-GREEN ALGAE AND THE EVOLUTION OF PHOTOSYNTHESIS

### *Summary*

The peculiarities of the photosynthetic apparatuses of blue-green algae and photosynthetic bacteria point out their phylogenetic affinity. The perfection of the photosynthetic apparatus in the course of evolution led in blue-green algae to the formation of an additional light reflex associated with photolytic water decomposition and liberation of molecular oxygen. In purple and green bacteria the photosynthetic processes depend on the presence of compounds, which can be biochemically activated without any significant preliminary expense of energy. Therefore photosynthetic bacteria are fulfilling only one photochemical reaction, responsible for the formation of a reducer, which a principle can furnish all the energy needed for the synthesis of the cell components. The replacement in the process of evolution of the donor of electrons necessary to the reduction of photochemically oxidised cytochromes contributed to the liquidation of the dependence of the photosynthetic process on the external deficient compounds (organic substrata, oxidable sulphur compounds); this enabled the water oxidizing plants to relegate the photosynthetic bacteria to niches of modest ranges and to conquer water and land.

## Литература

- Аллен М. Б. 1961. В кн.: «Тр. V Международ. биохим. конгресса». Симпозиум VI, вып. 1. Изд-во АН СССР, М.
- Арнон Д. И. 1961. В кн.: «Тр. V Международ. биохим. конгресса». Симпозиум VI, вып. 8. Изд-во АН СССР, М.
- Брин Г. П., Красновский А. А. 1959. «Биохимия», 24.
- Виноградов А. П., Тейс Р. В. 1941. «Докл. АН СССР», нов. серия, 33, № 9.
- Гаффрон Г. 1961. В кн.: «Тр. V Международ. биохим. конгресса». Симпозиум VI, вып. 8. Изд-во АН СССР, М.
- Гудвин Т. В. 1961. В кн.: «Тр. V Международ. биохим. конгресса». Симпозиум III, вып. 5. Изд-во АН СССР, М.
- Гусев М. В. 1961. «Микробиология», 30, вып. 6.
- Кондратьева Е. Н. 1961. «Микробиология», 30, вып. 2.
- Красновский А. А. 1960. «Усп. химии», 29.
- Красновский А. А. 1961. В кн.: «Тр. V Международ. биохим. конгресса». Симпозиум VI, вып. 2. Изд-во АН СССР, М.
- Красновский А. А., Брин Г. П. 1949. «Докл. АН СССР», нов. серия, 67, № 2.
- Красновский А. А., Брин Г. П., Войновская К. К. 1949. «Докл. АН СССР», нов. серия, 69, № 3.
- Красновский А. А., Войновская К. К. 1949. «Докл. АН СССР», нов. серия, 66, № 4.
- Красновский А. А., Войновская К. К., Кособуцкая Л. М. 1952. «Докл. АН СССР», нов. серия, 85, № 2.
- Красновский А. А., Ерохин Ю. Е., Федорович И. И. 1960. «Докл. АН СССР», нов. серия, 134, № 5.
- Красновский А. А., Кособуцкая Л. М. 1955. «Докл. АН СССР», нов. серия, 104, № 3.
- Красновский А. А., Пакпгина Е. В. 1959. «Докл. АН СССР», нов. серия, 127, № 4.
- Френч К. С., Фок Д. К. 1961. В кн.: «Тр. V Международ. биохим. конгресса». Симпозиум VI, вып. 2. Изд-во АН СССР, М.
- Чанс Б., Нишимура М. 1961. В кн.: «Тр. V Международ. биохим. конгресса». Симпозиум VI, вып. 6. Изд-во АН СССР, М.
- Allen M. B., Piette L. H., Murchio J. C. 1962. «Proc. Third Internal Congr. Photobiol.», Elsevier, Amsterdam.
- Arnon D. I. 1959. «Nature», 184.
- Dougherty E. C., Allen M. B. 1960. In: «Compar. Biochem. of Photo-reactive Pigments». Acad. Press, N. Y. and London.
- Duysens L. M. N. 1952. Transfer of excitation energy in photosynthesis. Doctoral thesis. Utrecht.
- Duysens L. M. N. 1954a. «Nature», 173.
- Duysens L. M. N. 1954b. «Science», 120.
- Duysens L. M. N. 1955. «Science» 121.
- Duysens L. M. N. 1957. In: «Res. in Photosynthesis», N. Y.
- Duysens L. M. N. 1959. «Brookhaven Symp. Biol.», II. The Photochem. apparatus, its structure and function.

- Duysens L. M. N., Sweep G.* 1957. «Biochim. et biophys. acta», 25.
- Emerson R., Chalmers R., Cederstrand C* 1957. «Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. A», 43.
- French C. S.* 1958. «Proc. 19-th Ann. Biol. Collog.», Corvallis, Oregon.
- French C. S.* 1959. «Brookhaven. Symp. Biol.», II. The Photochem. apparatus, its structure and function.
- French C. S.* 1960. Chapter in: «Compnr. Biochem. of Photoreactive Pigments», Acad. Press, N. Y. and London.
- French C.S., Towner G.H., Bellis D.R., Cook R.M., Fair W.R., Holl W.W.* 1954. «Rev. Scient. Instrum.», 25.
- Frenkel A.W.* 1958. «J. Amer. Chem. Soc.», 80.
- Frenkel A.W.* 1959. «Brookhaven Symp. Biol.», II, The Photochem. apparatus, its structure and function.
- Geitler L., Pascher A.* 1925. In: «Susswasserflora», Cyanochlorodinae-Chlorobacteriaceae, II. Jena.
- Goedheer J.C.* 1958. «Biochim. et biophys. acta», 27.
- Goedheer J.C., Ho veu s de H a a s G. H., SchullerP.* 1958. «Biochim. et biophys. acta», 28.
- Haxo F.T.* 1960. Chapter in: «Compar. Biochem. of Photoreactive Pigments», Acad. Press, N. Y. and London.
- Haxo F.T., Blinks L.R.* 1950. «J. Gen. Physiol.», 33.
- Kluyver A.J., Donker H.J.* 1926. «Chem. Zelle u. Gewebe», 13.
- Kylin H.* 1944. «Kgl. fysiogr. salskap, Lund Forhandl.», 13, (1943).
- Nakamura H.* 1938. «Acta Phytochim». (Japan), 10.
- Nis'himura M.* 1962. «Biochim. et biophys. acta», 57.
- Ogata S., Nozaki M., Arnon D.I.* 1960. Chapter in: «Compar. Bio-chem. of Photoreactive Pigments», Acad. Press, N. Y. and London.
- Pringsheim E.Q.* 1949. «Bacteriol. Revs.», 13.
- Pringsheim E.Q.* 1953a. «Nature», 172.
- Pringsheim E.Q.* 1953b. «Arch. Mikrobiol.», 19.
- Ruben S., Randall M., Kamen M., Hyde J.* 1941. «J. Amer. Chem. Soc.», 63.
- Sager R.* 1959. «Brookhaven Symp. Biol.», II. The Photochem. apparatus, its structure and function.
- Sistrom W.R., Griffiths M., Stanier R. Y.* 1956. «J. Cellular and Compar. Physiol.», 48.
- Smith L.* 1957. In: «Res. in photosynthesis». Internat. sci. Publ. N. Y.
- Smith L.* 1959. «J. Biol. Chem.», 234.
- Sogo P., J o s t M., Calvin M.* 1959. «Radiation Research», Suppl. I.
- Stanier R.Y.* 1959. «Brookhaven Symp. Biol.», II. The Photochem. apparatus, its structure and function.
- Stanier R.Y., Cohen-Bazire G.* 1957. «7-th Sympos. Soc. Gen. Microbiol.», Cambridge.
- Van Niel C. B.* 1931. «Arch. Mikrobiol.», 3, H. 1.
- Van Niel C. B.* 1935. «Cold Spring Harbor Symposia», 3.
- Van Niel C. B.* 1941. «Advances Enzymol.», 1.
- Van Niel C. B.* 1949a. «Amer. Scientist», 37.
- Van Niel C. B.* 1949b. In: «Photosynthesis in plants», Jowa State College Press.

*Van Niel C.B.* 1956. In: «The microbe's contribution to biology», by A.J. Kluyver and C. B. Van Niel. Harward Univ. Press. Cambridge, Massachusetts.

*Vernon L.P.* 1968a. «J. Biol. Chem.», 233.

*Vernon L.P.* 1958b. «7-th Internat. Congr. Microbiol.», Stockholm. Abstracts of communications, 5k.

*Vernon L.P.* 1959a. «Biochim. et biophys. acta», 32.

*Vernon L.P.*, 1959b. «J. Biol. Chem.», 234.

*Vernon L.P., A s h O. K.* 1959. «J. Biol. Chem.», 234.

*Vishniac W., Ochoa S.* 1952. In: «Symposium on Phosphorus metabolism», 2, Johns Hopkins Univ. Press, Baltimore, Md.

*Vishniac W., Ochoa S.* 1952a. «J. Biol. Chem.», 195.

*Wassink E.C., Katz E., Dorrestein R.* 1939. «Enzymologia», 7.

**В сб. «Биология сине-зеленых водорослей», 1964.**

## ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ БАКТЕРИАЛЬНОГО ФОТОСИНТЕЗА

Еще в начале прошлого века Соссюр (De Saussure, 1804) впервые дал в химических символах правильное уравнение валовой реакции фотосинтеза, осуществляемого зелеными растениями:



Последовавшее за этим энергичное изучение реакций фотосинтеза привело человечество к осознанию одного знаменательного положения: фотосинтез является единственным процессом, препятствующим исчезновению жизни на нашей планете.

Превращение энергии света в энергию химических связей, осуществляемое живой клеткой, равно интересовало физиков, химиков и биологов. И, несмотря на то, что любопытство и усилия, проявленные учеными в решении ряда вопросов при изучении фотосинтеза, были вознаграждены великими открытиями, все же мы должны признать, что и в настоящее время знаем об этом удивительном процессе необыкновенно мало, восполняя порой пробелы нашего знания догадками весьма относительной научной ценности. Однако, кое-что мы знаем уже достоверно.

Что же такое фотосинтез? Вопреки учебным пособиям и следуя примеру «от противного», важно сразу подчеркнуть, что,

- во-первых, фотосинтез не всегда сопровождается выделением молекулярного кислорода и,
- во-вторых, фотосинтез не всегда осуществляется с потреблением углекислоты.

Более того, часто фотосинтез может идти в анаэробных условиях, прекращаясь при малейших следах кислорода в окружающей среде и даже сопровождаться выделением углекислоты. Так, в природе существует относительно большая группа организмов (зеленые и пурпурные бактерии), которая осуществляет фотосинтез в анаэробных условиях, одновременно окисляя соединения серы или многие органические соединения. Указанные группы организмов, а также многие сине-зеленые и зеленые водоросли способны при определенных условиях строить клеточные компоненты не только за счет углекислоты, но и за счет целого ряда органических соединений — углеводов, спиртов, органических кислот, аминокислот. Таким образом, уравнение Соссюра отражает лишь частный случай, один из типов фотосинтеза, осуществляемый высшими зелеными растениями. Правда, масштаб превращений фотосинтеза зеленых растений грандиозен: выделение молекулярного кислорода в атмосферу и связывание углекислоты в молекулы вновь синтезируемых разнообразных органических соединений играют первостепенную роль в превращениях веществ и элементов на нашей планете. И все же важно подчеркнуть, что это всего

лишь частный случай, одно из проявлений единого и единственного процесса в природе, который использует фотохимический механизм, преобразующий энергию падающих световых квантов в энергию химических связей.

Краткое резюме необходимых для последующего изложения знаний относительно некоторых общих черт фотосинтетического процесса можно выразить следующим образом:

Блэкман (Blackman, 1905) просто и убедительно показал, что фотосинтез включает в себя две стадии: световую, в ходе которой возникают какие-то нестабильные промежуточные продукты, и последующую, темновую, в ходе которой эти продукты стабилизируются дальнейшими превращениями с участием ферментов. В настоящее время, т.е. спустя 60 лет, стало известно, что в течение первой стадии фотосинтеза образуются два важнейших двигателя клеточного синтеза: восстановленный пиридин-нуклеотид и аденозинтрифосфорная кислота, использование которых в последующих темновых реакциях обеспечивает возможность синтеза всех без исключения клеточных компонентов, а не только углеводов (!), как это обычно отражается в после сосюрговских, более поздних, но менее удачных уравнениях фотосинтеза. Блестящие исследования Кальвина, удостоенные в 1961 г. Нобелевской премии по химии, расшифровали пути включения углекислоты и последующего превращения углерода в серии взаимосвязанных и самоподдерживаемых реакций, получивших название «фотосинтетический углерод — восстанавливающий цикл Кальвина». Оказалось, что никакого «особого» пути, присущего исключительно клеткам фотосинтезирующих организмов, в природе не существует. Указанная последовательность реакций «цикла Кальвина» была обнаружена у многих хемосинтезирующих бактерий. Таким образом, темновые реакции фотосинтеза оказались, строго говоря, неспецифичными для фотосинтезирующих организмов и, следовательно, утратили значительную часть привлекательности в глазах исследователей, интересующихся механизмом превращения лучистой энергии в химическую, и, тем самым, значительно сузили ореол уникальности вокруг фотосинтетического процесса. В настоящее время наиболее верным можно считать осторожное определение фотосинтеза как процесса синтеза клеточных компонентов из различных соединений за счет использования энергии света, сопровождающегося обязательным окислением разнообразных химических веществ, выполняющих роль донора электронов (вода — у зеленых растений, соединения серы и органические вещества — у пурпурных и зеленых бактерий).

Характер использования органических соединений, вовлекаемых в фотосинтез бактериями, может быть двояким.

1. Органические субстраты используются только в качестве доноров водорода (электронов), необходимых для нормальной работы фотохимического аппарата.

2. Органические субстраты используются в ходе темновых реакций как источники углерода для построения клеточных компонентов за счет «ассимиляционной силы», образующейся в ходе предшествующей световой стадии. Конкретные пути использования органических субстратов в конструктивных процессах определяются их химической природой. Они могут быть следующими:

а) **восстановительными**, если используемое в конструктивных процессах соединение более окислено, чем уровень клеточного материала (например, включение в метаболизм пурпурных бактерий муравьиной и уксусной кислот). В этом случае в зависимости от структуры субстрата и наличия соответствующего фермента фотосинтез сопровождается *выделением* углекислоты в культурах развивающегося организма. При этом, чем более окислена используемая кислота по сравнению со средним уровнем окисленности клеточного материала, тем больше углекислоты выделяется в окружающую среду (Gaffron, 1933; Van Niel, 1944; Кондратьева, 1956).

б) **окислительными**, если используемое в конструктивных процессах соединение более восстановлено, чем средний уровень клеточного материала (некоторые спирты и насыщенные жирные кислоты, начиная с пропионовой). В этом случае развитие бактерий обычно сопровождается потреблением углекислоты, которое тем самым как бы «разбавляет» уровень восстановленности «строительного материала» за счет одновременной мобилизации углерода одного очень восстановленного (например, соответствующая жирная кислота) и другого очень окисленного (углекислота) соединения. Предварительная дегидрогенизация субстрата с последующим использованием окисленного продукта в процессах синтеза позволяет рассматривать этот случай как «смешанный» тип использования органического субстрата, поскольку органическое соединение вовлекается в фотосинтез сначала в качестве донора водорода (электронов), а затем продукт его окисления становится для клетки подходящим строительным материалом. В результате в развивающихся культурах фотосинтезирующих бактерий наблюдается одновременное расходование из окружающей среды двух источников углерода, которые, как правило, разнятся друг от друга степенью окисленности. Это очень распространенный, наиболее обычный случай бактериального фотосинтеза. Гораздо реже встречается пример другого «смешанного» пути, в ходе которого одно и то же соединение используется в качестве источника углерода и донора водорода (электрона) параллельно - без вовлечения продуктов окисления в конструктивный обмен.

Трудность выяснения истинных путей использования некоторых органических субстратов в фотосинтезе возрастает вследствие способности фотосинтезирующих организмов к плавному переключению и переплетению звеньев в общей цепи утилизации того или

иногo субстрата. Еще более запутывают общую картину использования соединений углерода в конструктивных процессах одновременная биохимическая мобилизация нескольких (чаще двух) субстратов, один из которых способен использоваться по восстановительному пути, а другой — по окислительному пути или вовлекается в клеточный метаболизм в качестве донора водорода (электронов). В последнем случае, если восстанавливаемым соединением является углекислота, единственным вхождением которой в обмен веществ является реакция карбоксилирования, возникает возможность непосредственного карбоксилирования окисляемого соединения (если позволяет его структура) или, какого-либо продукта его ближайшего превращения (иногда прямо на продукте окисления).

Потребление углекислоты в культурах фотосинтезирующих бактерий независимо от полноты сведений относительно химической природы карбоксилируемого органического субстрата выдвигает вопрос о трофности организма. Нет надобности в детальном анализе этого вопроса, поскольку в конструктивном использовании углеродсодержащих соединений возможны только три трофические комбинации, соответствующие физиологическим типам питания:

- автотрофному, когда все компоненты клетки строятся исключительно из углекислоты,
- гетеротрофному, когда все компоненты клетки строятся из органических субстратов, и, наконец,
- мезотрофному, когда клеточные компоненты строятся из органического субстрата и углекислоты. По-видимому, в природе большинство одноклеточных фотосинтезирующих микроорганизмов (бактерий и водорослей) осуществляет мезотрофный тип углеродного питания.

Конечно, в лабораторных условиях при планируемом эксперименте можно разобраться в тех превращениях, которым подвергаются разнообразные органические соединения в результате биохимической активности фотосинтезирующих организмов. Положение значительно усложняется, когда в окружающей среде присутствуют одновременно несколько веществ, каждое из которых при каких-то не вполне ясных условиях может выступать и донором водорода (электронов), и «строительным» материалом. При этом продукт окисления, в свою очередь, может вовлекаться в конструктивный обмен по одному из вышеуказанных путей. Легко представить себе, насколько усложняется картина в природных условиях, если к тому же учесть, что фотосинтезирующие организмы находятся в окружении огромного многообразия органических субстратов при *относительно малых концентрациях каждого отдельного соединения*, что мешает клетке прочно «настроиться» на какой-либо определенный путь, индуцируемый химической природой одного соединения! Поэтому кажется

целесообразней вычленив действие лишь тех факторов, которые регулируют использование не индивидуальных соединений, а вызывают физиологические изменения принципиального характера в направлении общих путей клеточного метаболизма. Только выделение важнейших регулирующих факторов, установление характера их взаимодействия и результирующего влияния на клеточный метаболизм может привести к правильному осмысливанию той роли, которую играют фотосинтезирующие микроорганизмы в природе. Это также помогает разобраться в весьма запутанных случаях «ложного» типа трофизма, когда видимые изменения в углеродсодержащих субстратах окружающей среды порождают мнимые картины физиологических типов углеродного питания. Так, если какое-нибудь органическое вещество используется клеткой только в качестве (электронов), а в конструктивный процесс включается только углекислота, то, несмотря на видимое превращение в культуре бактерий органического вещества, перед нами случай автотрофного фотосинтеза. Так, например, пурпурные несерные бактерии *Rhodopseudomonas gelatinosa* способны окислять изопропанол с образованием эквимолярных количеств ацетона, используя при этом для синтеза клеточного материала исключительно углекислоту (Foster, 1944). И, наоборот, если фотосинтезирующий организм, не используя органическое соединение в качестве донора водорода (электронов), вовлекает его исключительно в процессы синтеза, например, по окислительному пути, сопровождающемуся выделением углекислоты, или каким-либо другим образом, например, с образованием молекулярного водорода, что приводит к **видимым** изменениям в среде концентрации неорганических компонентов, — перед нами случай истинного гетеротрофного фотосинтеза. Так, например, зеленые серобактерии *Chlorobium limicola* используют ацетат, и несколько хуже — глюкозу исключительно в процессах синтеза клеточных компонентов (Sadler, Stanier, 1960; Stanier, 1961). Или другой пример. Несерные пурпурные бактерии *Rhodopseudomonas palustris* хорошо развиваются на средах, содержащих в качестве доноров электронов — соединения серы, а в качестве источника углерода — одну из следующих органических кислот: уксусную, пировиноградную, фумаровую, яблочную или янтарную. При этом выделение в среду углекислоты происходит в соответствии со степенью окисленности органических кислот (Кондратьева, 1956, 1963).

Возвращаясь к вычленению важнейших факторов, определяющих тип углеродистого питания при фотосинтезе микроорганизмов, еще раз следует подчеркнуть широкое распространение в природе мезотрофного фотосинтеза. Именно регулирующий фактор (или факторы) определяет степень авто- или гетеротрофности мезотрофного фотосинтеза как слагаемой векторной величины, варьирующей в зависимости от возраста культуры и условий, ее окружающих.

В настоящее время известно, что при наличии вокруг фотосинтезирующей клетки органических соединений, способных составлять различные трофические комбинации, важнейшим фактором, регулирующим порядок их вовлечения и характер использования в биохимических превращениях, является свет.

Влиянию количества и качества света на трофизм фотосинтезирующих микроорганизмов посвящено сравнительно небольшое, и явно недостаточное число работ. Однако рассмотрение света в качестве фактора, обеспечивающего клетку энергией, необходимой для синтеза всех клеточных компонентов из присутствующих в среде углеродсодержащих компонентов различной степени сложности, окисленности и доступности, позволяет выяснить, по крайней мере, направление действия светового фактора. Проще всего и вернее всего можно определить направление действия света следующим образом. Чем меньше энергии получают фотосинтезирующие организмы, тем сильнее проявляется склонность их к гетеротрофному типу усвоения соединений углерода. Физиологический смысл этого правила понятен, ибо при автотрофном обмене требуется значительно больше энергии для построения исключительно из углекислоты всех клеточных компонентов, чем при гетеротрофном, когда используются готовые «строительные агрегаты» — органические соединения. Приведенное выше правило оказалось справедливым по отношению к общему количеству подаваемой лучистой энергии, а не к способам ее подачи, связанным с особенностями ее поглощения и биологического использования. Так, организмы, обладающие фотоактивными пигментами с максимумом поглощения в более длинноволновой области спектра и вследствие этого поглощающие более бедные энергией световые кванты, обнаруживают повышенную склонность к гетеротрофному типу фотосинтеза. Действительно, среди пурпурных бактерий, содержащих бактериохлорофилл с максимумами поглощения *in vivo* при 800, 840–860 и 875–895 мкм, способность к фотогетеротрофному развитию выражена сильнее, чем среди зеленых бактерий, соответствующие максимумы поглощения бактериовиридина которых лежат *in vivo* в области 800–810, 740–750 и 665–675 мкм. Способность к автотрофному образу жизни еще более сильно выражена у сине-зеленых водорослей, содержащих в качестве единственного зеленого пигмента — хлорофилл «а» с максимумами поглощения *in vivo* в области 672–674, 680, 684, 690–695 мкм. И, наконец, «окончательный» автотрофизм наблюдается у организмов, обладающих помимо хлорофилла «а» другим хлорофиллом — хлорофиллом «b» с максимумом, лежащим *in vivo* в наиболее коротковолновой области спектра 647–648 мкм. Таким образом, общая тенденция зависимости трофности микроорганизмов от качества используемого света выражена в природе достаточно ясно и не может казаться случайной.

С другой стороны, во всех культурах фотосинтезирующих организмов тенденция зависимости трофизма от количества используемого света выражена в полной мере, если рассматриваемые организмы вообще способны к биохимической мобилизации окружающих углеродосодержащих субстратов различной степени сложности. Действительно, при низких, допороговых, интенсивностях света пурпурные (Максимова, 1958) и зеленые (Федоров, 1964) бактерии, сине-зеленые (Гусев, 1961) и зеленые (Минеева, 1962) водоросли обнаруживают способность к гетеротрофному и мезотрофному типам углеродистого питания. Эти же культуры организмов при повышении интенсивности света переключаются на более или даже на чисто автотрофный тип фотосинтеза. Таким образом, одни и те же организмы в природе в зависимости от условий освещения, связанных с местом обитания, временем суток, сезона, могут участвовать в превращениях различных углеродсодержащих субстратов. Поэтому при широкой экстраполяции результатов лабораторных исследований на истолкование роли той или иной группы организмов в круговороте веществ, осуществляемом в природе, следует проявлять крайнюю осторожность. Всего естественней кажется необходимость отмечать в каждом случае условия, при которых возможно участие тех или иных организмов в тех или иных превращениях. Такой подход позволяет найти новые истолкования некоторых «загадочных» моментов в биологии фотосинтезирующих микроорганизмов. Так, в заключении настоящей работы предложено объяснение известного факта распространения фотосинтезирующих бактерий в экологических нишах, в которые не проникает солнечный свет (почва, толща илов, пластовые воды).

В наших опытах с зелеными серобактериями *Chlorobium thiosulfatophilum* на среде с одним бикарбонатом, а также с добавлением пролина (или оксипролина) было показано, что интенсивность света от 50 до 2000 лк не влияет на конечный урожай бактериальной биомассы, а лишь изменяет скорость ее нарастания. Сопоставление этого факта с широко распространенной способностью пурпурных и зеленых бактерий к мезотрофному типу углеродистого питания при низкой интенсивности света позволяет, наконец, объяснить распространение фотосинтезирующих бактерий в местах, исключающих солнечную радиацию. Объяснение предусматривает существование какого-то источника света, пусть очень слабого, но достаточного для осуществления мезотрофного (или гетеротрофного) фотосинтеза. Таким источником может быть излучение, возникающее при химических реакциях, сопровождающихся выделением энергии.

В настоящее время известно, что слабая хемилюминесценция в области видимого света и ближнего ультрафиолета имеет место при окислительно-восстановительных реакциях с примерным выходом  $10^{-9}$  от суммарной энергии реакции. Однако фактический выход

хемилюминесценции может сильно повышаться за счет специфики какого-либо одного или группы процессов, — например, учащения случаев рекомбинации радикалов, образующихся при ферментативном «переваривании» органических субстратов различной природы (гниение отмершей биомассы) вследствие беспорядочной работы ферментов, освобожденных после деструкции клеток. Таким образом, хемилюминесценция может быть источником видимого света, поддерживающего активность фотосинтезирующих бактерий даже без солнечной радиации.

### Резюме

Люминесценция кристаллических пород (или кристалликов осадочных пород) в видимой области под воздействием жестких излучений радиоактивных элементов, залегающих в толще земной коры, может быть привлечена для объяснения широко известного факта присутствия фотосинтезирующих пурпурных бактерий *Chromatium* (сем. Thiiorhodaceae) в пластовых водах, поднятых с глубины 1700 м (Володин, 1935; Малышек, Малиянец, 1935). Возможно, в данном случае мы имеем дело с новым и своеобразным «биологическим детектором», указывающим местоположение радиоактивных пород.

### Physiological properties of bacterial photosynthesis

#### Summary

Some peculiarities of green and purple bacteria are described characteristic of the type of bacterial photosynthesis and of the specificity of trophic combinations corresponding to the physiological type of carbon nutrition. Cases of «pseudo» trophism are considered and the effect of light is discussed as a factor controlling trophicity and biochemical activity of photosynthesising bacteria in nature. Finally an explanation is advanced of the well known fact that photosynthesising bacteria occur in ecological niches entirely cut — off from sunlight (mud strata, stratal waters).

### Литература

Володин Н.А. Буровые воды промысла им. Орджоникидзе, окрашенные в розовый цвет // Азерб. нефт. хоз-во, 1935. № 6.

Гусев М.В. Синие-зеленые водоросли // Микробиология, 1961. 30. № 6. С. 1108.

Кондратьева Е.Н. Использование пурпурными бактериями органических соединений в присутствии света // Микробиология, 1956. 25. Выпуск 4. С. 393.

Кондратьева Е.Н. Фотосинтезирующие бактерии // М., изд-во АН СССР. 1963.

Макимова И.В. Изменение степени гетеротрофности *Rhodospseudomonas palustris* при разных интенсивностях света // Известия АН СССР, 1958. Серия биология. № 2.

Мальшек В.Г., Малияц А.А. Серобактерии в пластовых «розовых» водах Сураханского нефтяного месторождения // Доклады АН СССР, 1935. 3. № 5.

Минеева Л.А. Влияние интенсивности света на автотрофное и гетеротрофное питание *Chlorella vulgaris* и *Scenedesmus obliquus* // Микробиология, 1962. 31. № 3. С 411.

Федоров В.Д. Мезотрофный фотосинтез, осуществляемый серобактериями *Chlorobium thiosulfatophilum* // Бюлл. МОИП, 1964. Отдел биол. 69. № 3. С. 158.

Blackman F.F. Ann. botany. 1905. 19. P. 281. (cit. Rabinowitch E. Photosynthesis. N.Y., 1945. № 1).

De Saussure N.Th. Recherches chimiques sur la vegetation // Nyon. Paris, 1804.

Foster Y.W. Oxidation of alcohols by non-sulfur photosynthetic bacteria // J. Bacteriol, 1944. 47. P. 355/

Gaffron H. Uber den stoffwechsel der Schwefelfreien Purpurbakterien // Biochem. J. 250. № 1.

Sadler W.R., Stanier R.Y. The function of acetate in photosynthesis by green bacteria // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1960 .46. № 10. P. 1328.

Stanier R.Y. Photosynthetic mechanisms in bacteria and plants development of an unitary concept // Bacteriol. Revs., 1961. 25. №1.

van Niel C.W. The culture, general physiology, morphology and classification of the non-sulfur and brown bacteria // Bacteriol. Revs., 1944. 8. № 1.

**В сб. «Биология синезеленых водорослей», МГУ, 1966.**

## МЕТОДЫ МАТЕМАТИЧЕСКОГО ПЛАНИРОВАНИЯ – НОВЫЕ ПУТИ ИССЛЕДОВАНИЯ МНОГОФАКТОРНЫХ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ

Изучение любой биологической системы можно представить как исследование функции многих переменных. Любой процесс в системе характеризуется некоторым выходом процесса, который зависит от факторов системы. Уровень этих факторов в каждый момент определяет состояние системы. Аналитически система считается изученной, если известна зависимость вида:

$$y=f(x_1, x_2, x_3, x_4, \dots x_n) \quad (1)$$

Это уравнение описывает некоторую гиперповерхность в пространстве  $n+1$  измерений (факторное пространство) и, следовательно, изучение многофакторной системы есть в первую очередь исследование формы этой гиперповерхности, называемой иначе поверхностью отклика. Задачей экспериментатора является такое расположение экспериментальных точек в факторном пространстве, чтобы по результатам опыта можно было бы найти некоторый аналитический вид поверхности отклика. Поскольку истинный вид функции (уравнение 1) не известен, обычно представляют изучаемую зависимость в виде ряда:

$$y = b_0 + \sum_i b_{ij} x_i x_j + \sum_i b_{ij} x_i^2 + \dots \quad (2)$$

В этом случае задача изучения формы поверхности отклика сводится к определению коэффициентов регрессии –  $b_i$  в уравнении 2.

При классическом, пассивном, эксперименте, когда расположение экспериментальных точек в факторном пространстве производится случайным образом, отыскание коэффициентов регрессии является сложной задачей в силу громоздкости вычислительных операций. При этом также возникают серьезные трудности, связанные с интерпретацией уравнения регрессии, поскольку все коэффициенты регрессии оказываются корреляционно связанными между собой.

Существенный прогресс был достигнут, когда на смену пассивному эксперименту пришел так называемый активный эксперимент, планируемый по определенным схемам, для которых разработаны доступные методы анализа. Математическое планирование эксперимента при сравнительной простоте и небольшом объеме вычислений позволяет получить коэффициенты регрессии, корреляционно не связанные между собой. Это означает, что в сравнительно небольшой серии опытов, варьируя одновременно и независимо друг от друга значительное число факторов, можно получить информацию о влиянии каждого из них на выход процесса. Кроме того, становится принципиально возможным обнаружение и учет в системе межфакторных взаимодействий.

При изучении многофакторных биологических систем с наличием в них существенных межфакторных взаимодействий разнообразие задач, стоящих перед исследователями, может быть сведено в принципе к двум типам. Первый тип объединяет задачи оптимизации процесса, т.е. нахождение некоторой наилучшей комбинации факторов в изучаемой системе, при которой выход процесса принимает экстремальное значение. Решение задач этого типа в принципе не требует получения детальных сведений о механизме процесса, что позволяет найти чисто формальное решение задачи. Второй тип объединяет задачи изучения процесса как такового, его механизма и особенностей, т.е. исследования влияния каждого фактора в отдельности, а также их совокупности, на течение процесса с учетом взаимодействий факторов в системе. Задачи этого типа являются своеобразной «разведкой» биологической системы, определяющей направление последующих более детальных исследований, которые позволяют дать биологическую интерпретацию формальных связей, заключенных в уравнении математической модели процесса (уравнение 2).

Независимо от типа задачи первым шагом в изучении системы должен быть отбор существенных факторов, определяющих состояние системы. Эта задача может быть решена при планировании эксперимента по методу случайного баланса. Далее, при решении задач первого типа, оказывается эффективным метод крутого восхождения, представляющий собой комбинацию факторного эксперимента и последующего движения по градиенту. При решении задач второго типа может оказаться необходимым использование планов второго (а при необходимости — и третьего) порядка. Результатом экспериментов, поставленных по этим планам, является уравнение математической модели, которая позволяет путем анализа двухмерных сечений поверхности отклика получить вид зависимости исследуемой функции от любых двух факторов, входящих в уравнение модели, при любом заданном уровне остальных.

**Микробиология, 35, № 5, 1966.**

## БИОХИМИЧЕСКАЯ ЭВОЛЮЦИЯ С ПОЗИЦИЙ МИКРОБИОЛОГА

В последние годы эволюционная биохимия завоевала прочное место в ряду проблем, горячо обсуждаемых с позиций различных специальностей. Попытка взглянуть на биохимическую эволюцию глазами микробиолога оправдана присущим микробиологии знанием необыкновенного разнообразия процессов энергетического распада субстратов и специфики конструктивных процессов синтеза, осуществляемых различными группами микроорганизмов.

В последующем изложении полностью исключены из рассмотрения вопросы эволюции функциональной биохимии, биохимии регулируемых механизмов, биохимии наследственности и т. д. Термин «биохимическая эволюция» в рамках настоящей работы относится только к возникновению и совершенствованию ферментных систем, участвующих в процессах энергетического распада субстратов и биохимической мобилизации соединений, необходимых для синтеза клеточных компонентов.

### I

Благодаря успехам биохимии и физиологии стало известно, что пути синтеза и распада отдельных соединений в бактериальных, растительных и животных клетках поразительно напоминают друг друга. Однако в течение последних лет развитие знаний, главным образом в области биохимии одноклеточных, указало на существование многочисленных отклонений от «единого плана» биохимической организации как принципиального, так и непринципиального характера.

Среди исследователей утвердилась мысль о возможности связать обнаруженные черты биохимической индивидуальности с эволюционной идеей. Действительно, если биохимические различия связаны с высотой клеточной организации, то способность (или неспособность) к превращениям тех или иных соединений может служить объективным признаком для эволюционно-биохимической систематики. Возможность построения эволюционной систематики особенно необходима микробиологам, которые из-за примитивной морфологической организации одноклеточных часто затрудняются установить истинное таксономическое положение отдельных групп микроорганизмов. Теперь микробиологи, располагая сведениями об удивительном физиолого-биохимическом разнообразии одноклеточных, получили возможность искать то общее, что сближает отдельные группы микроорганизмов, и то частное, что разобщает их.

С другой стороны, микробиологи получили право голоса и в решении вопроса о путях биохимической эволюции на Земле благодаря особенностям, присущим царству микроорганизмов в целом.

Во-первых, некоторые группы организмов осуществляют процессы энергетического распада и синтеза клеточных компонентов подобно таковым растительных и животных клеток. Во-вторых, некоторые группы микроорганизмов осуществляют процессы, которые не под силу животным и растительным клеткам, что указывает на большее разнообразие набора ферментных систем в мире одноклеточных. И, в-третьих, некоторые группы микроорганизмов неспособны осуществлять процессы, которые свойственны растительным и животным клеткам, что указывает на существование одноклеточных бактерий, не располагающих полным набором присущих растительным и животным клеткам ферментных систем.

Если допустить, что уровень биохимической организации определяется всей совокупностью процессов, которые способна осуществлять клетка, и что это, в свою очередь, является показателем эволюционной высоты ее организации, то существует возможность иллюстрировать пути развития прогрессивной биохимической эволюции нашей планеты конкретными примерами из физиологии и биохимии одноклеточных организмов. Более того, стоит только признать, что, например, анаэробные бактерии являются реликтовыми формами, подобием тех организмов, которые жили миллионы лет назад и сохранились благодаря экологическим нишам, как тотчас вырисовывается общее направление эволюционного процесса, который привел к созданию полноценного в биохимическом смысле одноклеточного организма (хемо- или фотоавтотрофа). Но прежде чем перейти к изложению некоторых общих принципов, определивших направление биохимической эволюции, рассмотрим ряд известных положений, необходимых нам для дальнейшего положения.

## 1. ПЕРВИЧНЫЕ ПРИМИТИВНЫЕ ОРГАНИЗМЫ ВОЗНИКЛИ В СЛОЖНОЙ СРЕДЕ

Это положение, высказанное впервые академиком А.И. Опариным в 1922 г. и детально развитое в его многочисленных последующих публикациях, получило широкую известность и признание особенно после Международного симпозиума по происхождению жизни, состоявшегося в 1957 г. в Москве. В настоящее время сколько-нибудь серьезные доводы и возражения, способные скомпрометировать его, отсутствуют. Единственно «узкое место» опаринского положения — абиотическое возникновение химически сложной органической среды на Земле — может быть с успехом преодолено, если мы, примем красивую и правдоподобную гипотезу о химической эволюции на Земле, которая предшествовала возникновению первичного организма. Правда, мы не знаем еще доподлинно, какими конкретными путями шла химическая эволюция, но принципиальная ее возможность была показана блестящими исследованиями С. Миллера (1957).

## 2. ПРОСТОТА БИОХИМИЧЕСКОЙ ОРГАНИЗАЦИИ СВОБОДНОЖИВУЩИХ ОРГАНИЗМОВ ЭВОЛЮЦИОННО ПЕРВИЧНЕЕ

Это положение кажется довольно очевидным, однако из него вытекает важное для последующего изложения следствие, на, которое нужно обратить внимание: всякое усложнение ферментных систем свободноживущих организмов трактуется как эволюционно более позднее приобретение и, следовательно, как эволюционный шаг вперед.

С другой стороны, необходимо подчеркнуть, что с точки зрения эволюции первичность простоты рассматривается применительно к свободноживущим формам, и только к ним. Действительно, организация риккетсий довольно примитивна по сравнению с бактериями. Однако простота их биохимической организации еще не указывает на первичность происхождения, так как она возникла вторично как результат крайне специализированного паразитизма, в результате которого была утрачена часть собственных ферментных систем. Риккетсий живут и размножаются только в хозяине и, следовательно, они могли возникнуть либо позже хозяина, либо, по крайней мере, одновременно (параллельно) с ним.

Все сказанное о риккетсиях в той или иной степени справедливо и по отношению ко всем паразитическим организмам, которых важно сразу же исключить из рассмотрения как специализированные формы, возникшие вторично и поэтому бесполезные для понимания путей прогрессивной биохимической эволюции на Земле. Правда, в силу этих же соображений весь мир животных следует тоже признать «паразитическим», поскольку они живут за счет других организмов — растений, и приобрели некоторые черты типичных паразитов. Так, животные утратили некоторые системы, свойственные низшим организмам (например, способность синтезировать определенные аминокислоты и витамины), так как они получали продукты этих систем вместе с растительной пищей. В то же время мир животных не приобрел никаких новых ферментных систем (участвующих в реакциях энергетического распада субстратов и мобилизации соединений, необходимых для синтеза клеточных компонентов), способных удивить биохимика и позволяющих рассматривать их с биохимической точки зрения как более совершенные организмы. Таким образом, мысль о том, что биохимическая эволюция на нашей планете завершилась созданием «биохимически полноценного» одноклеточного организма (фото- или хемоавтотрофа), нельзя считать слишком парадоксальной.

Однако это положение порождает видимость, что венцом эволюционного развития является одноклеточный свободноживущий фото- и хемоавтотроф. Надо иметь мужество признать, что если мы имеем

в виду биохимическую эволюцию, то дело обстоит действительно так. Поэтому не следует искать прогрессивную биохимическую эволюцию свободноживущих форм там, где ее нет, как это настойчиво делает Флоркин (Флоркин, 1947; Florkin, 1960).

Тем не менее вышесказанное не противоречит тому, что мир животных является несравненно более высокоорганизованным, чем мир одноклеточных организмов. Видимость парадокса становится очевидной, если признать, что мир животных является результатом эволюции не только биохимической. Когда однажды две дочерние клетки, сохраняя целостность индивидуального организма, начали выполнять разные функции (иначе говоря, специализировались) — это ознаменовало новый, более высокий этап эволюции (может быть, ее, следует назвать биологической эволюцией в дарвиновском понимании), который включил в себя эволюцию биохимическую как необходимый плацдарм для следующей более высокой ступени организации свободноживущих организмов. Таким образом, можно представить себе, что эволюция биологическая включила в себя эволюцию биохимическую, совершенно аналогично тому, как биохимическая эволюция включила химическую, а последняя в свою очередь — атомную, и каждому этапу соответствует свой уровень интеграции развивающейся материи (Pirie, 1937).

При рассмотрении биохимической организации первичных организмов важно подчеркнуть их основную черту — минимум биосинтетической способности, связанной с ограниченным набором ферментных систем, участвующих в реакциях клеточного синтеза. Однако любой живой организм всегда характеризуется и другой стороной биохимической активности — способностью осуществлять процессы окислительно-восстановительного распада субстратов, в ходе которых освобождается энергия, необходимая даже для простейших реакций синтеза. Эти процессы, объединенные микробиологами под термином «энергетические», носят более или менее ярко выраженный экзергонический характер: в ходе их при окислении субстрата, или его части выделяется всегда больше энергии, чем при восстановлении другого субстрата или другой его части. Все энергетические процессы первичных организмов осуществлялись по этому типу. Положительный баланс энергии фиксировался в энергии химической связи фосфорных соединений и переносился посредством сопрягающих механизмов на биосинтетические реакции, что обеспечивало их пуск,

Характер и специфика субстратного сопряжения реакций синтеза клеточных компонентов, с одной стороны, и энергетический распад эндогенных и экзогенных субстратов, с другой — являются показателем биохимического совершенства сравниваемых организмов. В последующем изложении направление прогрессивной биохимической эволюции рассматривается с позиций «принципа конверген-

ции». По мнению автора настоящей работы, этот принцип определил направление в совершенствовании биохимических механизмов жизни. Хотя положение о конвергенции не слишком очевидно и его нельзя обосновать экспериментально, но выводы, которые вытекают из его признания, кажутся правдоподобными и значительными. Принцип конвергенции, как утверждение, предполагает, следовательно, у первичных организмов существование параллелизма в возникновении систем, участвующих в биосинтезе, и систем, участвующих в энергетическом распаде субстрата. Далее, как утверждает принцип, в ходе совершенствования систем эволюция сблизила и перепутала их. Единственным условием, решившим проблему биохимической эволюции, было то, что химические предшественники биосинтетических реакций оказались идентичными с продуктами окислительно-восстановительного распада субстратов.

Вероятно, именно с момента выбора «пути» энергетического распада, который привел к образованию соединений, послуживших субстратами для начальных ферментативных звеньев реакций биосинтеза, выработался конвергентный земной тип метаболизма, в конечном счете определивший общее направление биохимической эволюции как конвергенцию энергетических и конструктивных процессов организма.

Действие принципа конвергенции можно схематически представить следующим образом. Первые организмы подхватывали энергию разнообразных спонтанно протекающих экзергонических реакций распада органического субстрата. На принципиальную возможность использования энергии случайных экзергонических реакций указывал еще в 1940 г. Ван Ниль (Van Niel, 1940), предлагая в качестве основной гипотезы общей микробиологии положение: «Всякий химический процесс, который термодинамически осуществляется с выделением свободной энергии, может быть использован каким-нибудь живым организмом в качестве основного или даже единственного источника удовлетворения его энергетических потребностей».

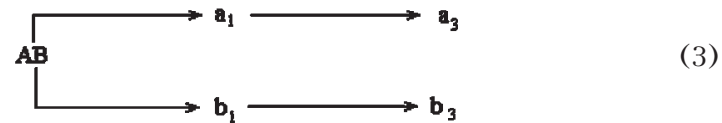
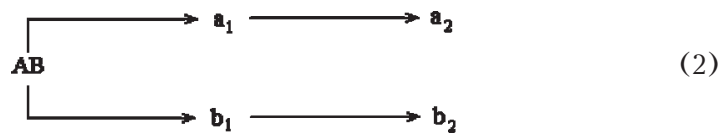
Из многочисленных случайных реакций экзергонического распада субстрата отбирались только те, которые в конечном итоге давали соединения, пригодные для пуска биосинтетических реакций. В плане приспособления это было важной тенденцией, определившей становление земного типа обмена веществ, — тенденцией, которая имела принципиальное следствие: она приводила к меньшей зависимости организма от субстратов окружающей среды, пригодных для биосинтеза клеточных компонентов. Таким образом, организм приобрел «самостоятельность», так как он все в меньшей степени зависел от органических субстратов окружающей среды и все в большей степени удовлетворял потребности в «строительных кирпичах», вовлекая промежуточные и конечные метаболиты энергетического распада субстрата в процессе биосинтеза. В свою очередь это стави-

ло организм в зависимость от путей энергетического распада, а следовательно, от химической природы окисляемых соединений. Организмы стали проявлять склонность к избирательности в отношении к соединениям, вовлекаемым в энергетический распад. Наконец, растущая зависимость процессов синтеза от путей энергетического распада субстрата должна была послужить стимулирующим фактором в приобретении дальнейших звеньев распада. Нижеследующие уравнения реакций (1, 2, 3) дают в буквенных символах упрощенное изображение вышеизложенного.

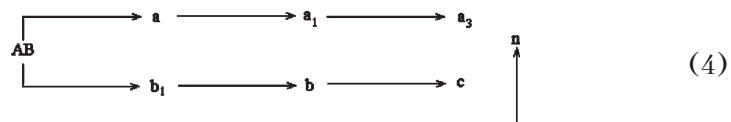
Допустим, что есть организм с биосинтетической цепью



На каждом этапе синтеза должна затрачиваться энергия  $-E$ , которая освобождается в ходе окислительно-восстановительного распада субстрата.



Реакция 3 более выгодна организму, поскольку она имеет компонент  $B$ , идентичный таковому в реакции 1. Компонент  $b$  будет вступать в реакцию 1 и это будет, во-первых, энергетически более выгодно, так как не потребует затраты энергии на пути участка ( $a \rightarrow b$ ) и, во-вторых, устранил Потребность организма в компоненте  $a$ , который должен присутствовать в окружающей среде. Если данный признак закрепится, то это может привести вообще к утрате способности осуществления реакции ( $a \rightarrow b$ ), либо к перемещению ее в рецессив. Следствием явится то, что «пусковой» компонент реакций биосинтеза будет  $B$ , который зависит исключительно от присутствия органического субстрата  $AB$ , вовлеченного в энергетический распад,



Если же энергетический распад обогатится еще одним новым звеном, которое совпадает, например, с компонентом  $c$ , то это лишь усилит зависимость биосинтеза от энергетического распада, так как

ключевое положение компонента *c* в биосинтезе обязательно предполагает закрепление усложненного пути распада до *c*, что, в свою очередь, связано с усилением чисто химической избирательности, предъявляемой организмом к пусковому компоненту энергетической реакции *AB*.

Разумеется, дело в действительности обстоит много сложнее, но общую линию — упрощение подготовительных стадий для синтеза необходимого клеточного компонента (например, какой-нибудь аминокислоты) за счет усложнения пути распада энергетического субстрата — схема отражает. По-видимому, не случайно в современном организме подготовительный синтез «строительных кирпичей» для пусковых реакций синтеза сведен до минимума и почти полностью покоится на реакциях энергетического распада субстрата. Так, синтез важнейших аминокислот достигается уже простым аминированием и переаминированием сравнительно небольшого числа метаболитов, возникающих в ходе реакций гликолиза, апотомического пути и трикарбоксилового цикла.

Таким образом, благодаря конвергенции энергетических и конструктивных процессов наметилась тенденция к ослаблению зависимости биосинтетических потребностей клетки (имеются в виду анаэробные гетеротрофные организмы) от органических субстратов внешней среды. Специализация по отношению к окружающим субстратам также сужала спектр соединений, вовлекаемых в энергетический обмен. В итоге следствием обеих тенденций явилось падение в ходе эволюции степени гетеротрофности анаэробных организмов.

Наконец, важно рассмотреть, в каком направлении могло идти усложнение цепи энергетического распада. Как могли возникнуть новые ферменты, удлиняющие энергетическую цепь?

Возможность абиотического слаженного сопряжения реакций распада, включающего в себя и эндергонические ступени, как это имеет место, например, в гликолизе, мало вероятна. Более правдоподобно допущение, что сложный процесс окислительно-восстановительного распада субстрата, включающий в себя ведомые (эндергонические) и ведущие (экзергонические) реакции, мог возникнуть только на базе структурно организованной системы (коацерваты, клетка) (см. Опарин, 1960). При этом возникновение новых ферментных систем, участвующих в распаде субстрата, можно объяснить случайными вариациями биосинтеза предшествующей ферментной системы, когда химическая непринципиальная вариация в воспроизведении, например, водородпереносящей системы могла создать фермент с идентичной активной группой, но с иным потенциалом, который оказался несколько выше (или ниже) своего «законного» предшественника. Поскольку окислительно-восстановительный распад субстрата связан с переносом водорода с одного соединения на другое, возникно-

вание водородного акцептора с более высоким окислительно-восстановительным потенциалом приведет к удлинению пути пробега H и освобождению дополнительной порции свободной энергии. При этом, естественно, из случайных отклонений в биосинтезе ферментных систем отбирались методом проб и ошибок только те, перепад энергии между которыми не был слишком велик и был вполне соизмерим с величиной энергии макроэргической фосфорной связи (от 4 до 10 ккал), что повышало коэффициент использования выделившейся свободной энергии и в конечном счете привело к созданию и совершенствованию таких систем окислительно-восстановительного распада субстрата как гликолиз, путь Дудорова и т. д.

Мутации биосинтеза ферментов приводили не только к удлинению цепи энергетического распада субстрата, но и к возникновению новых, экономически более выгодных, стадий на старых участках окислительно-восстановительного распада (так называемые обходные пути). Так, например, могли возникнуть путь Дудорова как вариация гликолитического пути или, другой пример, различные пути окисления пировиноградной кислоты у бактерий. Эти обходные пути старых звеньев распада привели к разнообразным биохимическим отклонениям основного конвергентного пути, но к отклонениям непринципиального характера, послужившим материалом для возникновения биохимической индивидуальности; о которой говорилось выше.

В заключение следует обратить внимание на то, что масштаб наблюдаемых превращений субстратов, вовлекаемых в энергетический распад у ныне живущих организмов, также является эволюционным показателем уровня биохимической организации одноклеточных. Действительно, чтобы получить достаточное для синтеза количество, энергии примитивный организм с «короткой» энергетической цепью должен увеличить масштаб реакций 2 или 3. В этом случае ограниченность воздействия на субстрат (например,  $C_6 \rightarrow 2C_3$ ) является причиной того, что для получения определенного количества энергии необходимо подвергнуть распаду большее число единиц субстрата.

С появлением новых звеньев ферментативной цепи, удлиняющих путь энергетического распада субстрата, из того же соединения (например,  $C_6 \rightarrow 2C_3 + C_2 + C_3 + C_1$ ) организм освобождает больше энергии, и видимый масштаб распада  $C_6$  падает. Поэтому бродильные организмы с минимальным выходом энергии от сбраживания одной молекулы сахара превращают в несколько раз больше субстрата при пересчете на одну клетку, чем аэробные организмы, окисляющие сахар полностью до углекислоты и воды. Следовательно, можно ожидать, что чем примитивней организм, чем короче его энергетическая цепь, тем больше масштаб наблюдаемых превращений окружающих субстратов.

### III

В последующем изложении предпринята попытка проиллюстрировать кратко и в самых общих чертах действие принципа конвергенции на примере эволюционного усложнения биохимической организации отдельных одноклеточных организмов. Связывая эволюцию организмов с изменением физических и химических условий, господствовавших на Земле в различные геологические эпохи, можно выделить следующие три этапа, соответствующие эволюционно-биохимическим скачкам.

Первый этап — восстановительный, в ходе которого атмосфера (содержащая  $H_2$ ,  $NH_3$ ,  $CH_4$ ,  $H_2S$ ) и Мировой океан, содержащий множество химических соединений, явились ареной борьбы анаэробных гетеротрофных организмов за субстраты, необходимые для распада и синтеза клеточного вещества. В ходе первого этапа конвергентная эволюция вырабатывала основной земной тип метаболизма, отбирая из большого числа экзергонических спонтанно протекающих реакций окружающей среды отдельные звенья, сопрягая их в соответствии с их потенциалами в сложный рисунок и «погружая» последний в структуры. Преобладал бродильный тип распада субстратов, который в конечном счете привел к отбору и закреплению наиболее распространенной картины распада углеводов — гликолизу,

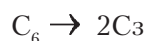
Было бы неверным с эволюционной точки зрения располагать в последовательный ряд микроорганизмы, сгруппированные в рамках определителей в семейства, подпорядки и порядки. Существующая классификация столь несовершенна, что порой организмы одного вида, но различных штаммов проявляют большие биохимические различия, нежели бактерии разных родов. Так, например, штамм фотосинтезирующей бактерии *Rhodospseudomonas palustris*, выделенный Накамурой, требует для своего развития обязательное присутствие в среде *p*-аминобензойной кислоты, в то время как штамм той же *Rh. palustris*, выделенный Е.Н. Кондратьевой (1963), не нуждается в витаминах. С другой стороны, зеленые серобактерии безусловно различных родов (подвижные *Chloropseudomonas* и неподвижные *Chlorobium*) обнаруживают способность развиваться на минеральной среде Ларсена (Larsen, 1952), превращая эквимольные количества сульфида в сульфат. Правда, *Chloropseudomonas* способен к фотогетеротрофному развитию, но ведь подавляющее число так называемых, автотрофов при определенных условиях также обнаруживают способность к гетеротрофному росту. Строго говоря, с вынужденного согласия микробиологов, и все определители микроорганизмов построены на принципе: что могут делать бактерии, но не на принципе: что они делают на самом деле?

В силу этого весьма сомнительно выделение в особую группу водородных бактерий, так как это сделано по существу на основании одного единственного признака: способности с помощью гидрогеназы активировать  $H_2$  для последующей передачи его с помощью водород электронтранспортных ферментных систем на  $O_2$  воздуха. Искусственность подобного вычленения очевидна, так как, во-первых, гидрогеназная активность в общем широко распространена в мире микроорганизмов и не является уникальной особенностью данной группы, и, во-вторых, как показали еще опыты Клувера и Мантена (Kluver, Manten, 1942), водородные бактерии при гетеротрофном культивировании утрачивают способность к последующему окислению молекулярного водорода. Получается, что водородные бактерии могут окислять  $H_2$ , но как бы не хотят. Напрашивается мысль, что в ходе выделения бактерий на элективных средах, содержащих молекулярный водород в качестве единственного окисляемого субстрата, мы имеем дело с вынужденной водородной адаптацией, к которой прибегают некоторые (а возможно, целый ряд) организмы, чтобы не погибнуть. И не потому ли так необычно велика по сравнению с другими автотрофными организмами эффективность свободной энергии при окислении водорода бактериями' (Baas-Becking a. Parks, 1927), что она указывает в общем на неестественность процесса?

Опасность при разрывании целых таксономических групп микроорганизмов в последовательный ряд вынуждает нас рассматривать эволюцию как прерывистую, но зато конкретную цепь усложнений отдельных организмов.

Эволюция анаэробных процессов сбраживания углеводов на протяжении многих лет эффективно разрабатывается академиком В.Н. Шапошниковым (1960). Ниже, иллюстрируя принцип конвергенции эволюцией анаэробных бродильных организмов, использованы центральные моменты схемы основных типов сбраживания углеводов, предложенной В.Н. Шапошниковым еще в 1944 г. (см. Шапошников, 1960).

Вероятно, наиболее близко стоящим к примитивным организмам по уровню биохимической организации является представитель гомоферментативных молочнокислых бактерий — *Lactobacillus cereale*, который расщепляет гексозу на две триозы. Эффективность гликолитического расщепления, равная 2 молекулам АТФ на молекулу сброженной гексозы, и наши знания о механизме гликолитических стадий позволяют предположить, что гликолиз является чуть ли не древнейшим из известных экзорганических механизмов, снабжающих клетку энергией



Последующее расщепление триозы на  $C_2 + C_1$  является дальнейшим усложнением энергетической цепи и встречается у гетероферментативных молочнокислых бактерий рода *Lactobacillus*.

Приобретение способности к окислительной конденсации<sup>1</sup> биоз могло быть следующей ступенью усложнения последовательности на пути энергетического распада субстрата  $C_2 + C_2^- \rightarrow -G_4$  и далее  $C_3 + C_1$  встречаясь у маслянокислых (восстановительная конденсация), ацетон-этиловых (конденсация) и пропионовокислых бактерий (окислительная конденсация) соответственно. При этом нетрудно убедиться, что степень гетеротрофности вышеперечисленных групп убывает в том же порядке: гомо-, гетероферментативные молочнокислые, маслянокислые, ацетон-этиловые, пропионовые бактерии (последние удается культивировать на чисто синтетической среде с добавкой витаминов).

#### IV

Все бродильные организмы в той или иной степени обладают гидрогеназной активностью, которая особенно сильно проявляется в группе анаэробных *Clostridium*. Резкая активация гидрогеназной системы у маслянокислых бактерий связана со способностью в ходе брожения выделять водород. Биохимическим следствием обратимости гидрогеназной системы, сыгравшим огромную роль в ходе последующей биохимической эволюции на Земле, явилось участие активной гидрогеназы в азотфиксации: акцептировании Н на молекулярном азоте.

На Пятом Международном биохимическом конгрессе академик А.А. Имшенецкий (1962) сделал лейтмотивом своего выступления идею взаимосвязи гидрогеназной активности и азотфиксирующей способности у микроорганизмов. Принципиальная важность этой идеи становится очевидной, если признать, развивая мысль А.А. Имшенецкого, что, во-первых, не случайно все фотосинтезирующие бактерии, осуществляющие фотосинтез с параллельным окислением внешних донаторов электронов, являются азотфиксирующими и, во-вторых, не случайно все высшие фотосинтезирующие организмы, осуществляющие фотосинтез с выделением молекулярного кислорода, утрачивают или утратили способность к азотфиксации.

Возникновение и совершенствование фотосинтетического аппарата явили собой следующий, второй этап (переходный) биохимической эволюции, охватывающий изменение газовых компонентов нашей атмосферы вплоть до наступления квазистационарного состояния, ознаменовавшего третий этап (окислительный), в ходе которого на Земле возникли условия, благоприятные для биологической эволюции.

Невозможно сказать, какие в действительности пути избрала природа для создания удивительно сложного и слаженного аппарата, расходующего энергию падающих квантов видимого света. Однако

с большой степенью достоверности можно представить, что после возникновения порфиринового кольца, являющегося составной частью металлпорфиринового комплекса важнейших ферментных систем, открывалась возможность фотосенсибилизации превращений, связанных с переносом электронов. В этом случае возникновение цитохромной системы и ее неэнзиматическое сопряжение с хлорофиллом (Smith, 1957) являются звеньями одной цепи с начальным звеном — гидрогеназной системой.

Сравнение положения максимумов поглощения пигментов фотосинтезирующих бактерий (пурпурных и зеленых) с максимумами поглощения водорослей показывает, что максимумы поглощения первых как бы раздвинуты за пределы, в которых поглощают вторые. Поскольку положение максимумов поглощения носит приспособительный характер, фотосинтезирующие организмы вынуждены были разместить видимые максимумы поглощения в широком диапазоне спектральных областей, чтобы избежать жесточайшей конкуренции за свет определенной длины волны, соответствующей максимумам поглощения их хлорофиллоподобных пигментов. Многие низшие организмы приобрели дополнительные пигменты, которые сильно вуалируют расположение основного максимума поглощения зеленого пигмента. Следствием явилось приобретение фотосинтезирующими организмами способности улавливать с помощью дополнительных пигментов свет в очень широкой области спектра и транспортировать полученную таким образом энергию к хлорофиллу. Тесная конкуренцией за свет, фотосинтезирующие организмы смещали максимумы своих хлорофиллоподобных пигментов в новые «свободные» спектральные области, причем в ходе эволюции отбирались из возникающих вариаций в биосинтезе пигмента те варианты, которые поглощали в более коротковолновой области и, следовательно, более высокоэнергетические кванты света. Использование более высоких в энергетическом смысле квантов совершенно аналогично тенденции нефотосинтезирующих организмов к приобретению новых звеньев энергетического распада субстрата, поскольку в обоих случаях организмы получают на нужды клеточного синтеза большие порции энергии. Весьма показательна и то, что с увеличением величины кванта поглощаемого света параллельно падает и способность к гетеротрофному питанию. Так, представители сем. *Athiorhodaceae* хорошо растут на средах с различными органическими кислотами, аминокислотами, спиртами, сахарами, альдегидами; спектр соединений, используемых представителями сем. *Thiorhodaceae*, уже и ограничивается преимущественно органическими кислотами, спиртами и сахарами; представители сем. *Chlorobacteriaceae* рода *Chloropseudomonas* в ходе фотосинтеза используют вообще сравнительно небольшое число органических соединений, причем в отличие от представителей

предшествующих двух семейств гораздо охотнее используют сахар (напоминая растения), нежели органические кислоты (Шапошников и др., 1960); наконец, зеленые бактерии рода *Chlorobium* лишь с трудом удается заставить в условиях эксперимента использовать органические вещества (Mechsner, 1957), в то время как на минеральных средах они превосходно растут автотрофно. Таким образом, несмотря на трудность решения вопроса, какие организмы образуют мостик между азотфиксирующими анаэробными гетеротрофными *Clostridium* и фотосинтезирующими организмами (и тем не менее допуская возможность их близкого родства!), следует признать, что вслед за *Rhodopseudomonas* в эволюционном ряду могут стоять *Chromatium*, затем *Chloropseudomonas* и, наконец, *Chlorobium*.

Последующий сдвиг максимума зеленого пигмента в коротковолновую сторону сопровождался приобретением способности к выделению молекулярного кислорода в ходе фотосинтеза и потере способности к окислению соединений серы. Это знаменовало собой величайший эволюционный скачок, так как именно с момента приобретения способности обогащать окружающую атмосферу кислородом восстановительная атмосфера Земли стала изменяться в сторону окислительной.

Вероятно, что приобретение нового фотосинтетического аппарата, освобождающего с помощью энергии света кислород из воды, произошло на уровне сине-зеленых водорослей. Сине-зеленые водоросли являются организмами с примитивной по структуре клеточной организацией, физиологическая картина которых сохраняет черты эволюционного родства с фотосинтезирующими бактериями (например, способность в анаэробных условиях осуществлять фотосинтез бактериального типа с окислением соединений серы; сохранение способности к азотфиксации некоторыми видами ностоковых; гетеротрофный фотосинтез, напоминающий фотосинтез зеленых бактерий). Однако несомненный эволюционный шаг вперед сине-зеленых водорослей, связанный с приобретением способности выделять молекулярный кислород, является следствием фотолиза воды (Федоров, 1964).

## V

Последующая эволюция связана в основном с приобретением специфических ферментных систем, участвующих в удлинении цепи передачи водорода (электрона) при энергетическом распаде субстрата. Возможно, в этом процессе большую роль сыграла система выделения кислорода при фотосинтезе, так как попытка рассмотрения «дыхательной цепи» как системы, обратной фотосинтетическому выделению кислорода, представляется в настоящее время правомочной.

Появление значительных количеств кислорода в атмосфере привело к возникновению в мире организмов аэробных форм. В био-

химическом плане это привело к использованию  $O_2$  с потенциалом  $+800 \text{ мв}$  в качестве конечного акцептора водорода (H), освобождающегося при энергетическом распаде экзогенных и эндогенных субстратов. При этом эволюционное совершенствование субстратной последовательности, остановившись на приобретении циклических систем, полностью расщепляющих органические субстраты до  $CO_2$  (цикл Кребса и его варианты, апотомический путь), пошло в направлении удлинения и усовершенствования водород (электрон) переносающих систем, сопряженных в цепочки с оптимальным для образования макроэргической связи перепадом энергии между отдельными звеньями, что в конечном итоге позволило при переносе одной водородной пары на  $O_2$  получать 3–4 моля АТФ.

Можно думать, что циклические совершенные системы, участвующие в энергетическом распаде субстрата, могли быть приобретены уже анаэробными организмами. Кислород атмосферы стимулировал лишь приобретение новых водород (электрон) переносающих систем с возрастающими окислительно-восстановительными потенциалами (увеличение числа цитохромов, появление цитохромоксидазы и т.д.) у организмов с весьма различным рисунком энергетического распада субстрата (субстратной последовательности). На базе совершенных циклических систем с большим набором специфических дегидраз, десмолитических и конденсирующих ферментов мог возникнуть тот основной земной тип биохимической организации, на котором смогла базироваться биологическая эволюция в дарвиновском смысле.

На базе несовершенных систем энергетического распада субстратов, свойственных многим микроорганизмам, окислительная атмосфера Земли, совершенствуя водород (электрон) переносающие системы, способствовала созданию так называемых «уникальных» систем, существующих только в мире микроорганизмов и не свойственных растениям и животным. Таким путем могли возникнуть системы, участвующие в окислении  $C_2$ -соединений (уксуснокислые бактерии), гексоз (сорбозные бактерии) или, наконец, углеводов (углеводородокисляющие и метанокисляющие бактерии). Пристройка к древним и малоспецифическим дегидразам эволюционно очень новых и совершенных окислительных систем при наличии скудного и несовершенного арсенала десмолитических и конденсирующих ферментов в 99 случаях из 100 может объяснить существующую «уникальность» метаболизма аэробных форм микроорганизмов.

Исходя из вышеизложенного, мы должны считать факультативных аэробов предшественниками аэробных форм. Так, например, факультативные анаэробы сем. *Athiorhodaceae* могли дать начало после спонтанной утраты зеленого пигмента таким формам, как *Azotobacter* (Aronoff, 1957), с одной стороны, и некоторым аэробным серобактериям — с другой. Впрочем, происхождение последних, вероятно все-

го, полифилитическое: они могли развиваться как аэробные ветви организмов, анаэробно окисляющих соединения серы (от пурпурных серобактерий до сине-зеленых водорослей). Так, *Beggiatoa* почти определенно находится в родстве с Cyanophyceae.

После того как намечены общие пути биохимической эволюции, можно привести много соображений о родстве отдельных организмов, а иногда и целых групп, на основании сведений, касающихся их структурно-функциональной и биохимической организации. Безусловно, это лучше сделают специалисты, изучающие химию, биохимию и физиологию отдельных представителей микромира. И если настоящая работа в какой-то степени поможет установлению эволюционного родства среди «разношерстного» мира микроорганизмов, автор будет считать свой труд оправданным.

### **Biochemical evolution as viewed by a microbiologist**

#### *Summary*

Biochemical evolution is considered by the author from the standpoint of a «principle of convergence» which determines the conditions and direction of the perfectionnement of the biochemical mechanisms of life. The principle of convergence implies that in primary organisms a parallelism exists in the appearance of systems involved in biosynthesis and systems involved in the energetic decay of the substrat. From the moment when the «pathway» of energetic decay had been selected a type of metabolism was evolved which ultimately determined the general trend of biochemical evolution as a convergence of energetic and constructive processes performed by a biochemically perfect organism (a photo- and chemoautotroph).

#### **Литература:**

*Имшенецкий А. А.* 1962. Эволюция биологической функции азота. «Тр. V Междунар. биохим. конгресса (Москва, 10–16/VIII, 1961). Эволюц. биохимия». Симпозиум III. М., Изд-во АН СССР.

*Кондратьева Е. Н.* 1963. Фотосинтезирующие бактерии. М., Изд-во АН СССР.

*Миллер С. (Miller S.)*. 1957. Образование органических соединений на первичной Земле. В сб.: «Возникновение жизни на Земле». М., Изд-во АН СССР.

*Опарин А. И.* 1957. Доклад на заседании Русского ботанического общества. Москва, 1922. В кн.: «Возникновение жизни на Земле». М., Изд-во АН СССР. *Опарин А. И.* 1960. Происхождение жизни. М., Изд-во АН СССР.

*Федоров В. Д.* 1964. Сине-зеленые водоросли и эволюция фотосинтеза. В сб.: «Биология сине-зеленых водорослей». Изд-во МГУ.

- Флоркин М. (Flofkin M;)*. 1947. Биохимическая эволюция. М., ИЛ.
- Шапошников В.Н.* 1960. Физиология обмена веществ микроорганизмов в связи с эволюцией функций. М., Изд-во АН СССР.
- Шапошников В.Н., Кондратьева Е.Н. и Федоров В.Д.* 1960. A new species of green sulphur bacteria. «Nature», 187, 167.
- Aronoff S.* 1957. Photosynthesis. «Bot. Rev.», 23, 65.
- Baas-Becking L. G. M. a. Parks Q. S.* 1927. Energy relations in the metabolism of autotrophic bacteria. «Physiol. Rev.», 7, 85.
- Florkin M.* 1960. Unity and Diversity in Biochemistry, pt. V, ch. III. Oxford, London, N.Y., Paris, Perg'amon Press.
- Kluyver A. J. a Manten . A.* 1942. Some observations on the metabolism of bacteria oxidizing- molecular hydrogen. Antonie van Leeuwenhoek. «J. Microbiol. Serol.», 8, 71,
- Larsen H.* 1952. On the culture and general physiology of the green sulfur bacteria. «J. Bacteriol», 64, 187.
- Mechsner K.* 1957. Physiologische und morphologische Untersuchungen on Chlorobakterien. «Arch. Mikrobiol», 26, 32.
- Pirie N. W.* 1937. The meaninglessness of, the rems life and living. In: «Perspectives of biochemistry, Cambridge University Press», 12.
- Smith L.* 1957. The reactions of *Rhodospirillum rubrum* extract with cytochrome C. In: «Research in photosynthesis, Interscience Publishers». N.Y.
- Van Niel C. B.* 1940. The biochemistry of microorganisms; an approach to generaland comparative biochemistry. «Publ. Amer. Assoc. Advance Sci», 14, 106.

**В сб. «Биология автотрофных микроорганизмов»  
М., Из-во «МГУ», 1966.**

## ИЗУЧЕНИЕ МЕТОДАМИ МАТЕМАТИЧЕСКОГО ПЛАНИРОВАНИЯ ВЛИЯНИЯ ДОБАВОК БИОГЕННЫХ ЭЛЕМЕНТОВ НА ПЕРВИЧНУЮ ПРОДУКЦИЮ ВОДОЕМОВ

Для исследования зависимости первичной продукции от содержания биогенных элементов в водоеме нами предложен так называемый метод планируемых добавок, представляющий собой комбинацию обычного метода добавок с методами математического планирования (случайный баланс и факторный эксперимент). Метод планируемых добавок заключается в том, что в опытных продукционных склянках исследуется влияние на первичную продукцию одновременной добавки целого ряда солей, способных оказать заметное действие на физиологическую активность естественного сообщества (фитопланктона).

Фитопланктон водоема, как естественное сообщество значительного числа растительных форм, можно рассматривать как биологическую систему, в которой наряду с особенностями, свойственными каждой биологической системе (большое число факторов, наличие межфакторных взаимодействий, временного дрейфа и др.), обнаруживаются особенности специфические:

1. Большая сложность поверхности отклика системы, связанная с многообразием форм фитопланктона и их сезонной динамикой. Поскольку для каждой из форм существует своя почти стационарная область поверхности отклика, то поверхность отклика первичной продукции представляет их некоторую комбинацию и должна иметь больше, чем один максимум.

2. Вследствие первой особенности при изучении системы нельзя рассчитывать на линейность даже при нахождении большого числа факторов в лимитирующей области. Следствием этого является возрастание роли межфакторных взаимодействий, что значительно обесценивает результаты, полученные в опытах по исследованию добавок отдельных элементов.

3. Воздействие на систему значительного числа неучтенных факторов, которые по ряду причин не были включены в план эксперимента (например, такие физически разнородные факторы, как освещенность, атмосферные осадки, перемешивание воды в водоеме и др.).

При постановке опытов в соответствии с выбранным планом необходимо получить сведения о природных уровнях исследуемых факторов в водоеме к моменту эксперимента. Естественные концентрации изучаемых солей должны быть приняты в планируемом эксперименте за их нижний уровень. Путем добавки в продукционные склянки известных количеств исследуемых солей задается верхний уровень факторов. После обработки результатов эксперимента, можно получить уравнение:

$$y_u = b_u + \sum_{i=1}^n b_i x_i + \sum_{i,j=1}^n b_{ij} x_i x_j + \dots,$$

где  $b_i$  — коэффициент регрессии соответствующего фактора,  
 $i, j$  — номера этих факторов в матрице планирования,  
 $n$  — число факторов, включенных в план эксперимента.

Это уравнение, связывающее величину первичной продукции ( $y_u$ ) с концентрацией факторов ( $x_i$ ), может служить интерполяционной формулой расчета величины первичной продукции по концентрации солей в исследуемом водоеме. В том случае, когда абсолютные значения уровней факторов по каким-либо причинам не могут быть установлены к началу эксперимента, путем добавок известного количества исследуемых элементов в опытные склянки к неизвестному уровню фактора в водоеме в момент эксперимента задается определенный интервал варьирования для каждого из факторов. Полученное в результате такого эксперимента уравнение модели процесса не может служить интерполяционной формулой из-за невозможности перехода от кодированных переменных к натуральным. Полученные коэффициенты регрессии будут служить лишь количественной оценкой влияния каждого фактора на величину первичной продукции.

При планировании эксперимента первой задачей является выбор факторов, которые должны быть включены в матрицу планирования. Сначала следует провести отбор среди факторов, содержание которых испытывает значительные сезонные колебания на исследуемых горизонтах, только тех, которые существенно влияют на первичную продукцию. Отсеивающий эксперимент рекомендуется проводить по методу случайного баланса. При этом наибольшую ценность будут представлять результаты экспериментов, в которых величины добавок не превысят его естественной амплитуды колебания для исследуемого горизонта данного водоема. Иными словами, наилучшими являются результаты эксперимента, в котором область исследований, определяемая величинами добавок, не выходит за пределы естественной области существования изучаемого ценоза.

**Бюлл. МОИП, биол., № 5, 1967.**

## ДОМИНИРУЮЩИЕ ФОРМЫ ФИТОПЛАНКТОНА БЕЛОГО МОРЯ

Отдельные сообщества различаются по видовым составам составляющих их организмов. Сравнение перечней видов сообществ часто позволяет выделить отдельные руководящие или доминирующие формы каждого из них. При этом доминирование может иметь структурный или функциональный аспект (например, относительная и абсолютная численность вида, или его «вклад» в изменения, вызываемые данным сообществом в окружающей среде). Связь между структурными и функциональными параметрами сообщества безусловно существует, но она достаточно сложна, чтобы быть решенной априори. Очень часто выделение доминирующих видов только по их численному превосходству представляется малообоснованным, так как при этом они могут не оказывать влияния, контролирующего численность менее обильных партнеров сообщества.

В настоящей работе предлагается способ идентификации доминирующих видов на основании характера их распределения в биоценозе и приведены результаты обработки фитопланктонных проб, собранных экспедицией Московского университета на Белом море.

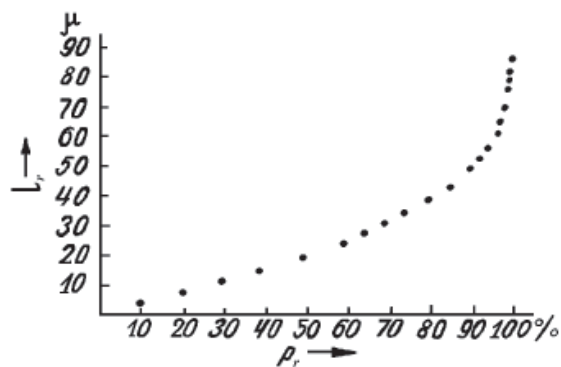


Рис. 1. График  $1/2$ -нормального распределения по Бирнбхуму.  
(Объяснение в тексте)

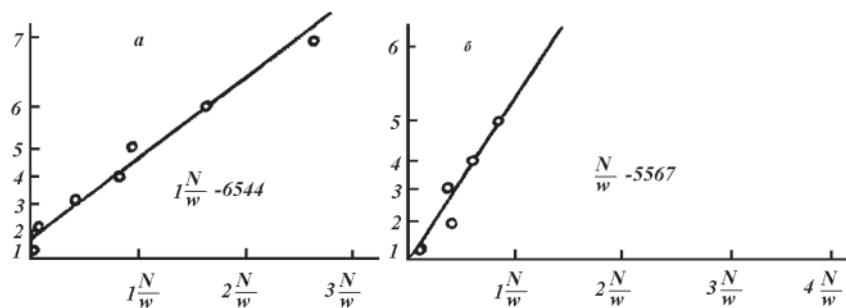
При анализе структуры любого сообщества важным критерием является характер распределения численности по видам. Если виды, составляющие сообщества, развиваются независимо друг от друга (т.е. отсутствует конкуренция за источники питания и пространство), то в этом случае каждый из них имеет равные возможности для развития и, следовательно, равную вероятность в данный момент времени иметь ту численность, которая определяется его кривой роста. Из этого следует, что в отобранной пробе любой вид имеет одинаковую вероят-

ность быть наиболее редким или же, наоборот, наиболее обычным. При наличии большого числа видов подобное положение приводит к тому, что распределение численности по видам должно подчиняться нормальному закону распределения случайных величин. Если ранжированные от наименьшего к наибольшему значения численности нанести на ось абсцисс в нормированных единицах  $N/w$  (где  $N$  – суммарная численность особей всех видов, а  $w$  – число видов), а по оси ординат отложить соответствующие им вероятности, рассчитанные по нормальному закону (1), то на диаграмме такого рода нанесенные точки должны расположиться на одной прямой, проходящей через начало координат. Таким образом, для построения графика виды ранжируют в порядке возрастания их численности от 1 до  $w$ , для каждого ранга ( $r$ -го вида) рассчитывают вероятности по формуле

$$p_r = \frac{r - 0,5}{w}$$

и значения их наносят на ось ординат в соответствии с  $1/2$ -нормальным распределением по Бирнбауму (1). Для построения этой оси можно использовать график (рис. 1), где  $p_r$  – отложено линейно на оси абсцисс, а на оси ординат откладываются соответствующие этим вероятностям отрезки ( $l_r$ ), длины которых (мм, см и т.п.) распределены по  $1/2$ -нормальному закону.

Затем на диаграмму распределения численности наносят по оси абсцисс численность каждого вида в нормированных единицах ( $N/w$ ), а по оси ординат – отрезки  $l_r$ , соответствующие вероятностям  $p_r$  в масштабе графика (рис. 1).



**Рис. 2. Диаграмма распределения численностей видов в отсутствие (а) и при наличии (б) взаимодействия между ними.  
а – 11/IV, б – 16/IV–1968 г.**

На рис. 2а приведена диаграмма распределения численности отдельных видов, обнаруженных в отобранной 11.IV.1968 г. пробе фитопланктона, количественный состав которой приведен в табл. 1.

Введение нормированных единиц  $N/w$  обеспечивает постоянство угла наклона прямой к оси координат независимо от абсолютных значений  $N$  и  $w$ . Отклонение отдельных точек от прямой при сохранении угла ее наклона указывает на отсутствие взаимодействия между видами сообщества, возможно даже при несколько ином типе распределения в системе. Как правило, такие точки соответствуют численностям наиболее обычных видов.

Однако, не исключена ситуация, при которой отклонение точек, принадлежащих видам с наибольшими численностями, сопровождается изменением угла наклона прямой, образованной остальными точками. Это отражает проявление взаимодействия в системе, связанного с угнетением видов (точки которых расположены на прямой, отклоненной влево) теми, преобладающими по численности, видами, точки которых отклонены вправо от положения прямой при нормальном распределении этого числа видов. Достоверность отклонения вправо точек, соответствующих доминирующим видам, может быть определена по его величине, как это описано у К.Дэниела (2). На рис. 26 приведена диаграмма, построенная по данным обработки пробы фитопланктона, собранного 16.IV.1968 г. (табл. 1).

Таким образом, при наличии доминирования какого-нибудь вида в данном сообществе его численность должна резко выделяться из совокупности остальных «угнетенных» им видов, для которых случайный характер распределения численности может сохраняться.

Таблица 1

СОСТАВ ДВУХ ПРОБ ФИТОПЛАНКТОНА (1968 Г.)

п/п	Виды	Численность в 1 л	
		11. IV	16. IV
1	2	3	4
1	<i>Navicula Vanhoffenii</i> Cran	18 530	32 00
2	<i>Navicula</i> sp.	11 550	20 00
3	<i>Fragilaria oceanica</i> Cl.	67 40	—
4	<i>Nitzschia closterium</i> (Ehr.) W.Sm.	57 50	22 00
5	<i>Fragilaria islandica</i> Grun.	30 80	48 00
6	<i>Chaetoceros similis</i> Cl.	13 0	—
7	<i>Amphiprora hyperborea</i> (Grun.) Cran	30	—

1	2	3	4
8	<i>Navicula pelagica</i> Cl.	—	20 400
9	<i>Skeletonema costatum</i> (Grev.) Cl.	—	80 0

Описанным способом были обработаны обе пробы фитопланктона, отобранные в течение вегетационного сезона 1968 г. (11.IV — 14.X) с Карельского побережья Белого моря на декадной станции «Картеш» АН СССР. Из 52 видов, встреченных в фитопланктонных пробах, только 16 могли быть причислены к числу доминирующих (см. табл. 2). При этом 5 форм из 16 доминировали лишь однократно, занимая к тому же подчиненное положение среди доминирующих форм. Таким образом, истинно доминирующими следовало, строго говоря, считать лишь 11 видов (табл. 2, № 1–4, 6, 7, 9, 11–13, 16), из числа которых более одного раза в пробах встречаются только 8 (№ 2–4, 6, 7, 12, 13, 16). Последние могут быть рассмотрены в качестве руководящих форм при наступлении и смене определенного биологического сезона в водоеме.

Таблица 2

БИОЛОГИЧЕСКИЕ СЕЗОНЫ	ВЕСНА															ЛЕТО															ОСЕНЬ														
	АПРЕЛЬ					МАЙ					ИЮНЬ					ИЮЛЬ					АВГУСТ					СЕНТЯБРЬ					ОКТАБРЬ														
1	ДОМИНИРУЮЩИЕ ВИДЫ																																												
2	1																																												
3	2																																												
4	3																																												
5	4																																												
6	5																																												
7	6																																												
8	7																																												
9	8																																												
10	9																																												
11	10																																												
12	11																																												
13	12																																												
14	13																																												
15	14																																												
16	15																																												
17	16																																												
18	17																																												
19	18																																												
20	19																																												
21	20																																												
22	21																																												
23	22																																												
24	23																																												
25	24																																												
26	25																																												
27	26																																												
28	27																																												
29	28																																												
30	29																																												
31	30																																												
32	31																																												
33	1																																												
34	2																																												
35	3																																												
36	4																																												
37	5																																												
38	6																																												
39	7																																												
40	8																																												
41	9																																												
42	10																																												
43	11																																												
44	12																																												
45	13																																												
46	14																																												
47	15																																												
48	16																																												
49	17																																												
50	18																																												
51	19																																												
52	20																																												

Следует напомнить, что доминирование одних форм предопределяет существование и проявление угнетения других вследствие взаимоотношений, складывающихся на базе конкуренции за дефицитные источники питания и завоевание пространства. Поэтому пустые столбцы в табл. 2 соответствуют ситуациям, в которых конкуренция ослаблена или отсутствует совсем.

При анализе собранных проб было отмечено, что максимальное число видов в каждой не превышает 16. При этом из табл. 2 видно, что число доминирующих форм колеблется от 1 до 3. В течение биологической весны доминирующими формами являлись *Thalassiosira gravida* Cl., *Fragilaria oceanica* Cl. и 3 вида навикул (*Navicula septentrionalis* (Grun.) Gran, *N. pelagica* Cl., *N. sp.*). Далее в водоеме

наступает своего рода предлетний период (время появления температурного скачка в поверхностном горизонте), в течение которого вспышка зоопланктона поддерживает биомассу водорослей на достаточно низком уровне, что способствует ослаблению конкуренции между ними. Доминирование отдельных видов в это время невелико, что проявляется в небольшом отклонении малого числа точек на диаграммах. Нетрудно заметить, что состав доминирующих форм в этот период более или менее случаен: *Navicula* sp. (она же в конце весеннего сезона), *Dinophysis norwegica* Clap. et Lachm. (доминирующая форма биологической осени), *Peridinium pellucidum* (Bergh.) Schutt. и два вида *Chaetoceros* (по одному разу). Начало летней сукцессии совпадает календарно с началом июля. Наблюдается борьба за доминирование между несколькими формами, которая идет с переменным успехом (между *Skeletonema costatum* (Grev) Cl. и *Chaetoceros compressus* Lander - особенно) вплоть до 20-х чисел и заканчивается полным господством *Skeletonema costatum* (Grev) Cl. Лишь в августе с ней начинают конкурировать другие формы (главным образом, *Dinophysis norwegica* Clap. et Lachm.). В течение некоторого времени ей удается отстаивать свои права, пока, наконец, она не уступает лидерство сначала *Nitzschia delicatissima* Cl., а затем, после падения температуры – *Dinophysis norwegica* Clap. et Lachm. Последний, вероятно, «переигрывает» своих партнеров за счет относительной холодостойкости. Его первая попытка захвата лидерства была приурочена к окончанию весны, а упрочение осенью совпадает с падением температуры в водоеме.

Таким образом, пестрота доминирования, свойственная весеннему периоду (*Thalassiosira*, *Fragilaria*, *Nitzschia*), в течение сезона сменяется устойчивым доминированием отдельных форм – *Skeletonema costatum* (Grev) Cl. (биологическое лето), *Nitzschia delicatissima* Cl. (конец лета – начало осени, так называемый предосенний сезон) и, наконец, *Dinophysis norwegica* Clap. et Lachm. (осенний сезон).

#### Литература:

- Birnbaum A.* Technometrics. 1. № 4. 342. 1959.  
*Daniel C.* Technometrics. 1. № 4. 311. 1959.

ДАН, 188, № 3, 1969.

## ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ФИТОПЛАНКТОННОГО СООБЩЕСТВА И ЕГО ОБОБЩЕННОЕ ВЫРАЖЕНИЕ

Наиболее общее свойство экосистем — это их продуктивность, т.е. способность производить в той или иной форме органическую материю. Действительно, все экологическое многообразие систем, выраженное в форме видовой разнокачественности организмов, составляющих естественные сообщества, обеспечивается собственным воспроизводством, которое характеризует скорость образования определенного вида органического вещества. Эта способность может быть рассмотрена, как общее свойство экосистемы формировать и поддерживать упорядоченность ее живого компонента в высокоорганизованном состоянии. Количественно (в той или иной форме) выражение способности самовоспроизведения живого компонента экосистемы служит ее главной функциональной характеристикой. Разнокачественность синтезируемого органического вещества, связанная с биологической спецификой входящих в сообщество видов, находит отражение в разнообразных структурных параметрах (число видов  $w$  и численность каждого  $n_i$ , биомасса отдельных популяций и др.), относящихся к характеристикам отдельных популяций.

Использование этих параметров позволяет отыскать обобщенный показатель для выражения функциональной разнокачественности живого компонента, если характер изменения последней известен или может быть легко измерен. Для простоты будем рассматривать продуктивность однотипного (сходный тип питания) сообщества как аддитивную величину, складывающуюся из продуктивностей отдельных популяций. Эти продуктивности будут зависеть от стадии развития особей каждого вида. Действительно, если внешне однородная популяция особей одного вида состоит из внутренне разнородных (по проявлению физиологической активности) особей, стремящихся к функциональной однородности (в стационарной фазе роста), то мерой неупорядоченности следует считать физиологическую «вариабильность» живого компонента. Она отражает вероятность нахождения в системе физиологически неравноценных клеток

$$P_i = \frac{n_i}{n_{mi}}$$

при развитии системы в сторону функциональной однородности, достигаемой в стационарной фазе роста ( $n_i = n_{mi}$ , где  $n_{mi}$  — предельная численность  $i$ -той популяции в стационарной фазе роста).

Вероятность нахождения физиологически однородных клеток в конце развития обращается в единицу, отражая функциональное

изменение индивидуальности особей в период их накопления. Тогда функция вида —

$$\frac{n_i}{n_{mi}} \lg \frac{n_i}{n_{mi}} = f \left( \frac{n_i}{n_{mi}} \right)$$

отражает в каждый момент времени внутреннюю разнокачественность отдельных индивидуумов в рамках каждой популяции как некоторую меру ее физиологической неоднородности, и для всей системы, состоящей из  $\omega$  видов, обобщенное выражение активности сообщества может быть записано, как

$$I = - \sum_1^{\omega} \frac{n_i}{n_{mi}} \lg \frac{n_i}{n_{mi}} \quad (1)$$

В таком виде физиологическая потенция сообщества (1) напоминает энтропийную функцию Шеннона:

$$H = - \sum_1^i p_i \ln p_i$$

не будучи таковой по существу вследствие того, что  $\sum_1^{\omega} \frac{n_i}{n_{mi}} \neq 1$ .

Однако, из-за того, что предложенная функция  $I$  безразмерная, она отражает лишь пропорциональность изменения во времени величин, выбранных в качестве ее физиологических характеристик. Поэтому функция описывает общий характер изменения активности системы и в каждом конкретном случае требует дополнительной «привязки» к абсолютным значениям выбранного критерия активности (например, путем отыскания корреляций).

Таким образом, очевидно, что определение предельной численности  $n_{mi}$  соответствующей положению верхней асимптоты логистической кривой Пирля-Робертсона, — это необходимый этап при расчете физиологической вариабильности каждой популяции, входящей в сообщество. Очень изящен и прост способ расчета  $n_{mi}$ , если возможно определение логарифмической скорости размножения клеток, которая представляет собой убывающую линейную функцию содержания частиц в системе (Кобозев, 1962).

В ситуациях, когда исследователь не может определить относительную или логарифмическую скорость прироста клеток по результатам анализа собранных проб (например, проб с большого пространства в какой-то определенный момент или отобранных нерегулярно, приходится обращаться к косвенным способам оценки величины  $n_{mi}$ . Один из них основан на отыскании корреляции между наблюдаемыми максимальными значениями численности (числа клеток в 1 л) и биомассой (точнее, объемом,  $v_i$  в  $\text{мк}^3$ ) клеток того или иного вида в

определенном водоеме (Федоров, 1969). Так, для фитопланктона Белого моря эта связь описывается уравнением

$$n_{mi} = \frac{2,51 \cdot 10^9}{v_i^4 \sqrt{V_i}}. \quad (3)$$

Обработанные нами пробы фитопланктона (числом 52) были собраны на декадной станции «Картеш» Зоологического института АН СССР (66°20' с.ш., 33°40' в.д.) с 16.IV по 11.X 1968 г. с интервалом 3–4 дня. Продуктивность определяли скляночным методом в радиоуглеродной модификации. Величины изменения в течение сезона обобщенного показателя активности сообщества ( $I$ ) и валовой продуктивности ( $p_g$ ), обработанные по методу взвешенной скользящей средней, использовали для расчета корреляций.

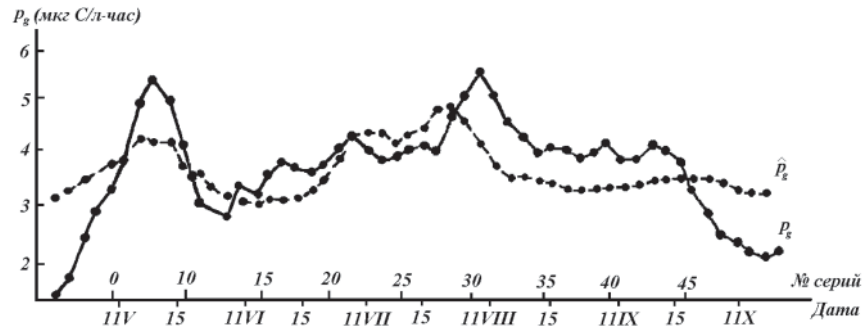


Рис. Сезонные изменения физиологической активности фитопланктонного сообщества

Изменение расчетной величины близко повторяет ход изменения  $p_g$  (рисунок). Вычисленные значения коэффициентов линейной и криволинейной корреляций, равные соответственно  $r_1=0,55$  и  $r_2=0,62$ , достоверны для 52 сравниваемых пар при 1%-ном уровне значимости. Поскольку величины  $r_1$  и  $r_2$  не различаются достоверно по критерию Фишера при 5%-ном уровне значимости, при описании связи между  $p_g$  и  $I$  можно использовать линейное уравнение регрессии:

$$\hat{p}_g = 3,08 + 2,54 \cdot I \quad (4)$$

Коэффициент вариации, определяющий точность, с которой уравнение (4) описывает найденную зависимость, равен 25,2%; следовательно, это уравнение позволяет рассчитывать величину первичной продуктивности по результатам обработки фитопланктонных проб с удовлетворительной погрешностью. Существенные отклонения рассчитанной  $\hat{p}_g$  от природной  $p_g$  наиболее отчетливо наблюдаются в начальный и конечный периоды вегетационного сезона (см. рис.),

что, вероятно, объясняется зависимостью процессов новообразования органического вещества от температуры и освещенности (относительно низких в эти периоды), что не учитывается при расчете I.

Естественно, что уравнение регрессии, связывающее  $p_g$  с функцией I, для каждого водоема будет иметь различные коэффициенты, которые, в первую очередь, будут определяться обеспеченностью фитопланктона минеральным питанием, а также особенностями светового и температурного режима водоема.

Таким образом, предложенная функция I, описывая общий характер изменений активности системы, после «привязки» к абсолютным значениям выбранного критерия активности пригодна для расчета продукции исключительно по результатам измерения структурных показателей фитопланктонного сообщества.

### Литература:

Кобозев Н.И. Термодинамические факторы в кинетике автокаталитического размножения простых и сложных прототипов // Журнал физической химии. 1962. 36, № 1. С. 21–41.

Федоров В.Д. О корреляции между биомассой особи и предельной численностью популяций в фитопланктонном сообществе // Доклады АН СССР. 1969. 188, № 4.

### Вестник МГУ, биол. № 6, 1969.

1) Выбор такой функции для описания связи продуктивности популяции с ее плотностью — это, конечно, дань моде. Уж очень в то время была популярна функция Шеннона! По счастливому совпадению функция  $y = -p^* \ln p$  в интервале  $0 < p < 1$  имеет единственный максимум, принимая значения, близкие к 0 при  $p < 0.01$  и обращаясь в 0 при  $p = 1$ . Иными словами, вид этой зависимости напоминает изменение скорости роста популяции при наличии ограничения по ресурсу. Принимая скорость роста изолированной популяции тождественной ее продуктивности, мы получаем весьма правдоподобную формальную модель (столь же формальную, что и популярная логистическая функция!) смысл которой в том, что по мере приближения к пределу роста  $n_{mi}$  абсолютный прирост численности  $i$ -той популяции (т.е. продукция), пройдя через максимум, затем снижается до полной остановки роста. «Изюминка» же данной статьи, по-моему, вовсе не в уравнении (1), а в уравнении (3).

2) Вот, если бы не эта эмпирическая зависимость, ничего бы и не вышло ни с «энтропией», ни с логистической кривой.

3) При всем остроумии предложенного здесь подхода, он не нашел широкого применения в практической деятельности фитопланктоноло-

гов (даже на кафедре гидробиологии МГУ). Думаю, что причина тут, прежде всего в том, что прямое определение первичной продукции методом склянок – гораздо менее трудоемкая процедура, чем микроскопирование фитопланктонной пробы. К тому же для каждого конкретного водоема определение зависимости, аналогичной уравнению (3), требует, по меньшей мере, 1–2 сезонных съемок с достаточно приличной частотой – хотя бы раз в неделю. Но в теоретическом плане высказанная здесь идея, несомненно, оказалась очень конструктивной, так как позволила показать и проанализировать связь между видовым составом фитопланктона и его продуктивностью, что собственно и явилось основным содержанием докторской диссертации В.Д.Федорова.

## СООБЩЕСТВА ФИТОПЛАНКТОННЫХ ОРГАНИЗМОВ И СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ИХ СТРУКТУРЫ

Место, определяемое размерами и особенностями питания того или иного организма в сообществе, Элтон (Elton, 1927) называет «нишей», а Гринелл (Grinnell, 1928) «экологической нишей». Следовательно, совокупность требований вида к окружающим условиям среды характеризует его экологическую нишу, объем которой определяется областью доступности факторов, необходимых для его длительного существования в данном местообитании. Таким образом, ниша определяет «специальность» организма в сообществе, т.е. те функции, которые он выполняет в экосистеме.

Для выражения совокупности требований вида исключительно плодотворным оказалось использование представления о многомерном факторном пространстве, предложенное Хатчинсоном (Hutchinson, 1957) для концепции экологической ниши. В этом случае для каждого вида может быть изображена некоторая область существования в многомерном пространстве, содержащем столько измерений, сколько факторов влияет на его существование. Любая точка в этой области будет определяться набором координат в факторном пространстве, количественно характеризующих условия, удовлетворяющие требованиям данного вида. Совокупность этих точек дает область, в пределах которой вид может существовать неопределенно долгое время. Такая область, согласно Хатчинсону, и представляет собой фундаментальную экологическую нишу вида, или эконишу. Несмотря на аналитически-логический характер понятия экониши, его использование открывает возможности анализа сложных экологических ситуаций. К числу последних относится вопрос о степени насыщения реального биотопа эконишами видов, слагающих сообщества, т.е. иными словами, об отображении в реальном пространстве биотопа характера взаимодействия экониш в многомерном факторном пространстве. Легко видеть, что экониши различных видов могут иметь совпадающие области, так как виды имеют сходные потребности по целому ряду факторов. Если сумма потребностей населяющих биотоп видов в каком-либо факторе превышает его «запас» в данном биотопе, возникает «перекрытие» экониш по совпадающему фактору вследствие его дефицита в экосистеме. Таким образом, совпадение обеспечивает возможности «перекрытия», тогда как последнее фактически связано с изменяющейся плотностью популяций, населяющих общий биотоп. Перекрытие экониш отражает конкурентные взаимоконтролирующие отношения в экосистеме у видов с совпадающими потребностями. Вопросы частичного или полного перекрытия экониш отдельных видов сообщества в условиях посто-

янно меняющихся параметров внешней среды прямо касаются способа размещения экониш в реальном биотопе, степени его заполнения и характера связи экониш друг с другом, определяемой взаимодействием населяющих биотоп популяций.

Мак Артур (Mac Arthur, 1957) исследовал три модели возможного распределения экониш в реальном биотопе, используя информацию о составе и численности найденных видов. В соответствии с первой гипотезой окружающая среда сравнивается с палкой, разломанной на части, число которых равно числу видов, а длина каждой части пропорциональна численности соответствующего вида. Предполагается, что между нишами случайных размеров нет свободных промежутков, но они и не перекрыты по совпадающим параметрам. Эта модель соответствует наиболее эффективному использованию факторного пространства, так как суммарное число особей наполняет биотоп наиболее плотно при минимальной конкуренции между видами за источники питания. Экониши не имеют совпадающих областей, что в принципе исключает возможность их перекрытия. Таким образом, ранжировку видов по обилию в соответствии с первой моделью определяют не трофические связи между ними, а пространственные отношения при эксплуатации общего биотопа. Последний можно сравнить с многоквартирным домом, используемым жильцами, каждый из которых предпочитает обед в собственной квартире питанию в общественной столовой.

По первой гипотезе ожидаемая длина  $i$ -го кратчайшего интервала (или ожидаемая численность редчайшего вида среди  $w$  видов и  $N$  особей) рассчитывается по формуле:

$$n_i = \frac{N}{w} \sum_{i=1}^r b_i x_i \frac{1}{w-i+1}, \quad (1)$$

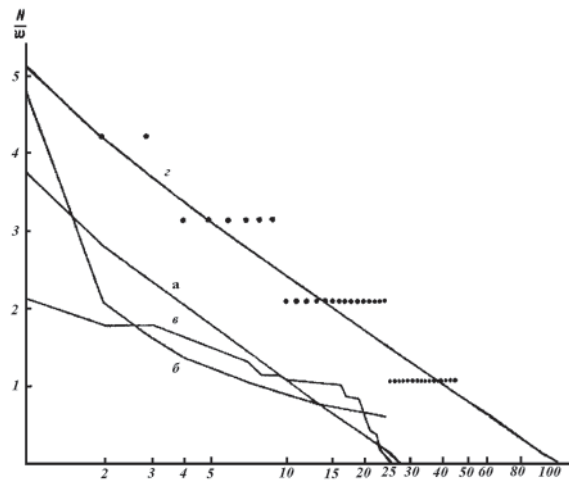
где  $i = 1, 2, 3, \dots, r$ , т.е. числу видов от редчайшего до  $r$ -го, численность которого рассчитывается по модели (рис. 1, кривая а).

Вторая гипотеза Мак Артура предполагает, что ниши видов, населяющих биотоп, имеют совпадающие области и, следовательно, либо не перекрываются (1-й случай), либо перекрываются (2-й случай). В первом случае сумма требований двух и более видов, имеющих совпадающие области по одному или более факторам, не превышает ресурса последних и между сравниваемыми видами не будет конкуренции за эти факторы. Другими словами, эти виды ведут себя по отношению друг к другу так, как будто их ниши не имеют совпадающих областей. Тогда распределение экониш будет соответствовать первой гипотезе. Изобилие питания при сравнительно малом числе  $w$  (при малом  $w$  вероятность конкурентных отношений меньше, чем при большом) и не слишком большом  $N$  способствует

ослаблению (или даже прекращению) пищевой конкуренции между видами. Если же ниши видов перекрыты по совпадающим областям и, следовательно, между ними происходит конкуренция за источники питания, то часть видов, доминирующих и поэтому более обычных, контролирует другую часть, угнетенных и поэтому более редких. Тогда первые за счет вторых становятся более обильными, а вторые более редкими, чем это следует по первой гипотезе (рис. 1, кривая б). Этот случай относится к максимальному насыщению биотопа при наличии конкуренции между заселяющими его видами за пространство и дефицитные источники питания.

Мак Артур для второй гипотезы также использует сравнение окружающих условий с палкой, полагая, что обилие любого вида не зависит от другого и, следовательно, на предложенной им модели определяется расстоянием между парой точек, случайным образом разбросанных по палке. Ранжированные расстояния между точками наносят на график вышеописанным образом. По теореме Мууда (Moore, 1950) ожидаемое обилие  $r$ -го вида получают по формуле (2):

$$n_r = \frac{\sqrt{w-r} - \sqrt{w-r-1}}{\sqrt{w}}. \quad (2)$$



**Рис. 1. Кривые распределения эконис Мак Артуру**

( $w$  — число видов;  $N$  — общее число особей всех видов в системе. На *оси ординат* — численность вида в нормированных единицах  $\frac{N}{w}$ ; по *оси абсцисс* (градуированный для удобства логарифмически) — рингиобилия видов ( $r$ ) от обычного к наиболее редкому. Кривая *a* рассчитана для 25 видов по модели, соответствующей первой гипотезе; кривая *b* — по модели, соответствующей второй гипотезе; кривая *c* построена на основании случайного распределения (трехкратное «подбрасывание») 76 частиц в 25 урнах, соответствующих видам; кривая *e* соответствует «ступенчатому» распределению 100 видов сообщества).

Результатом рассчитанных по формуле 2 величин обилия является предсказание более обычных видов, предсказание более редких видов и, наконец, видов промежуточного обилия, которое дает первая гипотеза. Поскольку редкие виды не появляются никогда в большем обилии, чем предсказывает вторая гипотеза, и поэтому на графике найденные величины обилия ранжированных видов (рис. 2, Б, зачерненные кружки) лежат ниже соответствующих им рассчитанных значений обилия (рис. 2, Б, треугольники), Мак Артур считает эту гипотезу малообоснованной, она может иметь некоторое значение лишь для видов со сверхобильными ресурсами в окружающем биотопе (Mac Arthur, 1957). По нашему мнению, вторая гипотеза не была четко сформулирована, вследствие чего предсказание ожидаемого обилия ранжированных видов на основании теоремы Мууда оказывается не вполне удачным. Нечеткость результатов связана с допущением «независимого» обилия видов при наличии совпадающих областей их экониш. Биологически более обоснованным является представление о взаимодействии (т.е. взаимозависимости на принципе обратной связи) более обычных и более редких видов и, следовательно, взаимном контроле обилия видов в системе при конкуренции за дефицитные факторы питания. Вторая гипотеза в интерпретации Мак Артура действительно противоречива: формулировка ее автором законна, но биологический смысл неясен, а решение сомнительно. Тот факт, что наблюдаемое обилие редких видов всегда ниже рассчитанного, а обилие обычных часто больше рассчитанного, указывает на необходимость введения некоторых дополнительных допущений или даже привлечения новой модели, предсказывающей обилие в такой системе.

Третья гипотеза рассматривает случай, когда ниши дискретны, т.е. не имеют совпадающих областей и между ними есть свободные промежутки (нет конкуренции за пространство). Определяющий изобилие фактор (например, питательный компонент) накапливается различными видами как дискретная единица. Вследствие этого виды можно сравнить с урнами, расположенными по кругу, в которые эти единицы попадают из центра круга в результате их подбрасывания вверх, т.е. случайным образом. Уровень накопленных единиц в урнах определяет обилие того или иного вида. Совершенно очевидно, что когда число бросков становится неограниченным, по закону больших чисел все виды становятся равнообильными, так как число урн ограничено, а попадание в каждую из них имеет равную вероятность. При ограниченном числе бросков, когда фактора, определяющего изобилие, мало, и плотность насыщения биотопа нишами исключает конкуренцию за пространство, распределение единиц между урнами в значительной степени случайно. Построенная по методу Монте-Карло для меньшего числа бросков кривая распределения, отражающая обилие ранжированных видов, в правой части обна-

руживает более внезапное (крутое) падение, чем это предусмотрено первой гипотезой, в то время как левый конец ее может варьировать в наклоне (рис. 1, кривая в). При увеличении числа бросков кривая будет выпрямляться, стремясь к положению прямой, лежащей параллельно оси абсцисс.

Мак Артур полагает, что третья модель покоится на априорных биологических постулатах, по-видимому, в действительности, отсутствующих. С этим следует согласиться, если учесть, что он рассматривал приложимость различных моделей к экологическим системам, находящимся в равновесном или почти равновесном состоянии с окружающими условиями среды, т.е. в стадии климакса. Однако, последняя модель может оказаться весьма реальной для описания обилия видов в сообществе, находящемся в самом начале сукцессии (наступление жизни на новые территории, бедные питанием, или очень неблагоприятные), когда ограничение фактора изобилия при отсутствии конкуренции за пространство может иметь место в действительности.

Сам Мак Артур нашел, что распределение птиц по их обилию хорошо соответствует первой гипотезе. Сходные результаты были получены для сообщества почвенных членистоногих Хейерстоном (Hairston, 1959) и Энгельманом (Engelmann, 1961), для моллюсков рода *Conus* — Коном (Kohn, 1959), для змей Центральной и Южной Америки — Тернером (Turner, 1961). Несмотря на известные разногласия в трактовке и даже смысловой интерпретации некоторых особенностей распределения, все вышеназванные исследователи склоняются в пользу первой модели, предусматривающей минимальную межвидовую конкуренцию за источники питания при максимальной насыщенности биотопа.

Сообщества, для которых справедлива первая гипотеза Мак Артура, соответствуют, по Б.Я. Виленкину (1964), первой категории экологических систем, к которым он относит «сообщества простой трофической структуры». И далее он указывает: «В системах первой категории обычно имеется один «уровень», разнообразие источников пищи невелико. Сюда можно отнести флоры и фауны низких систематических категорий, а также сравнительно простые сообщества, как, например, бентос однородных участков дна» (Виленкин, 1964: 290–291).

Совершенно очевидно из данного выше определения, что фитопланктонные сообщества должны быть отнесены к системе первой категории. Однако, им никак нельзя приписать структуру, «основанную на минимуме межвидовых отношений, если не их полном отсутствии» (Виленкин, 1964: 293). Скорее как раз наоборот, структура фитопланктонного сообщества целиком определяется конкурентными отношениями между видами, складывающимися на почве межвидовой борьбы за дефицитные питательные ресурсы. Потребности

различных видов фитопланктона в некоторых элементах питания (например, в соединениях азота и фосфора) настолько близко совпадают по целому ряду важнейших параметров, что в грубом приближении мы вправе рассматривать отдельные особи различных видов фитопланктона как неразличимые единицы. Наоборот, даже в очень простых сообществах организмов более высоких систематических категорий одного трофического уровня вследствие высокой специализации питания, обнаруживаемой отдельными видами (потребление определенного сорта пищи, также относящейся к одному трофическому уровню), пищевые связи, и, следовательно, межвидовые отношения, весьма ослаблены. В этом случае члены сообщества, принадлежащие к одному уровню, ведут себя как вполне различимые единицы, вследствие выраженной пищевой автономии каждого вида.

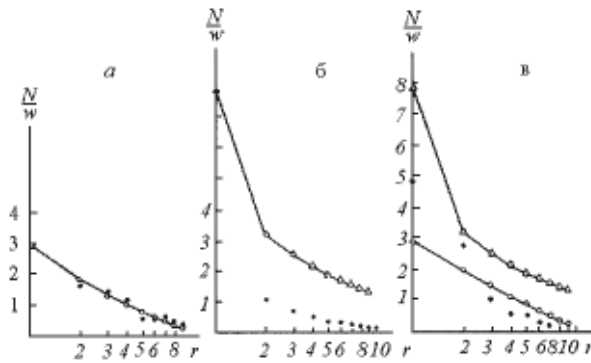
Системы этой категории, относящиеся к совокупностям особей разных видов одного трофического уровня, мы будем именовать однотипными сообществами (по типу питания). В этой категории систем следует различать: 1) сообщества, в которых отдельные виды могут рассматриваться как различимые единицы на основе определенного сорта потребляемой пищи (например, пищевой ассортимент у птиц - дятлы, синицы и т.д.), в сообществах этого рода межвидовая конкуренция ослаблена и обилие отдельных сочленов удовлетворительно описывается первой моделью Мак Артура; 2) сообщества, в которых виды могут рассматриваться как неразличимые единицы по отношению к дефицитным факторам питания, обеспечивающим изобилие отдельных видов, в сообществах такого рода (как, например, организмы фитопланктона) обострена межвидовая конкуренция за дефицитный фактор, и в условиях взаимного контроля численности обилие отдельных сочленов соответствует второй гипотезе Мак Артура, хотя и не вполне удачно описывается предложенной им моделью; выше указывалось, что при некоторых условиях (наличие факторов питания в несколько большей концентрации, чем это необходимо организмам сообщества) конкуренции не наблюдается, и обилие видов хорошо описывается первой моделью Мак Артура; это раскрывает представление об условии проявления конкуренции, сформулированное Кромби (Crombie, 1945), который справедливо считал, что зависящий от плотности популяции ограничивающий фактор (связанный с вероятностью «перекрытия») должен быть общим для конкурирующих видов. Кромби пришел к заключению, что элиминация одного вида другим не произойдет, если численность обеих популяций поддерживается на низком уровне, вследствие каких-либо факторов смертности, иными словами, элиминация отсутствует, так как при низкой численности популяций ниши видов не перекрываются по совпадающему фактору.

В связи с вышесказанным, несомненный интерес представляет изучение однотипного сообщества организмов, имеющих совпадаю-

щие области, в условиях изменяющейся обеспеченности незаменимыми компонентами питания. В этом плане особенно удобным объектом является фитопланктон, который может быть рассмотрен как подходящая модель сообщества этого типа. Вариабельность условий минерального питания фитопланктона имеет место в водоемах с отчетливо выраженной сезонностью. Наши исследования были проведены на материале, собранном экспедицией Московского университета в течение вегетационного сезона 1968 г. (с 11.IV по 11.X) у Карельского побережья Белого моря. За указанный период было взято и обработано 54 пробы фитопланктона. Помимо состава видов и учета численности каждого из них, определяли суммарную биомассу и физиологическую активность фитопланктона в дни отбора проб. Биомассу рассчитывали суммированием объемов популяций, составляющих сообщество. Для определения объема популяций предварительно определяли средние величины объема клеток каждого вида. Для этого форму клеток определенного вида приравнивали к различным геометрическим фигурам или их комбинациям, и многократно измеряли те параметры, на основании которых затем рассчитывали объемные характеристики выбранных фигур.

О физиологической активности судили по скорости включения углекислоты при 10-часовой экспозиции продукционных склянок с фитопланктоном и  $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ . Активность выражали в микрограммах ассимилированного углерода за час на 1 мкг биомассы (П/Б коэффициент). Чтобы установить, какой из гипотез удовлетворяет распределение экониш в пространстве биотопа, численность отдельных видов каждой пробы фитопланктона наносили по оси ординат в масштабе нормированных единиц  $\frac{N}{w}$ , а по оси абсцисс откладывали в логарифмическом масштабе ранги обилия видов - от наиболее обычного (первый ранг) к наиболее редкому (последний ранг). Далее на этот же график наносили ожидаемые численности ( $n_i$ ) каждого вида, рассчитанные по формулам (1) и (2) для соответствующего числа и обилия каждого вида. Сравнивая характер приближения точек, получаемых при обработке пробы, к рассчитанным по каждой из моделей, определяли, какая из них более справедлива для анализируемого сообщества. Для промежуточного размещения точек выделяли градацию, именуемую «смешанным» случаем. На рис. 2 приведены в качестве примера 3 из 54 полученных графиков для иллюстрации первой, второй и «смешанной» гипотез.

Третья гипотеза, отвечающая дискретному размещению экониш, не рассматривалась вследствие отсутствия безусловных предпосылок для ее применимости при анализе уже сложившегося сообщества. Однако, отступая от канонической формы третьей гипотезы, можно увязать ее со «ступенчатым» вариантом первой модели, когда получающаяся кривая является «слишком» ступенчатой вслед-



**Рис. 2. Примеры относительного обилия фитопланктонных организмов, соответствующие первой (А) и второй (Б) моделям, а также «смешанному» случаю (В)**

Обозначения те же, что на рис. 1. В качестве примера соответствия первой модели взята проба № 14, второй модели — проба № 43, «смешанному» случаю — проба № 35.

ствие равной численности некоторых видов (рис. 1, кривая г). Мак Артур считал «ступенчатость» признаком гетерогенности сообщества на том основании, что разбивка биотопа на ряд более мелких подразделений уничтожает ее. Отклонения от идеальной кривой могут, по Мак Артуру, рассматриваться как мера гетерогенности. Таким образом, «ступенчатость» характерна для сообществ, которые слагаются из нескольких меньших, каждое из которых подчиняется первоначальной гипотезе (Mac Arthur, 1957).

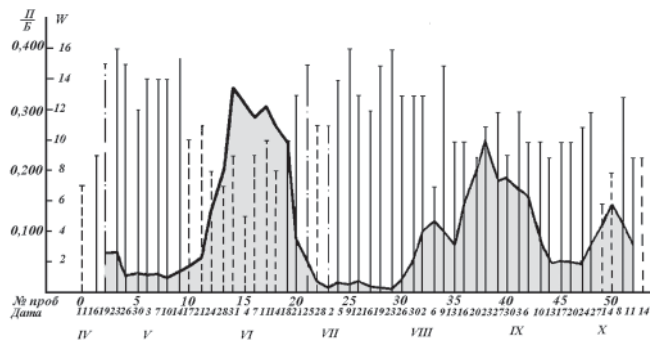
По нашему мнению, «ступенчатость» свидетельствует о гетерогенности сообщества в несколько ином смысле, чем полагает Мак Артур. «Ступенчатость» отражает трофическую гетерогенность видов, составляющих вполне гомогенное сообщество, а также обилие пищи в условиях данного биотопа. Действительно, «ступенчатость» указывает на существование внутри сообщества ряда трофических групп, объединяющих виды со сходными потребностями в определенном сорте пищи. Если «плотность» эконии внутри каждой группы мала (виды более или менее равномерно распределены в пределах местообитания) — их положение в пространстве реального биотопа можно рассматривать как дискретное. Тогда в условиях изобилия пищи численность особей каждого вида внутри каждой трофической группы должна быть примерно одинакова, это указывает на справедливость третьей модели для ряда видов, которые можно рассматривать как неразличимые единицы сообщества, сложенного из нескольких таких групп. Последние же по отношению друг к другу можно рассматривать как трофически различимые единицы, для распределения которых справедлива первая гипотеза. В условиях изоби-

лия пищи для всех членов однотипного сообщества, которое гетерогенно только в отношении пищевого ассортимента, «ступенчатость» (внутри каждой трофической группы) должна проявиться при сохранении общей картины распределения (отдельных трофических групп), соответствующей первой модели.

Для фитопланктонного сообщества в условиях пищевого изобилия и очень малой плотности организмов появление «ступенек» в принципе возможно, указывая, однако, не столько на физиологическую близость слагающих «ступеньку» видов, сколько на отсутствие конкурентных отношений между ними. В условиях малой плотности и ограниченного питания обилие будет ближе соответствовать идеальному случаю первой модели.

При обработке собранных проб в отдельных случаях было возможно привлечение третьей гипотезы для описания наблюдаемого обилия видов. Однако малое разнообразие видов в пробах ( $w \leq 8$ ) и небольшое число таких проб (№ 12, 15, 49, 50) заставили нас отказаться от такой попытки и принять для этих случаев более грубое приближение в виде первой модели.

Результаты анализа проб, собранных в течение всего сезона, представлены на рис. 3.



**Рис. 3. Сезонные изменения некоторых структурных и функциональных характеристик фитопланктонного сообщества (видового разнообразия, соответствия модели Мак Артура, а также П/Б коэффициента )**

Рассмотрение рис. 3 убеждает, что наиболее частым случаем взаимоотношения экониш фитопланктонного сообщества является перекрытие их участков по совпадающим параметрам, что соответствует максимуму конкуренции слагающих сообщество организмов за определенные пищевые ресурсы биотопа (вторая гипотеза справедлива для 33 проб из 54). Отсутствие перекрытия по совпадающим параметрам вследствие сравнительно низкой плотности популяций сообщества определяет для 14 проб обилие, которое подчиняется первой модели, и лишь в 7 пробах наблюдается смешанный случай, типич-

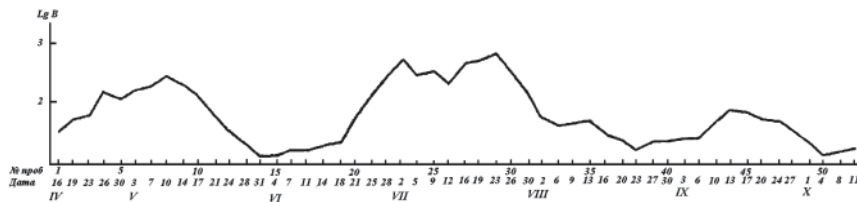
ный для периода начального «обострения» пищевых отношений между слагающими сообщество видами. Заметна связь моделей с видовым разнообразием сообщества: среднее число видов для сообществ с минимальными межвидовыми пищевыми отношениями (первая гипотеза) в грубом приближении равно 8, тогда как для сообществ, подчиняющихся второй гипотезе, их число повышается до 12. Для смешанного случая среднее число видов – 11. Еще более отчетлива связь гипотез с некоторой средней численностью вида, выраженной показателем

нормированной единицы  $\left(\frac{N}{\omega}\right)$ . Последняя для сообществ, описанных моделью первого типа, равна 2500 кл/л, для смешанного случая среднее значение  $\frac{N}{\omega} = 4000 \text{ кл/л}$ , и, наконец, для сообществ,

описанных второй моделью, эта величина возрастает до 14 500. Любопытно, что смешанный случай действительно обнаруживает промежуточный, переходный характер структурных параметров: по числу видов он более близок ко второй гипотезе, тогда как по средней видовой численности – к первой. «Поведение» структурных показателей логически оправдано и не противоречит смыслу сопоставленных гипотез.

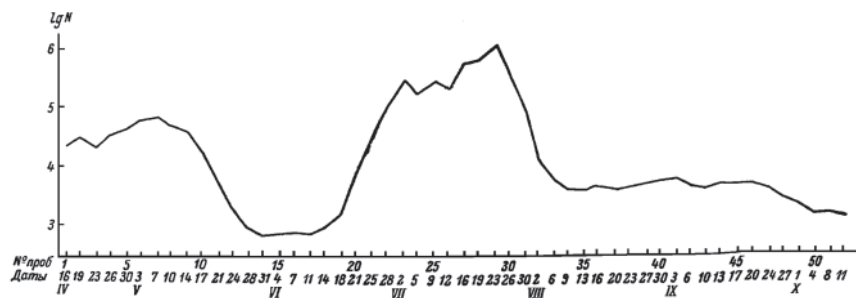
Наибольший интерес представляет характер связи, обнаруживаемой между пищевыми отношениями видов в сообществе и показателем его физиологической активности. Последняя максимальна при минимуме пищевой конкуренции. Размещение во времени пиков удельной продуктивности по биомассе позволяет связать смену моделей с сезонными изменениями планктона через сопоставление параметров, представленных на рис. 2, с кривыми изменения биомассы (рис. 4) и численности фитопланктона в течение всего сезона (рис. 5). Наиболее значительным нам представляется факт, что вторая модель для фитопланктона может быть связана с динамически равновесным состоянием экосистем, свойственным климаксу, тогда как сукцессия, пусть даже кратковременная, вызванная проявлением сезонных особенностей водоема, определенно связана с отклонением от второй гипотезы. В принципе представляется даже не столь важным, насколько часто оказывается справедливой в одной из сериальных стадий первая гипотеза. Гораздо важнее для эколога тот факт, что развитие сукцессии обуславливает возникновение и обострение конкурентных пищевых отношений между видами однотипного сообщества, которые могут рассматриваться как неразличимые единицы. Гораздо существеннее и то, что в период сукцессии происходит падение удельной активности сообщества, или его относительной продуктивности, достигающей минимума в период завершающей формации. Таким образом, вторая гипотеза справедлива при конкуренции за дефицитные элементы питания, при снижении продуктивности единицы живой биомассы, нако-

нец, при взаиморегулировании численности видов в условиях максимального насыщения биотопа организмами сообщества.



**Рис. 4. Сезонные изменения суммарной биомассы фитопланктонного сообщества.**

$B$  — суммарная биомасса в микрограммах сырого веса всех особей сообщества, содержащихся в  $lg B$  пробы морской воды.



**Рис. 5. Сезонные изменения суммарной численности особей всех видов сообщества.**

$N$  — число клеток в  $lg N$  пробы морской воды.

Изменение структурных и функциональных показателей фитопланктонного сообщества в течение всего вегетационного периода может быть лучше понято на конкретном примере анализа биологических сезонов (Богоров, 1938) определенного водоема. По нашим данным для 1968 г., биологические сезоны Белого моря обнаруживают следующую динамику своих характеристик.

*Биологическая весна.* Начало биологической весны приурочено к первым числам апреля. Весенняя вспышка биомассы фитопланктона, начавшись подо льдом, достигает максимума к концу первой декады мая (рис. 4). Весенний подледный климакс тянется около двух недель (№ проб 4–8), характеризуется устойчивым П/Б коэффициентом и распределением видов по второй модели (рис. 3). В период наиболее интенсивного нарастания биомассы (весенняя сукцессия,

пробы 0, 1, 2) наблюдается отклонение от второй модели. Вскрытие моря ото льда охватывает вторую и третью декады мая, последняя характеризуется весенней вспышкой зоопланктона. Это приводит к падению численности (рис. 5) и биомассы (рис. 4) фитопланктона (минимум – проба № 14, 31 мая). Любопытно, что уже небольшое снижение биомассы фитопланктона (начиная с пробы № 10), приводит к снижению пищевой конкуренции до такой степени, что распределение сочленов фитопланктонного сообщества удовлетворяет первой гипотезе. В конце мая удельная продуктивность достигает максимума за сезон и поддерживается на высоком уровне вплоть до середины июня. Незначительное ее снижение связано с повышением в этот период (при минимуме конкуренции) относительной доли крупных форм, что хорошо видно из сопоставления за этот период динамики численности (рис. 5) и биомассы (рис. 4) фитопланктонных организмов. В первой половине июня резко падает численность зоопланктона в поверхностных горизонтах (Перцова, 1962; Перцова, Сахарова, 1967), главным образом, за счет перехода личиночных форм на другой тип питания и массового перемещения зоопланктона в более глубокие слои (30–50 см), что совпадает, по видимому, с окончанием биологической весны в водоеме. Температура воды в течение всей весны колеблется вокруг нуля. Интересно, что в самом конце этого предлетнего периода устанавливается даже кратковременное доминирование крупных форм (№ проб 17, 18, 19), которое, впрочем, не выражено достаточно четко.

*Биологическое лето.* Начинается биологическое лето в 20-х числах июня интенсивной сукцессией фитопланктона, которая приурочена к «температурному скачку» в поверхностном горизонте (пробы № 20, 21, 22): температура к окончанию сукцессии поднимается до 11–12°C. Летняя сукцессия сопровождается ослаблением конкурентных отношений (очевидно, за счет преемственности в развитии, обусловленной тем, что результат изменений биотопа вследствие развития популяции одного организма может оказаться благоприятным для вспышки последующего) и падением удельной активности сообщества (рис. 3–5). С первых чисел июля вплоть до его окончания (№ проб 24–30) устанавливается летний климакс с устойчивым П/Б коэффициентом, постоянной биомассой и трофической конкуренцией за дефицитные элементы. Взаиморегулирование численности приводит в период климакса к вытеснению мелкими формами более крупных, что хорошо иллюстрирует сравнение рис 4 и 5. Наступающее затем снижение численности вследствие летней сукцессии зоопланктона, который идет «в угон» за фитопланктоном<sup>1</sup>, приводит к «разбалансировке» системы (№ проб 31–38). В период «разбалансировки», охватывающей первые две декады августа, первая гипотеза не оправды-

<sup>1</sup> Сравните по Г.Ф. Гаузе (1934) взаимоотношения хищника и жертвы в системе.

ваются вполне строго, но тем не менее факт ослабления пищевой конкуренции находит подтверждение в новом подъеме удельной продуктивности сообщества.

*Биологическая осень.* Начало осени совпадает с падением температуры в водоеме, которое приурочено к последней декаде августа. Осенняя вспышка происходит более вяло, охватывая конец августа - середину сентября, она отчетливо регистрируется только по изменению биомассы в пробах этого периода (№ 39–44), т.е. целиком обусловлена крупными формами (рис. 4). Падение П/Б коэффициента, как и в предшествующих случаях, происходит на фоне второй модели при несколько сниженном видовом разнообразии (т.е. за счет холодостойких видов). Период осенней сукцессии характеризуется попыткой вернуть систему в новое устойчивое состояние, что приводит экосистему к кратковременному осеннему климаксу (пробы № 44–47), который длится вплоть до третьей декады сентября и характеризуется небольшим плато П/Б коэффициента (рис. 3). Дальнейшее падение температуры выступает как фактор, лимитирующий развитие видов и приводящий к снижению плотностей фитопланктонного сообщества. Таким образом, если весеннее и летнее падение биомассы фитопланктона вызывается биотическим фактором, то осеннее падение обусловлено абиотическим фактором среды (температурой и, возможно, снижением суммарной солнечной радиации в подповерхностном горизонте водоема). Независимо от природы действующего фактора осеннее снижение плотности фитопланктонных организмов изменяет их отношения друг с другом, в этот последний период вновь оказывается справедливой модель, соответствующая первой гипотезе Мак Артура, и вновь возрастает коэффициент П/Б.

## Выводы

1. Относительное обилие видов фитопланктонного сообщества в сбалансированной системе (период климакса) хорошо соответствует второй гипотезе Мак Артура, основанной на допущении перекрытия экониш отдельных видов по совпадающим параметрам. В результате обострения конкуренции за дефицитные пищевые ресурсы снижается относительная продуктивность живой компоненты экосистемы.

2. Первая модель Мак Артура удовлетворительно описывает обилие фитопланктеров только в условиях относительно низкой плотности популяций, обеспечивающей максимум пищевой независимости видов, слагающих сообщество. Ослабление конкуренции за пищу, характерное для сериальных стадий фитопланктонного сообщества (период сезонных сукцессий), обеспечивает его высокую относительную продуктивность.

3. Сезонные изменения структурных показателей фитопланктонного сообщества подчиняются второй модели в период климакса и отклоняются от последней в период интенсивного нарастания биомассы (весенняя, летняя и осенняя сукцессии).

### Литература:

- Богоров В.Г.* Биологические сезоны полярного моря. ДАН СССР, 1968. 19. 8. С. 639–642.
- Виленкин Б.Я.* Некоторые новые аспекты изучения сообществ водных организмов // Биологические основы рыбного хозяйства во внутренних водоемах Прибалтики. 1964. С. 290–297.
- Гаузе В.Ф.* О процессах уничтожения одного вида другим в популяции инфузорий // Зоологический журнал, 1934. 13. 1. С. 18–26.
- Перцова Н.М.* Состав и динамика биомассы зоопланктона пролива Великая Салма Белого моря // Биология Белого моря, 1962. Т. I. С. 35–50.
- Перцова Н.М., Сахарова М.И.* Зоопланктон пролива Великая Салма (Белое море) в связи с особенностями гидрологического режима в 1966 году // Океанология, 1967. 7. 6. С. 1068–1075.
- Crombie A.C.* On competition between different species of graminivorous insects // Proc. Roy. Soc. (B), 1945. 132. P. 362–395.
- Elton C.S.* Animal ecology. 1927.
- Engelmann M.D.* The role of soil arthropods in the energetics of an old field community // Ecol. monogr., 1961. 31. P. 221–238.
- Grinnell J.* Presence and absence of animals // University California Chronicle, 1928. P. 1–429.
- Hairston N.G.* Species abundance and community organization // Ecology, 1959. 40. P. 404–416.
- Hutchinson G.E.* Concluding remarks // Gold. Spring. Harbor. Symp. Quant. Biol., 1957. 22. P. 415–427.
- Kohn A.J.* The ecology of *Conus* in Hawaii // Ecol. monogr., 1959. 29. P. 47–90.
- Mac Arthur R.H.* On the relative abundance of bird species // Proc. Nat. Acad. sci. Wash., 1957. 43. 3. P. 293–295.
- Mood A.M.* Introduction to the theory of statistics. 1950.
- Turner F.B.* The relative abundance of snake species // Ecology, 1961. 42. P. 600–603.

### Summary

Under the conditions of a slight density of populations forming a phytoplankton community the relative abundance of species observed is in a good agreement with the theoretical value estimated according to the first Mac Arthur's model. In summer, at the time of the seasonal increase in the density of populations, when the system is in a state approaching to equilibrium the relative abundance of species is in agreement with the corresponding theoretical values obtained by means of the second Mac Arthur's model. The changes of the relative abundance

of species in phytoplankton communities were traced through the period of vegetation 1968 concurrently with the changes in the productivity characteristics of the communities. These observations were carried out near the Karelian coast on White Sea.

**Ботан.ж., 55, № 5, 1970.**

1) Более 30 лет назад все эти наукообразные рассуждения об экологических нишах воспринимались вполне серьезно. Теперь же, накопив немалый и – увы – негативный опыт в попытках описать особенности видовой структуры сообществ, приходится признать, что концепция экологической ниши оказалась практически не только бесполезной (в трактовке Хатчинсона), но и, пожалуй, даже вредной (в трактовке Элтона – Одума), поскольку на ее основе оказалось возможным создавать видимость объяснения тех или иных особенностей распределения видов по обилию, не объясняя эти особенности по существу.

2) Вообще в случае с эконишей мы имеем очень поучительный пример того, как опасно вводить в науку термины, имеющие характер метафоры. В самом деле: со словом «ниша» у каждого из нас всегда будет связано вполне четкое зрительное представление о некотором убежище, укрытии, т.е. попросту представление о некоем ограниченном объеме. Но при чем тут «профессия» (по Одуму) вида в сообществе? Хрестоматийный пример, гуляющий из учебника в учебник – экологическая ниша планктофагов. Ну и какой у этой ниши размер? А у кого больше объем трофической ниши – у планктофагов или у бентофагов? А сколько ангелов может поместиться на кончике иглы?

3) Не случайно с таким энтузиазмом было воспринято предложение Хатчинсона, рассматривать эконишу, как многомерный аналог пределов толерантности по Шелфорду. Так красиво все получалось на двухмерных графиках! И перекрытие ниш, и различия между фундаментальной и реализованной нишей (некоторые усмотрели здесь даже аналогию в соотношении между генотипом и фенотипом!) и даже возможность предсказывать исход конкуренции...

4) А потом оказалось, что нужно различать условия и ресурсы. При этом для условий многомерное пространство строится довольно естественным способом, поскольку для каждого из этих условий пределы толерантности, по крайней мере, поддаются разумному определению и даже измерению. Собственно экологическая ниша по Хатчинсону – это как раз и есть многомерный объем в пространстве условий (факторном пространстве). Нетрудно представить себе, например, соотношение ниш двух планктонных организмов, один из которых стенотермный и притом психрофил, но эвригалинный, а другой – эвритермный, но стеногалинный и притом его пределы галотолерантности находятся между 34 и 38 ‰. Оба эти вида вполне могут встретиться, скажем, в Баренцевом море и их температурно-соленостные ниши будут в какой-то мере перекрыты. Но можно ли предсказать, какой из этих видов будет более

обилен? Конечно нельзя, так как ниоткуда не следует, что обилие вида определяется объемом его экологической ниши в Хатчинсоновом смысле! И, если хорошенько подумать, то становится ясно, что все рассуждения о распределении видов по обилию в моделях Мак Артура категорически не согласуются с представлением о нише, как многомерном объеме в пространстве экологических условий (факторов).

5) Итак, по-видимому, речь идет все-таки о «ресурсных нишах», т.е. о нишах не по Хатчинсону, а по Элтону, поскольку никакого многомерного объема в пространстве ресурсов в общем случае построить нельзя, так как в природе практически не реализуются ситуации, когда избыток ресурса подавляет рост численности консумента. Отчаянные попытки найти связь между абстрактным объемом ресурсной ниши и обилием вида в сообществе предпринимались неоднократно и результаты этих попыток весьма красноречиво (хотя и довольно бессвязно) изложены в популярной книге Э. Пианки «Эволюционная экология». Могу лишь ограничиться цитатой со стр. 270 этой книги: «Хотя модель ниши как  $n$ -мерного гиперобъема и обладает весьма значительными достоинствами, она слишком абстрактна, не имеет большого практического значения и, как правило, с трудом приложима к реальному миру».

6) Сам Мак Артур, как выяснилось позднее, прекрасно понимал, что все эти рассуждения о перекрытии ниш, заполнении факторного пространства и т.п. есть чистая схоластика, а мы в те годы хотя и подозревали скорее интуитивно, что тут больше наукообразия, чем серьезной теории, но надо признать, в этом была для нас и определенная привлекательность. Уж больно скучно было выписывать объемистые таблицы сезонных изменений в видовом составе фитопланктона, из которых на первый взгляд ничего особенно нового не выходило: весенняя вспышка, затем летний максимум, потом небольшой осенний «всплеск», ну и что? И вот оказалось, что достаточно расположить виды в порядке убывания их обилия в пробе, как сразу же можно определить и характер их конкурентных отношений, и обеспеченность ресурсами и все обнаруженные особенности описать простыми формулами. Сразу создавалось ощущение, что мы выходим «на передовые позиции» современной экологии, и это было тем более приятно, что, в общем, соответствовало действительности.

7) Между прочим, подобная сезонная съемка фитопланктона не имела (да, наверное, и сейчас не имеет) аналогов: первые пробы отбирали еще со льда, и периодичность отбора была — раз в 3–4 дня!

8) Вот как все красиво получилось благодаря использованию Мак Артуровских моделей. Лишь спустя несколько лет В.Д. Федоров с соавторами (ссылка?) показали, что при тех плотностях клеток водорослей, которые наблюдаются в планктоне Белого моря, никакой конкуренции между ними за дефицитные биогенные элементы нет и быть не может в силу чисто пространственных затруднений. А после более углубленных исследований В.Д. Федорова, посвященных методическим аспектам оценки обилия планктонных организмов, стало ясно, что малое количество ви-

дов в пробе (не более 15–20) свидетельствует, прежде всего, о том, что пробы «недосчитаны», поскольку вместо требуемых 3000 клеток при анализе проб под микроскопом просматривали от силы 500–600.

9) Можно, конечно, спорить о том, стоит ли называть сукцессией сезонные изменения видового состава, а относительное постоянство видовой структуры рассматривать, как признак сбалансированности сообщества (еще одна метафора!) и употреблять термин «климакс». Но дело, в конце концов, не в терминологии. Замечательно другое: выделение биологических сезонов прекрасно можно было произвести и без всех этих премудростей с моделями ранговых распределений и экологическими нишами. Но что бы тогда осталось от этой статьи?

## БИОТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ФИТОПЛАНКТОННОГО СООБЩЕСТВА И ЕГО ПРОДУКЦИОННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ

*Сравнение различных показателей разнообразия сообщества свидетельствует о том, что с продукционными характеристиками фитопланктона Карельского побережья Белого моря наиболее тесно связан индекс разнообразия Фишера ( $\alpha$ ). Изменение  $\alpha$  коррелирует в течение сезона с изменением активности единицы биомассы ( $r = 0,744$ ), а в период биологической весны и лета — с изменением валовой продуктивности ( $r = + 0,666$ ). Найдено, что при состоянии экосистемы, близком к равновесному (биологическое лето), структурные изменения фитопланктонного сообщества, связанные с динамикой числа видов и численности каждого из них, направлены на поддержание функциональной стабильности сообщества путем изменения удельной активности составляющих его видов.*

Любое сообщество обладает целым рядом групповых признаков или свойств, которые отражают его структуру. Измерение и учет этих признаков при сравнении однотипных сообществ (имеется в виду сходный тип питания) могут быть положены в основу показателей их разнообразия, выраженных в той или иной форме. Такого рода показателями могут быть любые подходящие функции, которые имеют минимум, когда все организмы, составляющие рассматриваемое сообщество, характеризуются однородностью признака, и максимум, когда оценка признака каждого из них различна. В качестве структурных особенностей сообщества могут быть рассмотрены любые качественные различия индивидуумов (например, видовая принадлежность организма, наличие специфических пигментов и др.) или количественные оценки одного и того же признака (например, размер или биомасса особей, концентрация какого-либо одного пигмента и др.). Особенно часто в основу характеристики разнообразия сообщества кладут число обнаруженных в пробе видов ( $w$ ) и численность каждого из них ( $n_i$ ) или общую численность ( $N$ ) индивидуумов сообщества. В этом случае максимум видового разнообразия рассматриваемого как частный случай биотического разнообразия (вообще) будет соответствовать положению, при котором все индивидуумы принадлежат к разным видам, в то время как его минимум отражает положение, при котором все особи системы принадлежат к одному виду. Все многообразие ситуаций, заключенных между этими крайними случаями, может быть описано с помощью ряда показателей.

Исследуя связь между числом обнаруживаемых в пробе видов и числом подсчитанных экземпляров, Фишер [3] предложил для количественного выражения этой связи формулу:

$$w = \alpha \cdot \ln \left( 1 + \frac{N}{\alpha} \right), \quad (1)$$

где  $\alpha$  — показатель (индекс) разнообразия для исследуемой пробы. Существенной особенностью индекса разнообразия Фишера является его постоянство для данного сообщества независимо от величины и числа выборок. Благодаря этому для определения величины  $\alpha$  оказывается достаточным при подсчете  $N$  экземпляров (в какой угодно пробе) установить, к какому числу видов ( $w$ ) они принадлежат. По найденной величине индекса разнообразия после пересчета общей численности на любую пространственную единицу биотопа (площадь или объем) можно установить ожидаемое число видов ( $w$ ) в этой единице при условии, что распределение видов по их численности подчиняется экспоненциальному закону:

$$n_k = \frac{n_1^k}{k \cdot \alpha^{k-1}}, \quad (2)$$

где  $n_i$  — число видов в пробе, представленное одним экземпляром, а  $n_k$  — число видов, представленное  $k$ -экземплярами. Таким образом, появляется возможность сравнивать обилие видов ( $w$ ) в пробах неодинакового объема и различной репрезентативности. Индекс разнообразия  $\alpha$ , используемый в формуле Фишера для установления связи между  $w$  и  $N$  для статистически неравноценных проб, может служить для оценки разнообразия сообщества независимо от типа распределения видов по их численности, поскольку он обращается в бесконечность, когда  $w=N$ , и стремится к нулю при  $w \rightarrow 1$ . Из-за трудности прямого вычисления индекса разнообразия по формуле (1) для установления его величины обычно пользуются графическим методом — строят поверхность отклика вида  $\alpha = f(w, N)$  при выбранных фиксированных значениях  $\alpha$ . Проекция такой поверхности на плоскость с осями  $w$  и  $N$  (в интервалах  $N$  от 10 до 10000 экз. и  $w$  от 10 до 330 видов) приведена в виде номограммы в работе Фишера с сотрудниками [3] и перепечатана в статье Ю.А. Рудякова [1].

При обработке 52 проб фитопланктона, собранных нами в течение сезона 1968 г. у Карельского побережья Белого моря (66°20' с.ш., 33°40' в.д.), число обнаруживаемых видов менялось от 5 до 16 при подсчете от 300 до 1500 клеток в пробе. В связи с этим оказалось практически невозможным воспользоваться номограммой Фишера, пришлось построить трехмерную диаграмму для указанного интервала  $w$  и для  $\lg N$  от 2,5 до 6,0 (рис. 1). Пределы для  $N$  были выбраны так, чтобы в пробе, сконцентрированной из 1 л, с помощью машинной техники можно было учесть все экземпляры при дифференциации подсчитанных клеток на  $w$  сортов (видов) по размерам. (Ком. 1)

Как видно из рисунка 1, значения индекса разнообразия в выбранных пределах от 0,2 до 4,0 зависят в большей мере от числа видов, чем от суммарной численности клеток фитопланктона. Более

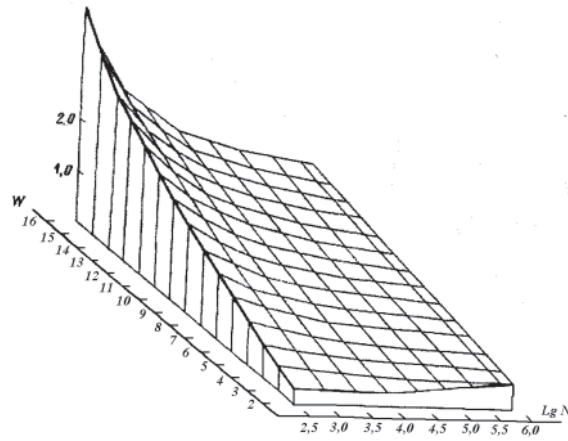


Рис. 1. Поверхность отклика  $\alpha = f(N, x)$

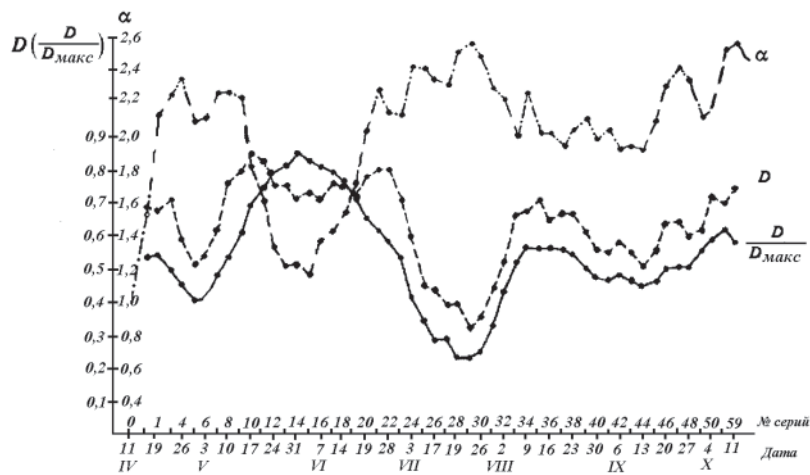


Рис. 2. Изменение показателей разнообразия фитопланктонного сообщества  $\left(\alpha, D, \frac{D}{D_{\max}}\right)$  в течение вегетационного сезона 1968 г.

или менее резкая зависимость  $\alpha$  от общей численности наблюдается только для сравнительно малых  $N$  и больших  $w$ .

Сезонные изменения индекса  $\alpha$  для собранных фитопланктонных проб показаны на рисунке 2. Приведенная кривая связывает результаты, сглаженные по методу взвешенной скользящей средней. Значения  $\alpha$  меняются по сезонам в довольно узких пределах: от 1,60 до 2,58 при среднем значении 2,05.

Расчет вероятной ошибки определения  $\alpha$ , вычисляемой по формуле:

$$s\{\alpha\} = \sqrt{\frac{\alpha^3 \left[ (N + \alpha)^2 \cdot \ln \frac{2N + \alpha}{N + \alpha} - N\alpha \right]}{(\omega \cdot N + \omega\alpha - N\alpha)^2}} \quad (3)$$

для  $\alpha$  2,0 интервала колебаний  $N$  от 100 до 1000 и  $\omega$  от 8 до 12, показал, что  $s\{\alpha\}$  меняется от 0,381 до 0,235. Отсюда следует, что колебания индекса разнообразия, наблюдаемые в течение сезона, выходят за пределы предельного коридора  $(\pm 2 s\{\alpha\})$ , и, следовательно, колебания  $\alpha$  отражают сезонные изменения в структуре фитопланктонного сообщества. (Ком. 2)

Вместе с тем найденные пределы изменения  $\alpha$  могут оказаться характерными для изучаемого района. На это указывает сопоставление наших данных со значениями  $\alpha$ , рассчитанными Ю.А. Рудяковым [1] для фитопланктона, собранного «на станции, расположенной в Тихом океане у берегов Северной Америки». Для различных глубин индекс  $\alpha$  колебался в пределах 5,0–7,4, что значительно отличается от найденных нами величин индекса разнообразия для Белого моря. Создается впечатление, что индекс Фишера может оказаться пригодным и при типологическом изучении различных водоемов по признакам разнообразия обитающих в них сообществ.

Следует отметить также, что при  $\alpha$ , близких к единице, и  $N$ , значительно больших единицы, формула (1) принимает более простой вид:

$$\omega = \alpha \ln N \quad (4)$$

откуда

$$\alpha = \frac{\omega}{\ln N}, \quad (5)$$

что практически совпадает с показателем разнообразия  $d$ , предложенным в планктонологии Маргалефом [4]:

$$d = \frac{\omega - 1}{\ln N}.$$

Рассчитанные нами значения  $d$  для собранных проб фитопланктона Белого моря оказались связанными с индексом Фишера простым соотношением:

$$\alpha = -0,21 + 1,44d. \quad (7)$$

Совершенно очевидно, что индексы  $\alpha$  и  $d$  для фитопланктона Белого моря практически эквивалентны друг другу, с той лишь разницей, что индекс Маргалефа рассчитывается значительно более легко.

Принципиально новым по характеру явился другой показатель разнообразия  $\frac{E}{E_{\max}}$  или  $\frac{E}{N}$ , предложенный Маргалефом [4]. Этот показатель учитывает массовость каждого вида анализируемого сообщества. Расчет  $E$  ведется по формуле:

$$E = \lg \frac{N!}{n_1! \cdot n_2! \cdot \dots \cdot n_\omega!}, \quad (8)$$

где  $n_i$  — численность  $i$ -того вида в анализируемой пробе, так что  $\sum_1^\omega n_i = N$ . Для достаточно больших значений  $n_i$  и  $N$  при расчете факториалов удобно пользоваться формулой Стирлинга:

$$N! = \sqrt{2\pi N} \cdot \left(\frac{N}{e}\right)^N. \quad (9)$$

При отыскании  $\lg N$  при  $N > 100$  эта формула может быть значительно упрощена:

$$\lg N! = N(\lg N - 0,4343). \quad (10)$$

Величина индекса  $E$  зависит от объема исследуемой пробы, и поэтому для сравнения проб различного объема удобно использовать отношение  $\frac{E}{E_{\max}}$  (или  $\frac{E}{N}$ ), где  $E_{\max} = \lg N!$ . Отношение  $\frac{E}{E_{\max}}$  меняется от 0 в том случае, когда анализируемая совокупность организмов принадлежит к одному виду, до 1, когда все особи пробы принадлежат к разным видам. Отношение  $\frac{E}{N}$  в тех же условиях изменяется от 0 до  $\lg \omega$ . Последнее отношение при достаточно больших  $N$  (от 100 и выше) оказывается эквивалентным показателю биотического разнообразия, вычисленному по энтропийной функции Шеннона:

$$H = -\sum_1^i p_i \lg p_i, \quad (11)$$

где  $p_i = \frac{n_i}{N}$  есть вероятность найти особь  $i$ -того вида среди совокупности из  $N$  экземпляров. Этот переход от функции  $\frac{E}{N}$ , записанный как

$$D = -\sum_1^\omega \frac{n_i}{N} \cdot \lg \frac{n_i}{N}, \quad (12)$$

легко понять, если иметь в виду, что величина  $E$  (8) представляет собой статистическую энтропию системы из  $N$  частиц, относящихся к  $\omega$  сортам. (Ком. 3)

Показатель разнообразия  $D$  также меняется от 0 при  $w=1$  до  $\lg w$  при  $w=N$ . В наших пробах, собранных в течение сезона, максимальное число учитываемых видов в 1 л воды равнялось 16, и поэтому можно было ожидать изменения  $D$  по сезону в интервале от 0 до 1,2. Фактически, как видно из рисунка 2, величины  $D$ , сглаженные по методу взвешенной скользящей средней, колеблются от 0,35 до 0,85 при средней квадратичной ошибке  $s^2\{D\} = 0,0554$ . Легко видеть, что размах колебаний с 95%-ной вероятностью превосходит величину случайных отклонений при определении  $D$ .

Таким образом, показатель  $D$ , имеющий вполне определенное экологическое значение в смысле информационной энтропии Шеннона, оказывается достаточно чувствительным к структурным изменениям однотипного сообщества во времени. Напомним, что при расчете  $D$  не учитываются различия в численности отдельных видов внутри сообщества, в то время как  $D$  является аддитивной величиной, отдельные слагаемые которой определяются именно относительной численностью входящих в сообщество видов. В данном случае мы имеем два показателя, которые обнаруживают смысловые различия и формально пригодны для характеристики разнообразия сообщества. Так, если  $D$  выражает чисто формальную сторону связи между числом видов и общей численностью, вследствие чего биологическая интерпретация индекса Фишера представляется затруднительной, то показатель  $D$  имеет вполне реальный смысл, отражая меру неопределенности рассматриваемой системы. (Ком. 4)

Некоторой модификацией показателя биотического разнообразия является отношение  $\frac{D}{D_{\max}} = \frac{D}{\lg w}$ , которое, меняясь от 0 до 1, заключает в себе также информацию о близости системы к максимально возможному разнообразию. Это отношение может иметь самостоятельное значение, поскольку, в отличие от  $D$ , при расчете  $\frac{D}{D_{\max}}$  учитывается число видов, содержащихся в единице биотопа. В данном случае в скрытой форме показатель  $\frac{D}{D_{\max}}$  зависит от объема (или площади) биотопа, выбранного в качестве единицы измерения. Действительно, при определении  $D_{\max}$  следует пользоваться формулой (1) для определения числа видов  $w$  по суммарной численности  $N$ , получаемой пересчетом с пробы, в выбранной единице пространства биотопа (1 см, 1 л, 1 м и т.д.). Так, например, в пробе № 1 1004 клетки, учтенные под микроскопом, принадлежали к 9 видам, и распределение их численности по видам формально удовлетворяло закону распределения Фишера.

Значение  $\alpha$ , найденное по рисунку 1, оказалось равным 1,38. При пересчете на 1 л суммарная численность составила 33530 кле-

ток, из чего следует, что в 1 л будет:

$$\omega = 1,38 \cdot 2,3031g \left( 1 + \frac{33530}{1,38} \right) \approx 14 \text{ видов.}$$

При величине  $D = 0,550$  (рассчитано по формуле 12) отношение  $\frac{D}{D_{\text{макс}}}$  равно 0,480. Однако следует оговорить, что достоверность различия между фактическим и рассчитанным по закону Фишера распределением может быть мала из-за небольшого числа видов в пробе.

Для исследованных нами проб с указанными выше интервалами  $N$  и  $\omega$  после построения диаграмм парной корреляции оказалось, что между показателями  $\alpha$  и  $D$  отсутствует существенная корреляция,

а между  $\alpha$  и  $\frac{D}{D_{\text{макс}}}$  обнаруживается отрицательная корреляция, особенно отчетливая в области низких значений индекса Фишера ( $\alpha < 1,9$ ). Отсутствие связи между  $\alpha$  и  $D$  представляется вполне понятным, поскольку первый показатель характеризует разнообразие сообщества по обобщенным признакам — суммарной численности и общему числу видов, тогда как второй отражает особенности относительного распределения видов по их численности. В общем случае нет оснований постулировать обязательность проявления связи между указанными особенностями структуры. Поэтому наблюдаемую отрицательную корреляцию между  $\alpha$  и  $\frac{D}{D_{\text{макс}}}$  следует, по-видимому, рассматривать как частный случай, а не как проявление общего правила. (Ком. 5)

Гораздо более интересным представляется отыскание связи между показателями разнообразия, отражающими структурные особенности сообщества, и его важнейшей функциональной характеристикой — продуктивностью.

Маргалев [5, 6, 7] исследовал наличие подобного рода связи между некоторыми структурными показателями (содержание хлорофилла  $a$ , пигментным отношением  $D_{430} : D_{665}$ , биотическим разнообразием  $D$ ) и основными продукционными характеристиками — валовой ( $P_g$ , мкг, углевода на 1 л в час) и удельной ( $P_v$ , мкг углерода на 1 мкг биомассы) продуктивностью. Он нашел, что пигментное отношение и биотическое разнообразие отрицательно коррелируют (-0,968 и -0,723 соответственно) с  $P_v$ . Слабая отрицательная корреляция (-0,107) была обнаружена между  $D$  и  $P_g$ . Это позволило Маргалеву заключить, что любое уравнение, дающее математическое описание продукционного процесса, должно включать некоторый член, количественно отражающий структуру сообщества.

Мы при сборе проб проводили также измерения продуктивности фитопланктона радиоуглеродным методом. Сезонные изменения  $P_g$  и  $P_v$  приведены на рис. 3.

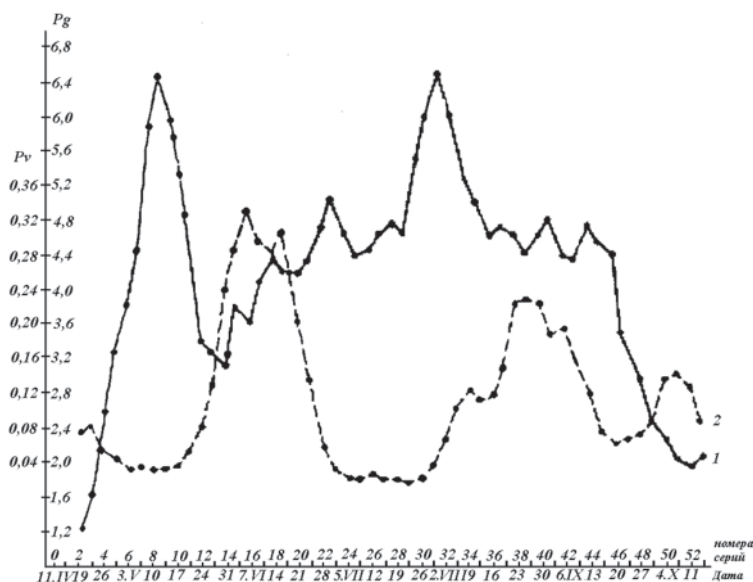


Рис. 3. Сезонные изменения валовой (1) и удельной (2) продуктивности фитопланктонного сообщества

Сопоставление кривых  $P_g$  с  $D$  и  $\frac{D}{D_{\max}}$  отчетливо демонстрирует наличие обратной корреляции между этими показателями. Действительно, максимумы на одной из кривых почти точно совпадают по времени с максимумами на другой. Корреляционная диаграмма не дает столь отчетливой картины связи между  $D$  и  $\frac{D}{D_{\max}}$ , с одной стороны, и  $P_g$  с другой, поскольку она не отражает изменений системы во времени. Однако, она может оказаться полезной для более точного анализа полученных данных при условии, что фактор времени учитывается путем нумерации точек во временной последовательности (рис.4). Легко видеть, что пробы летнего периода обнаруживают максимум изменения  $\frac{D}{D_{\max}}$  (от 0,81 до 0,24) и  $D$  (от 0,36 до 0,80) при сравнительно малом изменении продуктивности (от 4,0 до 5,0 мг углерода на 1 л в час). Подобного рода функциональная стабильность фитопланктонного сообщества в летний период соответствует, по-видимому, состоянию всей экосистемы, близкому к равновесию. В этом случае мы имеем право рассматривать структурные изменения однотипного сообщества как отражение данного механизма авторегуляции (на основе обратной связи) который в течение этого периода обеспечивает функциональную стабильность сообщества за счет «ком-

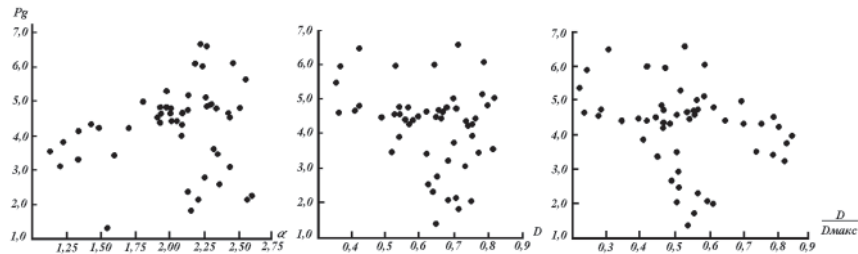


Рис. 4. Корреляция показателей разнообразия  $\alpha, D$  и  $\frac{D}{D_{\max}}$  с валовой продуктивностью  $P_g$

пенсирующих» изменений численности составляющих его видов. Таким образом, в летний период между  $D$ ,  $\frac{D}{D_{\max}}$  и  $P_g$  теряет форму простой зависимости (обратная корреляция). Иными словами, в период завершающей формации (климакса) структурные изменения, измеряемые показателями информационной энтропии, направлены на поддержание неизменности функциональных характеристик. В этом, собственно, и проявляется конкретный механизм сбалансированности системы в целом, т.е. механизм динамического равновесия между живой и неживой компонентами экосистемы.

Совершенно иной характер имеет корреляция  $P_g$  и  $\alpha$  (рис. 4). В течение весеннего (за исключением проб № 1–4, отобранных подо льдом) и всего летнего периода обнаруживается положительная линейная корреляция (+0,666) между индексом Фишера и валовой продуктивностью. Осенние точки и весенние подледные явно выпадают из общего пассива точек вследствие лимитирующего действия физических факторов (световой обеспеченности и температуры) в эти периоды. (Ком. 6) Таким образом,  $\alpha$  как показатель, не чувствительный к индивидуальным колебаниям численности отдельных видов сообщества, по характеру сезонных изменений более близок к такому общему функциональному показателю, как валовая продуктивность.

Сопоставление изменений удельной продуктивности с сезонными изменениями показателей разнообразия обнаруживает хорошую обратную зависимость между  $P_v$  и  $\alpha$  (коэффициент криволинейной корреляции равен  $-0,744$ ). Положительная криволинейная зависимость между  $P_v$  и  $\frac{D}{D_{\max}}$  выражена значительно слабее, тогда как между  $P_v$  и  $D$  она не обнаруживается вовсе (рис. 5). Любопытно, что минимальные значения  $\frac{D}{D_{\max}}$  и соответствующей им активности при-

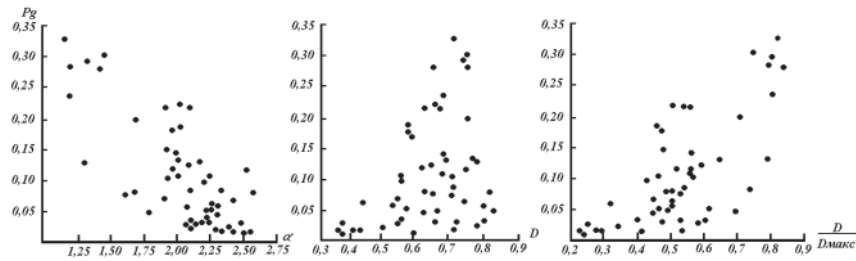


Рис. 5. Корреляция показателей разнообразия  $\alpha, D$  и  $\frac{D}{D_{\max}}$  с удельной (по биомассе) продуктивностью  $P_g$

ходятся на пробы с абсолютным доминированием одного вида (*Skeletonema costatum* Cl.), численность которого близка к своему предельному значению. Наоборот, максимальные величины обоих показателей приурочены к пробам с самой низкой суммарной численностью фитопланктона ( $N \leq 1000$  кл./л) и почти равномерным распределением численности по видам ( $\bar{\omega} = 7-8$ ). Неудивительно, что при столь разреженной плотности заселения биотопа и отсутствии пищевой конкуренции между видами, соответствует первой модели Мак-Артура [2], фитопланктонное сообщество являет максимальную удельную активность на фоне относительно низкой валовой продуктивности. При сравнении диаграмм, изображенных на рисунках 4 и 5, хорошо заметно изменение характера положения на них точек, относящихся к пробам, отобранным в период состояния системы, близкого к равновесному (пробы № 15–45). Вертикальное размещение этих точек на диаграмме  $P_g - \frac{D}{D_{\max}}$  при логарифмическом преобразовании  $P_v$  обращается в диагональное на программе  $lg P_v - \frac{D}{D_{\max}}$ . Следовательно, структурные изменения состава в этот период связаны с изменением удельной активности единицы биомассы. В результате при значительных колебаниях биомассы сообщества величины валовой продуктивности стабилизируются.

В этих изменениях  $P_v$  и отображен, по-видимому, обсуждавшийся выше механизм авторегуляции  $P_g$ , т.е. механизм функциональной стабилизации сообщества.

Таким образом, продукционные характеристики в наших опытах оказывались тесно связанными с индексом разнообразия Фишера:

$$P_g = 1,81 + 1,39\alpha, \quad (13)$$

$$P_v = 0,464 - 0,175\alpha. \quad (14)$$

Для показателя  $\frac{D}{D_{\max}}$  достоверная корреляция обнаруживается только после логарифмического преобразования  $P_v$ :

$$\lg P_v = -2,19 + 2,02 \frac{D}{D_{\max}}, \quad (15)$$

тогда как показатель биотического разнообразия  $D$  в целом по сезону не обнаруживает существенной корреляционной связи с продуктивностью фитопланктонного сообщества.

Итак, индекс разнообразия Фишера, отражающий в большей мере внешнюю сторону сложности системы (учитывает общую численность и число видов и не учитывает характера распределения  $N$  по  $w$ -классам), обнаруживает более тесную связь с суммарными функциональными характеристиками системы (продуктивностью), чем показатели биотического разнообразия —  $D$  и  $\frac{D}{D_{\max}}$ . Последние регистрируют лишь относительные колебания численности видов внутри сообщества (т.е. внутреннюю сторону сложности системы), не учитывают изменений суммарной численности ( $N$ ) и лишь слабо зависят от числа видов ( $w$ ). Поэтому сравниваемые индексы разнообразия дополняют друг друга в описании системы на правах внутренних ( $D$ ,  $\frac{D}{D_{\max}}$ ) и внешних (а) характеристик ее сложности. При этом каждый из них обнаруживает ту или иную связь с отдельными показателями функциональной активности сообщества.

### Литература:

*Рудяков Ю.А.* Применение индексов разнообразия в гидробиологических исследованиях // Труды Института океанологии. 1964. Т. 65.

*Федоров В.Д.* Организация сообщества фитопланктонных организмов и сезонные изменения его структуры // Ботанический журнал (в печати).

*Fisher R.A., Corbet A.S., and Williams C.B.* The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample on a animal population // Journ. Animal Ecol. 1943. Vol 12.

*Margalef R.* Temporal succession and spatial heterogeneity in phytoplankton // Perspectives in Marine Biology. 1958. Univ. California Press.

*Margalef R.* Modelos simplificados del ambiente marino para el estudio de la sucesion y distribucion del fitoplancton y del valor indicador de sus pigmentos // Inv. Pesq., 1963. Т. 23, p. 11–52.

*Margalef R.* Correspondence between the classic types of lakes and the structural and dynamic properties of their populations // Verh. Int. Ver. Limnol., 1964. Vol. 15, p. 169–175.

Margalef R. Ecological correlation and the relationship between primary productivity and community structure // Men. Ist. Ital. Idrobiol., 1965. 18 Suppl., p. 355–364.

**Биол. науки, №2, 1970.**

1) Сейчас такими упражнениями никого не удивишь, но в те-то годы все эти вычисления делали вручную, точнее, с помощью арифмометра «Феликс»!

2) Не могу не отметить скрупулезность статистических оценок, полученных в те времена, когда никаких персональных компьютеров не было еще и в проекте, а вопрос, стоит ли заводить на Биологическом факультете ЭВМ, был предметом долгих дискуссий. А многие ли нынешние исследователи могут похвастаться тем, что в их работе формулируются и проверяются все необходимые 0-гипотезы?

3) Теперь—то мы все знаем, что никакая это не энтропия и не надо было притягивать за уши теорию информации, но сколько за прошедшие 30 лет было написано (и пишется до сих пор) всякой околонуточной ерунды в связи с пресловутой формулой Шеннона-Уивера! И, между прочим, W. Weaver имеет к этой формуле косвенное отношение, поскольку был вместе с Клодом Шенноном редактором небольшой, но до сих пор часто цитируемой книги, изданной в 1949 г.: «The Mathematical Theory of Communication». В этой книге, по-видимому, и была впервые опубликована энтропийная формула. Самому Шеннону возможность ее использования в экологии, скорее всего и во сне не снилась. А виноват во всем Рамон Маргалеф, издавший 11 годами позже статью с громким названием «Теория информации в экологии», в которой и предложил формулу Шеннона для измерения разнообразия сообществ. Бьюсь об заклад, что никто из нынешних гидробиологов и экологов, использующих «энтропийный индекс разнообразия», упомянутых книг не читал.

4) Вряд ли автор будет теперь настаивать именно на такой интерпретации получившихся корреляций, но в то время она представлялась вполне правдоподобной, а главное — наводила на некоторые нетривиальные предположения (см. ниже).

5) Впоследствии отношение  $D/D_{max}$  получило широкую известность под названием индекса выравнимости Пиелу. Недавно один очень умный человек из Екатеринбурга, Е.Л.Воробейчик, обратил внимание на то, что этот, якобы энтропийный, индекс легко сводится к линейной комбинации коэффициента вариации и коэффициента асимметрии для распределения видов по обилию в любой случайной выборке. Иными словами — никакой новой информации по сравнению с традиционными статистическими методами индексы разнообразия не дают.

6) Вот в этом и состоит основная ценность данной работы: здесь впервые сформулирован главный принцип регуляции в экосистемах, подробно обсуждаемый в более поздних работах автора. Нельзя не признать, что увлечение модными в то время индексами разнообразия оказалось все-таки более полезным, чем этого можно было ожидать.

## ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ КАК ФУНКЦИЯ СТРУКТУРЫ ФИТОПЛАНКТОННОГО СООБЩЕСТВА

Ранее нами была предложена функция  $I$  для характеристики физиологической активности экосистем

$$I = - \sum_1^{\omega} \frac{n_i}{n_{mi}} \cdot \lg \frac{n_i}{n_{mi}}, \quad (1)$$

где  $n_i$  — численность  $i$ -го вида в сообществе,  $n_{mi}$  — рассчитанная предельная численность  $i$ -го вида в данном биотопе <sup>(2)</sup>,  $\omega$  — общее число видов в сообществе.

Несмотря на то, что при расчет  $I$  используется один из показателей структуры сообщества ( $n_i$ ), сама функция  $I$  не должна рассматриваться в качестве структурной характеристики системы, поскольку уже отношение  $n_i/n_{mi}$  отражает состояние  $i$ -ной популяции (ее функциональную гетерогенность) в однотипном сообществе. При этом постулируется, что изменение активности любой популяции, развивающейся по логистической кривой, совпадает с изменением числа клеток, отродившихся в единицу времени. Тогда выражение  $-\frac{n_i}{n_{mi}} \lg \frac{n_i}{n_{mi}}$  отражает физиологическую активность каждой ( $i$ -й) популяции на определенном участке кривой роста, где  $n_i/n_{mi}$  — вероятность нахождения физиологически разноценных индивидуумов в каждый момент времени.

Наличие достоверных корреляций между продукционными характеристиками сообщества (валовой продуктивностью и удельной по биомассе продуктивностью) и функцией  $I$  <sup>(1)</sup> показало пригодность предложенной функции для описания его функционального состояния. Найденные уравнения регрессии, связывающие эти показатели, сделали возможным расчет первичной продукции исключительно по данным обработки фитопланктонных проб. Однако, несмотря на то, что погрешность при расчете продукционных характеристик была статистически вполне удовлетворительной (коэффициент вариации 20–25%), казалось заманчивым «улучшить» уравнение, связывающее  $I$  с продукционными характеристиками, введением каких-нибудь новых членов. Особенно перспективным представлялось введение дополнительных показателей, характеризующих структуру сообщества.

Рамон Маргалеф в 1965 г. отмечал, что в биологическом смысле продукция есть подлинная функция структуры сообщества; при сохранении последней его функция (в частности, продукция на единицу биомассы) тоже остается постоянной. Любое изменение структуры сообщества в пространстве или во времени приводит к изменению в темпе продукции <sup>(4)</sup>.

Мысль о тесной неразрывной связи структуры и функции фитопланктонного сообщества безусловно верна и даже полезна, в особенности для исследователей, полагающих, что эта связь начинает проявляться где-то на уровне осетровых рыб и других более высокоорганизованных гидробионтов. Однако сам характер проявления этой связи, по-видимому, может быть более сложным, прежде всего для экосистем, находящихся в околоравновесном состоянии. В частном случае для фитопланктона Белого моря было найдено, что в период биологического лета структурные изменения сообщества были направлены на поддержание его физиологической стабильности<sup>(5)</sup>.

Тем не менее, отыскание дополнительных связей между продукционными характеристиками и показателями структурного разнообразия может послужить основанием для включения некоторых из них в уравнение множественной регрессии. При этом мы вправе рассчитывать, что получаемые по такому уравнению величины  $\hat{P}$  будут ближе к значениям  $P$ , найденным экспериментально.

Таблица 1

ПОКАЗАТЕЛИ КОРРЕЛЯЦИИ  
МЕЖДУ ПРОДУКЦИОННЫМИ И СТРУКТУРНЫМИ  
ХАРАКТЕРИСТИКАМИ ФОТОПЛАНКТОННОГО СООБЩЕСТВА

$r_1$ \ $r$							
$P_g$		- 0,155	- 0,213	0,547	0,109	0,321	- 0,287
$P_v$	0,574			- 0,708	- 0,707	0,351	0,724
$\lg P_v$	0,435			- 0,884	- 0,660	0,459	0,717
$I$	0,616	0,807	0,902		0,478	0,268	- 0,653
$\alpha$	0,404	0,742	0,732	0,621		- 0,402	- 0,755
$D$	0,418	0,551	0,644	0,741	0,632		0,832
$D/D_{\max}$	0,462	0,825	0,804	0,735	0,758	0,846	

Примечание: Клетки оставлены пустыми там, где отыскание корреляции лишено смысла.

В качестве показателей, количественно отражающих структуру сообщества, были выбраны: индекс разнообразия Фишера  $a$ , а также показатели биотического разнообразия  $D$  (4) и  $D/D_{max}$  (5). В качестве продукционных характеристик фитопланктонного сообщества рассматривались продуктивности валовая ( $P_g$ ) и удельная по биомассе ( $P_v$ ). Исходными данными для расчетов послужили материалы, собранные экспедицией Московского университета у Карельского побережья Белого моря в течение вегетационного сезона 1968 г. Всего за сезон было отобрано 52 пробы, взятых в поверхностном слое (0,5 м) на декадной станции «Картеш» АН СССР. Продукцию отобранных проб определяли радиоуглеродным методом.

В табл. 1 представлены значения коэффициентов парной корреляции для выбранных показателей структурного разнообразия сообщества и его продукционных характеристик. Величины коэффициентов линейной корреляции ( $r$ ) приведены выше диагонали, образованной значениями  $r=1$  (заштрихованные клетки), тогда как ниже этой диагонали приведены корреляционные отношения ( $\eta$ ). Жирным шрифтом выделены все  $r$ , значимые при 5% уровне, и все  $\eta$ , которые при 5% уровне значимости отличаются от соответствующих им коэффициентов линейной корреляции.

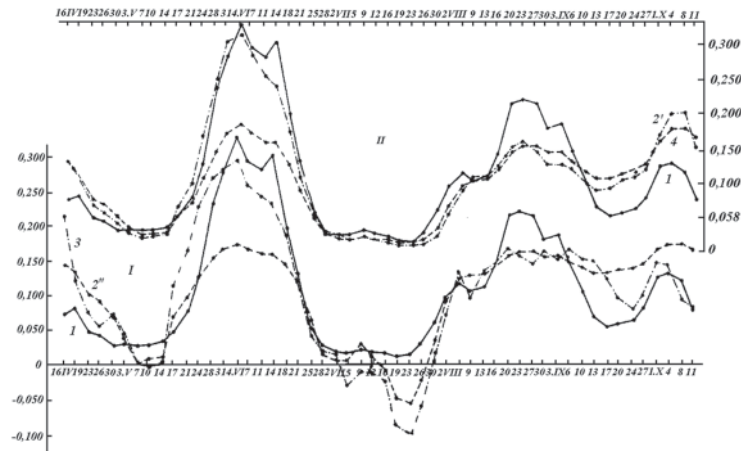


Рис. 1. Сравнение природной сезонной кривой удельной продуктивности с кривыми, рассчитанными в I по уравнениям (3) и (4), а в II — по уравнениям (5) и (6).  $P$  — в микрограммах С на 1 мг сырого веса в час.

$$1 - P_v, 2' - P_v(I), 2'' - \hat{P}_v(I), 3 - P_v(I, \alpha), 4 - P_v(ID / D_{max})$$

Используя приведенные в табл. 1 коэффициенты линейной корреляции, отыскивали уравнения регрессии, связывающие продукционные характеристики с функцией I и каким-нибудь одним из

показателей разнообразия. При этом нам не удалось существенно улучшить связь между  $P_g$  и  $I$  введением какого-нибудь из выбранных показателей разнообразия. По-видимому, это объясняется сравнительно малой величиной корреляции между  $P_g$  и показателями разнообразия, которые к тому же не превышают коэффициентов корреляции между этими показателями и функцией  $I$  (см. табл. 1). В данном случае косвенное определение продукции на основе известных свойств экосистем может производиться без учета дополнительной поправки на особенности структуры сообщества по уравнению

$$\hat{P}_g = 3,08 + 2,54I \quad (2)$$

При этом оказывается, по-видимому, достаточной та информация о структуре сообщества, которая уже заключена в функции  $I$ .

Сильная линейная корреляция между  $P_v$  и  $\alpha$  (-0.707) при существенно меньшей корреляции между  $a$  и  $I$  (+0,478) послужила основанием для отыскания линейного уравнения регрессии для  $P_v = f(I, \alpha)$ . Найденное уравнение

$$\hat{P}_v = 0,482 - 0,216I - 0,144\alpha \quad (3)$$

дает рассчитанные величины  $\hat{P}_v$  более близкие к экспериментальным, чем уравнение

$$\hat{P}_v = 0,201 - 0,22263I \quad (4)$$

рассчитанное без учета индекса разнообразия Фишера.

Это хорошо видно из рис. 1,  $I$ , на котором приведена кривая изменения по сезону, полученная экспериментально, в сопоставлении с кривыми, рассчитанными по уравнениям (3) и (4).

Действительно, кривая  $P_v = f(I, \alpha)$  более близко подходит к природной кривой в положениях ее максимумов, отклоняясь в «худшую» (по сравнению с  $P_v = f(I)$ ) сторону лишь в области минимальных значений  $P_v$ . Отношение дисперсий неадекватности для уравнений (3) и (4)

$F = S^2(\text{уравн.}(4)) / (S^2(\text{уравн.}(3))) = 0,177 / 0,124 = 1,43$  оказалось значимым при 10% уровне.

Наличие отчетливой криволинейной корреляции между  $P_v$  и  $I$  (0,807), а также между  $P_v$  и  $D/D_{max}$  (0,825) указывало на необходимость преобразования переменных для получения линейной связи. Логарифмическое преобразование  $P_v$  оказалось достаточным, поскольку линейные коэффициенты корреляции между  $\lg P_v$  и  $I$  (-0,884) и между  $\lg P_v$  и  $D/D_{max}$  (0,717) оказались большими по абсолютным значениям, чем с непреобразованными величинами  $P_v$  (см. табл. 1).

Полученное уравнение регрессии

$$\lg \hat{P}_v = 0,8D / D_{max} - 1,5I - 1,0 \quad (5)$$

позволяет рассчитывать значения  $\hat{P}_v$  с большей степенью приближения к соответствующим величинам, найденным экспериментально (рис. 1, II).

Величины  $\hat{P}_v$ , рассчитанные по уравнению

$$\lg \hat{P}_v = -0,58 - 1,44I \quad (6)$$

гораздо сильнее отклоняются от природной кривой (в особенности в области максимальных значений  $P_v$ ), что находит свое отражение в значительном возрастании дисперсии неадекватности при переходе от уравнения (5) к уравнению (6)

$$F = S^2(\text{уравн. (6)}) / S^2(\text{уравн. (5)}) = 1,146 / 0,065 = 2,25,$$

тогда как  $F_{0,99(52,52)} = 1,9$ . Это указывает на существенность поправки, введенной при помощи показателя  $D/D_{max}$  в уравнение связи между продукционной характеристикой ( $P_v$ ) и ее обобщенным функциональным выражением (I).

Таким образом, мы можем рассчитать величину удельной продуктивности в достаточно широкой области ее изменений, используя данные непосредственной обработки фитопланктонных проб. Оба аргумента в уравнении (5), в сущности, являются оценками организованности системы, один из которых ( $D/D_{max}$ ) выражает особенность ее структуры в данный момент времени (включая в себя выражение  $n_i/N$ ), в то время как второй (I) оценивает физиологические возможности системы, соотнося наблюдаемые величины ( $n_i$ ) с некоторыми предельными значениями  $pm_i$ , при достижении которых активность каждой популяции падает до нуля (<sup>1</sup>).

Автору особенно нравится применение обобщенных показателей структуры и функции, поскольку они отражают результат воздействия на сообщество всей совокупности факторов окружающей среды (обеспеченности питанием, пространством, светом и т.п.). Именно поэтому применение подобных показателей оказывается более успешным, чем отыскание частных связей в виде уравнений регрессии между отдельными факторами внешней среды и функциональными показателями системы.

*См. примечания к статье «Функциональное разнообразие фитопланктонного сообщества и его обобщенное выражение».*

**ДАН, 192, № 4, 1970.**

#### **Литература:**

- Федоров В.Д. Вестн. Московск. унив., серия биол., 1969. № 6.  
Федоров В.Д. ДАН, 188, 1969. № 3.  
Fisher R.A., Corbet A.S., Williams C.B. J. Animal. Ecol., 1943. 12.  
Margalef R. Mem. Ist. Ital. Idrobiol., 18 Suppl., 1965. 355.  
Федоров В.Д. Научн. Докл. Высш. школы, сер. биол. Наук. 1970. № 2.

## ОСОБЕННОСТИ ОРГАНИЗАЦИИ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ И ГИПОТЕЗА «ВСПЫШКИ» ВИДА В СООБЩЕСТВЕ

Для осуществления широких обобщений и придания концептуального изящества логическим построениям в любой части человеческих знаний необходима выработка некоторой общей организационной схемы, играющей роль каркаса, упорядочивающего неизбежные и многочисленные частности отдельных представлений. Подобного рода каркас начал возводиться в биологии благодаря феноменальным достижениям последних лет в молекулярной биохимии и генетике. Однако, нет уверенности в том, что именно он способен объединить достижения специальных дисциплин в стройный ансамбль. Конечно, основная организация была бы очевидной, если бы мы располагали сведениями не только о деталях этого ансамбля, но нам был бы известен также и его общий план. Теоретическая биология призвана выявить этот общий план, используя сведения о деталях, накопленные различными биологическими дисциплинами. Понятно поэтому, что обобщения и гипотезы относительно организации живых системы составляют главную часть биологической методологии (Гроднина, 1966).

Обобщения неизбежно ведут к формализации представлений, которая облегчает использование математического аппарата. Однако, против формализации, неспособной, как правило, отразить все мелкие детали, восстает естествоиспытатель, отдающий много сил именно на отыскание и описание различий отдельных биологических явлений. Рассматривая природу с очень близкого расстояния, естествоиспытатель нередко не испытывает особых симпатий к сухому языку формул, дающих решения в «общем виде», которые в лучшем случае и в обозримом будущем позволят подходить к толкованию реальности асимптотически, приближаясь постепенно.

Между тем формальная теория достигла значительных успехов, поставив основной вопрос о биологической организации так: каким образом свойства живой системы определяются тем, что она представляет собой очень сложный агрегат взаимодействующих элементов различной степени сложности? Так называемый системный подход к изучению биологической организации распахнул двери в биологию для совершенно абстрактных теорий со своим «жаргоном», аппаратом и неожиданными выводами. К таким теориям прежде всего следует отнести кибернетику, теорию информации, теорию игр и теорию решений. Системный анализ, предшествуя этим подходам, имеет целью установить, к какому классу принадлежит и, следовательно, какими свойствами класса обладает та или иная изучаемая система. Поэтому рассмотрение самых общих особенностей биологических

объектов (их поведения, судьбы и связей с окружающим материальным миром) в принципе и составляет необходимую предпосылку для анализа их организации с позиций общей теории систем.

### **Понятие системы и структуры**

Совокупность взаимодействующих элементов (единиц) образует систему (Bertalanffy, 1952, Хайлов, 1963, 1966, Старостин, 1967). Свойства элементов и особенности связи между ними выражают структуру системы (Walker, Ashby, 1966). Понятие «элемент» (или «элементарная единица») варьирует в зависимости от уровня рассмотрения структурной организации системы. Так, например, для биологической системы таким элементом может быть клетка при рассмотрении какого-либо органа как системы; в качестве элементов могут быть приняты и отдельные органы при рассмотрении целого организма как системы; наконец, элементами могут служить отдельные индивидуумы (особи) при системном изучении сообщества или биогеоценоза.

Известная свобода в выборе того, что в каждом конкретном случае следует принимать за элемент системы, до некоторой степени может быть ограничена наложением требования определенных свойств, которыми должна обладать элементарная единица. Она должна быть достаточно проста в сравнении с рассматриваемой системой, достаточно однородна, чтобы выступать в качестве некоего «наименьшего общего знаменателя» для более крупных подсистем, и достаточно сложна, чтобы поддерживать связь с другими однородными и разнородными элементами системы. Соблюдение последнего требования представляется наиболее важным, так как природа связи и различия в ее силе обеспечивают взаимодействие элементов системы, отличая последнюю от простой совокупности элементарных единиц. Системный анализ, устанавливающий, какому классу принадлежит и какими свойствами этого класса обладает система, не конкретизирует понятие элемента и, следовательно, не проводит разделения системы на основании различий слагающих их элементов. В конечном счете, природа элемента отражает лишь сложность изучаемой системы. По природе своих элементов системы могут быть бесконечно разнообразны. Однако, если мы признаем степень интеграции материи как разумную реальность в разделении элементов (по крайней мере в пределах биологических объектов), то в таком случае, — как это ни парадоксально! — разнообразие элементов живых систем должно быть признано весьма ограниченным. Макромолекула, клетка, орган, особь — суть главные «биологические» элементы, которыми удобно оперировать.

Для удобства рассмотрения особенностей биологической системы и, следовательно, понимания ее места среди всех прочих систем, полезно классифицировать их на основании каких-либо логических

подходов. Поскольку общепринятых приемов разделения и классификации систем не существует (Старостин, 1967), нам представляется важным рассмотрение биологических систем в двух аспектах, адаптированных к особенностям биологических подходов: первый из них затрагивает особенности связей систем со средой и, в сущности, касается термодинамики живых систем, а второй затрагивает особенности связей между элементами и, следовательно, касается вопросов управления и регуляции их взаимодействия.

### **Особенности связи систем со средой**

Особенности связи систем со средой определяются исключительно обменом энергией и веществом системы с окружающей средой. По И. Пригожину (1960), различают открытые, закрытые и изолированные системы. Все биологические системы должны быть отнесены к открытым, поскольку они обмениваются со средой энергией и веществом. Таким образом, любая биологическая система должна иметь «вход» и «выход» для энергии и веществ, если она изменяется во времени и пространстве. Изменения в системе, связанные с превращением энергии, могут служить ее функциональными характеристиками, выражающими меру интенсивностей отдельных процессов, в ней протекающих.

Термодинамическое рассмотрение живых систем позволяет сделать ряд весьма важных выводов относительно их устойчивости и, что наиболее важно, тенденции их развития. Находясь в динамическом равновесии со средой, биологическая система обнаруживает тенденцию к развитию и повышению уровня интеграции, которая усиливает взаимозависимость ее элементов, т.е. повышает общую организованность системы (Бауэр, 1935, Sherrington, 1961, Bellamy, Clarke, 1968). Эта тенденция к сохранению и повышению организации, в противовес дезинтегрирующему действию среды, выражается в форме онтогенетической и филогенетической интеграции организмов и целых сообществ. По-видимому, она отражает универсальную эволюционную тенденцию развития любых систем в условиях некоторого неослабевающего «энергетического напора» и оказывается своего рода следствием сдвига равновесия под воздействием «напора» в сторону, противодействующую внешнему, нарушающему порядок системы, воздействию внешней среды. К принципу неустойчивого равновесия систем, выдвинутому Э. Бауэром (1935), примыкает и широко известный принцип Ле-Шателье, согласно которому равновесие систем при внешних воздействиях, его нарушающих, смещается в направлении, при котором эффект этого воздействия снижается. И хотя, по мнению Б.А.Старостина (1967), сходство принципов Э. Бауэра и Ле-Шателье - это только структур-

но-системное соответствие, мы склонны приписывать первому из них место следствия в проявлении более общей термодинамической закономерности, управляющей развитием материального мира. Формулируя ее, мы лишь выражаем в крайне обобщенной форме уже осознанную многими исследователями тенденцию к интеграции, обнаруживаемую во всем органическом мире, связывая ее осуществление с термодинамическими условиями. Поэтому предлагаемая нами формулировка выражает действительные, хорошо известные факты, настолько известные, что трудно заметить их общее значение.

Итак, при прохождении энергии в любой форме через любую систему ее накопление в системе возможно только благодаря возникновению зоны организации. Последняя означает возникновение упорядоченности ее элементов, как некоторого общего свойства системы.

Для того чтобы возможность возникновения «зоны организации» могла быть реализована, должны быть выполнены несколько условий, из числа которых наиболее важными представляются два, а именно:

1. Принципиальная возможность разнообразия взаимодействий элементов при максимально большом увеличении степеней свободы системы (т.е. система должна быть с потенциально большим числом возможных комбинаций взаимодействия компонентов, обеспечивающим возможность ее усложнения).

2. Компоненты системы должны «реагировать» на энергию, вводимую в систему, т.е. энтропия каждого отдельного компонента может быть изменена вводимой энергией.

Если оба условия соблюдены, тогда высказанное выше правило принимает еще более категоричную форму (частная формулировка).

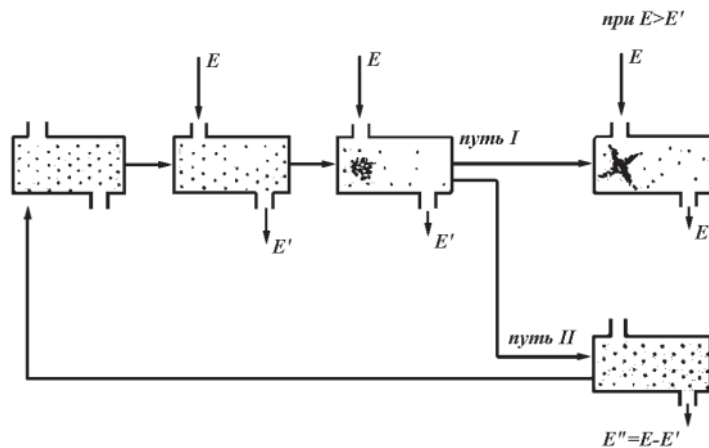


Рис. 1. Схема действия закона интеграции

Ввод энергии в систему неизбежно приводит к возникновению зоны организации, как некоторого обязательного промежуточного состояния прохождения энергии через систему.

Возникновение упорядоченности при вводе энергии есть столь же фундаментальное свойство системы, как и броунизация ее элементов при термодинамическом равновесии. Если ввод энергии в такую систему непрерывен, то система получает возможность усложняться и эволюционировать (рис. 1, путь I). Если ввод энергии обрывается, происходит дезорганизация зоны, т.е. броунизация ее элементов (рис. 1, путь II).

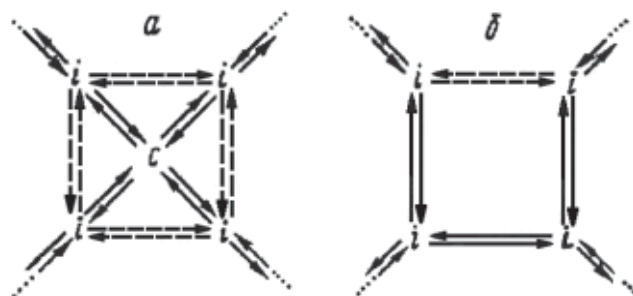
Наиболее яркой иллюстрацией тенденции закономерного усложнения структурной организации экологической системы могут служить примеры осуществляющихся в природе сукцессий.

### **Особенности связи между элементами**

Для живых систем установлен один-единственный вид связи, а именно обратная связь, открытие которой следует считать величайшим завоеванием человеческой мысли в познании природы. Обратная связь регуляторная, взаимно соотносящая отдельные элементы и группы элементов, образующих подсистемы. По степени соотношения можно разделить все системы на две категории. В первой из них в системе выделяется подсистема (С), регуляторная связь которой с любым элементом ( $i_n$ ) сильнее, чем связь этого элемента с произвольно взятым другим элементов (рис. 2, а). Во второй из них все связи между элементами равноценны (рис. 2, б). Вследствие того, что выделение аналогичного управляющего центра в виде подсистем в системах такого типа (Ф-системы) произвести нельзя, их относят к классу систем с «пассивным» управлением (Milsom, 1964). Если к первой категории следует отнести животные организмы с регуляторным центром в виде нервной системы, то ко второй тяготеют растительные организмы (с их «гуморальной» регуляцией) и, несомненно, относятся экологические системы.

Поскольку в Ф-системах нет центральной подсистемы и направления связей типа  $i \leftrightarrow i$  должны быть равноправны в различных участках системы, становится ясным, что растение, обнаруживающее полярность тканей, органов и т.д., не может быть безоговорочно причислено к системам второй категории и, в сущности, отражает переходный тип.

Наоборот, сообщество разнокачественных организмов (внутри которого сила связи между отдельными элементами изменяется во времени, приводя к попеременному то усилению, то ослаблению каждой из этих связей в определенном локусе системы) обеспечивает миграцию «главной», и «управляющей» в данный момент связи в



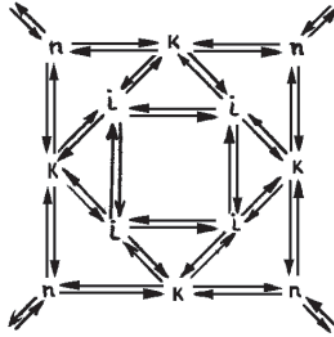
**Рис. 2. Связи между элементами системы (по Старостину Б.А., 1967):**  
***a*** – система с центральной управляющей подсистемой ***C*** (***C***-система);  
***б*** – система с пассивным управлением (***Ф***-система)

пределах сообщества. Характер ее миграции определяется постоянно нарушаемым равновесием каждой из них друг с другом и факторами внешней среды. Таким образом, формально передача информации в системах  $\Phi$ -типа оказывается неадресованной (в отличие от «адресованной» с помощью  $C$ -подсистем) и, следовательно, неспециализированной. Практически неспециализированный характер передачи информации в истинных  $\Phi$ -системах приводит к существованию разнообразнейших средств ее конкретной передачи: диффундирующие физиологически активные вещества, механическое воздействие, возникновение физических полей (например, электрических), слух и зрение у высокоорганизованных организмов и т.д.

В фитопланктонном сообществе особые формы взаимодействия с окружающей средой и между видами осуществляются, главным образом, посредством метаболитов, которые, как отмечает Г.Г. Винберг (1967), «служат важным интегрирующим водные сообщества фактором, подверженным действию естественного отбора».

Формально общим свойством элементов любого сообщества можно считать обмен информацией различного сорта. В том случае, если одна из конкретных форм информации, поступающая из «неадресующей дали» от одной особи, используется для «принятия решений» (регуляции поведения, активности) другой особью, между ними возникает связь. В этом аспекте рассмотрения вопроса наиболее существенно то, что связь в пределах сообществ осуществляется на уровне каждой особи отдельно, т.е. через индивидуальный организм, которому безразлично, использует ли он информацию от организма своего же вида (однородный элемент) или от организма другого вида (разнородный элемент). Важным представляется лишь одно: сам факт получения информации в той или иной форме и использование ее для «принятия решений». Каждая особь, так сказать, «исходит только

из собственных интересов», и поскольку она представляет свой вид, то все, что идет ей на пользу, идет на пользу виду, существующему в окружении других организмов сообщества. При этом, регуляция не обязательно происходит через изменение скорости роста, она может затрагивать процессы биосинтеза отдельных компонентов клетки, или изменять при перемещении особей плотность в отдельных участках системы (так называемый пространственный эффект регуляции) и т.д. Но какую бы форму она ни принимала, общим остается более выгодная настройка вида на использование, во-первых, свободного пространства и, во-вторых, элементов питания.



**Рис. 3. Общая схема экосистемы, состоящей из организмов трех трофических уровней (продуцентов, фитофаги, зоофаги).  
Объяснение схемы дано в тексте**

Поэтому, возможно, не следовало бы отделять информацию о «соседе» от информации об «условиях» среды, так как информация о соседе может быть получена через изменение условий, им вызванное. Но поскольку изменения, производимые в сообществе каждым индивидуумом или целой группой организмов одного вида, компенсируются изменениями, вызванными активностью остальных особей сообщества, в большей мере, чем «компенсирующим» действием факторов внешней среды, характер использования информации «о соседе» для существования каждого вида приобретает большее значение, нежели информация об окружающих условиях среды. Это положение можно формально свести к вопросу о членстве каждой особи в том или ином сообществе: особь входит в сообщество, если получаемая информация о других особях используется ею для «принятия решений». Будучи обособленной единицей, связанной с другими особями своего вида только обменом информации, она не оказывает влияния на судьбу вида, если гибнет случайно (например, уничтожение ее организмом другого трофического уровня). Это положение приводит к тому, что неадресованный характер

информации позволит «не заметить» гибели отдельной особи при большой плотности популяции, так как оставшиеся в живых особи «не сделают из этого вывода» в интересах вида (т.е. затрагивающего генетическую конституцию вида).

Таким образом, степень использования информации особь определяет ее судьбу и, следовательно, ее связь с сообществом. Это легко показать на схеме последовательного усложнения систем Ф-типа, состоящих из разнородных организмов (рис. 3). Пусть  $i$  – организм фитопланктона,  $k$  – организм зоопланктона (фитофаг),  $n$  – организм зоопланктона (зоофаг). Тогда для  $i$  наиболее существенна информация друг о друге, и менее о  $k$ . Для  $k$  наиболее существенна информация об  $i$  и  $k$ , и в меньшей степени – об  $n$ . Наконец, для  $n$  наиболее существенна информация о  $k$  и  $n$ , и совсем не существенна об  $i$ . Вместе с тем,  $i$  получает информацию о  $n$  только через  $k$ , и, возможно, не использует ее. Таким образом, каждый новый уровень ослабляет информационную связь по направлению к центру, так как информация неадресованная и, следовательно, ею можно пренебречь. Отсутствие функциональной связи между однородными элементами сообщества и наличие таковой между разнородными ее элементами (жертва – хищник) объединяет все элементы в единую систему благодаря регулирующей роли информации, которая связывает даже весьма далеко отстоящие один от другого элементы, непосредственно не взаимодействующие. Этим, собственно, и объясняется гибкость, обеспечивающая надежность системы.

В этом случае нарушение функционирования какой-либо отдельной связи компенсируется усилением других, так как Ф-системы менее жестко детерминированы, и это приводит к тому, что они часто оказываются более устойчивыми, чем системы С-типа, у которых надежность в большей мере зависит от поражений мелких участков системы.

### **Гипотеза «вспышки», ее экологические и эволюционные последствия**

В основе развиваемой нами гипотезы лежит предположение о том, что судьба каждого вида в сообществе определяется соотношением двух сортов информации («внешняя» – относительно факторов внешней среды, и «внутренняя» – относительно живого компонента сообщества), которую каждая особь, принадлежащая определенному виду, способна использовать для регуляции собственной активности и поведения. Исходные пункты гипотезы покоятся на признании двух положений.

1. Биомасса вида в сообществе (т.е. биомасса популяции) не служит показателем его благоустроенности. Мы часто неосознанно вно-

сим «человеческие отношения» в этот вопрос, полагая, что «больше-лучше». На самом деле, как правило, оптимум вида (в плане надежности существования его в будущем) не совпадает с максимумом его численности и биомассы. Чем же определяется оптимум существования вида и в каком смысле можно говорить об оптимальности?

Понятие об оптимуме, по-видимому, тождественно приспособляемости, и оптимальность в эволюционно-историческом смысле отражает установленный Чарльзом Дарвином факт, что из всей совокупности содержащихся в популяции альтернативных типов естественный отбор будет закреплять «лучший» или наиболее приспособленный в каком-то смысле тип. Из этого прямо следует, что эволюция видов в пределах сообщества должна приводить к некоторому предсказуемому состоянию, именуемому приспособляемостью сочленов сообщества. Конкретно эта приспособляемость выражается в том, что существующий вид в рамках сообщества будет стремиться поддерживать оптимальную численность, обеспечивающую возможность существования его в потомках при сохранении стабильности внешних условий. Вид не способен программировать лучший вариант с учетом направления (исторических тенденций) изменений факторов внешней среды; каждый вид в отборе лучшего типа для выживания потомства исходит только из существующего положения вещей. Поэтому часто оказываются неудачными прогнозы эволюции и поведения членов сообщества при игнорировании вопроса о сохранении постоянства внешних условий, т.е. однородности эксплуатируемого сообществом биотопа.

Так, например, Р. Фишером (Fisher, 1958) и М. Кимурой (Kimura, 1958) было показано, что при соблюдении постоянства внешних условий приспособленность, достигнутая в настоящее время, не только определяет число потомков на будущее, но также изменяет состав популяции таким образом, что повышение приспособленности оказывается максимальным.

Однако, при изменении внешних условий приспособленность не обязательно возрастает. Что же в таком случае возрастает, так как вид в изменяющихся условиях все равно отбирает некий «лучший» вариант для самосохранения себя в потомках? Р. Мак Артур (Mac Arthur, 1962), отождествив изменение среды с изменением плотности самой популяции, показал, что приспособленность может рассматриваться как обратная функция от плотности: она выше при малых плотностях и падает до нуля при достижении некоторой предельно высокой плотности. Р. Мак Артур (1968) прогнозировал также ряд явлений (рождаемость, смертность, соотношение числа особей разных полов и т.д.), оказывающих влияние на приспособленность, рассматривая их проявление (в качестве фенотипических признаков) как результат естественного отбора. Он показал, что естественный отбор

будет благоприятствовать такому составу популяции, при котором произведение числа потомков мужских и женских особей максимально. Им было предсказано также стремление вида достичь в результате естественного отбора наивысшего возможного уровня эффективной рождаемости. Там, где рождаемость превышает неизбежную смертность, вид сохраняется, и численность его будет возрастать, пока добавочная, обусловленная плотностью популяции смертность не уравнивает или не превысит избыточную рождаемость. Повышение смертности с увеличением плотности популяции - это обратная сторона падения приспособляемости. Плотность популяции, разумеется, связана с ее биомассой, однако характер связи не столь очевиден, как это может показаться при беглом его рассмотрении. Относительно большие биомассы могут существовать и без достижения «порога плотности», за которым вид обречен на элиминацию. Логика рассуждений осложняется тем, что этот порог некоторой предельной плотности может иметь не пространственное решение, а трофическое. Не плотность особей в пространстве, а плотность особей на единицу пищевых ресурсов определяют тот «предел», который позволяет рассматривать судьбу перевалившего через него вида вне судьбы сообщества. Поэтому, строго говоря, полезная эксплуатация сообществом биотопа представляется именно тем признаком, который возрастает как в ходе эволюции при групповом отборе, имеющем место в рамках сообщества, так и в ходе сукцессии вплоть до достижения функционально-равновесного состояния в экосистеме.

В этот период «сумма жизни» на определенном биотопе достигает предела полезного насыщения и оказывается оптимальной для увеличения приспособленности будущих поколений как функции существующих оптимальных численностей, видовая активность которых сбалансирована между собой и с изменениями внешней среды.

2. Вид не может существовать в течение продолжительного времени вне сообщества (т.е. вне окружения других видов), включающего классическую триаду: продуценты, консументы, редуценты. Действительно, развитие одного-единственного вида вызывает необратимые изменения в окружающей среде. Для непрерывного существования одиночного вида эти изменения должны быть компенсированы не связанными с его активностью факторами, т.е. среда должна быть «обновлена» внешними условиями так, чтобы вид мог нормально расти и развиваться.

В том случае, когда вид поддерживается в лабораторных условиях (например, монокультуры водорослей), обновление среды осуществляется человеком (при пересевах культуры на новую среду).

В природе обновление среды осуществляется в первую очередь благодаря активности организмов других видов и, в меньшей степени, за счет действия факторов косной природы.

Лишь в исключительных случаях обновление среды, поддерживающее на определенном биотопе ее однородность, осуществляется без участия жизни (например, при развитии серобактерий в серных источниках геологического происхождения).

Поэтому главным условием нормального существования вида в рамках конкретного биогеоценоза следует считать способность живого и неживого компонентов экосистемы поддерживать в результате их взаимодействия известную однородность среды. Это достигается в том случае, когда скорость изменения биотопа, вызываемая активностью каждого вида в целом, компенсируется активностью остальных видов и скоростью абиотического «обновления» внешних условий. Из этого прямо следует невозможность существования отдельного вида вне окружения его другими, большинство из которых выполняет специализированные функции в экосистеме.

При «вспышке», т.е. массовом развитии одного вида, скорость изменения среды, вызываемая его активностью, обгоняет скорость «обновления» среды, и тогда вид ведет себя как бы в монокультуре. «Вспышка» соответствует ситуации, когда вид утрачивает способность использовать информацию, получаемую от других видов, и развивается, ориентируясь только на информацию о факторах питания и внешней среды. Таким образом, «вспышка» не выгодна виду, так как свидетельствует о расторжении им связи с другими видами сообщества (которые должны компенсировать вызываемые им изменения) и подготавливает его уход из сообщества, либо вид гибнет в пределах занимаемого сообществом биотопа, либо сообщество его отторгает с определенной площади биотопа (например, миграции леммингов и пр.). «Вспышка» нарушает функциональное равновесие в сообществе, что проявляется в обострении пищевой конкуренции и находит отклик в изменении структуры сообщества, усиливая «доминирование» внутри его сочленов. Это означает объявление войны теснящим особям теснимыми особями сообщества, которые используют максимум информации об особях доминирующего вида, адаптируясь к возникшей обстановке. Судьба доминирующего вида уже предрешена, и вопрос его элиминации оказывается вопросом времени.

В чем же кроется причина возможности неуправляемого развития отдельных видов в сообществе?

По-видимому, в сравнительной исторической молодости вида, в различиях предыстории других видов сообщества и его собственной предыстории. Виды с резкими перепадами численности, по-видимому, еще не приняты полностью в данное сообщество, они лишь завоевывают свою экологическую нишу.

Действительно, каждое сообщество или конкретный биогеоценоз, возникший в ходе длительного исторического взаимодействия его сочленов между собой и факторами окружающей среды, совершенству-

ет экосистему в целом. В этот случае стремление вперед, обнаруживаемое особями каждого вида, выступает благим признаком для его длительного существования только в окружении других сочленов, каждый из которых обнаруживает сходные тенденции в устремлениях и поведении. Сбалансированность всех сочленов — это сбалансированность историческая, шлифующая их отношения в пределах исторического развития сообщества. Таким образом, эволюция каждого вида протекает в рамках конкретной экосистемы, и борьба за оптимальный вариант существования (пространство, пища), в которой участвуют все живые особи системы, совершенствует всю систему в целом. При подобном историко-эволюционном развитии, когда большинство отродившихся особей вида пропадает в результате лучшей «пригнанности» в экосистеме немногих выживающих, кратковременный успех новичка-пришельца при «вспышке» (во время которой выживает большая часть его особей, отгнав то, что уже доказало свою способность к длительному воспроизводству на данном биотопе) обращается против него, вызванные им изменения не компенсируются сочленами сообщества и отторгают или уничтожают его.

В заключение важно рассмотреть вопрос — с какого момента вид готов «к вспышке», т.е. с какого момента он перестает использовать регулирующую его поведение информацию, которая поступает от особей, принадлежащих другим видам? По-видимому, начало «вспышки» возможно в обеспеченном пищей сообществе при достижении некоторой критической плотности особей одного вида, когда их локальная скученность (сконцентрированность) искусственно отключает информацию об «инородном» соседе. Тогда каждая особь локуса практически не получает информации об «иноплеменных», и, получая информацию только об одноплеменных, ведет себя так, чтобы выжить при «однородном» живом окружении. Она начинает активно размножаться в условиях пищевой и, возможно, наступающей пространственной конкуренции, чтобы передать доверенный ей «наследственный слепок» именно своему потомству. «Вспышка» развития, начавшись в локусе, распространяется и за его пределы, если сообщество не оказывается способным справиться и зарегулировать ее вследствие «исторической непригнанности», она становится неуправляемой, приводя в конечном счете к уничтожению подавляющей части особей вида. Если в ходе вспышки произойдет полезная мутация, или только адаптация, или, наконец, просто из-за пространственной многочисленности часть особей «неуправляемой» сообществом популяции попадает в какой-то локус системы с микроусловиями, способными сохранить их от самоуничтожения, вид может сохраниться в таком сообществе. Так, чередуя управляемые сообществом стадии с неуправляемыми, вид может отыскать или отвоевать в его пределах свою собственную нишу, которая определит его специ-

альность в сообществе. Вопрос о первоначальной концентрации видов в каком-либо локусе сообщества может быть обсужден в двух аспектах: биотическом и абиотическом. Способность концентрирования на определенном участке биотопа организмов одного вида известна давно (Аллее, 1931), и ее следует считать благоприобретенным признаком, способствующим выживанию вида в сообществе. С другой стороны, большая гетерогенность микроструктуры абиотической среды, облегчая первичную концентрацию особей одного вида, может оказаться подходящим условием для дальнейшего возрастания плотности популяции благодаря активности первоначально сконцентрировавшихся организмов, и тогда порог «критической плотности» может быть достигнут и преодолен.

### Литература:

- Бауэр Э.С.* Теоретическая биология // М. — Л., изд. ВИЭМ, 1935.
- Винберг Г.Г.* Особенности водных экологических систем // Журнал общей биологии, 28, № 5. 1967. С. 538–545.
- Гродинз Ф.С.* Теория регулирования и биологические системы // М., Мир. 1966.
- Мак Артур Р.* Экологические последствия естественного отбора // Теоретическая и математическая биология. М., Мир. С. 420–430.
- Пригожин И.* Введение в термодинамику необратимых процессов. М., Л. 1960.
- Старостин Б.А.* Структурные особенности растительного и животного организма // Журнал общей биологии, 28, № 5. 1967. С. 590–6603.
- Хайлов К.М.* Проблема системной организованности в теоретической биологии // Журнал общей биологии, 24, № 5. 1963. С. 324–333.
- Хайлов К.М.* Упорядоченность биологических систем // Успехи современной биологии, 62, № 2. 1966. С. 198–211.
- Allee W.C.* Animal Aggregation (A study in General Sociology). Chicago, 1931.
- Bertalanffy L.* Problems of life. An evaluation of modern biological thought. London, 1952.
- Fisher R.A.* The Genetical Theory of Natural Selection. N.Y., 1958.
- Bellamy D.J., Clarke P.H.* Application of the second law of thermodynamics and le Chatelier's principle to the developing ecosystem // Nature, No. 5147, 1968. 1180.
- Kimura M.* On the change of population fitness by natural selection // Heredity, 12. 1958. P. 145–167.
- Mac Arthur R.H.* Some generalized theorems of natural selection // Proc. Nat. Acad. Sci. U. S., 48. 1962. P. 1893–1897.
- Milsum J.H.* The Nature of living Control Systems // Engng J., 47. 1964. P. 34–38.
- Sherrington Ch.* The integrative action of the nervous system. New Haven, 1961.

Walker C.C., Ashby W.R. On temporal characteristics of behavior in certain complex systems // Kybernetik, 3. 1961. P. 100–108.

**Вестник МГУ, биол. № 2, 1970.**

1) В неявном виде это утверждение равносильно тому, что в сообществе взаимодействуют не популяции, а особи, а следовательно элементы сообщества, как системы, это — не популяции. Еще более четко это выражено в более поздней работе: см. комментарий к статье «Проблема сложного в биологии и особенности ее решения».

2) Слово «польза» я считаю здесь мало подходящим не только из-за его откровенного антропоморфизма. Конечно внутривидовая конкуренция, к примеру, «полезна» для вида, поскольку стабилизирует его обилие на уровне, отвечающем количеству ресурсов. Но для особи потребление этого ресурса соседом вряд ли выглядит, как «польза». На всю жизнь у меня осталось воспоминание о том, как меня в 1946 г. вытиснули из очереди в булочной, и наша семья осталась в этот день без хлеба, так как соответствующий талон в хлебной карточке пропал.

3) Вообще-то при возрастании плотности замедление роста может быть связано не с увеличением смертности, а с уменьшением — вплоть до полного прекращения — рождаемости, но сути дела это в данном случае не меняет.

## СВЯЗЬ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ С СОДЕРЖАНИЕМ БИОГЕННЫХ ЭЛЕМЕНТОВ В ВОДОЕМЕ И СОСТАВОМ ФИТОПЛАНКТОНА

Измеряемая радиоуглеродным методом величина валовой первичной продукции  $-P_g$  принадлежит сообществу фитопланктонных организмов и равна суммарной активности, проявляемой популяциями в сообществе, т.е.  $P_g = \sum P_i(c)$ . Однако, вследствие того, что активность каждой видовой популяции в монокультуре  $-P_i(m)$  — в принципе не может быть тождественна активности ее при той же абсолютной численности в сообществе  $P_i(c)$ , возникает необходимость в отыскании способа, позволяющего определить, какая доля валовой продукции сообщества принадлежит тому или иному виду, в него входящему.

Постулируется, что индивидуальная активность вида в сообществе ( $a_i$ ) зависит от состояния культуры, которое изменяется в зависимости от фазы роста популяции. Однако при одномоментном анализе состава популяции невозможно установить стадию ее развития. Поэтому некоторой мерой ее состояния будет служить абсолютная численность вида в сообществе ( $n_i$ ) при некотором среднем потенциальном уровне общей численности ( $N$ ), определяемой условиями обеспеченности биогенными элементами для конкретного водоема. При этом состав сообщества будет накладывать тем больший отпечаток на активность определенного вида, чем меньше его относительная численность в сообществе  $\frac{n_i}{N}$ . Таким образом, по крайней мере два параметра, полученных при обработке фитопланктонных проб — абсолютная и относительная численность вида — могут быть привлечены для характеристики состояния и, следовательно, активности данного вида в сообществе. Критерием активности служит скорость ассимиляции углекислоты, т.е. валовая продуктивность организма и сообщества.

Принимается, что активность вида в этом случае

$$a_i = \frac{S_i}{m_i} \cdot \frac{1}{m_i} \cdot n_i = \frac{S_i \cdot n_i}{m_i^2},$$

где  $m_i$  — биомасса одной особи,  $\frac{1}{m_i}$  — постоянная для вида величина, которая показывает, сколько клеток данного вида содержится в единице биомассы, а  $s_i$  — поверхность одной особи.

Постулируется также, что в исследуемом сообществе величина  $P_i(c)$  для конкретного каждого вида ( $k$ ) определяется преобладанием вида, мерой которого является коэффициент преобладания ( $\bar{p}_k$ ). Тогда

$$p_k = \frac{P_k}{\sum_1^w P_i} \cdot P_g, \text{ где } w - \text{число видов, составляющих сообщество,}$$

$$\bar{p}_k = \frac{a_k^2}{\sum a_i} = \frac{\frac{(S_k \cdot n_k)}{m_k^2}}{\sum_1^w \frac{S_i \cdot n_i}{m_i^2}}, \text{ а } i - \text{обозначение особи (или особей) в общем случае.}$$

Таким образом, расчет  $P_i(c)$  производится по данным обработки фитопланктонных проб ( $n_i, s_i, m_i$ ) в момент определения величины валовой продукции ( $P_g$ ), причем индивидуальная доля организмов, составляющих сообщество, определяется отношением их числа к общей численности, с учетом поправок на активность, прямо пропорциональную суммарной поверхности популяции и обратно пропорциональную квадрату биомассы отдельной особи.

При экспериментальной проверке распределения активности изотопа  $^{14}\text{C}$  между двумя формами, составляющими сообщество, получены результаты, подтверждающие правомочность расчета активности отдельной популяции в сообществе предложенным нами способом.

#### Докл. МОИП (зоол. и бот.), 1971.

1) Название этой заметки в «Докладах МОИП» странным образом не соответствует ее содержанию, так как биогенные элементы в ней только упоминаются, а основной смысл работы сводится к некоторому остроумному (но спорному) способу оценки парциальной активности отдельного вида в сообществе на основе данных, получаемых в результате обычного микроскопирования фитопланктонных проб. Много позже сам автор назвал этот подход «интуитивно-логическим» и поставил под сомнение его перспективность (см. статью «Оценка парциальной активности популяций в природных сообществах»).

## СВЯЗЬ ВИДОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ ФИТОПЛАНКТОНА С ИЗМЕНЕНИЕМ УСЛОВИЙ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ

Любое сообщество или ассоциация обладают рядом групповых признаков, которые характеризуют его структуру. Учет и измерение этих признаков используют для расчета различных показателей биотического разнообразия. Наиболее часто при этом прибегают к сведениям о количестве обнаруженных в выборке видов ( $w$ ) и численности каждого из них ( $n_i$ ) при общей численности особей сообщества или ассоциации.

$$\left( N = \sum_{i=1}^w n_i \right)$$

Среди предложенных немногочисленных показателей разнообразия наиболее употребительными оказались индексы, основанные на использовании методов теории информации [6, 7].

В экологии считается почти аксиомой, что градиент видового разнообразия планктона в достаточно больших природных водоемах возрастает по мере приближения к экватору. Для объяснения этого феномена был выдвинут ряд гипотез. Среди последних автору данной работы особенно импонирует одна, согласно которой сезонные явления и связанные с ними нарушения равновесия между биотической и абиотической компонентами экосистемы в конечном счете оказываются ответственными за изменения показателя биотического разнообразия. Действительно, проведенные ранее наблюдения за сезонными перестройками структуры фитопланктонной ассоциации хорошо согласуются с положением, что в период наиболее резких изменений факторов внешней среды видовое разнообразие фитопланктон заметно уменьшается [3].

С целью проверки этого положения нами были обработаны результаты факторных экспериментов, поставленных в течение

1967 и 1968 гг. у Карельского побережья Белого моря. Изучалось влияние на состав и численность отдельных видов фитопланктона комбинаций добавок важнейших биогенных элементов (см. подробнее [4, 5]). Иными словами, в экспериментах, поставленных в разные периоды двух вегетационных сезонов, существенно изменяли условия минерального питания фитопланктона, и вызванные этим воздействием изменения индексов разнообразия —  $D$  использовали в качестве регистрируемой зависимой переменной.

В течение вегетационного сезона 1967 г. поставлено 17 серий опытов по плану ДФЭ  $2^{5-1}$  с определяющим контрастом  $x_1x_2x_3x_4x_5 = -1$  [6]. Выяснялось влияние, оказываемое на состав фитопланктона различными концентрациями нитратного азота ( $x_1$ ), фосфора ( $x_2$ ), железа

( $x_3$ ), кремния ( $x_4$ ) и аммиачного азота ( $x_5$ ). За нижний уровень (-) в плане принимали природную концентрацию элементов в момент постановки опытов. Верхний (+) — получали добавкой в опытные склянки соответствующей соли элемента из расчета:

для нитратного азота	— 80 мкг N/л в виде $\text{NaNO}_3$
>> фосфора	— 20 мкг P/л в виде $\text{NaHPO}_4$
>> железа	— 100 мкг Fe/л в виде $\text{FeSO}_4$
>> кремния	— 500 мкг Si/л в виде $\text{SiO}_2$
>> аммиачного азота	— 10 мкг N/л в виде $\text{NH}_4\text{Cl}$

В 1968 г. поставлено 14 серий опытов по плану ПФЭ  $2^4$  [2], в которых исследовалось влияние на изменение состава фитопланктона нитратного азота ( $x_1$ ), фосфата ( $x_2$ ) и железа ( $x_3$ ) при двух уровнях освещенности ( $x_4$ ). Величины добавок первых трех солей равнялись 100 мкг N/л, 20 мкг P/л и 50 мкг Fe/л. За верхний уровень освещенности принята естественная освещенность в поверхностном (0,1–0,3 м) горизонте. Двукратного ослабления освещенности (нижний уровень) в эксперименте достигали экранированием соответствующих склянок несколькими слоями марли; ослабление радиации контролировали пиранометром Янишевского.

Каждому варианту опытов в матрицах планирования соответствовала опытная склянка с 1,5 л морской воды, отобрано в день постановки опытов с поверхностного (0,2–0,3 м) горизонта. Воду отфильтровывали через мельничный газ № 23 для удаления крупного зоопланктона, после чего в каждую склянку добавляли элемент в соответствии с одной из комбинаций факторов в матрице эксперимента.

Подготовленные таким образом склянки с пробами экспонировали *in situ* на глубине 0,2–0,3 м течение пяти (1967 г.) и четырех (1968 г.) суток, затем фиксировали раствором люголя, и после отстаивания и концентрирования учитывали под микроскопом в камере типа Нажотта видовой состав фитопланктона в соответствии с нашими рекомендациями [1].

Данные подсчета клеток в отдельных вариантах каждого опыта для каждого вида использовали при расчете показателя биотического разнообразия в пробе, соответствующей одному из вариантов в матрицах ДФЭ  $2^{5-1}$  и ПФЭ  $2^4$  по формуле:

$$D = - \sum_{i=1}^w \frac{n_i}{N} \lg \frac{n_i}{N}.$$

Полученные значения D для каждой серии экспериментов обработаны по Ятсу [2]; выделенные согласно Дэниелу [2] значимые эффекты использовали для получения уравнений регрессии, связывающих величины разнообразия — D с изменением в эксперименте уровней изучаемых факторов.

Всего получено семь уравнений регрессии для серий опытов 1967 г. (индекс при «D» указывает порядковый номер серии):

$$D_2 = 0,618 - 0,074x_2x_4x_5;$$

$$D_9 = 0,406 + 0,038x_1 - 0,049x_2 - 0,040x_1x_2 - 0,037x_2x_3x_5;$$

$$D_{10} = 0,425 - 0,037x_2 - 0,029x_2x_3 - 0,036x_1x_4 - 0,023x_2x_3x_4;$$

$$D_{11} = 0,378 + 0,103x_2 - 0,101x_2x_3x_5 - 0,076x_3 - 0,066x_2x_5;$$

$$D_{12} = 0,510 - 0,055x_1x_2;$$

$$D_{13} = 0,344 - 0,113x_2;$$

$$D_{14} = 0,443 - 0,053x_4 - 0,077x_2x_5 - 0,046x_1x_5 - 0,066x_5;$$

и восемь уравнений для опытов 1968 г.

$$D_3 = 0,540 - 0,097x_2;$$

$$D_5 = 0,556 - 0,107x_1x_2x_4;$$

$$D_6 = 0,651 - 0,072x_4 - 0,083x_1x_3x_4;$$

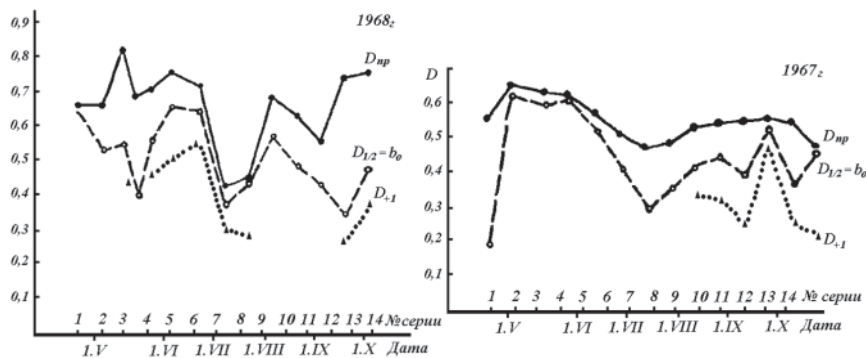
$$D_7 = 0,635 - 0,047x_2 - 0,040x_1x_2x_4;$$

$$D_8 = 0,360 + 0,049x_1 - 0,063x_3 - 0,047x_1x_2x_3;$$

$$D_9 = 0,427 - 0,048x_2 - 0,051x_1x_4 - 0,044x_2x_4;$$

$$D_{13} = 0,331 - 0,067x_4;$$

$$D_{14} = 0,466 - 0,062x_4 - 0,046x_1x_2x_4.$$



**Сезонные изменения показателя видового разнообразия природного фитопланктона  $D_{1/2}$  после постановки обогатительных экспериментов ( $D_{1/2}$ ,  $D_{+1}$ )**

В семи сериях опытов 1967 г. и шести — 1968 г. выделить значимые эффекты не удалось. Это свидетельствовало, что в период их постановки связь изменения разнообразия фитопланктонного сообщества с колебанием в эксперименте концентрации отдельных элементов достоверно не могла быть оценена количественно. Вместе с тем, даже в таких опытах суммарный эффект влияния изменений условий на разнообразие можно охарактеризовать средним арифме-

тическим всех значений  $P$ , полученных во всех вариантах каждой серии опытов (тем же способом получены величины  $b_0$  во всех приведенных выше уравнениях регрессии). Эти величины соответствуют мыслимому опыту в центре эксперимента, т.к. изменения  $D$  при этом вызваны половинным варьированием изучаемых в опыте факторов  $D_{\frac{1}{2}} = b_0$ . Значения  $D_{\frac{1}{2}}$  были рассчитаны для всех 28 реализованных серий.

С помощью полученных уравнений найдены величины разнообразия ( $D_{+1}$ ) при максимальном для опыта изменении условий минеральной обеспеченности (когда факторы, входящие в соответствующее опыту равенство, находятся на верхнем уровне, т.е. подставляются в уравнение как кодированные переменные, равные +1) и сохранении природной освещенности (для 1968 г.  $x_4 = +1$ ).

Помимо обработки опытных данных, в дни окончания экспериментов с поверхностного горизонта водоема отбирали пробы фитопланктона, для которых также рассчитывали индекс разнообразия природного сообщества —  $D_{np}$ . Эти значения использовали для сравнения с величинами  $D_{\frac{1}{2}}$  и  $D_{+1}$ , полученными в результате обработки данных факторных экспериментов.

На рисунке показаны изменения видового разнообразия фитопланктонного сообщества в течение вегетационных сезонов 1967–1968 гг. Кривые характеризуют сезонные изменения разнообразия в природных условиях ( $D_{np}$ ), то же по данным опытов в центре эксперимента ( $D_{\frac{1}{2}}$ ) и, наконец, воздействие в отдельные периоды сезона на разнообразие условий, максимально измененных постановкой эксперимента ( $D_{+1}$  и точки, обозначенные  $\square$ ).

Приведенные данные (см. рисунок) убеждают, что в преобладающем числе случаев изменение условий минерального питания уменьшает видовое разнообразие сообщества, поскольку для каждой серии опытов независимо от периода вегетационного сезона оказывалось справедливое неравенство:

$$D_{np} > D_{\frac{1}{2}} > D_{+1}.$$

Любопытно, что снижение освещенности в опытах 1968 г. (при  $x_4 = -1$ ) оказывает на величину индекса  $D$  влияние, как правило, противоположное действию минеральных компонентов. Это хорошо согласуется с более общим заключением, согласно которому не всякие изменения окружающей среды приводят к уменьшению разнообразия планктонного сообщества, а лишь те из них, в которых ликвидируется или ослабляется ограничивающее развитие фитопланктона действие условий окружающей среды. Именно поэтому при ста-

билизации внешних условий, когда все процессы в системе сбалансированы и, следовательно, ограничены интенсивностью прихода и расхода энергии и веществ, разнообразие сообщества повышается. Это последнее находится в хорошем соответствии с отмеченным выше исходным фактом, согласно которому районы с более «суровыми» условиями среды и отчетливо выраженной картиной сезонных изменений отличаются более низким разнообразием живых форм, чем районы низких широт.

### Литература:

- Кольцова Т.И и др.* Гидробиол. Ж., 7. 1071. № 3.  
*Максимов В.Н., Федоров В.Д.* Применение методов математического планирования экспериментов при отыскании оптимальных условий культивирования микроорганизмов. М., МГУ, 1969.  
*Федоров В.Д.* Научн. докл. высшей школы, серия биол. н. 1970. № 2.  
*Федоров В.Д., Семин В.А.* Океанология, 1970. № 2.  
*Федоров В.Д., Белая Т.И., Максимов В.Н.* Известия АН СССР, серия биол. н., 1970. № 3.  
*Margalef R.* Gen. syst., 1957. № 3.  
*Pielou E.C., Arnason A.N.* Science, 1966. 151.

### Connection of the phytoplankton species diversity with changes in the mineral nutrition conditions

#### Summary

In concentration experiments in situ, the influence of phosphorus, iron, silicon, nitrate and ammonia nitrogen on the phytoplanktonic association species diversity index (D) have been investigated.

$$D = - \sum_{i=1}^n \frac{n_i}{N} \lg \frac{n_i}{N}$$

Fifteen regression equations have been involved in order to link the D index with experimental changes at the level of factors investigated. A conclusion is made, that environmental changes limiting or excluding the action of factors pressing the phytoplankton development, lead to a decrease of D value.

Гидроб. Ж., № 3, 1972.

1) Если рассматривать эту статью в отрыве от других публикаций В.Д. Федорова (в соавторстве с участниками экспедиций 1967 и 1968 гг.), то можно подумать, что вся эта чудовищная по объему экспериментальная работа была проделана только для проверки достаточно три-

виального предположения об уменьшении видового разнообразия планктона при резком изменении абиотических условий. В действительности здесь представлен лишь один аспект из всего комплекса изучавшихся проблем, а то, что в центре внимания оказался все тот же индекс Шеннона, отражает лишь то преувеличенное значение, которое придавала ему в те годы «передовая научная общественность».

2) Представляю, какое изумление, смешанное с возмущением, испытывали современники, увидев всю эту статистическую абракадабру, тем более, что в данной статье автор не счел нужным дать хоть какую-нибудь интерпретацию тем эффектам взаимодействий, которые оказались статистически значимыми. Впрочем, я бы и сейчас не стал этого делать. Подробное рассмотрение каждого из вышеприведенных уравнений регрессии могло бы составить предмет отдельной статьи, а общий вывод все равно сводился бы к тому, что влияние каждого из факторов минерального питания на видовую структуру тесно связано с уровнем других, и характер этой связи меняется по сезону.

3) Следует отдать должное изобретательности автора, который сумел таки получить некоторые общие выводы из столь пестрого набора экспериментальных данных, на первый взгляд, мало согласованных между собой.

## ОБ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ НИШАХ, ЛОКУСАХ БИОТОПА И ЭВОЛЮЦИОННОМ РАЗНООБРАЗИИ ВИДОВ

Рассмотрены особенности экологических ниш микроорганизмов и обсуждены возможные следствия различной соразмерности скорости изменения среды обитания ( $V_c$ ) и скорости изменения экологических ниш ( $V_n$ ). Вариант  $V_n \gg V_c$  ближе всего соответствует микроорганизмам, вес отдельных особей которых измеряется микрограммами (бактерии, водоросли). Вариант  $V \approx V$  соответствует мезоорганизмам, вес которых удобно выражать в граммах (насекомые). Наконец, вариант  $V \ll V$  соответствует макроорганизмам, вес которых удобно выражать в килограммах (позвоночные). Показано, что относительное разнообразие видов ( $W$ ) при реализации в природе всех трех рассмотренных вариантов должно подчиняться неравенству  $W_{\text{макро}} < W_{\text{микро}} < W_{\text{мезо}}$ .

Эколог, исследующий микроскопические формы жизни, вынужден мириться с ограничениями, обусловленными малыми размерами объекта, которые практически делают невозможным исследование судьбы отдельных особей в сообществе. Поэтому в микробиологических исследованиях суть методического подхода заключается в изучении особенностей превращений разнообразных субстратов, связанных с активностью целых популяций. В этих условиях особо важное значение приобретает масштаб процесса, характеризующий его протяженность в пространстве и времени.

В лаборатории крупномасштабность процессов достигается созданием подходящих условий, в которых реализуются те или иные физиологические потенции вида. Однако при этом мы получаем сведения о том, что могут делать организмы, а не что они делают в природе на самом деле. При всей грандиозности масштаба превращений, осуществляемых в природе микроорганизмами, отдельные процессы, вызванные активностью популяции конкретного вида, как правило, мелкомасштабны. Наблюдаемый в природе итоговый зримый результат деятельности микроорганизмов складывается из бесчисленного множества локализованных, часто весьма специфичных процессов, каждый из которых связан с активностью популяции отдельного вида. Возникает вопрос: а почему, собственно, в массе своей процессы, вызываемые активностью отдельных популяций микроорганизмов, мелкомасштабны? Почему величественное здание складывается из множества кирпичей, а не из ограниченного числа бетонных плит внушительного размера?

Чтобы ответить на этот вопрос, полезно обратиться к представлениям об экологической нише вида. Согласно современным представлениям, фундаментальная ниша вида объединяет совокупность

всех точек замкнутой области в  $n$ -мерном пространстве. Внутри такой области каждая точка допускает существование вида. Каждая из осей координат соответствует отдельному фактору, от которого зависит существование вида, и может быть выражена в виде одномерной матрицы дискретных значений внешних факторов [2] и откликов организма на их воздействие [3]. Таким образом, экологическая ниша отражает совокупность требований вида к условиям окружающей среды независимо от конкретной природы отдельных факторов, воздействующих на судьбу вида. Понятие фундаментальной ниши поэтому шире пищевых потребностей вида. Оно включает также установление зависимости существования вида от условий освещения, температуры, солености, активной кислотности и т.д. в которых вид поддерживает себя неопределенно долгое время.

Итак, фундаментальная ниша в указанном выше смысле определяется физиологическими потенциями вида, наследственно закрепленными его генотипом. Реализация этих потенций зависит от степени соответствия существующих условий конкретного биотопа потребностям вида и поэтому характеризует фенотип вида. Следовательно, фенотип есть продукт взаимодействия генотипа с внешней средой.

Экологические ниши микроскопически малых организмов обнаруживают, по крайней мере, две особенности, отличающие их от ниш более высоко организованных организмов. Во-первых, они сравнительно просты, вследствие чего в лаборатории обычно удается воссоздать условия, удовлетворяющие требованиям отдельных видов. Во-вторых, градиентная протяженность относительно каждой из определяющих нишу координат сравнительно невелика (при выражении ее в абсолютных единицах принятых измерений) для большинства пищевых факторов и факторов внешней среды (например, существования в узкой зоне рН, концентрации доступных питательных веществ и т.д.).

При проекции ниши на биотоп масштаб процесса, осуществляемого видом, будет целиком определяться реальной протяженностью условий, которые соответствуют данной нише. Такой участок биотопа, в который «укладываются» точки пространства ниши и, следовательно, в котором вид способен поддерживать себя неограниченно долгое время, будем называть локусом. Поэтому одной и той же нише может соответствовать участок биотопа различного размера по площади или объему. Таким образом, вопрос о масштабности процессов, определяемых размером локуса, отвечающего требованиям вида, есть вопрос о соответствии структуры экологической ниши структуре биотопа.

Любой природный биотоп структурирован. Его структура определяется наличием всевозможного рода градиентов, отражающих изменение однородности его свойств в четырехмерном (четвертое измерение — время) пространстве. Поэтому среду обитания, кото-

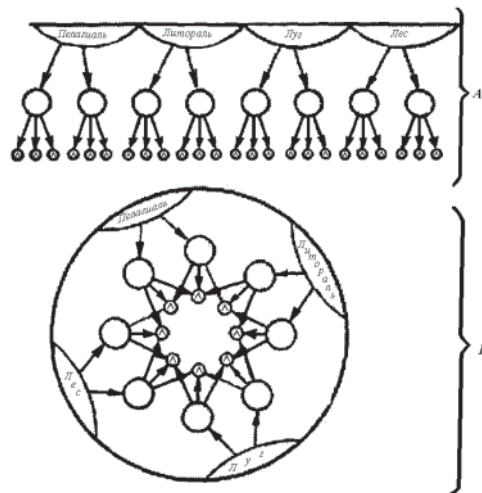


Рис. 1. Два возможных типа (А и Б) возрастания числа фокусов при «дроблении» макроструктурированного биотопа

рую можно характеризовать наличием только микроградиентов, следует считать структурированной по отношению только к микротелам и микропроцессам. Вместе с тем по отношению к макротелам такая среда может считаться относительно изотропной. Хорошим примером относительной структурированности среды обитания являются поверхностные горизонты водоема, относительно однородные для рыб и весьма неоднородные (вследствие наличия в фотической зоне постоянного светового градиента) для фитопланктонных организмов. Для некоторых бактериальных процессов водную среду также можно считать, по крайней мере, несущественно структурированной. Не случайно всем известные более или менее крупномасштабные процессы микроорганизмов (например, осуществляемые тионовыми бактериями) оказываются связанными именно с водной средой.

Все сказанное убеждает в том, что масштаб процесса пропорционален однородности среды (безразлично — отысканной организмом в природе или созданной человеком в лаборатории), соответствующей по своим свойствам экологической нише определенного вида. Это соответствие требованиям вида, предъявляемым к окружающей среде, препятствует прекращению связанных с его жизнью процессов. Как мы видели, в водной среде сравнительно большие участки биотопа могут быть рассмотрены как однородные по ряду свойств, в которые «укладываются» ниши некоторых простейших организмов. Другое дело — почва. Обилие в ней разнообразных градиентов обеспечивает ее высокую структурированность. Локусы в почве, соответствующие точкам пространства ниши отдельных видов, как пра-

вило, весьма малы и тем самым обеспечивают поддержание вида в пределах микрооднородности, т.е. в виде пространственно не слишком протяженных популяций. Поэтому подавляющее число процессов в почве является микропроцессами, локализованными микрооднородностью ее структуры. Вполне естественно, что малые размеры бактериальных ниш способствуют обнаружению неоднородности биотопа и, следовательно, измельчению масштаба процессов, осуществляемых в границах локусов.

Таким образом, в пределах локуса масштаб процесса является функцией поддержания однородности изначальных условий, в которых процесс может начаться. Однородность обнаруживает свойства протяженности в пространстве и времени. Однако, в последнем случае мы фактически имеем дело лишь с временной аналогией размеров однородности среды.

Обсудим, как, собственно, велико разнообразие локусов, пригодных для эксплуатации популяциями различных микроорганизмов?

Можно предположить, что по мере дробления каждого однородного, с точки зрения макроструктуры, биотопа (например, луга) число локусов будет катастрофически расти (рис. 1, А). Альтернативное предположение допускает, что сходные локусы возникают в биотопах с разной макроструктурой. Поэтому с повышением макроструктурного разнообразия биотопа микроструктурное разнообразие не возрастает пропорционально, а может оставаться практически прежним. Вследствие этого при дроблении различных по макроструктуре биотопов число различающихся по микроструктуре локусов будет не так велико, как могло бы показаться на первый взгляд (рис. 1, Б). Поэтому количество видов, соответствующих разнообразию локусов, не может быть безгранично большим.

В справедливости последнего предположения убеждает тот факт, что один и тот же микроорганизм встречается в биотопах, существенно различающихся по макроструктуре. Так, фотосинтезирующие серобактерии даже одного вида можно обнаружить в лужах с дождевой водой, в водной толще озера и в придонном илу. Другим примером могут служить виды микроорганизмов, распространенных повсеместно, — сенная и кишечная палочки или синезеленая водоросль *Microcystis aeruginosa* в сильно эвтрофированных и прогретых водоемах.

Поскольку выделение локуса связано с отысканием соответствия условий внешней среды требованиям вида, то сравнительная простота экониш микроорганизмов, отмеченная выше, предопределяет и относительную простоту выделяемых локусов, т.е. некоторую их элементарность. Но всякое разнообразие элементарного ограничено больше, чем разнообразие сложного. Так, соединение примерно ста элементов таблицы Менделеева дает непредсказуемое множество раз-

личного рода соединений. Поэтому ограниченность разнообразия микроструктурированных локусов есть, в конечном счете, естественное следствие относительной простоты экологических ниш простейших организмов.

До сих пор мы анализировали статические ситуации, решая принципиальные стороны соответствий, так что даже изменения во времени рассматривались как пространственные аналоги поддержания однородности. Введем теперь в рассмотрение динамический момент, чтобы обсудить некоторые возможные следствия соразмерности изменений внешней среды с генетической изменчивостью признаков вида, определяющих структуру его экологической ниши. Для упрощения последующего анализа примем две биологически правдоподобные предпосылки, не противоречащие концепции проб и ошибок.

1. Вероятность возникновения генетических проб за один и тот же отрезок времени связана обратной зависимостью с временем жизни одной генерации. При едином плане генетической организации от бактерий до человека время жизни организма микроскопических размеров и высокоорганизованной макроособи различаются на 6–7 порядков (у бактерий и водорослей минуты и часы, у птиц и млекопитающих десятки и даже сотни лет). Поэтому при едином времени геологического отсчета относительно возраста Земли микроскопические формы жизни имеют вероятностные преимущества перед всеми другими, более сложными организмами в появлении новых признаков, даже при допущении прямой пропорциональной зависимости частоты возникновения мутаций от времени. На самом деле вероятность возникновения полезного для выживания вида признака (свойства) должна быть несколько большей у видов с относительно простыми и небольшими нишами.

2. Естественный отбор более эффективен в стабильных условиях внешней среды, чем в период ее изменения. Действительно, провоцируемые изменением среды изменения генетического материала в отсутствие стабильных условий находятся в состоянии непрерывного изменения.

Возвратимся, однако, к обсуждаемому вопросу и проанализируем с учетом принятых предпосылок возможные последствия различного темпа изменения среды обитания ( $V_c$ ) и темпа изменения структуры экологических ниш ( $V_n$ ).

Рассмотрим первый вариант, при котором скорость изменения ниш обгоняет скорость изменения среды ( $V_n \gg V_c$ ), вследствие чего по отношению к ряду поколений окружающую среду можно рассматривать как стабильную. В этом случае повышенная вероятность появления новых признаков и высокая эффективность их отбора в период относительной стабилизации внешних условий приводит в итоге к максимально достижимому соответствию ниш условиям локусов

структурированного биотопа. Рассмотренному варианту, по-видимому, ближе всего соответствуют организмы, вес отдельных особей которых измеряется микрограммами (бактерии и водоросли).

Второй вариант предусматривает соразмерность скоростей биологической изменчивости вида и условий среды ( $V \approx V$ ). В такой ситуации затруднено действие отбора, который наиболее эффективен в период относительной стабилизации окружающих условий. Действительно, возникший признак может считаться полезным или вредным только применительно к каким-то определенным, стабильным условиям. Появление признака, который случайно окажется полезен виду в изменяющейся обстановке, следует считать событием принципиально возможным, но в высшей степени маловероятным. Это равносильно признанию возможности симбатного характера случайных изменений в направлении эволюции ниш и среды обитания, что можно обсуждать скорее как чудо, а не общую закономерность эволюции. При  $V \approx V$  изменения среды провоцируют неадекватную изменчивость видов, что при ослабленной выбраковке отбором приводит в итоге к выживанию даже тех новых видов, которые наверняка были бы уничтожены естественным отбором в стабильных условиях. Поэтому видовое разнообразие среди таких организмов будет выше, чем предсказывает следствие первого варианта. Организмы, у которых  $V \approx V$  должны быть не слишком велики (чтобы время между появлением мутаций было небольшим) и весьма плодовиты (поскольку множественность копирования наследственной матрицы повышает вероятность возникновения ошибок). Мы назовем их мезоорганизмами (т.е. организмы, вес отдельных особей которых удобнее всего выражать в граммах) и отнесем к этому типу насекомых и, возможно, подавляющее число известных моллюсков.

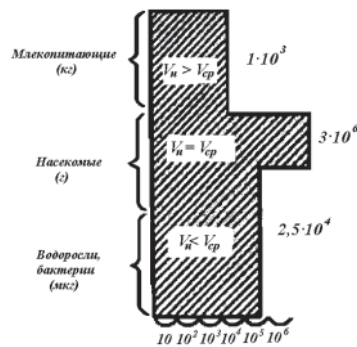
Наконец, третий вариант допускает, что скорость изменения среды оказывается выше скорости изменения экологических ниш ( $V_n \ll V_c$ ). Такие виды существуют в окружении непрерывных изменений среды. В этой ситуации организмам выгоднее для сохранения вида не ориентироваться на эти изменения, а противостоять им, поскольку вероятность появления полезного признака мала из-за большого времени, разделяющего две последующие генерации. Действительно, у таких организмов должны возникнуть внутренние механизмы, компенсирующие воздействие внешних изменений среды. Возникновение такого рода специализированных механизмов требует общего усложнения организации особи. Действительно, у крупных организмов, вес которых удобно выражать в килограммах, появляются механизмы внутренней регуляции, например, терморегуляции, осморегуляции и др. В результате действия этих гомеостатических механизмов в теле макроорганизмов поддерживаются относительно стабильные условия для хранения и передачи гене-

тического материала. Эти механизмы обеспечивают равновесие организма с изменяющейся окружающей средой, вследствие чего эти организмы (точнее, их генотип) можно рассматривать как бы существующими в относительно стабильных условиях. Тогда действие отбора возникающих новых признаков происходит на фоне поддержания постоянства условий внутри организма. Поскольку вероятность возникновения полезного признака у макроорганизмов меньше, чем у мезо- и микроорганизмов, а отбор эффективен, то ожидаемое видовое разнообразие среди них должно быть еще более ограниченным, чем среди микроорганизмов.

Поэтому сравнительное разнообразие видов ( $W$ ) при реализации всех трех рассмотренных вариантов должно подчиняться неравенству

$$W_{\text{макро(кг)}} < W_{\text{микро(мкг)}} < W_{\text{мезо(г)}}$$

Это неравенство выполняется самым удивительным образом, если мы сравним известное разнообразие видов в мире простейших, насекомых и позвоночных (рис. 2).



**Рис. 2. Распределение числа видов в пределах некоторых основных таксономических рангов**

Я отдаю себе отчет о том, что вид у микроорганизмов — понятие условное из-за отсутствия прежде всего надежных критериев нескрещиваемости генетического материала; что процесс описания новых видов в энтомологии еще далеко не завершен; что, наконец, даже само определение вида у высших животных «может быть лишь приблизительно..., так как большинство систематических групп не настолько хорошо изучено, чтобы можно было достигнуть стабильной концепции вида» ([1], стр. 185). И тем не менее можно с уверенностью сказать, что даже серьезная перестройка наших взглядов на вид (что представляется, вообще-то, маловероятным) и дополнение списка известных видов вновь открытыми или вновь придуманными не способны все же изменить порядок числа уже известных науке видов, который нам дают сегодня существующие определители.

Возвращаясь к вопросу о возможном соответствии множества ниш одному единственному локусу, можно думать, что для микроорганизмов разнообразие локусов определяет и разнообразие видов. Действительно, только среди микроорганизмов, для которых  $V_n \gg V_c$  возможно максимально достижимое соответствие локусу. Границы локусов — это границы действия специализированного в пределах локуса естественного отбора, в результате которого достигается большая пригнанность ниши к локусу. В этих условиях ближе к наблюдениям (ср. рис. 1 и рис. 2) и более правдоподобной оказывается альтернатива, согласно которой каждому локусу соответствует ограниченное число ниш, реализуемых популяциями экологически близких видов.

Возможно, интерпретация затронутых в данной работе вопросов может показаться мало убедительной и чересчур субъективной. Тогда совпадение предсказываемого эволюционного разнообразия видов с наблюдаемым в действительности можно объявить случайностью. Однако более приятно думать, что оно оказывается следствием различной соразмерности в изменении живой и неживой компонент при развитии биосферы Земли.

#### Литература:

- Майр Э.* Систематика и происхождение видов. М., ИЛ, 1947.  
*Hutchinson G.E.* Concluding remarks // Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol., 1957, vol. 22, p. 415–427.  
*Wuenschel J.E.* Niche specification and competition modeling // Journ. Theoret. Biol., 1969, vol. 25, p. 436–443.

Биол. науки, № 11, 1972.

## ПРОБЛЕМА СЛОЖНОГО В БИОЛОГИИ И ОСОБЕННОСТИ ЕЕ РЕШЕНИЯ

В биологической науке можно выделить две главные категории гипотез и теоретических построений. В первой — фактические данные объясняются на основе известных физических и химических законов (активность ферментов — законами катализа, метаболические реакции — законами термодинамики необратимых процессов и химической кинетики и т.д.). Во второй — интерпретация данных является биологической и поэтому опирается на принципы адаптации, развития или эволюции (Waterman, 1965).

В зависимости от уровня интеграции элементарных единиц, определяющих сложность биологического объекта, мы прибегаем к концептуальной силе представлений той или иной категории. В этом фактически отражается сознательное или бессознательное принятие представления о том, что целое есть нечто большее, чем сумма частей. Действительно, в ряду усложнений отправных «биологических элементов» (макромолекулы, клетки, ткани, органы, особи) отдельные фрагменты становятся биологически значимыми только тогда, когда они собраны воедино и рассматриваются в «высокоорганизованном контексте живой системы (Picken, 1961). В системах очень большой сложности вероятны явления, которые не могут быть объяснены очевидными свойствами элементов системы и которые не имеют существенного значения в относительно простых объектах, изучаемых физикой и химией. Любопытно, что мысль о существовании особых биологических законов, способных предсказать свойства целого исходя из правил взаимодействия между компонентами систем, принадлежит Эрвину Шредингеру (Schrodinger, 1944), одному из основателей квантовой механики. Сложность — есть главная особенность живых систем. Именно поэтому окончательное научное объяснение жизни должно быть подлинно биологическим. Но уже сейчас очевиден тот факт, что организмы, населяющие биотоп, следует рассматривать в их целостности (по отношению друг к другу и окружающим условиям), поскольку их поведение невозможно охватить полностью на основе исключительно молекулярных, физических и химических интерпретаций.

Наличие множества взаимосвязанных элементов в живой системе осложняет ее изучение уже на первых этапах, поскольку задача измерения большого числа параметров технически чрезвычайно сложна, а осознанию биологических описаний препятствует ограниченность наших способностей к восприятию многомерных представлений. Если при этом вспомнить, что пока не созданы общие математические приемы эффективного анализа живых систем, позволяющие выявить и оценить множественные взаимозависимости биологических элемен-

тов, то трудности, которые ожидают биологию впереди, кажутся впечатляющими. Между тем без математического аппарата вряд ли целесообразно приступать к анализу систем, содержащих более двух переменных. В силу этого особую важность при анализе биологических систем приобретает идея априорного или экспериментального ранжирования переменных с целью отбора минимального их числа, достаточного для объяснения поведения системы. Так, например, при изучении природных сообществ вопросы внутривидовых (однородные элементы) и межвидовых (разнородные элементы) отношений (взаимодействий), складывающихся на основе трофических связей в условиях определенного биотопа (поток энергии и вещества через систему), должны оставаться центральными для описания, предсказания поведения и судьбы экосистемы.

Эффективным средством исследования сложных биологических систем представляются быстро и плодотворно развивающиеся в последние годы методы многомерного статистического анализа, которые позволяют изучать одновременно несколько случайных величин в поведении сложной системы. Многомерный анализ исследует взаимные корреляции нескольких «зависимых» величин и возможную зависимость этих величин от других. Это в корне отличает его от классического регрессионного анализа, который изучает зависимость одной зависимой случайной величины от другой (или других), называемой независимой переменной. Особой областью многомерного анализа является так называемый «факторный анализ», занимающийся выяснением внутренних связей между различными случайными величинами и не интересующийся в принципе дальнейшей зависимостью этих переменных от внешних воздействий или факторов. Методы многомерной статистики проникают в биологию довольно медленно по двум причинам. В первую очередь потому, что они приводят к необходимости длинных и сложных расчетов, вследствие чего практическая ценность их без применения быстродействующих вычислительных машин мала. Однако даже насыщение вычислительной техникой исследовательских коллективов, по-видимому, не должно приводить к увлечению чрезвычайно трудоемкими расчетами (кроме случаев, когда они действительно необходимы), поскольку результаты вследствие затруднений, возникающих при их осмысливании, могут оказаться малоэффективными по сравнению с объемом усилий, затраченных на их получение. Собственно, последнее замечание приводит нас ко второй причине, препятствующей широкому проникновению методов статистического анализа в экологию. Причина кроется в ограниченности восприятия как биологического свойства человеческого мышления. Трагедия биолога — это трагедия восприятия человека, существующего в реальном мире и желающего строить свои умозаключения о разных

вещах на основании непосредственно получаемых от них сигналов с помощью отпущенных ему природой средств восприятия. И если гению Гиббса наука обязана возникновением представлений о фазовом пространстве в гауссовой системе координат, которые вполне удовлетворяют абстрактному мышлению математиков, то дарвиновская идея развития органического мира, покоящаяся на изучении естественной истории реальных объектов, легла в основу восприятия биологов. Иными словами, система биологических представлений оказалась неподготовленной к восприятию абстракций, реальное отображение которых доступно в известной мере разве что топологу. Биолог испытывает первое разочарование при знакомстве с многомерным анализом уже с момента попытки изображения получаемых с его помощью результатов. Он часто не способен «увидеть» того, что скрывается за той или иной громоздкой математической формулой, и матричные преобразования, являющиеся своего рода математической стенографией, также не позволяют ему прозреть. Между тем необходимость объемного видения компенсируется только возможностью использования в книге (текст которой является информацией в двух измерениях) объемного рисунка, обеспечивающего мнимую реальность третьего измерения. Данную ситуацию в сущности можно было бы считать комической, если бы не одно внешнее незначительное обстоятельство — мы действительно испытываем затруднения при изображении многомерных представлений в наглядном виде на листе бумаги. Часто при этом в поисках выхода мы совершаем обратную работу «по разбору целого», описанного языком формул, «на части», которые могут быть изображены тем или иным способом на плоскости. В этом случае происходит известное обесмысливание усилий, затраченных на описание сложного целого.

Предпочтение тому или иному способу выражения особенностей многомерной организации следует отдавать, исходя из практического удобства изображения особенностей описываемой системы. В практике, однако, интересы удобства часто уступают вкусам исследователя и его подготовке. Математики будут стремиться записать формулой (т.е. в общем виде) даже элементарную зависимость, которую удобнее изобразить прямой, тогда как биолог будет силиться представить в привычных формах описания то, что может быть гораздо проще отображено формулой. В обоих случаях достигается один конечный результат: облегчая задачу себе, исследователь по-прежнему усложняет ее для других.

Особенности изучения биологических систем во многом определяются стабильностью окружающих условий в момент наблюдения или проведения эксперимента. Так, например, в экологии могут быть выделены два полюса (теоретически возможных) изучения систем любой степени сложности.

Первый полюс соответствует подходу, при котором поведение сообщества рассматривается вне группового эффекта складывающихся его организмов и, следовательно, может быть изучено только на основании свойств популяций, его составляющих. Принятие гипотезы простой аддитивности свойств природного сообщества (в принципе заведомо неверной) может быть оправдано только для случаев «разреженного, неплотного» сообщества, в котором межпопуляционные эффекты малы, вследствие чего в первом приближении ими можно пренебречь. Эколог скажет, что практически такой ситуации в природе не возникает. С этим следует согласиться, добавив, что теоретически такую ситуацию представить можно. Во всяком случае, в таком «разреженном» сообществе ослаблено проявление внутренних эффектов взаимодействия, по крайней мере, между некоторыми особями, входящими в систему. В подобной ситуации удобно изучать действие на живую систему факторов внешней среды, так как при этом поведение сообщества можно рассматривать аддитивно, т.е. складывающимся из поведения отдельных популяций.

Однако, изучению действия факторов внешней среды на поведение и развитие сообщества посвящено так много работ, что сама проблема на глазах многих ученых давно утратила элементы новизны. К тому же ее решение в течение многих лет преподносилось столь тенденциозно, что само понятие «внешняя среда» надоело и по неприятной ассоциации напоминало о недалеком времени интеллектуального бессилия в биологии.

И тем не менее вопросы о факторах внешней среды не могут быть отодвинуты на второй план при изучении биологических объектов.

Именно сейчас, когда словам о сложном характере воздействия окружающих условий на живые системы так любят придавать подчеркнута важное значение, можно требовать уточнений: а каков, собственно, этот характер, если его спроектировать на реальные механизмы, действующие в живых системах? Прежде чем стараться найти ответ на поставленный вопрос, следует еще раз напомнить об ограниченной ценности сведений относительно роли отдельных факторов внешней среды, добытых при «классическом подходе» к исследованию сложных систем (изучение каждого на фоне постоянства остальных), так как именно такой подход не позволяет при большом числе внешних переменных охарактеризовать совокупное действие факторов по количественным оценкам отдельных связей в системе.

Между тем задача количественной оценки взаимодействий есть необходимый этап в изучении не только поведения и судьбы природных сообществ. Эта задача, в разных формах выраженная в рамках каждой из биологических дисциплин, стоит перед всеми областями количественной биологии будущего. Она исторически пришла на смену изучению индивидуальных свойств элементов живой системы, а также

на смену систематизации количественных данных о природных колебаниях отдельных характеристик систем, которые могут быть рассмотрены в качестве ее выходных параметров (например, сбор информации об оценке первичной продукционной способности водоемов).

Именно потому, что задача изучения взаимодействия в системе отражает последующий этап в исследовании сложных систем, ее постановка своевременна, а решение открывает огромные перспективы, прежде всего во вскрытии конкретных механизмов на различных уровнях интеграции живой материи (макромолекулы, клетки, органы, организмы, сообщества).

Второй полюс работ относится к подходу, при котором центр тяжести переносится на изучение внутри- и межпопуляционных отношений в сообществе. Теоретически допустимой при этом оказывается ситуация, когда факторы внешней среды стабилизированы, что обеспечивает возможность исследований этих отношений, так сказать, в чистом виде. Работы этого направления оказали большое влияние на становление и развитие теоретической биологии.

В этой области было проявлено много подлинного изящества мысли и неистощимой изобретательности в постановке экспериментов (Lotka, 1925; Volterra, 1931; Gause, 1934).

«Проекция на местообитание» (очень удачное выражение Д.Н. Кашкарова) обнаруживаемых в эксперименте закономерностей часто не позволяла воспроизвести установленной картины отношений между сочленами природного сообщества. Что-то мешало, мешало постоянно и постоянно требовало частных пояснений и многочисленных отступлений от установленных в опыте закономерностей, что препятствовало их восприятию в виде некоей обобщенной истины. Это «что-то» оказалось прочно связанным с изменением факторов внешней среды и неоднородностью подавляющего числа природных биотопов. В природе стабильность внешних условий практически оказывается вещью редко достижимой, а в условиях изменения внешних факторов, характер закономерностей, обнаруженных в чистом опыте, способен изменяться даже на обратный. Такое положение, например, наблюдал Д.Е. Хатчинсон (Hutchinson, 1944) при определении коэффициентов конкуренции, расчет которых указывал на характер отношений в водоеме, обратный наблюдаемому в действительности. Таким образом, найденные внутренние закономерности не могли быть обобщены и формализованы в условиях изменения окружающей среды уже в силу невозможности характеризовать чем-либо изменение совокупного влияния среды. В арсенале по-прежнему оставался учет изменения каждого внешнего параметра среды вне связи с остальными.

Между тем разнообразие природных ситуаций лежит в разной степени приближения к названным «полюсам». Расчленяя действия

некоторых из них в эксперименте, биологи не решили задачу их последующего объединения, которая позволила бы сделать уверенный шаг «из лаборатории в поле». Эта задача о поведении сообщества в области полюсов (решаемая в основном с помощью эксперимента в лаборатории и в поле) к прогнозированию их поведения в «межполюсном» пространстве (т.е. в природе) невероятно сложна, и в то же время именно ее решение дает ключ к рациональной эксплуатации человеком природных систем.

На пути ее решения мы сталкиваемся прежде всего с необходимостью рассмотрения самых общих особенностей живых объектов в плане изучения их поведения, судьбы, связи с окружением, т.е. со всем тем, что составляет предпосылку анализа их организации с позиции теории систем.

Взаимодействие элементов любой системы упорядочено во времени и пространстве, что позволяет говорить о структуре систем. Понятие структуры подразумевает (в рамках соблюдения правил общего поведения систем) наличие также специфических особенностей, позволяющих отличать одни системы от других.

Так, принято считать, что все биологические системы плохо организованы в том смысле, что у них не удастся выделить для изучения отдельные явления или процессы одной физической природы, так сказать «в чистом виде». В таких системах «с плохой структурой» (по терминологии Ньюэла и Саймона) взаимодействие многочисленных физически разнородных факторов, обуславливающих течение сложных процессов, практически обесмысливает классическую методологию однофакторного эксперимента, с помощью которого точные науки прошлых столетий при изучении хорошо организованных систем создали фундамент классической физики, химии и механики. Тем не менее в экспериментальной биологии до сих пор господствует однофакторный эксперимент, что приводит к довольно комичным ситуациям, «когда экспериментатор хочет, а метод не может». Действительно, математическая биология привела к построению бесчисленного числа поисковых моделей, описывающих отдельные связи между ограниченным числом факторов в очень сложной системе. Такие модели, как правило, оказываются лишены прогностических свойств, т.е. оказываются неадекватными при дальнейшей экспериментальной проверке. Это вполне естественно, поскольку их ценность определяется лишь тем, насколько удачно исследователю удалось выхватить наиболее существенные явления из сложного комплекса процессов, осуществляемых системой с плохой организацией.

Разумеется, при таком подходе случай и интуиция ученого часто играют решающую роль в успехе предпринятых исследований. Модели, созданные при описании отдельных сторон сложной системы, в которых игнорируется попытка описания системы в целом, В.В. Нали-

мов называет «эскизными». «Образно говоря, — пишет он, — здесь мы имеем дело с математическим описанием, напоминающим современную модернистскую живопись. Можно сказать, что попытка реалистического описания слишком сложных систем иллюзорна — такое описание не воспринималось бы читателем из-за чрезмерной громоздкости» (1970, стр. 14–15). В биологии на сегодняшний день преобладают эскизные модели, что объясняет их ограниченную ценность при попытках их применения для прогнозирования поведения плохо организованных систем. Это позволило В.В. Налимову рекомендовать не слишком серьезно относиться к экспериментальной проверке эскизных моделей, полученных при описании плохо организованных систем, обсуждая достоинство модели «на уровне ее логических предпосылок».

Так, например, на уровне логических предпосылок весьма убедительной оказывается модель, построенная на допущении, что накопление органического вещества живой системы происходит пропорционально квадрату живой биомассы

$$P = k \cdot B^2 \quad (1)$$

Действительно, если это утверждение записать в дифференциальной форме

$$dP = B \cdot dB \cdot const, \quad (2)$$

то справедливость его становится очевидной, поскольку вполне разумно предположить, что скорость прироста биомассы пропорциональна уже имеющейся в наличии живой биомассе. Проинтегрировав выражение (2), мы получим типичный пример эскизной модели, которая наверняка окажется неадекватной, поскольку она не учитывает массу деталей, осложняющих проявление столь очевидной формы связи в системе.

Например, при рассмотрении развития любой популяции она не учитывает соотношение полов (например, самок меньше, чем самцов), возрастной состав (соотношение половозрелых и молодых, а также долю старых, не способных к развитию особей), условий среды (обилие специфического корма, особенности климата, ландшафтные условия местности), характер биологического окружения (наличие конкурентов и хищников) и многое другое.

Вместе с тем такая модель не может служить примером совершенно бесполезной модели, поскольку «выхваченная» из комплекса явлений и несомненно существующая связь накладывает свой отпечаток на важнейшие процессы в системе. Поэтому можно легко себе представить такое состояние системы, когда на определенном отрезке времени именно данная связь способна определять поведение популяции в целом. Это дает нам основание использовать логическую предпосылку эскизной модели, по крайней мере, для введения показателя продуктивности как характеристики одной из сторон пове-

дения сложной системы. Такой показатель «идеального» случая накопления продукции имеет вполне определенный смысл. Произведение  $B \bullet dB$  может быть изображено графически кривой, получаемой перемножением в каждый момент времени значений точек одной и той же кривой роста, представленной соответственно в интегральном ( $B$ ) и дифференциальном ( $dB$ ) виде. Результирующая кривая дает некоторую идеальную кривую прироста популяции, развивающейся по логистической кривой. Однако практически возникают трудности в определении скорости прироста биомассы ( $dB$ ), как вследствие необходимости проведения длительных стационарных работ при сборе информации «в поле», так и вследствие приближенного описания ростовой кривой поведения отдельной популяции в рамках сообщества. Поэтому в произведении  $B \bullet dB$  сомножитель  $dB$  может быть по смыслу заменен одномоментно измеряемым показателем продукции ( $P^*$ ), характеризующим скорость прироста биомассы и выраженным в тех же единицах. Тогда произведение  $B \bullet P^*$  окажется некоторой мерой продуктивности, учитывающей в ясной форме «продукционную емкость» существующей биомассы.

Поскольку обе величины  $B$  и  $P^*$  легко измеряемы, то показатель  $B \bullet P^*$  удобен в обращении. Он обнаруживает ряд особенностей, которые, несомненно, могут быть связаны с характеристикой положения системы относительно теоретически достигаемого равновесия.

Приведенный выше пример, как нам кажется, довольно ясно демонстрирует сильные и слабые стороны эскизных моделей. Их несомненным достоинством является логическая ясность предпосылок и простота построений. Подавляющая часть известных эскизных моделей получена при изучении однофакторных зависимостей в очень сложно организованных системах, вследствие чего такие модели, как правило, оказываются неадекватными и не могут быть использованы для прогнозирования их поведения.

Таким образом, особенность организации биологических систем оказывается объективным и труднопреодолимым препятствием для классического эксперимента с его традиционной формой стабилизации всех независимых переменных, кроме одной.

В плохо организованной системе оказалось просто невозможно стабилизировать независимые переменные с известной степенью точности. Это обусловило необходимость обращения к вероятностным моделям, при построении которых различные по своей природе факторы системы рассматриваются как случайные величины. Таким образом, трудности при построении детерминистических моделей, связанные с различной природой явлений в системе, были заменены после введения концепции случая необходимостью определения функции распределения случайной величины, т.е. сведены к исследованию законов их рассеяния. Заданные функцией распределения

величины прорэндомизации условий эксперимента могут быть использованы, например, для построения полиномиальной модели, которая может быть улучшена вплоть до получения адекватного описания повышением порядка полинома. В этом случае мы сравнительно просто получаем адекватное описание плохо организованной системы. Однако, полиномиальная модель, как правило, малосодержательна, поскольку она охватывает внешние признаки системы (модель «черного ящика»), не вскрывает механизмы процессов, протекающих в системе и обуславливающих проявления внешних свойств. Полиномиальная модель довольно удачно имитирует деятельность врача-терапевта, ставящего диагнозы по совокупности внешних симптомов заболевания.

На примере полиномиальной модели легко показать, что адекватность оказывается недостаточным условием ее прогностических свойств. Адекватная полиномиальная модель оказывается лишь удачным слепком уже существующего в момент ее создания. Поэтому такое описание направлено в прошлое. Действительно, такая модель не опирается на механизм процесса, следствием которого в каждый момент времени является состояние системы, а лишь «фотографирует» картину состояния. По этой причине она совершенно не способна к достоверным предсказаниям. Такая модель годна лишь для изучения существующего положения дел внутри области, которую она описывает и которая, была использована в качестве исходных точек при ее создании. Иными словами, такая модель обладает интерполяционными свойствами и непригодна для экстраполяции во времени и вне области исходных точек.

Хороший пример полного отсутствия прогностических свойств адекватного описания полинома демонстрирует парадокс Б. Рассела. Так, если мы, ежедневно вызывая такси, будем откладывать по оси абсцисс календарные числа, а по оси ординат — номер такси, то спустя некоторое время, мы получим поле рассеяния, образованное рядом точек. Согласно теореме Вейерштрасса, эти точки могут быть связаны полиномом  $n$ -й степени. Вполне очевидно, что полученная адекватная модель описания не сможет предсказать номер такси очередного дня, т.е. она будет полностью лишена прогностических свойств.

Между тем мы никогда не будем испытывать большого доверия и, добавлю, уважения к моделям, лишенным способности предсказывать наступление событий. Поэтому в ряде случаев для придания описательной модели прогностических свойств приходится жертвовать исходной адекватностью частных случаев и даже переходить к вербальному описанию свойств системы. При этом количественные оценки при соответствующих членах полинома могут совершенно потерять свой смысл, вследствие чего полученная качественная модель будет выражать лишь направление действия, т.е. ослабление

или усиление отдельных свойств при взаимодействии факторов, входящих в модель описания. Иными словами, множество отдельных количественных моделей при обобщении, следующем по пути индукции, превращаются в одну векторную модель, приобретая благодаря этому способность предсказывать направление событий в системе. Графически такая модель может быть представлена ориентированным графом. Приведу один конкретный пример «перерождения» ряда адекватных моделей описания в векторную модель с прогностическими свойствами. Сотрудники моей лаборатории исследовали в течение вегетационного сезона 1968 г. потребление нитратного азота ( $x_1$ ), фосфора ( $x_2$ ) и железа ( $x_3$ ) диатомовым планктоном Белого моря при различных условиях светового насыщения ( $x_4$ ) (см. подробнее Федоров и др., 1970). Обоганительные опыты планировали на основе матрицы полного факторного эксперимента (Максимов, Федоров, 1969), и потребление элементов (E) в различных вариантах плана рассчитывали по разности между их содержанием в начале опыта и остаточным количеством после его окончания. После регрессионного анализа результатов была получена система из 14 уравнений вида  $E = f(x_1, x_2, x_3, x_4)$ , которая описывала зависимость потребления отдельных элементов единицей биомассы от уровня изученных факторов (включая связь с собственной концентрацией каждого!) и условий освещенности в разные периоды сезона. Полученные при этом адекватные уравнения не учитывали влияния сезонных колебаний изученных факторов, поскольку каждая система была адекватным «слепок» положения дел в момент постановки эксперимента. Действительно, ведь в опытах величины добавок в течение сезона оставались постоянными на фоне природного изменения уровней изученных факторов в водоеме. Поэтому в наблюдаемые изменения величины удельного потребления элементов в опытах должна быть внесена «поправка на водоем», т.е. установлена новая форма связи полученных уравнений с положением дел в водоеме. С этой целью на специальных диаграммах сопоставляли удельное потребление каждого изученного элемента с его реальными концентрациями, а также концентрациями прочих элементов в окружающей среде. Таким образом, потребление азота, фосфора и железа рассматривалось в зависимости от всех возможных попарных комбинаций факторов - азота и фосфора, азота и железа, азота и света, фосфора и света, железа и света, фосфора и железа. При построении диаграмм вида

$$\frac{\Delta E}{B} = f(x_i, x_j)$$

использовали данные гидрохимических определений верхнего и нижнего уровней изученных элементов для каждой серии и соответствующие этим сериям интенсивности света. На диаграммах с осями  $x_i$  и  $x_j$  в масштабе натуральных переменных

находили точки, соответствующие уровням факторов  $x_i$  и  $x_j$  в каждом конкретном  $i$ -том опыте и отмечали их положение различными значками, выражающими интенсивность потребления. Поле диаграмм делили на квадранты осями, проходящими через средние арифметические всех наблюдающихся в сезоне значений  $x_i$  и  $x_j$ . В каждом из квадрантов учитывали количество элементов каждого вида, и на основании неоднородности распределения их в сравниваемых квадрантах судили о наличии связи между величиной удельного потребления рассматриваемого биогенного элемента и уровнями сезонных колебаний  $i$ -того и  $j$ -того факторов. Итак, прибегнув к вербальной характеристике связи (например, из рассмотрения диаграммы видно, что потребление нитратного азота на единицу биомассы водорослей увеличивается с возрастанием его концентрации в окружающей среде), мы расстались с адекватностью конкретных описаний отдельных связей в момент постановки опытов, заменив их более широким, сохраняющимся в течение всего сезона вербальным описанием поведения системы. Обобщая результаты рассмотрения диаграмм, мы производим огрубление, вычлняя и сохраняя при этом лишь то, что сохраняется вне зависимости от периодов сезона. При этом мы, разумеется, теряем часть информации относительно деликатных особенностей связи в каждом опыте. Однако, точная регистрация всевозможных деталей, направленная в прошлое, представляется не слишком интересной, и мы охотно можем пожертвовать такими деталями в обмен за возможность более широких обобщений. Так, например, одним из безусловно интересных и содержательных выводов будет установление прямой зависимости потребления всех изученных элементов от их концентрации в окружающей среде. Результат всех сделанных обобщений по взаимному влиянию изученных компонентов минерального питания при разной освещенности на потребление каждого из них может быть обобщен ориентированным графом.

Разумеется, приведенная схема итога взаимодействий переменных может быть существенно дополнена исследованием связей между уже изученными и другими факторами среды. Однако, для Белого моря, по крайней мере, для четырех рассмотренных факторов, такой граф (Федоров и др., 1970) отражает характер их взаимодействия достаточно точно.

Таким образом, с помощью индуктивного метода адекватные малосодержательные модели описания после огрубления, связанного с потерей информации и адекватности, могут приобрести прогностические свойства. По-видимому, аналогичным по замыслу приемом надления полиномиальных моделей способностью к прогнозу следует считать основанный на принципе самоорганизации метод группового учета аргументов, разработанный А.Г. Ивахненко (1972).

Тем не менее по логике вещей более перспективными оказываются именно дедуктивные модели, ценность которых стремительно растет

с развитием электронной вычислительной техники. В настоящее время представляется реальным решение задач с несколькими десятками независимых переменных. Однако, даже при небольшом числе переменных дедуктивные модели способны прогнозировать поведение систем гораздо лучше, нежели модели описания. Позволю себе привести один конкретный пример из близкой мне области. Так, В.В. Меншуткиным и Т.И. Приходько (1971) с помощью электронной вычислительной цифровой машины была создана довольно удачная модель вертикального распределения и продукции фитопланктона, связанная с освещенностью водной поверхности, распределением температуры воды по глубине и во времени, а также с начальной концентрацией биогенных элементов. Модель предсказывает существование двух максимумов в вертикальном распределении фитопланктона и двух максимумов продукции во времени, что свидетельствует об ее правдоподобности. Важно отметить, что полученная модель определенно обладает прогностическими свойствами несмотря на небольшое число входных переменных. Это оказывается возможным сделать не только благодаря интуиции и таланту исследователей, проявленным в отборе предпосылок при конструировании модели, но также благодаря одной общей особенности сложных систем с «плохой организацией», особенности, на которую мы раньше намерено не обращали внимания. Я имею в виду свойство неадекватно реагировать в многообразных проявлениях отклика на воздействия внешней среды, т.е. оказываемое более крупной системой или системой следующего порядка. Это позволяет по отдельным проявлениям «отклика» ранжировать отдельные факторы по важности относительно рассматриваемой функции или признака, что в итоге резко снижает число переменных, существенно (т.е. на фоне шума, производимого факторами, находящимися в конце ранжированного ряда) влияющих на процесс. Возможность ранжировать оказывается обходным каналом, питающим и тем самым дающим жизнь дедуктивным моделям с прогностическими свойствами. Если бы системы с плохой структурой были лишены этого свойства, то исследование их с помощью моделей могло оказаться уже в принципе делом безнадежным.

Возможность ранжирования структурных признаков и функциональных свойств систем приводит нас к необходимости обсуждения различий в управлении систем. Несомненно, ранжирование оказывается наиболее необходимым там, где управление системой не запрограммировано и не осуществляется жестко, т.е. в системах с пассивным управлением. Термин «пассивное управление» (Milsom, 1964) не слишком удачен, поскольку любое «управление» должно быть запрограммировано, а в случае биоценоза мы не имеем какой-либо специализированной материальной структуры (наподобие молекул ДНК), несущей программу сообщества в целом. В данном случае программа не

задана, но она постоянно складывается и вырождается в кажущуюся направленную стратегию благодаря соблюдению экологических законов взаимодействия слагающих сообщество популяций. К числу таких законов можно отнести «принцип Гаузе», или закон конкурентного вытеснения видов, закон экологического сопротивления, оказываемого пришельцу сообществом; относительное преобладание по сравнению с периодом сукцессии более мелких форм в период достижения равновесия и многие другие. Главное, что в данном случае мы не имеем типичного случая управления, как это можно представить себе с позиций кибернетики. Это мнимое, видимое «управление» есть само по себе результат многочисленных «программ» образующих сообщество организмов. Признав, что «программой» обладает только особь со специфической ДНК, представляющая тип организации, мы должны признать, что такими природными системами, как биоценоз, строго говоря, управляет только случай. Поэтому данный тип управления правильнее было бы назвать «случайным», рэндом-типом, или просто г-типом, тогда как пассивный тип (р-тип) управления (Старостин, 1967) мог быть сохранен исключительно за растительным миром.

Что же оказывается наиболее существенным для систем г-типа по сравнению с системами а-типа и р-типа? Главной их особенностью, безусловно, следует считать неоднородность составляющих их элементов.

Сообщество разнокачественных организмов, внутри которого напряженность связи между элементами приводит к попеременному то усилению, то ослаблению каждой из связей в каждом локусе системы, обеспечивает миграцию «главной управляющей» в данный момент связи в пределах системы г-типа (в дальнейшем будем называть г-системами). Характер миграции определяется постоянно нарушаемым равновесием каждого из элементов друг с другом и факторами внешней среды. Таким образом, в формальном смысле передача информации в г-системах является неадресованной, в отличие от «адресованной» с помощью специальных подсистем (например, нервная ткань животных) в системах а-типа. Практически неспециализированный характер передачи информации в истинных г-системах приводит к существованию разнообразнейших средств ее конкретной передачи: диффундирующие физиологически активные вещества, механическое воздействие, возникновение и воздействие физических полей (например, электрических), слух и зрение у высокоорганизованных организмов и т.д.

Для фитопланктонного сообщества особые формы взаимодействия с окружающей средой и между видами осуществляются, главным образом, посредством метаболитов, которые, как указывает Г.Г. Винберг (1967), «служат важным интегрирующим вводом сообщества фактором, подверженным действию естественного отбора».

Формально общим свойством элементов любого сообщества является обмен информацией различного сорта. В том случае, если одно из конкретных форм информации, поступающей случайно от какой-либо особи, используется в смысле принятия решений (т.е. регуляция поведения, активности) другой, между ними возникает связь. В данном аспекте наиболее существенно то, что связь в пределах сообщества осуществляется на уровне каждой особи отдельно, через индивидуальный организм, которому абсолютно все равно — использует ли он информацию от организма своего же вида (однородный элемент) или от организма другого вида (разнородный элемент). Важным представляется лишь одно — получение информации в той или иной форме и использование ее в смысле принятия решений. Каждая особь исходит только из собственных интересов, и поскольку она представляет свой вид (тип организации), то все, что идет ей на пользу, идет на пользу виду, существующему в окружении других организмов сообщества. При этом регуляция сигналов, поступающих из «неадресующей дали» не обязательно происходит через изменение скорости роста — она может затрагивать процессы биосинтеза отдельных компонентов клетки или изменять за счет перемещения особей плотность в отдельных участках системы (так называемый пространственный эффект регуляции) и т.д. Но какую бы форму она ни принимала, общим остается более выгодная настройка вида, во-первых, на свободное пространство и, во-вторых, на питание.

В этом смысле, возможно, не следовало бы и разделять информацию «о соседе» и информацию «об условиях» среды, поскольку информация о соседе может быть получена через изменение условий, им вызванное. Но так как изменения, производимые в сообществе каждым индивидуумом или целой группой индивидуумов, компенсируются изменениями другой части индивидуумов в большей мере, чем «компенсирующим» действием факторов внешней среды, характер использования информации «о соседе» для существования сообщества в целом приобретает большее значение, нежели информация об окружающей среде. Это положение можно формально свести к вопросу о членстве каждой особи в том или ином сообществе: особь входит в сообщество, если получаемая информация о других особях используется ею в плане принятия решений. Будучи обособленной единицей, связанной с другими особями своего вида только обменом информации, отдельная особь не оказывает влияния на судьбу вида в случае гибели, например, уничтожения ее организмом последующего трофического звена. Это положение приводит к тому, что неадресованный характер информации позволит «не заметить» ее гибели при большой плотности популяции, т.е. оставшиеся особи данной популяции не сделают из этого вывода «в общих интересах» вида.

Этим, собственно, и объясняется гибкость отношений, обеспечивающая надежность поведения г-систем в пределах более крупной системы.

В данном случае нарушение функционирования какой-то связи компенсируется усилением других, так как г-системы менее жестко детерминированы. Именно благодаря этому г-системы часто оказываются более устойчивыми по сравнению с системами а-типа и р-типа, у которых надежность в большей мере зависит от поражений мелких участков системы (Старостин, 1967).

Таким образом, совершенно очевидно, что получению адекватных моделей с прогностическими свойствами должен предшествовать период изучения всевозможных связей между элементами в биологических системах с учетом особенности их организации. Такое изучение объединяет качественный анализ многообразия взаимодействия между элементами с оценкой их совокупного влияния на выходные параметры системы. Предстоящие на этом пути трудности кажутся впечатляющими. Поэтому мы все еще очень далеки от прогнозирования всеобъемлющего многообразия поведения сложных систем в природных ситуациях. Но количественное изучение с помощью разнообразных моделей механизмов взаимодействия элементов живых систем является важнейшей очередной задачей, стоящей перед биологическими дисциплинами, и эта задача — задача сегодняшнего дня.

#### Литература:

- Винберг Г.Г.* Особенности водных экологических систем // Журнал общей биологии, 28, 1967, №5. С. 538–545.
- Ивахненко А.Г.* Системы эвристической организации в технической кибернетике. Киев, Техника, 1972.
- Максимов В.Н., Федоров В.Д.* Применение методов математического планирования эксперимента при отыскании оптимальных условий культивирования микроорганизмов. М., изд. МГУ, 1969.
- Меншуткин В.В., Приходько Т.И.* Модельное исследование вертикального распределения и продукции фитопланктона // Гидробиологический журнал, 7. 1971. № 2 С. 5–10.
- Налимов В.В.* Теория эксперимента. М., Наука, 1971.
- Старостин Б.А.* Структурные особенности растительного и животного организма // Журнал общей биологии, 28. 1967. № 5. С. 590–603.
- Федоров В.Д., Белая Т.И., Максимов В.Н.* Потребление биогенных элементов фитопланктонным сообществом в зависимости от их концентрации и условий освещения // Известия АН СССР, серия биология. 1970. № 2. С. 398–414.
- Gause G.F.* The struggle for existence. Baltimore, Md., 1934.
- Hutchinson G.E.* Limnological studies in Connecticut, VIII // Ecology, 25. 1944. P. 3–26.
- Lotka A.J.* Elements of Physical Biology. Baltimore, 1925.
- Milsum I.N.* The Nature of living Control System // Engng. J., 7. 1964. No. 5. P. 34–38.
- Picken L.E.R.* Molecular biology and the future of zoology // The Cell and the Organism. London, 1961. P. 90–102.

- Schrodinger E.* What is life? London, 1944. P. 1–91.
- Volterra V.* Lecons sur la theorie mathematique de la lutte pour la vie. Paris, 1931.
- Waterman T.H.* The problema // Theoretical and mathematical biology. N.Y.-Toronto-London, 1965.

**Вестник МГУ, биол. № 6, 1972.**

1) Надо признаться, что 30 лет назад, когда В.Д. Федоров сочинял все эти рассуждения, мне казалось, что подобное философствование было бы оправдано для исследователя гораздо более преклонного возраста. Оказавшись теперь именно в такой возрастной категории, я вижу, что осмысливание некоторых основополагающих проблем было тогда вполне своевременным, а некоторые внешне очевидные положения типа того, что «простые методы не годятся для изучения сложных явлений» — нуждаются-таки в серьезном анализе, что иногда приводит к нетривиальным заключениям.

2) Теперь, когда персональный компьютер стал неотъемлемым элементом оформления рабочего места любого исследователя, мы на собственном опыте убеждаемся в справедливости сказанного выше. Приходится констатировать, что наши надежды на всемогущество многомерных статистических методов не оправдались, равно как и упования на то, что применение теории информации позволит найти ответы на все экологические вопросы. Широкое и, к сожалению, не очень обдуманное (именно в философском плане!) применение методов факторного, дискриминантного, кластерного анализа привело к появлению огромного числа работ, в которых эти методы применяются к материалу, совершенно для этого не пригодному.

3) Не могу не отметить относящийся к данному абзацу некоторый анекдотический факт из области повальной компьютеризации науки. В современной версии популярного редактора WORD слово «Среда» воспринимается по умолчанию, как название дня недели и, как это «у них» принято, автоматически пишется с большой буквы. В результате при наборе любого экологического текста приходится каждый раз исправлять эту опечатку (если не знаешь, как отменить соответствующую опцию). Отсюда и вполне оправданное недоумение, высказываемое часто М.В.Гусевым: «почему окружающая Среда, а не окружающий Четверг?».

4) Вообще-то это вовсе не второй «полюс», а лишь другой тип взаимодействий в системе, а различие сводится к некоторому смещению смысла слова «взаимодействие». Межпопуляционные отношения — это, несомненно, проявление взаимодействия популяций. Взаимодействие абиотических факторов проявляется в изменении влияния одного из них на организм при изменении уровня другого абиотического фактора. Точно так же влияние одной из популяций на, скажем, продукционный процесс должно в сильнейшей степени зависеть от обилия или уровня активности другой популяции, взаимодействующей с первой.

5) Пример этот конечно довольно занятен: вместо пресловутого R/B-коэффициента, на котором воспитано не одно поколение гидробиологов, предлагается в известном смысле более теоретически осмысленная характеристика сообщества первичных продуцентов. К сожалению, автор не счел необходимым более подробно остановиться на том «ряде особенностей», на которые он здесь только намекает, а потому и следующий абзац не выглядит очень уж убедительным.

6) Где тут прогностические свойства вербальной модели, я, по правде говоря, не разглядел. Наверное, нужно обратиться к статье (Федоров и др., 1970), где нарисован и упомянутый выше ориентированный граф.

7) К сожалению и эти надежды не оправдались: полиномы, полученные по методу МГУА, как показал наш собственный опыт, оказались ничем не лучше традиционных. Впрочем, Г.С.Розенберг держится другого мнения.

8) Несмотря на все мои старания, я так и не понял смысл этого высказывания, однако это не влияет на справедливость утверждения, следующего далее.

9) «Питающий канал» — это конечно метафора, вызывающая как-то уж очень медицинские ассоциации то ли с фистулой, то ли с аортокоронарным шунтом, но становится, по крайней мере, понятным, что имел в виду автор в предыдущей фразе.

10) Современному читателю, вряд ли знакомому с работой Б.А.Старостина, будет конечно непонятно, в чем разница между случайным и пассивным управлением и почему пассивное управление должно быть характерно для растительных сообществ. В этом, однако, нет большой беды, так как системы r-типа в дальнейшем не рассматриваются.

11) Вообще говоря, можно было бы слово «информация» здесь вовсе не употреблять, поскольку любая связь между элементами экосистемы осуществляется, в конечном счете, путем передачи вещества (и заключенной в нем энергии). Но в 70-х годах на теорию информации возлагали такие радужные надежды!

12) Самое интересное в том, что здесь сказано, это совершенно определенное представление, во-первых, о том, что в сообществе взаимодействуют не виды (популяции), а индивидуумы (особи), и, во-вторых, о том, что наличие «соседей», т.е. других особей — неважно, какого вида — это тоже «условия внешней среды» для данного индивидуума. С одной стороны такое представление полностью совпадает с содержанием понятия *Umgebung* или *Umwelt* в Геккелевском определении предмета экологии, как науки. С другой стороны из сказанного следует, что элементами сообщества, как системы, должны быть не популяции, как это утверждается во всех современных учебниках экологии, а группы индивидуумов, связи между которыми внутри группы значительно сильнее, чем между особями из разных групп. Реализация такого разбиения экосистемы на подсистемы представляется, однако весьма проблема-

тичной, так как неизвестно, какие именно связи надо учитывать и как измерять силу этих связей между индивидуумами.

13) Стиль последней фразы заставляет вспомнить выступления руководителей партии и правительства на очередном пленуме ЦК. Но, как в этих выступлениях, так и здесь, — «гладко было на бумаге...», а на практике за прошедшие 30 лет мы не очень-то продвинулись в анализе многообразия взаимодействий, а уж с прогнозом поведения сложных систем и подавно дело обстоит весьма печально. Поневоле задумываешься о том, что на пути редукционизма нам не стоит рассчитывать на серьезные успехи даже в условиях всеобщей компьютеризации.

## НОВЫЙ ПОКАЗАТЕЛЬ НЕОДНОРОДНОСТИ СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВА

В гидробиологии и экологии часто возникает потребность количественно охарактеризовать распределение организмов (или любых признаков, относящихся к сообществу) в пространстве биотопа. Предлагаем один из таких способов.

Разделим пространство биотопа (например, столб воды под 1 м<sup>2</sup>) на  $k$  любых частей, каждая из которых содержит  $1/k$  всех особей. Тогда отрезок пространства  $L$ , равный глубине водоема в точке отбора проб, разобьется на  $k$  отрезков:

$$L = l_1 + l_2 + \dots + l_k$$

Легко убедиться, что максимальным окажется произведение длин отрезков  $l_1 \cdot l_2 \cdot \dots \cdot l_k$  при  $l_1 = l_2 = \dots = l_k$ , соответствующее равномерному распределению организмов в пространстве. Это произведение может служить некоторой мерой однородности (или неоднородности) распределения признака на участке  $L$ . Для того чтобы сделать такой показатель независимым от абсолютной величины отрезка  $L$ , разделим каждый из сомножителей на среднее значение

$$\bar{l} = \frac{l_1 + l_2 + \dots + l_k}{k}$$

Тогда мера неоднородности  $U$  может быть записана как относительная величина:

$$U = \frac{l_1}{\bar{l}} \cdot \frac{l_2}{\bar{l}} \cdot \dots \cdot \frac{l_k}{\bar{l}} = \frac{l_1 \cdot l_2 \cdot \dots \cdot l_k}{\bar{l}^k} \quad (1)$$

В этом случае показатель неоднородности характеризуется произведением длин отрезков, относящихся к пространствам с одинаковым числом особей. При максимальной однородности распределения особей, когда  $l_i = \bar{l}$ , показатель  $U$  оказывается равным 1, тогда как при всех  $l_i \neq \bar{l}$  его значения будут отклоняться в сторону нуля.

Вместе с тем, другим выражением неоднородности может служить произведение численности особей —  $N_i$ , (или каких-либо мер признака) в точках, равнорасположенных на отрезке  $L$ . Тогда по аналогии с формулой 1 показатель  $U$  может быть записан как

$$U = \frac{N_1 \cdot N_2 \cdot \dots \cdot N_n}{\bar{N}^n} \quad (2)$$

В зависимости от характера сбора данных может быть применен тот или иной из предложенных показателей неоднородности. Так, например, учитывая особенности современной техники сбора зоопланктона (отлов не в отдельных дискретных точках, а в ограни-

ченном числе горизонтов столба воды), для характеристики неоднородности распределения особей под 1 м<sup>2</sup>, вероятно, более предпочтительным оказывается показатель, рассчитываемый по формуле 1, поскольку длины отрезков  $l_i$  могут быть легко вычислены по Снедекору (1961, стр.120) или получены графическим путем, если по оси ординат отложены накопленные частоты признака, а по оси абсцисс — интервалы пространства или времени. Так, для зоопланктона удобно рассчитывать так называемые квартили, каждая из которых содержит 25% всех особей, находящихся под 1м<sup>2</sup> поверхности.

Показатель неоднородности прост в употреблении, биологически легко осмысливается и зависит от выбора числа сомножителей ( $k$  или  $n$ ). Последнее обстоятельство вынуждает принять необходимое ограничение: по индексу неоднородности сравнивать следует сообщества только с одинаковым значением  $n$ , т.е. число точек и расстояние между ними должны быть сходными. Аналогичные требования предъявляются и по отношению  $k$ , с той, однако, разницей, что выбор доли особей (т.е.  $1/k$ ) автоматически предопределяет число облавливаемых горизонтов.

Для сопоставления оценок неоднородности, полученных с различными  $k$ , полезно ослабить зависимость  $U$  от числа сомножителей. Простейшая операция «по ослаблению» связана с приведением оценки к новому общему значению, что можно достичь извлечением корня степени, равной числу сомножителей. Тогда формула 1 приобретает следующий вид:

$$U' = \sqrt[k]{\frac{l_1 \cdot l_2 \cdot \dots \cdot l_k}{\bar{l}^k}} = \frac{\sqrt[k]{l_1 \cdot l_2 \cdot \dots \cdot l_k}}{\bar{l}} \quad (3)$$

Аналогичным образом может быть преобразована формула 2:

$$U' = \sqrt[n]{\frac{N_1 \cdot N_2 \cdot \dots \cdot N_n}{\bar{N}^n}} = \frac{\sqrt[n]{N_1 \cdot N_2 \cdot \dots \cdot N_n}}{\bar{N}} \quad (4)$$

Однако, как видно из таблицы, произвол в разбиении  $L$  на  $n$  отрезков при пользовании формулой 2 может послужить источником дополнительных ошибок в оценке  $U$ . Действительно, деление отрезка  $L$  с учетом распределения накопленных частот исключает открытие неоднородности, связанное со случайным попаданием точки на моду, соответствующую наибольшей численности в анализируемой совокупности. Это дает нам основание считать оценки неоднородности по формулам 1 и 3 более правдоподобными, чем по формулам 2 и 4. Поэтому расчет квартилей, децилей, персентилей, промиллей и т.п. позволяет произвести дробление ряда наблюдений  $L$  на  $k$  час-

Оценка  $U$  совокупности наблюдений, заданной рядом, по произвольно сделанным выборкам

Ка- вы- борки	п	A																u форм.	U' форм.
		24	12	12	8	8	6	6	4	4	3	3	2	2	2	2	2		
		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0,017	0,844
1	12	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0,098	0,824
2	12	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0,170	0,863
3	8	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0,220	0,826
4	8	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0,312	0,865
5	6	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0,313	0,824
6	6	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0,476	0,884
7	4	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0,513	0,846
8	4	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0,444	0,816
9	3	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0,895	0,964
10	3	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0,866	0,953
11	3	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0,741	0,905
12	4	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0,607	0,883
13	5	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0,606	0,905
14	6	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0,352	0,840
15	7	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0,219	0,805
16	8	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0,206	0,821
17	9	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0,195	0,834
18	10	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0,195	0,849
19	11	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0,195	0,862
20	12	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0,170	0,863

тей, каждая из которых содержит  $1/k$ -тую часть особей (признака). При этом, независимо от формы распределения совокупности, путем перемножения длин отрезков  $l_i$  мы получаем некоторое приближенное описание выборки. Так, таблица свидетельствует, что при характеристике совокупности, представленной рядом  $L$  (первая строка таблицы), оценка  $U$  по формуле 3 дает близкие значения при разбиении  $L$  на квартили, пентили, октили и децили (0,966; 0,938; 0,914; 0,918 соответственно). В то же время оценки  $U$ , произведенные по формуле 4, обнаруживают несколько больший разброс (таблица), в чем можно убедиться, сравнив коэффициенты вариации ( $v = 2,5\%$  при оценке  $U$  по формуле 3 и  $v = 4,8\%$  при оценке по формуле 4).

С помощью  $U$  может быть охарактеризована неоднородность любого признака по выбранному трансекту, а также оценена мера устойчивости признака, изменяющегося по времени (при замене интервалов пространства на интервалы времени).

### **The new index of irregularity of the structure of a community**

#### *Summary*

A new index of irregularity for the structure of a community is proposed:

$$U' = \sqrt[k]{\frac{l_1 \cdot l_2 \cdot \dots \cdot l_k}{\bar{l}^k}} = \frac{\sqrt[k]{l_1 \cdot l_2 \cdot \dots \cdot l_k}}{\bar{l}}$$

where  $k$  is the number of biotope parts, every of which contains  $1/k$  of all individuals of the population under investigation, and  $l_i$  is the section length of space characteristic of every part. By  $U$  the unevenness of every parameter distribution at chosen transect can be characterized and also the measure of stability for time dependent parameter (when space intervals are considered instead of time intervals).

#### **Литература:**

*Снедекор Дж. У.* Статистические методы в применении к исследованиям в сельском хозяйстве и биологии. М., Сельхозгиз, 1961.

**Вестник МГУ, биол., № 2, 1973.**

## УСТОЙЧИВОСТЬ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ И ЕЕ ИЗМЕРЕНИЕ

### 1. ОБЩИЕ ОСОБЕННОСТИ ОРГАНИЗАЦИИ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ

Совокупность взаимодействующих элементов образует систему (Bertalanffy, 1952). Всякая система организована в том смысле, что ее поведение подчинено правилам, определяющим способы и особенности взаимодействия образующих ее элементов. Благодаря этому в любой системе имеет место упорядоченность во времени и пространстве отдельных переменных и разнообразных свойств системы, характеризующих ее состояние. Одна из основных форм упорядоченности — соподчинение групп элементов и связанных с ними свойств, вследствие чего система обладает иерархией структуры, что позволяет говорить об уровне ее организации. Системный подход не конкретизирует понятие «элемент», вследствие чего выбор элемента зависит от уровня организации системы. Известная свобода в выборе того, что следует считать элементом системы, зависит всякий раз от свойств системы, являющихся предметом исследования. Поэтому в каждом конкретном случае элементы системы следует выбирать с таким расчетом, чтобы влиянием их внутренних свойств на изучаемые свойства системы можно было пренебречь.

Так, например, для биологических систем элементами могут быть макромолекулы (при рассмотрении какого-либо типа клеток в качестве системы), клетки (при рассмотрении в качестве системы клеточной ткани), ткани (по отношению к органу), органы (по отношению к целому организму) и, наконец, особи или популяции при системном изучении сообщества или биоценоза).

Главная особенность биологических систем — сложность, которая предопределяет основные черты их организации. Принято считать, что все биологические системы «плохо организованы» в том смысле, что у них не удастся выделить для исследования в чистом виде отдельные явления и процессы одной физической природы (Налимов, 1971). Действительно, в таких системах «с плохой структурой», каковыми являются биологические системы, действует множество физически разнородных факторов, что обуславливает объективные трудности в изучении состояния и поведения систем. Невозможность изучить все переменные системы такой повышенной сложности неизбежно привносит субъективный момент при отборе немногих из них, которые оказываются с точки зрения специалиста наиболее важными для понимания сути исследуемого явления. Априорное ранжирование переменных систем по важности (произведенное сознательно или бессознательно) оказывается поэтому

необходимым этапом, предшествующим исследованию биологических систем любой сложности (Федоров, 1972).

Вынужденная необходимость оперировать ограниченным числом переменных при изучении интегральных свойств очень сложных систем не позволяет установить простых причинно-следственных форм зависимости между разнообразными свойствами биологических систем. Это породило в биологии точку зрения, согласно которой целое оказывается больше составляющих его частей, вследствие чего свойства целого не могут быть эффективно исследованы после разделения целого на части на основе изучения свойств последних. В результате такого подхода появилась мысль о существовании особых биологических законов, которые не могут быть объяснены с позиций строгих положений таких наук, как физика и химия.

Вероятно, подобный взгляд на вещи слишком тенденциозен, однако, он как в зеркале отражает положение дел, существующее сегодня в биологии в период ее становления как количественной науки. Вместе с тем, эта точка зрения достаточно плодотворна в настоящее время, так как выдвигает на повестку дня исследование интегральных, целостных свойств биологических систем, которые отражают лицо систем — их облик, судьбу и соподчинение взаимодействующих элементов. В связи с этим можно дать определение системы, подчеркивающее ее целостные свойства.

Определим биологическую систему как способный к образованию негэнтропии объект, целостные свойства которого есть результат взаимодействия образующих его частей, и выделим в качестве основных следующие целостные свойства биологических систем:

- 1) сложность (определяется разнообразием элементов и связей между ними, а также напряженностью связей в системе);
- 2) автономность (определяет особенности положения системы на правах подсистемы в пределах более крупной системы);
- 3) надежность (определяет вероятность осуществления процессов в системе и поддержания во времени постоянства ее свойств);
- 4) устойчивость (определяет способность биосистем противостоять внешним возмущающим воздействиям при сохранении «лица» системы, зависящего от ее предыстории).

Несомненно, что для конкретных биологических систем ранжирование целостных свойств по важности может варьировать в зависимости от того, какими особенностями обладает система и какие задачи решает в конкретном случае исследователь. Вместе с тем существуют объективные основания для разделения биологических систем на три группы в зависимости от различий в регуляции их поведения (Федоров, 1972).

1. Биологические системы *a*-типа с центральным управлением, т.е. подсистемой, регуляторная связь которой с любым элементом сильнее, чем связь этого элемента с любым другим произвольно взятым.

К этой категории относятся все животные организмы с центральной и вегетативной нервной системами.

2. Биологические системы *p*-типа с «пассивным» управлением (Milsum, 1964), куда можно отнести растительные организмы с их гуморальной регуляцией.

3. Биологические системы *r*-типа со «случайным (random)» управлением, куда можно отнести все экологические системы, не несущие специальной «программы» поведения в молекулах ДНК, как это имеет место в первых двух случаях.

Вполне естественно, что для биологических систем различных типов и важность перечисленных целостных свойств будет различна. Так, Старостин (1967) обратил внимание на то, что системы без центрального управления менее жестко детерминированы и поэтому судьба их (устойчивость — В.Ф.) менее зависит от поражения мелких участков системы. Несомненно поэтому, что для систем, обладающих «программой» (*a* и *p*-тип), первостепенное значение будут иметь такие целостные свойства, как надежность и автономность, от которых в первую очередь зависит выполнение «программы». В то же время для экологических систем (*r*-тип) первостепенное значение будут иметь такие целостные характеристики, как сложность и устойчивость, от которых в первую очередь зависит их судьба, т.е. способность противостоять случайным «незапрограммированным» возмущениям путем перестройки структуры в направлении достижения равновесия с условиями, господствующими на определенном пространстве обитания (локусе).

Настоящая работа посвящена обсуждению некоторых общих положений устойчивости экологических систем и обоснованию способов ее измерения. Поэтому следует начать с краткого обсуждения особенностей систем *r*-типа, которые будут необходимы для последующего изложения наших взглядов на устойчивость.

Известно, что экологическая система образована биотической и абиотической компонентами, т.е. населяющими биотоп организмами и внешней средой, определяющей условия существования жизни в пределах биотопа. Обе компоненты образуют некоторое единство, поскольку не только внешняя среда оказывает влияние на живую компоненту, но и, наоборот, живая компонента изменяет окружающую среду. Это выражается в том, что фотосинтезирующие организмы непрерывно вовлекают элементы окружающей среды в цепь превращений, образованную цепочками организмов, взаимосвязанных отношениями «хищник — жертва». Таким образом элементы двигаются от организма к организму по пищевым (трофическим) цепям, и тем самым поддерживается неразрывное единство экосистемы, формирующее ее структуру, поведение и нормы реакции на окружающие воздействия. Факторы внешней среды, вовлекаемые во взаимо-

действие живой компонентой системы, т.е. оказывающие на нее воздействие и испытывающие ответное воздействие со стороны организмов, должны быть отнесены к внутрисистемным. К таким внутрисистемным факторам относятся, прежде всего, все химические элементы, изменяющиеся в экосистеме в результате включения в пищевые цепи, которые «в норме» замкнуты, образуя биогеохимические циклы, формирующие облик нашей планеты. Как правило, в отдельных локусах общий запас тех или иных элементов мало изменяется и в интервале времени, соизмеримом с жизнью данного типа системы, может считаться постоянным.

Вторую группу факторов внешней среды образуют внесистемные факторы, которые определяют условия существования конкретных экосистем в пределах более крупных системных образований, не испытывая при этом заметного ответного воздействия со стороны биотической компоненты. К ним следует отнести солнечную радиацию, температуру, влажность и соленость. Но поскольку биотическая компонента эволюционировала под влиянием параллельного развития жизни и изменения этих факторов, то она хорошо приспособилась к их сезонным, годичным и другим колебаниям. Вследствие этого периодические флюктуации внесистемных факторов не угрожают существованию экологических систем.

Наконец, третью группу факторов образуют возмущающие факторы, к воздействию которых экосистемы мало подготовлены (или не подготовлены вовсе) предшествующим ходом эволюции видов и предысторией формирования конкретных сообществ в условиях определенных биотопов. К их числу могут принадлежать физически разнородные факторы, но их отличительной особенностью оказывается внезапность (в геологическом масштабе времени) воздействия, вызванная необычно резким для системы изменением их интенсивности. К такому воздействию может быть отнесено резкое изменение запаса какого-либо «обычного» элемента в локусе (например, N и P, породивших проблему эвтрофикации), или обычно редкого элемента (например, соли тяжелых металлов – Hg, Pb, Cd), или, наконец, появление нового для жизни вещества, синтезированного человеком (например, ДДТ, РСВ и другие пестициды).

Таким образом, воздействие необычно больших количеств природных элементов наряду с воздействием малых доз новых, созданных человеком веществ образует совокупность возмущающих факторов, к воздействию которых экосистемы оказались не подготовлены всем ходом их эволюции.

Именно интенсификацией возмущающих факторов, связанных с разнообразием форм и усилением масштабов человеческой деятельности в биосфере, и объясняется та первостепенная важность, которую приобрела проблема изучения устойчивости природных систем в настоящее время.

## 2. ИЗМЕРЕНИЕ СТАБИЛЬНОСТИ ПЕРЕМЕННЫХ

Биологическая система обладает множеством характеристик, отражающих особенности ее организации. Все они изменяются во времени и поэтому определяют изменение состояния системы во времени. Все они изменяются в пространстве, поддерживая существование разнообразных градиентов, и тем самым обуславливают динамический характер пространственной структуры системы. Такие характеристики могут быть рассмотрены в качестве независимых переменных системы, и при любом изучении системы постоянно возникает потребность оценить их поведение во времени и (или) в пространстве. Иными словами, должны существовать способы, позволяющие оценить поведение отдельных переменных системы. Для оценки изменения во времени отдельной независимой переменной предлагается измерение ее стабильности ( $S_i$ ) в качестве оценки колебания разброса единичных значений функции вокруг среднего. Таким образом, стабильность определяется, как мера непостоянства любой функции от времени. Такими оценками  $S_i$  могут быть (Федоров, Соколова, 1972) средние значения отклонения амплитуды,  $\Delta_1$  (1), или квадрата этого отклонения,  $\Delta_2$  (2), переменной относительно ее среднего значения:

$$\Delta_1 = \frac{\frac{1}{n} \sum_{j=1}^n |\Delta x_j|}{\bar{X}} \quad (1)$$

$$\Delta_2 = \frac{\frac{1}{n} \left( \sum_{j=1}^n \Delta x_j^2 \right)^{\frac{1}{2}}}{\bar{X}} \quad (2)$$

где  $x_i$  — значение измеряемой переменной в момент измерения, а  $n$  — число измерений при  $\Delta x_j = x_{j+1} - x_j$  и  $\bar{x} = \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n x_j$ .

Другим способом оценки  $S_i$  может служить предложенный нами (Федоров, 1973) показатель неоднородности распределения признака во времени и (или) в пространстве, который является оценкой соотношения среднего геометрического к среднему арифметическому значений переменной —  $\Delta_3$  (3):

$$\Delta_3 = \frac{\left( \prod_{j=1}^n x_j \right)^{\frac{1}{n}}}{\bar{X}} \quad (3)$$

Несомненно, могут быть предложены и другие способы оценки поведения отдельных переменных системы.

Независимо от того, каким способом произведена оценка стабильности отдельных переменных природных экосистем, можно с большой долей вероятности ожидать, что при ранжировании найденных значений  $S_i$  вся полученная совокупность оценок образует бимодальное распределение. Экспериментальное подтверждение бимодального распределения оценок стабильности отдельных переменных, характеризующих экосистему пелагического планктона, было получено нами ранее (Федоров, Соколова, 1972). Вследствие того, что  $\Delta_1$  и  $\Delta_3$  нормированы ( $0 \leq \Delta_3 \leq 1, 0 \leq \Delta_1 \leq 2$ ), найденные значения  $S_i$  расположены в интервале отрезка единичной длины, образуя две группы оценок (бимодальное распределение значений). При этом одна из совокупности оценок, полученных одним из способов, относится к показателям, которые характеризуют скорость процесса (интенсивность функции) и, следовательно, эти оценки могут быть выражены производной во времени. Назовем их функциональными, полагая, что

$$S_\phi = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n S_i \quad (4)$$

Вторая совокупность группирует оценки показателей, которые могут быть рассмотрены как некоторый итог процессов (функций) к моменту наблюдений и, следовательно, такие оценки могут быть выражены интегралом во времени. Назовем их *структурными*, полагая, что

$$S_c = \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n S_j \quad (5)$$

Важнейшая функциональная характеристика экосистемы — продуктивность, отражающая скорость образования органического вещества (биомассы) отдельными популяциями видов, образующими сообщество. Важнейшая структурная характеристика экосистем — биомасса популяций. Разница между величинами биомассы и продуктивности аналогична различию оценок, получаемых при определении концентрации хлорофилла (в мкг/м<sup>2</sup>) в текущий момент времени и скорости изменения его концентрации (мкг/м<sup>2</sup> в сек, час, сутки).

Возникает задача: как на основе многочисленных отдельных оценок независимых переменных можно количественно оценить целостные свойства системы? Или, сформулировав задачу более абстрактно, как перейти от многих частных к целостной оценке общности?

При этом следует сразу признать, что оценки, получаемые по формулам (4) и (5), характеризуют среднюю стабильность отдельных переменных и к устойчивости экосистемы непосредственного отношения могут не иметь. Действительно, легко представить себе, что устойчивость системы в целом обеспечивается благодаря неус-

тойчивости образующих частей. Могут быть выдвинуты и другие правдоподобные постулаты, пригодные для логического анализа и экспериментальной проверки. Во всяком случае, попытка Паттена (Patten, 1961) охарактеризовать стабильность экосистемы средним значением стабильностей отдельных переменных не представляется сколько-нибудь убедительной.

Поэтому отыскание решений для сформулированной задачи оказывается делом нетривиальным, хотя и небезнадежным в принципе. На пути отыскания решения поставленной задачи разделение показателей биотической компоненты экосистемы на функциональные и структурные нам представляется весьма плодотворным, поскольку при этом возникает возможность сопоставления средних оценок (или положений модального класса) для двух совокупностей полученных оценок —  $S_{\phi}$  и  $S_c$ .

Нетрудно заметить, что сопоставление оценок  $S_{\phi}$  и  $S_c$  приводит к введению некой меры, характеризующей внутреннее состояние системы, и эта мера, как будет показано ниже, определяет гомеостаз системы.

### 3. ГОМЕОСТАЗ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ

Первоначально термин «гомеостаз» был введен в 1932 г. Кеннемом (Cannon, 1932) для обозначения механизмов поддержания равновесия внутренней среды (например, постоянства количества сахара в крови, постоянной температуры тела у теплокровных животных), непрерывно нарушаемого изменяющимися условиями внешнего мира и непрерывно восстанавливаемого внутренними специальными механизмами с обратной связью действия. Эти механизмы находятся под управлением вегетативной нервной системы и, следовательно, присущи всем живым системам с центральной подсистемой управления, т.е. системам *a*-типа, или просто *a*-системам.

Много позднее (Федоров, 1970а), анализируя особенности организации *a*- и *r*-систем, мы обратили внимание на существование принципиального различия между ними. Так, для *a*-систем функциональные перестройки направлены на поддержание, в конечном счете, постоянства структурных характеристик (например, сохранение специфического внешнего облика систем за счет функционирования многочисленных механизмов регуляции обмена веществ). У *r*-систем структурные перестройки направлены на поддержание постоянства функциональных характеристик. Так, например, изменение соотношения свето- и тенелюбивых форм, тепло- и холодолюбивых видов позволяет поддерживать постоянство продукционных характеристик в течение вегетационного периода при варьировании температурных условий и освещенности. Таким образом, наличие экологических механизмов, периодически поддерживающих посто-

яньство функциональных характеристик  $r$ -систем в пределах определенных границ, позволяет применить к ним концепцию гомеостаза после ее обобщения и формализации.

Будем считать, что понятие гомеостаза распространяется на механизмы поддержания постоянства одних характеристик благодаря непостоянству других. Это означает, что возникновение относительно устойчивых свойств в одной части системы обеспечивается благодаря возникновению дополнительной неустойчивости других ее свойств.

Таким образом, гомеостаз — механизм регуляции, упорядочивающий во времени изменение свойств системы в направлении устойчивости групп характеристик, относящихся либо к процессам ( $r$ -системы), либо к их результатам ( $a$ -системы). В экологических системах, в частности, возникновение дополнительной зоны непостоянства связано с изменением относительного обилия отдельных популяций, т.е. с изменением удельной доли биомасс видов при сохранении постоянства общей скорости ее образования организмами однотипного сообщества.

В предыдущей работе (Федоров, Соколова, 1972) мерой гомеостаза ( $G$ ) живой компоненты экосистемы служило отношение

$$G = \frac{S_c}{S_\phi} \quad (6)$$

Однако по соображениям чисто практических удобств, связанных с введением нормирования  $0 \leq G \leq 1$ , при пользовании показателем стабильности меру гомеостаза лучше рассчитывать из выражения (7), если значения  $S_i$  определяются по формуле (3):

$$G = 1 - \frac{S_c}{S_\phi} \quad \text{при} \quad S_c \leq S_\phi, \quad (7)$$

а при расчете оценок стабильности  $S_i$  — по формулам (1) и (2):

$$G = 1 - \frac{S_\phi}{S_c} \quad \text{при} \quad S_c \geq S_\phi. \quad (8)$$

Таким образом, в живой системе различным переменным может быть приписана различная абсолютная мера изменчивости, в зависимости от выбранного способа оценки  $S_i$ .

Закономерно возникает вопрос: что является причиной изменчивости отдельных характеристик? Таких причин две.

Во-первых, внутренние причины, обусловленные особенностями взаимодействия слагающих систему элементов, отражают правила соподчинения элементов и связей между ними. Таковы, например, колебания численностей в системе двух популяций при взаимоотношениях между ними типа «хищник — жертва». Важнейшая особенность вызываемых внутренними причинами изменений — их флюктуирующий характер, т.е. изменение их с переменной амплитудой и

частотой в пределах некоторой области, которая является нормой при обычных условиях существования системы. Таким образом, норма относится, прежде всего, к отдельным функциям как первичным показателям, характеризующим особенности как биотической, так и абиотической компонент экосистемы. Несомненно, однако, что должна существовать и «норма отдельных целостных свойств системы» и даже всей системы в целом.

Отклик экосистем на внесистемные воздействия расширяет понятие нормы, поскольку внесистемные факторы образуют изменяющийся фон, на котором действуют внутренние причины. Поэтому «норма» либо должна быть приурочена к отдельным периодам, характеризующимся относительным постоянством фона (вероятно, можно говорить о норме периода, например, о норме биологического лета), либо должна охватывать крайние пределы возможного изменения фона, что, естественно, расширяет норму всех регистрируемых показателей (таким образом, можно говорить о норме существования экосистемы).

Во-вторых, внешние причины, обусловленные особенностями воздействия возмущающих факторов окружающей среды, способны вызвать отклонения заданных переменными свойств системы за пределы нормы.

Таким образом, именно возмущающие причины ставят вопрос о допустимой мере отклонений от нормы, в пределах которой экосистема продолжает оставаться самой собой, т.е. сохраняет свое лицо, обусловленное особенностями своей функциональной, пространственной, генетической и экологической структуры. Иными словами, система приобретает способность противостоять внешним воздействиям, благодаря свойству ликвидировать их последствия в результате упорядочивающих положение механизмов гомеостаза. Эта способность приводит нас к понятию устойчивости как целостной характеристики систем, выраженной в способности противодействовать возмущениям.

Легко заметить, что это общее и, кажется, достаточно ясное толкование устойчивости малопродуктивно, т.е. оно не способствует установлению принципов исследования устойчивости, не намечает конкретных путей подхода к измерению этой способности системы противостоять возмущениям. Поэтому обратимся еще раз к понятию нормы и меры отклонений, чтобы придать понятию устойчивости «рабочий вид».

Только взгляд на состояние системы как на поддержание некоторой нормы свойств, обусловленных в свою очередь нормой отдельных переменных, позволяет поставить вопрос об устойчивости в плоскости установления допустимой меры отклонений от нормы некоторых ее свойств при воздействии конкретных возмущений среды.

Тогда определим устойчивость систем как допустимую (без риска разрушения системы) меру отклонений заданных свойств систе-

мы от нормы, вызванную некоторой мерой возмущающих внешних воздействий.

В данном определении устойчивость системы устанавливается, во-первых, по отношению к ограниченному числу выбранных свойств, которые мы будем называть заданными, и, во-вторых, по отношению к ряду конкретных возмущающих воздействий среды. В этом случае об устойчивости систем можно судить по мере отклонения от нормы заданных свойств, вызванных возмущающей мерой внешнего воздействия. Такой подход позволяет в основу количественных оценок устойчивости положить сопоставление оценок, характеризующих, с одной стороны, меру возмущающих воздействий и, с другой — вызванную меру отклонений заданных свойств от нормы. При этом возникает потребность установления не просто меры отклонения заданных свойств системы, а допустимой меры отклонений, обусловленных возмущениями.

Действительно, при некоторой мере отклонений система претерпевает необратимые изменения свойств и либо изменяет свое лицо, либо перестает быть системой. Поэтому область устойчивости конкретной экосистемы определяется некоторой мерой отклонений, которые со временем могут быть ликвидированы самой системой, и она оказывается способной вернуться к исходному состоянию «нормы» благодаря гомеостатическим механизмам. Эта ликвидируемая системой мера отклонений и есть допустимая мера, и ее следует считать мерой устойчивости всей системы в целом.

В заключение этого раздела нам казалось важным обратить внимание на плодотворную идею связи допустимой меры отклонений заданных свойств системы с мерой гомеостаза. Сама идея подобной связи весьма конструктивна, поскольку мера гомеостаза определена выше достаточно однозначно, а вопрос о допустимой мере отклонений (в отрыве от идеи связи с мерой гомеостаза) немедленно приобретает остроту и неясность вопроса о «норме» и «патологии». Шутливое замечание физиолога В.Г. Скребицкого, что «норма есть отсутствие явной патологии», весьма метко определяет беспомощность усилий в решении «чисто медицинского» аспекта этого вопроса. Поэтому представляется весьма логичным специальное рассмотрение вопросов взаимоотношения показателей устойчивости и гомеостаза.

#### 4. УСТОЙЧИВОСТЬ И ГОМЕОСТАЗ

Возмущающие факторы могут образовать совокупность оценок с

$$S_{\beta} = \frac{1}{n} \sum_{k=1}^n S_k. \quad (9)$$

Возникает вопрос: в каком соподчинении находятся  $S_{\phi}$ ,  $S_c$  и  $S_{\beta}$ , или, точнее  $S_{\beta} \Leftrightarrow G = f(S_{\phi}, S_c)$ ?

Рассмотрим два аналитических примера.

Первый пример. Рассмотрим монокультуру водорослей, на которую воздействуют свет и температура. Свет индуцирует синтез биомассы в виде возрастающего числа особей, температура регулирует скорость нарастания. Таким образом, вплоть до порога светового насыщения показатели  $a_{\text{света}}$ ,  $a_{\text{фотосинтеза}}$ ,  $a_{\text{числа особей}}$  изменяются симбатно, и это значит, что такая система не обладает экологическим гомеостазом, и изменения интенсивности света целиком определяют меру отклонений в системе «водоросли — питательная среда».

Второй пример. Пусть две культуры водорослей различаются порогом светового насыщения и термофильностью. Свет индуцирует синтез, но растут водоросли по-разному, т.е. численность изменяется с различной скоростью, вследствие чего изменяется их относительное обилие.

При этом скорость образования суммарной биомассы водорослей может быть постоянной даже при варьировании интенсивности освещения и температуры за счет изменения ростовых характеристик отдельных культур. В итоге изменяется удельная биомасса каждой культуры, что означает наличие структурной перестройки такой системы и свидетельствует о наличии экологического гомеостаза. При этом оценка гомеостаза  $G$  указывает на мощность системы, с которой она стремится к равновесию с внешними факторами среды. Из примера видно, что чем энергичнее перестраивается система, тем выше ее гомеостаз.

Для природных возмущающих начал, например, необычно высоких концентраций элементов, может оказаться достаточным для оценки гомеостаза сопоставление показателей биомассы ( $B$ ) и продуктивности ( $P^*$ ). Для того чтобы оценить гомеостаз при воздействии необычных «новых» загрязнителей, к показателям  $B$  и  $P^*$  должны быть добавлены в первую очередь те характеристики систем, которые оказываются вовлеченными в морфологический или биохимический контакт с загрязнителями.

Возникает еще один кардинальной важности по возможным последствиям вопрос: могут ли при сильном гомеостазе  $S_{\phi}$  оказаться более устойчивыми, чем  $S_b$ ? Иными словами, встает вопрос об инвариантных свойствах живых систем, находящихся в пределах нормы, когда достигнутое равновесие  $S_b \approx S_{\phi}$  заменяется на  $S_b < S_{\phi}$ . Нам кажется, что случай  $S_b < S_{\phi}$ , невозможен для отдельных характеристик системы, связанных причинно-следственным соподчинением. Примером такого соподчинения могут быть свет и фотосинтез (световые реакции), температура и фотосинтез (темновые реакции), наконец, «хищник — жертва».

Оценки этих показателей должны быть соизмеримы по абсолютным значениям  $S_{i(b)} \approx S_{j(\text{отклик})}$ , а показатели  $S_b$ ,  $S_c$  и  $S_{\phi}$  — лишь сред-

ние отдельных оценок  $S_i$ . Вследствие этого вряд ли полезно поднимать вопрос об инвариантности отдельных показателей систем. Они, по-видимому, не могут быть таковыми. Но первоначально вопрос был сформулирован правильно, так как это был вопрос об инвариантных свойствах систем, т.е. свойствах, обусловленных *совокупным* действием комбинации изменяющихся показателей.

Инвариантные свойства биосистем *a*-типа известны (например, поддержание температуры тела постоянной у теплокровных животных, сохранение облика *a*-систем и др.). Поэтому, строго говоря, вопрос должен быть несколько сужен: обладают ли инвариантными свойствами *r*-системы?

Нам кажется, что предпринятая нами попытка распространения гомеостаза на системы «с плохой структурой» тем самым предопределяет и положительный ответ на поставленный вопрос.

## 5. ИНВАРИАНТЫ КАК ПОКАЗАТЕЛИ УСТОЙЧИВОСТИ БИОСИСТЕМ

Из непостоянства отдельных переменных (оценки  $S_i$ ) не следует, разумеется, вывод о неустойчивости систем. Уже обобщенное толкование гомеостаза логически приводит к возможности инвариант. Правда, оговоримся, что оценка в виде средней (формулы (4), (5) и (9)), строго говоря, не может быть инвариантом, так как при этом мы оцениваем некоторую среднюю устойчивость отдельных показателей, которые не способны отражать более целостные характеристики состояния системы. Однако, при очень грубом приближении, когда выполняется условие  $0 \ll G = \text{const}$ , простейшей формой того, что мы решаемся рассмотреть в виде инварианта, оказывается все же средняя оценка стабильности функциональных показателей экосистемы.

Более типичный случай инварианта, когда рассматриваемые свойства в норме вообще неизменны во времени, может быть обусловлен сложной комбинацией согласованно изменяющихся отдельных переменных. Определение «согласованно изменяющихся» подразумевает строгое соблюдение правил соподчинения функций, которое достигается с помощью вегетативной нервной системы в системах с центральным управлением, вследствие чего для *a*-систем легче отыскать инварианты, чем для *r*-систем.

Более того. Благодаря «диффузной структуре» *r*-систем можно постулировать существование инвариант «в пределах нормы», т.е. не вполне строгих инвариант, которые характеризуют нормальные, устойчивые состояния экосистем. Тогда при определенных условиях, которые должны быть уточнены, наличие таких «размазанных» в пределах нормы инвариантных свойств можно считать показателями устойчивости экосистемы в целом.

В этом случае наблюдаемые отклонения заданных свойств за пределы нормы инвариантности могут служить сигналом выхода системы из нормы и мерой отклонений систем в целом.

Тем самым мы приходим к более целостному толкованию устойчивости (хотя и менее конструктивному) как поддержанию во времени инвариантных свойств благодаря комбинированному, упорядоченному кооперированию непрерывно изменяющихся отдельных переменных системы.

Необходимые условия проявления инвариантных свойств биосистем: 1) замкнутый характер круговорота элементов косной среды в экосистемах; 2) постоянство мгновенной скорости изменения энтропии в системе.

В соответствии с этими условиями инвариантами экологических систем могут быть: а) постоянство соотношений реакций синтеза и распада органического вещества в системе (в единицах энергии); б) постоянство соотношений скорости движения отдельных элементов через звенья трофической цепи или даже скорости отдельных элементов; в) постоянство соотношений негэнтропии, образующейся на различных трофических уровнях системы.

Однако, предсказываемые на основании общих соображений перечисленные инварианты экосистемы трудны для практического применения, поскольку определение их значений требует большой предварительной экспериментальной работы, а оба необходимых условия практически никогда не выполняются или выполняются не строго. В силу этих причин конкретными обобщенными показателями, которые легко измерять, могут быть: а) в пределах одного трофического звена показатель  $ВР^*$  (Федоров, 1972), где  $В$  – биомасса, а  $P^*$  – скорость ее образования; б) в пределах соседних трофических звеньев показатель  $В^xВ^*$ , отражающий взаимодействие хищника ( $В^x$ ) и жертвы ( $В^*$ ).

На основании оценок  $ВР^*$  и  $В^xВ^*$  могут быть сопоставлены уравнения, при конструировании которых в качестве исходных предпосылок могут оказаться полезными следующие биологически правдоподобные допущения:

$$P_1^* \cdot B_1 + P_2^* \cdot B_2 + \dots + P_k^* \cdot B_k = \sum_{j=1}^k P_j^* \cdot B_j = const, \quad (10)$$

$$\frac{P_1^* \cdot B_1}{P_2^* \cdot B_2} + \frac{P_2^* \cdot B_2}{P_3^* \cdot B_3} = \dots = \frac{P_k^* \cdot B_k}{P_{k+1}^* \cdot B_{k+1}} = const, \quad (11)$$

$$\left[ B_1^x \cdot B_1^{жс} + B_2^x \cdot B_2^{жс} + \dots + B_k^x \cdot B_k^{жс} \right] \div k = const, \quad (12)$$

$$\frac{B_1^x \cdot B_1^{жс}}{B_2^x \cdot B_2^{жс}} + \frac{B_2^x \cdot B_2^{жс}}{B_3^x \cdot B_3^{жс}} = \dots = \frac{B_{k-1}^x \cdot B_{k-1}^{жс}}{B_k^x \cdot B_k^{жс}} = const. \quad (13)$$

Важно подчеркнуть, что показатели  $P^*B$  и  $B^*B^*$  не являются инвариантами системы в полном смысле этого слова. Можно лишь утверждать, что они в неявной форме отражают движение энергии в системе и, вероятно, могут быть использованы. Поэтому более корректно именовать их (впрочем, как и образующие их показатели биомассы и продуктивности) вариантами системы, постулируя, что усложнение вариант, оправданное логическими предпосылками, будет асимптотически приближать их к теоретически возможным инвариантами экосистемы. Логически оправданным примером такого усложнения вариант

могут оказаться показатели  $BP^*D$  и  $\frac{B \cdot P^* \cdot D}{\lg W}$ , где  $D$  – информационный индекс разнообразия (McArthur, 1955), а  $W$  – число видов.

## 6. ИЗМЕРЕНИЕ УСТОЙЧИВОСТИ ЭКОСИСТЕМ

После того как были определены и конкретизированы основные понятия, входящие в определение устойчивости экосистемы, можно перейти к обсуждению приемов оценки ее общей устойчивости. Разумеется, могут быть придуманы разнообразные и многочисленные способы оценок такого рода. Ниже предлагается несколько способов такой оценки с помощью коэффициента устойчивости, который мы будем называть  $\chi$ .

*А. Канонический способ.* Если мы возмущающему началу также припишем возможность отклонения от нормы, то мерой возмущающего действия окажется именно эта мера отклонения независимой переменной от нормы, т.е.

$$\frac{|X|_H - |X|_1}{X_H} = \frac{\Delta X}{X_H}. \quad (14)$$

Тогда и результат воздействия ли отклик системы по заданным свойствам на воздействие  $\Delta x$  можно выразить относительным отклонением от нормы зависимой переменной, т.е.

$$\frac{|Y|_H - |Y|_1}{Y_H} = \frac{\Delta Y}{Y_H}. \quad (15)$$

Отношение этих величин может быть названо коэффициентом устойчивости системы:

$$\chi = \frac{\frac{\Delta X}{X_H}}{\frac{\Delta Y}{Y_H}} = \frac{\Delta X \cdot Y_H}{\Delta Y \cdot X_H}. \quad (16)$$

В норме экосистемы  $\chi$  будет равен 0 при сохранении «нормы» воздействия внешних факторов, так и при поддержании механизма гомеостаза инвариантных свойств системы.

*Б. Выборочный способ* оценки коэффициента устойчивости с основан на учете неравномерности распределения оценок воздействующего начала и регистрирующего отклика системы (формула (3)).

При этом предполагается, что показатель стабильности  $S_{i|\Delta_3}$  измеряемых переменных и рассчитанных свойств системы (вариант) оказывается пригодной мерой оценки неоднородности в сопоставляемых совокупностях отдельных переменных. Иными словами, подразумевается неявное тождество способа оценок  $\Delta x$  и выражения  $(1 - S_{i|\Delta_3})$ . Этот способ избавляет от необходимости кропотливой работы по оценке нормы и меры допустимых отклонений в экосистеме. Тогда

$$\chi = \frac{(1 - S_{i|\Delta_3})_{отк}}{(1 - S_{i|\Delta_3})_{возд}}, \quad (17)$$

где  $S_{i|\Delta_3}$  показатель неоднородности распределения оценок переменных, рассчитанных по формуле (3). Важно отметить, что откликом системы в этом случае служит оценка одной из вариантов, которой мы приписываем решающее значение при определении состояния системы (например, оценка по ВР<sup>с</sup>D). При этом в качестве возмущающего начала также используется оценка стабильности *только* одной из независимых переменных, действию которой мы приписываем отклик системы.

*В. Вариантом выборочного способа* является оценка коэффициента устойчивости по средним значениям совокупности оценок  $S_i$ , относящихся к воздействующим началам и «откликам системы»:

$$\chi = \frac{1 - \frac{1}{n} \sum_1^n S_{iотк}}{1 - \frac{1}{n} \sum_1^n S_{jвозд}} \quad (18)$$

Назовем эту разновидность рекогносцировочным способом, применимым при изучении комбинированного воздействия возмущающих начал на экосистему.

*Г. Способ трех средних* использует для оценки коэффициента устойчивости средние значения стабильностей, определенных любым из способов, относящиеся к оценкам возмущающего начала  $\bar{S}_B$  и состояния системы —  $\bar{S}_\phi$  и  $\bar{S}_c$ .

$$\chi = \frac{G}{1 - S_{|\Delta_3|}} \quad (19)$$

При допущении эквивалентности  $1 - S_{i|\Delta_3|}$  и  $S_b$  определенной по формуле (9), вариантом способа трех средних оказывается оценка

$$\chi = \frac{G}{S_b} = \frac{1 - \frac{S_c}{S_\phi}}{S_b} = \frac{S_\phi - S_c}{S_b \cdot S_\phi} \quad (20)$$

## 7. ОБСУЖДЕНИЕ ГИПОТЕТИЧЕСКОГО ПРИМЕРА И ИСХОДНЫХ ПОЛОЖЕНИЙ МОДЕЛИ

При обсуждении развиваемых представлений об устойчивости мы ограничимся анализом канонического способа оценки устойчивости, полагая, что прочие способы недостаточно обоснованы и поэтому должны рассматриваться в качестве ориентировочных.

Обратим внимание на несколько узловых, по нашему мнению, моментов, которые придают конкретный характер нашим построениям.

I. Первый из них касается разбиения характеристик экосистемы на функциональные и структурные, что позволило ввести количественную меру гомеостаза ( $G$ ).

II. Одна и та же переменная при различных способах регистрации одновременно могла послужить основой для получения характеристики возмущающего начала (например, увеличение общего запаса азота в системе —  $\Delta N$ , приводящее к эвтрофикации), структурной характеристики (содержание различных форм азота в текущий момент времени), функциональной характеристики (скорость изменения содержания азота в окружающей среде) и характеристики инварианты (скорость круговорота азота в системе). Это позволило отчетливо классифицировать полученный материал в зависимости от его полноты, способа получения, методов обработки и целей исследования, что является кардинальным моментом при определении средних значений получаемых совокупностей оценок переменных (внесистемные, структурные, функциональные, комбинированные — варианты, инварианты).

III. Принципиально важным оказалось допущение, что при  $G = \text{const} \gg 0$  все оценки переменных системы ( $\Delta y_i$ ) оказываются в пределах нормы, вследствие чего было конкретизировано понятие «норма» системы (по норме заданных свойств) и определена область нормы как для внешних и внутренних факторов ( $\bar{y} \pm \Delta y_i$ ), так и для возмущающих воздействий среды ( $\bar{x} \pm \Delta x_i$ ).

IV. Постулируется, что при  $G \rightarrow 0$ , когда выполняется условие  $0 < G \neq \text{const}$ , т.е. в период падения гомеостаза, все наблюдаемые отклонения отдельных переменных и показателей, заданных свойств системы находятся в пределах допустимой меры отклонений. Это позволяет установить положение «красной черты», обозначающей границу, до пересечения которой изменение свойств системы, вызванное возмущающим воздействием, обратимо. Отклонения, выходящие за границу «красной черты», оказываются критическими, поскольку при  $G=0$  они будут приводить экосистему либо к необратимому изменению облика (неустраняемые нарушения свойств, указывающие на появление «новой» экосистемы), либо к ее разрушению как системы.

Руководствуясь сформулированными постулатами, которые пригодны в качестве исходных предпосылок при конструировании цифровой модели устойчивости экосистем. Приведем в рамках гипотетического примера описание некоторых конечных свойств модели. Таблица иллюстрирует сформулированные постулаты числовыми примерами и дает обозначения различным состояниям системы, возникающим в результате возрастающего влияния возмущающего фактора  $\frac{\Delta x}{x}$ .

Для простоты допустим, что в точках измерения 1–3 (таблица)  $x_n = 0,25 \pm 0,15$ , а в точках 4–12 его интенсивность возрастает с постоянной скоростью (удвоение), тогда как в точках 13–15 дальнейший рост его интенсивности приостановлен. Для удобства графического изображения на рисунке даны также логарифмы величин  $\frac{\Delta x}{x}$ .

#### ГИПОТЕТИЧЕСКИЙ ПРИМЕР, ИЛЛЮСТРИРУЮЩИЙ СВОЙСТВА МОДЕЛИ

n →	Норма	Зона предельно допустимых отклонений			Зона неустойчивости (переходная)			Зона индуцируемого распада			Зона инерционного распада					
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
$\Delta x/x$	0,25 ± 0,15	0,8	1,6	3,2	6,4	12,8	25,6	51,2	102,4	204,8	204,8	204,8	204,8	204,8	204,8	204,8
$\Delta y/y$	0 0 0	1,5	2,25	3,4	6,8	13,6	27,2	81,6	244,8	734,4	2203	6609	19827			
G	0,8 0,8 0,8	0,4	0,2	0,1	0,05	0,02	0,01	0	0	0	0	0	0	0	0	0
$\chi = \frac{\Delta x}{\Delta y} \cdot \frac{y}{x}$		0,53	0,71	0,94	0,94	0,94	0,94	0,62	0,42	0,29	0,09	0,03	0,01			

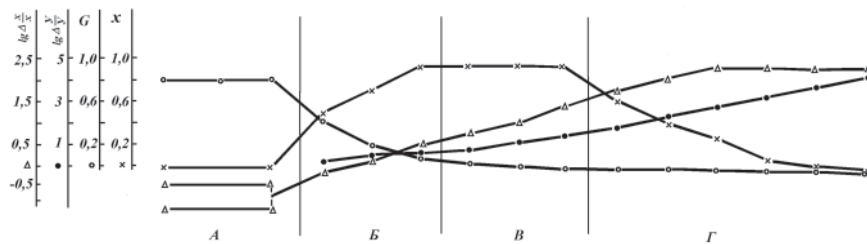
Измерение значений  $y$  в точках 1–3 при наличии  $G=\text{const}=0,8$  характеризует норму поведения системы, вследствие чего  $\Delta y/y = 0$

при наличии колебаний вариант вокруг среднего значения, асимптотически приближающегося к инварианту.

Допустим, что в период «нормы» системы (точки 1–3)  $\Delta y/y$  не изменяется вследствие  $G = \text{const}$  (рис.). В пределах зоны допустимых отклонений, когда  $G \rightarrow 0$  при сохранении  $0 < G \neq \text{const}$  темп отклика системы отстает (в точках 4–6 значения получаем последовательным умножением 1 на 1,5) от темпа изменения  $\Delta x/x$  вследствие слабеющей мощности механизма гомеостаза (падение двукратное).

В переходной зоне, или зоне неустойчивости (точки 7–9), вследствие практически неэффективного гомеостаза (однако  $G \neq 0$ ) темп изменения отклика соизмерим (удвоение) с изменением  $\Delta x/x$ .

В зоне индуцируемого возмущением распада экосистемы (точки 10–12) темп изменения отклика (утроение) обгоняет темп изменения аргумента (удвоение), так как компенсирующие механизмы бездействуют ( $G=0$ ), и поэтому амплитуда нарушений растет.



**Рис. Изменение показателей устойчивости во времени:**

**А** — компенсирующий гомеостаз;

**Б** — некомпенсирующий «затухающий» гомеостаз;

**В** — остаточный гомеостаз; **Г** — отсутствие гомеостаза

Наконец, в зоне инерционного распада (точки 13–15) темп изменения отклика сохраняется даже в период стабилизации уровня возмущающего фактора. При этом система либо погибает («идет вразнос»), либо порождает более простую «новую» систему, что выражается в том, что жизнь в данном локусе продолжает существовать с новыми характеристиками свойств реформированной системы.

Наиболее интересным, с нашей точки зрения, оказывается изменение коэффициента устойчивости, рассчитанного каноническим способом. Так, в зоне допустимых отклонений  $\chi$  растет вплоть до момента наступления переходной зоны. В зоне последней коэффициент стабилизируется во времени. Последующее поведение  $\chi$  не слишком интересно, поскольку оно связано либо с «перерождением», либо с «разрушением» системы, т.е. с периодом ее «небытия». Наиболее важной с точки зрения предотвращения разрушения эко-

системы оказывается «стабилизация» во времени значений  $\chi$ , что указывает на исчезновение экологического гомеостаза, т.е. наступление порога устойчивости, достижение «красной черты», за пределами которой возможны только необратимые изменения экосистемы.

Таким образом, анализ свойств вербальной модели позволяет довольно четко определить особенности поведения экосистем, испытывающих воздействие возмущений. Созданная модель вполне конструктивна, вследствие чего ее исходные предпосылки и предсказания могут быть легко проверены в эксперименте. Остается надеяться, что она может оказаться полезной в практических ситуациях, возникающих в результате все возрастающего влияния человеческой деятельности на природные экологические системы.

Считаю своим приятным долгом выразить благодарность профессору Г.Г. Винбергу и профессору М.Е. Виноградову за полезные замечания при подготовке рукописи к публикации.

#### Литература:

- Налимов В.В.* Теория эксперимента. М., Наука, 1971.  
*Старостин Б.А.* Журнал общей биологии. Т. 28. 1967. № 5.  
*Федоров В.Д.* Вестник МГУ, серия биология. 1970. № 12.  
*Федоров В.Д.* Биологические науки. 1970. № 2.  
*Федоров В.Д.* Вестник МГУ, серия биология. 1972. № 6.  
*Федоров В.Д.* Вестник МГУ, серия биология. 1973. № 2.  
*Федоров В.Д., Соколова С.А.* Океанология. 1972. № 6.  
*Bertalanfy L.* Problems of Life. An Evaluation of Modern biological Thought. London. 1952.  
*Cannon W.B.* The Wisdom of the Body. London. 1932.  
*McArthur R.H.* Ecology. 1955. 36.  
*Milsum E.H.* Engng J. 1947. 64.  
*Patten B.G.* Science. 1961. 134.

**Изв. АН СССР, биол., № 3, 1974.**

## К СТРАТЕГИИ БИОЛОГИЧЕСКОГО МОНИТОРИНГА

*Мониторинг* – система долгосрочных наблюдений за изменением окружающей среды по ряду показателей, установленных программой. В статье рассмотрены сущность проблемы мониторинга, система мониторинга, отдельные вопросы стратегии наблюдений и стратегии эксперимента.

Система мониторинга есть система долгосрочных наблюдений за изменением окружающей среды по ряду показателей, установленных программой. Основная причина интереса к мониторингу со стороны общества и правительств кроется в заботе о здоровье и благополучии человека. Сегодня положение дел таково, что человек мало согласованными и недостаточно обоснованными формами и масштабом своих действий вызывает в биосфере некомпенсируемые разрушения, подрывая тем самым биологические основы своего благополучия. Поэтому потребность организации системы наблюдений за тенденциями изменения биосферы оказывается вынужденным и неотложным шагом, который человек должен осуществить.

В настоящее время уже осуществляются или планируются программы мониторинга для химических и физических явлений. Однако, наблюдения только за изменениями абиотических условий недостаточны для формирования правильных представлений человека о характере их воздействия на биосферу. Стала очевидной необходимость создания системы мониторинга, охватывающего все аспекты окружающей среды. Задача такого глобального мониторинга направлена на одновременное изучение в биосфере причины и следствия разнообразных по своей физической природе явлений, связанных друг с другом в пространстве и времени. На пути создания такой системы контроля за окружающей средой необходимым шагом оказывается организация биологического мониторинга, контролирующего положение дел в растительном и животном мире. Сегодня еще не существует программы мониторинга для биологических явлений, хотя потребность в ней остро ощущается. Затруднения, связанные с созданием таких программ, обусловлены сложностью обоснования принципов их конструирования и выбора регистрируемых параметров, которые лежат в основе всех существующих систем мониторинга. Биологические системы объективно сложны и очень разнообразны, вследствие чего и варианты биологического мониторинга могут быть многочисленны.

Настоящая работа посвящена обсуждению ограниченного числа принципов, на которых может быть построена стратегия наблюдений и стратегия эксперимента при создании конкретных программ биологического мониторинга. К сожалению, нам не удалось в первом разделе работы («Сущность проблемы») избежать достаточно общих рассуждений в силу укоренившейся привычки «вводить в

курс дела». Последующие разделы представляются нам более конструктивными. Это полезно оговорить с самого начала, чтобы ознакомление с первым разделом не послужило препятствием для чтения последующего текста. (Ком. 1)

### **Сущность проблемы**

Жизнь на Земле существует в форме природной совокупности организмов, взаимообуславливающих круговорот химических элементов на поверхности земного шара. Элементы косной среды, непрерывно вовлекаемые организмами в превращения, связанные с их ростом и развитием движутся по так называемым пищевым цепям. Эти цепи представлены организмами, связанными отношением хищник-жертва таким образом, что каждый хищник оказывается жертвой другого организма. Все организмы смертны, и эта особенность является необходимым условием замыкания пищевых цепей, обуславливающих круговорот веществ в экологических системах. Мертвые организмы становятся доступной пищей для сапрофитных форм жизни, которые минерализуют органическое вещество. Таким образом, разнообразные организмы образуют друг с другом и окружающей абиотической средой единство в виде системы, в которой взаимодействующими элементами оказываются популяции видов приспособленных к условиям существования в различных местах планеты.

Каких бы высот в создании материальных и духовных ценностей человек ни достиг, он продолжает оставаться биологическим видом, который употребляет в пищу продукцию растений и животных. В настоящее время рацион человека включает организмы всех трофических уровней (т.е. относящиеся ко всем звеньям трофической цепи), вследствие чего современного человека следует считать эврифагом, т.е. практически всеядным. В нашу эпоху разнообразие человеческого рациона довольно быстро возрастает. Это вызвано поисками новых, компенсирующих дефицит источников пищи. Поскольку разнообразие пищи во многом определяется ее доступностью, человек с помощью современной техники расширяет кормовую базу как за счет совершенствования способов увеличения продукции (совершенствование орудий производства, выведение новых более продуктивных культур и т.д.), так и за счет расширения площади пахотных земель под сельскохозяйственные культуры: частично в результате сведения лесов, частично в результате использования засушливых и заболоченных районов.

При этом экологическая наивность человека, ослепленного паразитическими успехами в области совершенствования производительных сил, привела к ряду ошибок, последствия которых весьма грозны. Назовем две из них.

*Первая ошибка.* Человек своим поведением поставил себя вне общей экологии. Формы и масштабы его промышленной деятель-

ности не соразмеряются с деятельностью по обеспечению все возрастающих потребностей в пище, по предупреждению и ликвидации последствий глубоких экологических нарушений, связанных со все возрастающими масштабами человеческой деятельности.

*Вторая ошибка.* В условиях социальной неустроенности большей части мира наблюдается стремление снизить себестоимость производимой продукции за счет хищнического и нерационального использования природных ресурсов. Экономическая выгода становится критерием совершенствования производства, тогда как проблема «отходов» исключается из сферы интересов капиталистических предприятий и становится проблемой национальной, социальной и, наконец, общемировой. (Ком. 2)

Эта проблема прежде всего социальная. Она вместе с тем и экологическая, так как промышленность создает массу «новых» веществ, к воздействию которых биосфера оказалась малоподготовленной своей предысторией. Эти вещества, попадая в окружающую среду, вовлекаются в круговорот через пищевые цепи органического мира и, таким образом, рано или поздно они неизбежно попадают с пищей в организм человека.

Общеизвестная статистика сердечно-сосудистых и раковых заболеваний обнаруживает положительную корреляцию с накоплением в биосфере загрязнителей, характер воздействия которых на жизнь все еще мало изучен. Однако уже сейчас всем ясно, что это воздействие отрицательно, и на повестке дня стоит вопрос о выяснении степени отрицательного воздействия на организмы «новых» веществ.

Общую направленность влияния человека на окружающую природу в современный момент можно определить следующим образом: используя природные ресурсы экологических систем «на пределе», человек облагает непосильными поборами в виде изымаемой полезной продукции наземные и водные экосистемы, производительность которых и без того сокращается вследствие урбанизации, сведения лесов, уничтожения отдельных видов;

экосистемы разрушаются губительным воздействием отходов разнообразных производств, что способствует учащению и распространению опасных заболеваний в районах с повышенными уровнями загрязнения.

Эту довольно неприглядную картину положения дел легко проиллюстрировать конкретными примерами разрушения биосферы. Они впечатляют и основательно пугают, но сами по себе они не конструктивны, поскольку из примеров ничего не следует, кроме ощущения, что необходимо срочно что-то предпринимать для того, чтобы предотвратить нависшую над нами грозную опасность. Уже сегодня во многих странах пытаются оценить возможные последствия воздействия загрязнителей на все стороны жизни с тем, чтобы

изыскать эффективные способы и материальные средства для решения этой проблемы. (Ком. 3)

В поисках конкретных путей решения проблемы, по-видимому, необходимо руководствоваться следующими принципами.

1. Формы и масштабы человеческой деятельности должны быть соизмеримы с потенциальной способностью природных и искусственных экологических систем поддерживать необходимое для их существования равновесие с абиотическими факторами внешней среды.

2. Неизбежные отходы производства должны попадать в биосферу в форме и в концентрации, безвредной для жизни, с тем, чтобы они могли быть включены в экологические и биогеохимические циклы. В принципе только при этих условиях может быть достигнуто правильное соотношение между деятельностью человека и окружающей средой.

Совершенно очевидно, что в рамках грандиозных задач оптимизации экосистем в интересах человека на долю биологов (и прежде всего экологов) выпадает решение проблемы отходов в экологическом аспекте, а именно — проблемы воздействия загрязнений на благополучие человека и биосферы<sup>1</sup>.

В настоящее время, по крайней мере, четыре момента должны быть учтены в качестве отправных при планировании конкретных шагов в направлении решения проблемы загрязнения.

1. Накоплено много несистематических сведений (разными методами с различной достоверностью, разными способами обоснования и, наконец, на различных природных системах) о распространении загрязнителей окружающей среды. Этих сведений оказалось достаточно, чтобы оценить глобальную опасность последствий этого процесса для жизни на этой планете.

2. Эти сведения собраны системами различных служб и ведомств, слабо связанных друг с другом, что затрудняет обмен собранной информацией и, следовательно, возможность ее осмысливания в целях выработки глобальной стратегии решения проблемы.

3. Широкие слои населения, общественность и правительства благодаря распространению собранной учеными информации уже осознали насущность и огромную важность этой проблемы.

4. Стало ясно, что при существующих ныне масштабах распространения загрязнителей и невозможности предотвращения их дальнейшего распространения (водно-воздушные пути) эта проблема перестала быть локальной и потому не может быть решена силами одной страны, а требует согласованных действий правительств и ученых ряда стран.

Поэтому при отыскании конкретных путей решения проблемы загрязнений уже сегодня может быть полезна первичная коопера-

<sup>1</sup> Здесь и далее, употребляя слово проблема, мы имеем ввиду исключительно экологические аспекты проблемы загрязнения.

ция ученых различных специальностей, направленная на выработку принципов мониторинга.

### **Система мониторинга**

Мониторинг — это система организованных долгосрочных наблюдений, непрерывных и периодических, за изменениями биосферы в результате все возрастающего разнообразия форм и масштаба человеческой деятельности. Природа воздействующих начал, пути их распространения и конечная локализация в пространстве, оценка причиненного ущерба экосистемам и здоровью человека и др. неизбежно затрагивают все формы человеческой деятельности. Однако мониторинг прежде всего направлен на решение проблемы биологической: он должен представлять систему контроля за изменениями окружающей среды и биологическими последствиями, вызванными этими изменениями.

Объектом мониторинга являются биологические системы и факторы среды, воздействующие на них. При этом первостепенное значение в системе наблюдений представляют не загрязнения или нарушения среды сами по себе, а биологические последствия загрязнений. Поэтому объектом мониторинга должны быть не только разнообразные по природе и характеру воздействия факторы, но и разнообразные биологические отклики, наблюдаемые в живых системах как отклонения от нормы. Система мониторинга должна помочь оценить возникающие тенденции в биосфере путем постоянного сбора информации по ряду разнообразных показателей, характеризующих состояние объекта, природу воздействующего начала и характер биологического отклика.

Именно поэтому при создании системы мониторинга нужно сразу же подчеркнуть центральный принцип формирования его программы — недостаточно ограничивать сферу действия мониторинга исключительно установлением темпа накоплений загрязнителей. Регистрация биологического отклика должна быть включена в систему сбора информации с самого начала. Только одновременная регистрация всей совокупности показателей обеспечивает возможность анализа взаимосвязи наблюдений, относящихся к отклику и воздействию. Подобного рода «сращивание» информации должно отличать мониторинг от существующих служб (гидрометеослужба СССР, бассейновая водная инспекция Министерства мелиорации и водного хозяйства СССР, служба особо опасных инфекций Министерства здравоохранения СССР, служба сигнализации и прогнозов появления и развития вредителей и болезней растений Министерства сельского хозяйства СССР, служба фенологических наблюдений Географического общества СССР и др.), которые являются системами специального контроля, направленно решающими тактические задачи. Ни одна

из таких служб не может решить стратегические задачи, которые под силу лишь системе глобального мониторинга окружающей среды (ГМОС), объединяющего и координирующего усилия служб, комиссий и ведомств. Таким образом, система ГМОС может быть образована на базе уже существующих служб, ведущих регулярные наблюдения за рядом частных показателей, характеризующих состояние природных систем. Поэтому в рамках ГМОС должно осуществляться сначала согласование программ отдельных служб, а затем последующая разработка новых программ с учетом необходимости дальнейших взаимодействий этих служб как подразделений ГМОС.

Именно учреждения ГМОС должны проводить в масштабах страны координацию специальных программ, совершенствование и унификацию методов регистрации, централизации полученного материала, его обработку и, наконец, обоснование конкретных рекомендаций и допустимых норм и форм воздействия антропогенных факторов на природные системы применительно к отдельным географическим зонам и экологическим районам страны. Вследствие этого программы отдельных служб после взаимной координации в рамках системы ГМОС должны стать программами специальных мониторингов. *(Ком. 4)*

Нет сомнения в том, что на пути к созданию глобального мониторинга окружающей среды необходимо организовать биологическую службу в качестве его важнейшей составной части. Подобного рода биологическая служба уже сегодня могла бы выдать систему регистрации отклика жизни на воздействие антропогенного фактора, т.е. систему биологического мониторинга.

В пределах программы биологического мониторинга нужно предусмотреть возможность создания более узких программ специального контроля, которые могли бы опираться на активность ныне существующих в системе министерств и ведомств однотипных лабораторий. Некоторые соображения, высказанные ниже, относятся к организации биологической службы как необходимого этапа создания системы ГМОС.

Организация службы, предназначенной стать сердцем глобального мониторинга окружающей среды, должна предсказывать развитие событий, т.е. осуществлять постоянно некоторый прогноз. Последний немислим без эксперимента. Поэтому основными приемами сбора информации в системе биологического мониторинга должны быть наблюдение и эксперимент. Рассмотрим особенности, касающиеся их организации.

### **Стратегия наблюдений**

Наблюдения являются основной формой организации Диагностического мониторинга (ДИМОН), регистрирующего положение дел в текущий момент времени.

Конкретная система наблюдений за воздействующими показателями должна быть подчинена единой стратегии, суть которой заключается в необходимости проследить судьбу отдельных загрязнителей в пищевых цепях с целью выяснения условий и путей их «входа» в систему, скорости передвижения от одного пищевого звена к другому, возможности частичной или полной детоксикации внутри системы, условий и путей возможного вывода из системы, возможности аккумуляции и особенностей определения внутри системы, возможности миграции к системам другого типа и способов изъятия (частичного или полного) их из биологического кругооборота.

В итоге должен быть подведен своего рода баланс по важнейшим загрязнителям «на входе и выходе» для биологических систем разного типа и уровня организации. На основе подобного изучения системы должны быть выработаны рекомендации о способах выведения «неатакуемых» жизнью веществ (например, путем временного разрыва пищевой цепи, изъятием загрязненной продукции) и о допустимых масштабах ввода загрязнителей, разрушаемых жизнью.

На первых этапах организации мониторинга в систему наблюдений за воздействием должны быть включены:

1) наиболее обычные, наиболее распространенные, наиболее известные загрязнители внешней среды, перечень которых был оглашен в Стокгольме на конференции ООН по окружающей среде (1972 г.) комиссией по мониторингу; в их число входят: ДДТ и его производные, РВС (полихлорбифенил), нефть и нефтепродукты, свинец, ртуть, кадмий и др.;

2) обычные факторы внешней среды, уровень которых в последние годы резко изменился: азот и фосфор — в связи с интенсивным удобрением полей и эвтрофикацией водоемов, соленость — в связи с изменением режима рек и интенсификацией орошения, рН — в связи с подкислением за счет анионов  $\text{NO}_3$  и  $\text{SO}_4$ , вымываемых дождями из атмосферы, где соединения азота и серы присутствуют в виде соответствующих окислов, и т.д.

В настоящее время разработаны достаточно чувствительные и быстрые методы инструментального анализа, позволяющие определить содержание перечисленных выше загрязнителей в окружающей среде и организмах. Поэтому создание лабораторий, оснащенных современными приборами и укомплектованных высококвалифицированными специалистами, не представляет трудностей и может быть осуществлено немедленно. (Ком. 5)

Система ДИМОН должна предусматривать также наблюдения за разнообразными биологическими показателями, в которых ожидается отклик (например, изменение численности отдельного вида, видовой разнообразия) и появление которых следует считать от-

клик (например, возникновение уродств, нарушение симметрии морфологических признаков в пределах популяции и т.д.).

Понятие отклик полезно отличать от понятия последствие. Первое из них шире, поскольку оно объединяет кратковременные и обратимые изменения биосистем, которые могут быть устранены со временем самой системой, с изменениями необратимыми, приводящими к разрушению систем. Второе понятие удобно распространять лишь на стойкие, необратимые изменения биосистем в результате воздействия антропогенных факторов.

Несомненно, система ДИМОН должна быть ориентирована на регистрацию откликов системы, так как это уменьшает возможности пропустить обнаружение какого-либо последствия, принятого ошибочно за устранимый отклик. Поэтому при отборе регистрируемых показателей отклика следует использовать разнообразные подходы, облегчающие обнаружение отклика на различных уровнях биологической организации, — субклеточном, клеточном, организменном, популяционном и биоценологическом.

Субклеточный и клеточный уровни организации могут войти в компетенцию специальной программы биохимического мониторинга, регистрирующего первичные поражения загрязнителями биохимических механизмов и макромолекулярных структур живой клетки.

Клеточный и организменный уровни организации могут войти в компетенцию специальной программы цито-гистологического мониторинга, регистрирующего морфо-цитологические отклонения и нарушения клеточных структур в результате локального действия загрязнителей.

Организменный и популяционный уровни организации могут войти в компетенцию специальной программы эмбрио-физиологического мониторинга, регистрирующего морфологические отклонения в онтогенезе индивидуумов и нарушения основных физиологических показателей определяющих состояние организма (дыхание, пищеварение, усвоение и др.) в результате воздействия загрязнителей.

Популяционный и биоценологический уровни организации могут войти в компетенцию специальной программы экологического мониторинга, регистрирующего перестройки структуры природных сообществ, изменения продуктивности образующих его популяций и показателей устойчивости экосистем по отношению к воздействию антропогенного фактора.

В компетенцию перечисленных выше специальных программ входят, прежде всего, обоснованный отбор сравнительно небольшого числа показателей отклика, выработка и рекомендации стандартных методов отбора проб, их анализа и обработки, что позволят получать информацию в сопоставимой форме. Предполагаемый объем информации по программе ДИМОН не позволяет контролировать

слишком большое число разнородных показателей. Поэтому необходимым шагом оказывается обсуждение и принятие принципа их отбора. Так, например, по нашему мнению, удобно разделить все биологические показатели на две категории.

1. Функциональные, которые могут быть выражены производной по времени, т.е. как скорость изменения некоторой функции. При обработке результатов их численные значения могут служить основой определения коэффициентов в системе дифференциальных уравнений. Эта категория охватывает показатели продуктивности, дыхания, ассимиляции веществ и др.

2. Структурные, которые могут быть выражены интегралом по времени, т.е. как некоторый итог действий (функций) к моменту регистрации показателей. Эту категорию образуют показатели, характеризующие количество биомассы, число видов, содержание вещества в системе и др.

Тогда в программах ДИМОН, независимо от того, для какого уровня биологической организации они разработаны, среди контролируемых функциональных показателей, несомненно, первостепенное место должны занимать: 1) показатели роста, т.е. продуктивности; 2) показатели трат, т.е. дыхания и прижизненного отчуждения органического вещества (выделения, линьки и др.); 3) показатели состояния, т.е. потребления и усвоения пищи, скорости круговорота отдельных элементов и др.; 4) показатели влияния, т.е. скорости «входа», накопления и «выхода» отдельных загрязнителей из системы.

При отборе для ДИМОН структурных показателей биологического отклика неизбежно приходится (в отличие от функциональных показателей) классифицировать таковые в зависимости от уровня организации биосистем, поскольку само выделение уровней базируется на учете структурных особенностей, образующих систему элементов.

Первостепенное значение могут иметь следующие показатели: 1) при регистрации изменений структуры клетки — состояние ядерного аппарата и хромосомные аномалии, нарушения структуры оргanelл и цитоплазматических мембран; 2) при регистрации изменений структуры организма — симметрия и ее нарушение в распределении отдельных признаков среди особей, образующих популяцию; 3) при регистрации изменений структуры популяций — половой и возрастной состав, смертность и рождаемость; 4) при регистрации изменений структуры ассоциации, т.е. нескольких популяций видов в пределах одного трофического звена — видовое разнообразие и относительное обилие видов; 5) при регистрации изменений структуры сообществ — разнообразие пищевых связей и напряженность их, пространственная структура сообществ и ее изменения во времени и пространстве (сезонные и сукцессионные).

Ряд перечисленных показателей, разумеется, может быть продолжен. Однако, с уверенностью можно утверждать, что в програм-

мах наблюдений любой полноты названные выше показатели должны быть учтены.

Конкретная программа наблюдений за биологическими откликами на воздействие антропогенных факторов должна быть подчинена единой стратегии, суть которой заключается в установлении среди наблюдаемых биологических откликов отклонений от нормы в сторону патологии, приводящих к разрушению экосистем. В сущности при этом мы имеем дело с чисто медицинской постановкой вопроса по отношению к живым системам — вопроса о норме и патологии, самого важного, самого сложного и самого насущного вопроса в организации биологического мониторинга. И мы должны констатировать, что, как и в медицине, этот вопрос сегодня не решается однозначно. (*Ком. 6*)

Возможно, впрочем, что биологические системы оказываются слишком сложными, чтобы этот вопрос мог быть решен с однозначной определенностью. Неоднозначностью решений объясняются постоянно имеющиеся место трудности в определении норм предельно допустимых концентраций (ПДК) отдельных загрязнителей. При этом надо учесть, что различные службы, решающие специальные задачи, пользуются, как правило, и разными критериями, вследствие чего устанавливаемые нормы ПДК оказываются существенно различающимися. Поэтому при создании глобального мониторинга окружающей среды или биологической службы как его основной части предельно допустимыми нормами загрязнений на первом этапе должны быть приняты минимальные значения ПДК из числа установленных различными службами для отдельных загрязнителей. И эти нормы должны сохраняться вплоть до корректировки, которая будет проведена в итоге воплощения в жизнь мониторинга.

Попутно следует отметить, что все существующие в настоящее время нормы ПДК по ряду причин нуждаются в пересмотре. Во-первых, они были установлены при проведении эксперимента по классической схеме, когда действие различных концентраций одного загрязнителя изучалось на фоне поддержания постоянства условий эксперимента благодаря фиксированным уровням всех прочих факторов. Во-вторых, действие отдельных загрязнителей исследовалось изолировано, т.е. в отсутствие иных загрязнителей, в то время как в реальной жизни мы неизменно сталкиваемся с результатами комбинированного воздействия на биологические системы многих факторов, разрушающих благополучие природных систем. В-третьих, действие отдельных загрязнителей, как правило, изучается в условиях лаборатории на отдельных видах (так называемых тестовых организмах), выхваченных из обстановки естественного окружения популяциями других видов и потому ведущих себя несколько иначе. Таким образом, общепринятый и, к сожалению, распространенный прием установления ПДК мне представляется методически

неправильным, поскольку в природе популяциям отдельных видов приходится сталкиваться с комбинированными воздействиями на них загрязнителей, действующих в условиях непрерывного изменения факторов внешней среды. Нам представляется общепринятый прием установления ПДК методически неправильным еще и потому, что в сообществе, составленном многими популяциями, тестируемый (в опыте!) объект находится в постоянном взаимодействии с пищей, врагами и внешней абиотической средой, что существенно изменяет норму его реакции на воздействие загрязнителей.

Надо принять во внимание, что сложную биологическую систему, поведение которой зависит от большого числа физически разнородных факторов, следует изучать именно как сложную систему, с учетом проявления ее целостных свойств, т.е. специальными приемами и методами, разработанными в последнее время для систем «с плохой структурой». Сейчас стало очевидным, что целостные свойства больших и сложных систем без центрального управления, каковыми являются все экологические системы, не могут быть эффективно изучены с помощью классической схемы однофакторного эксперимента.

Поэтому при грандиозных масштабах планируемого глобального мониторинга окружающей среды, который потребует грандиозных интеллектуальных и материальных затрат, важно с самого начала предусмотреть и обосновать методологию пропагандируемого эксперимента.

Уже сегодня стало ясно, что его стратегическую основу должен составлять многофакторный эксперимент, планируемый на основе экономных и математически обоснованных схем опыта, позволяющих исследовать одновременно и независимо друг от друга влияние большой совокупности переменных на системы различной степени сложности.

### **Стратегия эксперимента**

Мониторинг не должен строиться предпочтительно на получении информации путем наблюдения (в виде описания их результатов) для анализа регистрируемых переменных по системе ДИМОН. По нашему мнению, мониторинг должен иметь равновеликую ДИМОН по объему специальную программу, методической основой которой является постановка активного эксперимента (по терминологии В.В. Налимова). Последний имеет целью исследовать вероятные ситуации, которые могут быть предсказаны на основании наблюдаемых тенденций изменения окружающей среды.

Именно активный эксперимент позволяет, связав воедино в рамках спланированного эксперимента «воздействие — отклик», сделать мониторинг прогностическим (ПРОМОН). Успехи в области планирования эксперимента позволяют одновременно исследовать совокупность действия многих независимых переменных на природные

системы с получением несложных моделей описания. Последние содержат количественные оценки взаимодействия переменных, которые легко поддаются биологической интерпретации. (Ком. 7)

Таким образом, результаты направленного сбора информации, позволяющие определить тенденции изменений в окружающей среде (программа ДИМОН), дают возможность осуществить постановку эксперимента, результаты которого могут служить основой прогнозирования биологических последствий изменения условий жизни (программа ПРОМОН).

Обычно тенденции выявляются в результате регистрации постепенных, небольших по абсолютной величине изменений отдельных переменных среды на протяжении длительного отрезка времени. При допущении сохранения тенденций неизменными в обозримые сроки (обычно годы) можно анализировать в эксперименте мнимые ситуации, которые возникнут в контролируемых системах. Такие сроки могут служить опорным моментом для выбора уровней переменных при постановке активного эксперимента.

Так, например, при постановке опыта по схеме полного факторного эксперимента ПФЭ  $3^n$  нижним уровнем может служить уже существующая концентрация соединения (действие которого исследуется), вторым уровнем его концентрация через 3 года (путем экстраполяции вперед при допущении сохранения темпов его накопления) и, наконец, третьим уровнем — его концентрация через 6 лет (при тех же допущениях). При составлении программы ПРОМОН необходимо предусмотреть:

1. Возможности пересмотра набора переменных, их уровней и времени осуществления эксперимента. Это диктуется, с одной стороны, возможным пропуском существенных переменных при отборе их из большой совокупности либо появлением новых переменных, влиянием которых невозможно далее пренебречь. С другой стороны, при медленных изменениях факторов окружающей среды возможны адаптационные перестройки структуры сообществ, что вынуждает варьировать время эксперимента или включать время как независимый фактор в план эксперимента.

2. Необходимость постоянного корректирования плана эксперимента как в направлении изменения числа переменных, так и в изменении самого плана. Поэтому вряд ли полезно рекомендовать какой-либо один или даже несколько планов из арсенала планирования эксперимента. Гораздо полезнее привлекать к его реконструкции высококвалифицированных специалистов. В дальнейшем с их помощью (а также программистов) должны быть разработаны специальные алгоритмы для машинной корректировки планов с целью отбора оптимального варианта для каждого из конкретных объектов. В принципе и даже технически эта задача не представляется

слишком сложной для ограниченного числа переменных (например, порядка десятка).

Подобного рода прогностический материал слежения за биологическим откликом в системе с постоянно корректируемой программой, «прощупывающий вперед» возможные последствия изменения внешней среды, распространяется на факторы, уже существующие в системе.

В их число, помимо обнаруженных загрязнителей, должны быть включены также обычные факторы, уровни которых. По данным ДИМОН, обнаруживают тенденцию к изменению. При этом, строго говоря, безразлично, возрастает или падает уровень фактора, поскольку прогностический мониторинг исследует вероятные последствия возникших в природе тенденций. Поэтому в сферу интересов ПРОМОН автоматически попадают такие внешне различные проблемы, как, например, эвтрофикация (влияние на жизнь водоемов повышенных концентраций обычных биогенных элементов, прежде всего азота и фосфора) и повышение кислотности природных вод (вследствие вымывания дождями из атмосферы окислов азота и серы в виде соответствующих кислот).

Набор переменных в каждом конкретном случае определяется особенностью объекта. При этом из контролируемого системой мониторинга числа переменных в первую очередь отбираются для постановки активного эксперимента те, темп изменения уровня которых выражен наиболее явно.

Второй областью прогностического мониторинга должно быть периодическое исследование с помощью активного эксперимента возможных последствий внезапного воздействия больших концентраций наиболее обычных или специфических для данного района загрязнителей на относительно благополучные природные экосистемы. Такие острые ситуации время от времени возникают в результате аварийных неконтролируемых сбросов загрязнителей в окружающую среду. Они случайны, их трудно предвидеть, но возможные последствия таких острых ситуаций должны быть исследованы, по крайней мере, для отдельных мест, благополучием которых по ряду различных соображений человек особенно дорожит. В качестве примеров таких острых ситуаций могут быть рассмотрены аварийные сбросы промышленных вод в районах курортов или разлитие нефти в результате аварии танкеров и др. Вполне очевидно, что для таких локусов весьма важно определить меру потенциальной устойчивости биологических систем к такого рода внезапным массивным воздействиям загрязнителей.

Для достижения этой цели могут быть поставлены эксперименты с включением в план изучения загрязнителей либо наиболее возможных (например, вблизи специфических промышленных пред-

приятый), либо наиболее распространенных в биосфере (например, нефть, РСВ, ДДТ и др.). Легко видеть, что число таких потенциальных «одноударных» загрязнителей будет более ограничено, чем при исследовании возможных последствий возникших тенденций. При этом осуществление эксперимента с целью изучения последствий острого воздействия не требует слишком подробных предварительных знаний о характере изменений переменных окружающей среды, вследствие чего и разнообразие рекомендованных планов эксперимента в этом случае может быть существенно ограничено. Кажется вполне разумным для острой разновидности ПРОМОН рекомендовать оптимальные по насыщенности планы для фиксированного числа переменных. При этом варианте прогностического мониторинга время обязательно должно быть включено в эксперимент в качестве одной из независимых переменных, поскольку наступление последствий «массированного» воздействия не может быть предсказано на основании априорной информации. Эта необходимость подкрепляется также трудностью обоснования выбора уровней загрязнителей, изучаемых в эксперименте.

Смысл острой разновидности ПРОМОН ясен, так как он отвечает, «что будет, если внезапно случится», в противовес первой разновидности, отвечающей «что будет, если будет продолжаться так и дальше».

Эта разновидность прогностического мониторинга по логике вещей требует постановки эксперимента в различное время сезона с целью исследования отклика на внезапное воздействие различных организмов, численное доминирование которых приурочено к различным периодам вегетации. Поэтому частота постановки эксперимента должна для каждого биотопа выбираться из соображений охвата максимально широкого числа видов, образующих сообщество определенного типа.

Нет сомнения, что оценка устойчивости отдельных популяций и сообщества в целом должна служить главным, хотя и не единственным, критерием при анализе результатов «острого» варианта ПРОМОН.

Трудно решить а priori, нуждается ли осуществление «острого» варианта прогностического мониторинга в постоянной корректировке программы и планов. Во всяком случае возможная степень корректировки для «острого» варианта должна быть значительно меньше, чем для «хронического» варианта ПРОМОН.

Таим образом, диагностический мониторинг (движение загрязнителей по трофическим цепям) в комбинации с прогностическим мониторингом должны, по нашему мнению, составлять основу стратегии биологического мониторинга на пути создания глобального мониторинга, контролирующего последствия изменений, связанных с деятельностью человека на суше, в воде и атмосфере. (Ком. 8)

**Биол. науки, №10, 1974.**

1) Сейчас уже трудно поверить, но еще в 1973 г. американцы, приехавшие в Москву для налаживания научных контактов между Environmental Protection Agency и Госкомгидрометом, высказывались весьма скептически о самой идее биологического мониторинга. Эдвард Голдберг считал, что бесполезно налаживать какую-либо систему наблюдений над показателями, не поддающимися непрерывной автоматической регистрации. Говард Одум (вполне оправдывая свое прозвище «крокодил») объявил категорически, что, по крайней мере, для водных экосистем вполне достаточно следить за содержанием в воде растворенного кислорода и объявлять тревогу, если это содержание снизится, скажем до 4–5 мг/л. Вот почему появление данной статьи было в то время более, чем актуальным.

2) То, что проблема отходов не входила и в сферу интересов социалистических предприятий, было конечно общеизвестно. Достаточно было посмотреть, например, на тот кошмар, который вытекал в Москву-реку около Андреевского моста (т.е. всего за 4–5 км выше Кремля по течению) – это были стоки Дорхимзавода. Но написать об этом открытым текстом было не только идеологически невыдержанным, но и просто невозможным, поскольку все данные о загрязнениях природных вод были секретными!

3) «Разрушение биосферы» – это, конечно, гипербола и «конкретных примеров» у автора, естественно не было, но припугнуть т.н. «директивные органы», от которых зависело финансирование экологических исследований, безусловно, следовало.

4) Высказанная здесь идея абсолютно верна. Пользуясь излюбленной В.Д. Федоровым терминологией, я назвал бы ее даже постулатом. Увы, т. н. «межведомственные барьеры» оказались непреодолимы и до сих пор у нас нет единой, независимой от других ведомств, службы мониторинга, а потому нет и не может быть не только стратегии, но даже и тактики природоохранной деятельности.

5) За малым дело стало – где взять необходимые для этого (и немалые!) деньги?

6) См. примечание к статье «Концепция устойчивости экологических систем».

7) См. комментарии к статье «Проблема предельно допустимых воздействий антропогенного фактора с позиций эколога».

8) Ну вот, все (или почти все) написано было правильно и убедительно и даже вполне доступно – без элементов математического и философского садизма – а денег на осуществление предложенной здесь программы нам так и не дали...

## ПРИНЦИПЫ ОРГАНИЗАЦИИ БИОЛОГИЧЕСКОГО МОНИТОРИНГА

Термин «мониторинг» относится к системе организационных долгосрочных наблюдений за изменениями биосферы, по некоторым показателям, установленным программой.

Объектом биологического мониторинга являются биологические системы и факторы среды, воздействующие на них. При этом первостепенное значение в системе наблюдений представляют не загрязнения и нарушения среды сами по себе, а разносторонние биологические отклики, вызванные в живых системах изменениями внешней среды. Основными приемами сбора информации в системе биологического мониторинга должны быть наблюдения и эксперимент. Наблюдение позволяет выявить основные тенденции в изменении биосферы. В реальной жизни мы неизменно сталкиваемся с результатом комбинированного воздействия на биологические системы многих факторов, разрушающих благополучие биологических систем.

Поэтому стратегическую основу изучения таких систем (в который воздействия и отклик должны быть связаны количественной зависимостью) должен составлять многофакторный эксперимент, планируемый на базе экономных и математически обоснованных схем постановки опыта. Последние предусматривают возможность одновременного и независимого друг от друга исследования влияния большой совокупности переменных на биологические системы различной степени сложности.

Такой эксперимент должен исследовать вероятные ситуации, которые могут быть предсказаны на основе знания тенденций изменения окружающей среды. При допущении постоянства темпа изменения отобранных для эксперимента показателей (например, скорость накопления в системе отдельных загрязнителей или скорость изменения какого-либо фактора среды) путем экстраполяции на обозримые сроки (обычно годы) легко могут быть выбраны ожидаемые уровни переменных, которые возникнут в контролируемых системах.

Таким образом, в эксперименте всякий раз исследуется воздействие на систему мнимых, но ожидаемых ситуаций, которые задаются условиями эксперимента по ряду отобранных факторов. Подобного рода эксперимент «прощупывает вперед» возможные последствия изменения внешней среды с целью определить меру потенциальной опасности совокупности факторов, которые обнаруживают тенденции к отчетливым (например, N и P при эвтрофикации водоемов) или внезапным (например, при аварийных сбросах загрязнителей) изменениям.

В результате постановки эксперимента могут быть получены относительно несложные полиномиальные модели описания, которые содержат количественные оценки взаимодействия независимых переменных. Последние легко поддаются биологической интерпретации [2].

Удобно разделить биологические показатели на две категории:

- 1) функциональные, которые могут быть выражены производной по времени, т.е. как скорость изменения некоторой функции. Эта категория охватывает показатели продуктивности, дыхания, ассимиляции веществ и др.;

- 2) структурные, которые могут быть выражены интегралом по времени, т.е. как некоторый итог действия (функций) к моменту регистрации показателей. Эту категорию образуют показатели, характеризующие количество биомассы, число видов, содержание веществ в системе и др.

Если принять, что понятие гомеостаза распространяется на механизмы поддержания постоянства одних характеристик благодаря непостоянству других, то гомеостаз системы оказывается механизмом регуляции, упорядочивающим во времени изменение свойств системы в направлении устойчивости групп характеристик, относящихся либо к процессам (экологические системы), либо к их результатам (организм человека). При этом можно предположить, что совокупность оценок, характеризующих «выход» процессов, регулируемых в системе гомеостатическими механизмами, «в норме» подчиняется распределению Гаусса [4].

С помощью критерия соответствия или приближенных методов проверки, связанных с расчетом показателя асимметрии и эксцесса, легко убедиться или усомниться в принятии гипотезы нормальности. В том случае, если гипотеза «проходит», можно полагать, что совокупности оценок характеризуют состояние «нормы» — тогда отрицательное влияние существующего уровня «отходов» можно считать компенсируемым другими процессами системы, и, следовательно, находящимся в рамках предельно допустимого воздействия. Наоборот, если гипотеза нормальности «не проходит», то оценки асимметрии и эксцесса могут рассматриваться как показатели отклонения от нормы. Такие участки в системе следует подчинить оперативному контролю. Если число независимых переменных, действие которых исследуется в эксперименте, может быть довольно большим, но, несомненно, ограниченным, то число регистрируемых откликов в биологических системах может быть практически бесконечным, поскольку любой признак живого может служить объектом контроля. Поэтому следует сформулировать некоторые правила отбора, предъявляемые к зависимым переменным.

**Первое требование** — для контроля за состоянием биосистемы следует отбирать показатели, относящиеся только (!) к процессам с гомеостатическими механизмами.

**Второе требование** — при соблюдении первого требования следует отдавать предпочтение показателям, характеризующим неспецифический отклик по отношению к различным возмущающим биосистемы факторам.

**Третье требование** – при соблюдении первых двух предпочтений следует отдавать интегральным показателям, и, в первую очередь, тем из них, которые быстро и надежно могут быть измерены инструментально.

«Не норма» одних показателей и «норма» других выдвигает перед экологом задачу, которую в медицине решает терапевт – «диагноза» болезни.

Можно предположить, что определенные сочетания «норм» и «патологий» отдельных показателей являются специфическими для различных видов «болезни» экосистем. В этом случае должен быть составлен перечень признаков каждой болезни. И тогда установление диагноза болезни равносильно установлению природы «возбудителя» болезни, т.е. природы возмущающего воздействия.

Однако достаточно правдоподобным представляется также и предположение об отсутствии специфичности действия разнообразных загрязнителей, по крайней мере, на показатели, характеризующие поток энергии и вещества в экосистеме.

И в том, и в другом случаях возникает потребность в способе объединения показателей, одни из которых говорят о хорошем качестве среды, а другие о плохом. При этом задача распадается на два последовательных этапа: первый, связанный с необходимостью введения оценки качества каждой зависимой переменной  $d_i$  и второй – с введением обобщенной оценки качества  $D$  по результатам оценок отобранных показателей  $d_i$ .

При решении сформулированной задачи можно, приняв логику ГОСТа, соответствию установленным нормам качества приписать оценку «1», несоответствию – оценку «0». Тогда наличие хотя бы одного «0» в наборе оценок качества свидетельствует о плохом состоянии системы. Дискретность оценок «0», «1», вероятно, оправдана при установлении качества промышленных продуктов. Однако, такой подход вряд ли плодотворен уже по той причине, что оценка качества должна быть функцией цели («хорошо» или «плохо» по отношению к цели). Так, например, вода, может быть хороша для полива теплиц, независимо от того, пригодна она для питья или нет.

Применительно к экосистемам гораздо перспективнее вместо дискретных оценок качества «0–1» использовать непрерывную шкалу оценок от «0» до «1». Тогда зависимая переменная  $d_i$  оказывается оценкой желательности какого-либо качества по исходному условию

$$0 \leq d_i \leq 1,$$

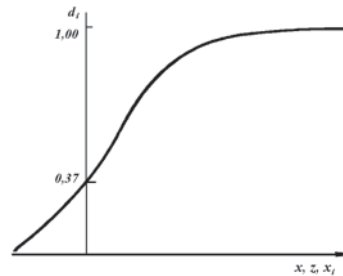
если  $x$  – независимая переменная, характеризующая какое-либо конкретное свойство (рис. 1). Особенности зависимости  $d_i = f(x)$  могут быть заданы «здоровым смыслом», который решительно отвергает представление о линейности, так как область изменения же-

лательности вблизи нормы предопределяет и существование области более крутого подъема этой функции.

Харрингтон [6] предложил описывать эту нелинейность формулой

$$d = e^{-e^{-z_i}}, \quad (1)$$

где  $z_i$  — кодированная переменная, которую можно легко связать линейной зависимостью с любыми реальными переменными  $x_i$ .



**Рис. 1.** График функции  $d = e^{-e^{-z_i}}$ , и переход к значению условной переменной  $z$

Общий вид функции (1), напоминающий логистическую кривую, изображен на рис. 1. По формуле (1) желательность, равная 0,993 (т.е. весьма близкая к единице), соответствует значению  $z=5$ ,  $d=0,98$  при  $z = 4$ ;  $d = 0,80$  при  $z = 1,5$ ;  $d = 0,68$  при  $z = 1,0$ ;  $d = 0,37$  при  $z = 0$  и, наконец,  $d = 0,0006$  (т.е. практически равна 0) при  $z = -2$ .

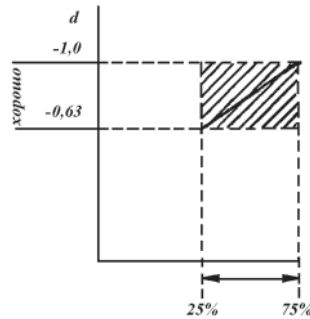
Для отыскания связи  $z$  с реальными независимыми переменными достаточно пределы нормальной изменчивости последних совместить с масштабом изменения  $z$  от  $-2$  до  $5$ .

Подробное обоснование подхода, использующего шкалу желательности Харрингтона для оценки качества биологических систем, дано в работе В.Н. Максимова [1].

В действительности в биологии вообще и в экологии в частности вид функции должен быть унимодальным, т.е. кривая зависимости должна иметь один максимум соответственно оптимуму желательности. Это означает, что недостаточность  $x$ , так же, как и избыточность, менее желательна, чем область его значений вблизи оптимума.

Поскольку самый вид унимодальных кривых может быть весьма разнообразен (симметричный, с лево- и правосторонней асимметрией), то, по-видимому, не имеет смысла пытаться задать его какой-либо определенной формулой.

Если в качестве опорного исходного положения вместо «больше — лучше» принять утверждение «чаще — лучше», то «лицо» экосистем по выбранным параметрам контроля задается функцией распределения ее показателей.



**Рис. 2. График перехода от оценки переменной в процентилях к оценке желательности**

Теоретически эти функции распределения каким-то образом должны быть связаны с понятием статистической нормы. Этот вопрос совершенно не изучен, так как понятие статистической нормы воспринимается лишь интуитивно.

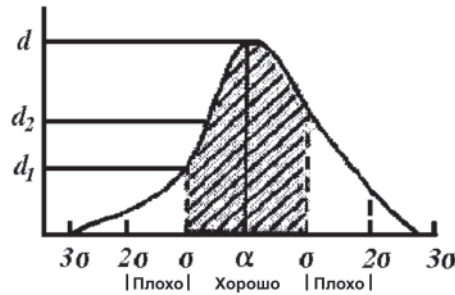
Тем не менее, независимо от характера распределения, максимуму может всегда быть приписана желательность, равная «1», и в этом случае основная трудность сводится к принятию решения, как и по какому правилу следует расставить нули слева и справа от «1».

Если пределы нормальной изменчивости переменной нам хорошо известны, то открывается возможность совместить с любым «крайним» нормальным значением каждого показателя желательность, равную 0,63, что соответствует на шкале Харрингтона [5] нижнему пределу понятия «хорошо». Для отыскания «крайнего» значения можно использовать много разнообразных путей, два из которых показаны ниже.

Первый путь принятия решения заимствован из медицинской практики и основан на методе персентилей [3]. Любые значения отклика, находящиеся в границах от 0,25 до 0,75 персентилей, следует считать нормальными, и тогда сопоставления конкретных значений этих персентилей для каждого отклика с указанным значением желательности дадут своего рода калибровочную прямую для перехода от любого реального показателя к значению его желательности (рис. 2).

Второй путь принятия решения основан на знании закона распределения показателей отклика в неповрежденной системе и допущении, что мы способны корректно определить оценку средней  $\bar{a}$  и оценку уклонения от средней  $\sigma$ . Тогда принятие гипотезы нормальности (в случае необходимости для «нормализации» следует произвести логарифмирование результатов) позволяет выделить область значений «норма», расположенных в границах от  $\bar{a} - \sigma$  до  $\bar{a} + \sigma$ , соответствующих оценке «хорошо» и охватывающих примерно 2/3 значений оценок отклика (рис. 3).

Область значений переменных, заданных условием  $a \pm 2\sigma$ , будет включать также и «плохие» оценки, свидетельствующие о неблагоприятном состоянии экосистемы.



**Рис. 3.** Область значения «нормы» и «отклонение от нормы» в пределах регистрируемых значений переменных

Однако, чтобы вынести суждение о «плохом» или «хорошем» состоянии экосистемы в целом, следует обратиться к обобщенному показателю желательности, который можно рассчитать как

$$D = \sqrt[k]{d_1 \cdot d_2 \cdot d_k},$$

где  $d_i$  есть найденное одним из вышеназванных способов кодированное значение частной желательности.

В заключение шкалу, заданную условием

$$0 \leq D \leq 1$$

следует прокалибровать с помощью здравого смысла относительно благополучия экосистемы, оцениваемого ее состоянием. В память подкупающей простоты так называемой балльной системы оценок в средней школе предлагается за такую основу принять следующую очевидную неочевидность:

D	1,0 – 0,8	0,8 – 0,6	0,6 – 0,4	0,4 – 0,2	0,2 – 0
Состояние	отличное	хорошее	посредствен- ное	плохое	очень плохое
Баллы	5	4	3	2	1

При существующем произволе оценки нормы, установления «крайних» границ «хорошего» и т.п., вряд ли целесообразно добиваться улучшения предлагаемой системы биологического мониторинга. Ее можно принять или отбросить на основании (опять-таки!) вполне субъективного мнения о том, чем она хуже или лучше других систем биомониторинга. Возможно, оправданной была бы попытка ин-

теркалибровать различные системы или, наоборот, позволить им существовать параллельно и независимо одна от другой, если единственным критерием их бытия признать их логическую обоснованность и завершенность построения.

### **Литература:**

*Максимов В.Н.* Специфические проблемы изучения комбинированного действия загрязнителей на биологические системы // Гидробиологический журнал. Киев, 1977. Т. XIII. Вып. 4. С. 34–45.

*Максимов В.Н., Федоров В.Д.* Применение методов математического планирования эксперимента при отыскании оптимальных условий культивирования микроорганизмов. М., МГУ, 1969. С. 125.

*Сепетлиев Д.* Статистические методы в научных медицинских исследованиях. М., Медицина, 1968. С. 412.

*Федоров В.Д.* Проблема предельно допустимых воздействий антропогенного фактора с позиций эколога // Всесторонний анализ окружающей природной среды. Л., Гидрометеиздат, 1976. С. 192–212.

*Федоров В.Д.* Проблема оценки нормы и патологического состояния экосистем // Научные основы контроля качества поверхностных вод по гидробиологическим показателям. Л., Гидрометеиздат, 1977. С. 6–12.

*Harrington E.C.* Industrial Quality Control. 1965. Vol. 21. № 10. P. 494–498

**В кн. «Изучение загрязнения окружающей природной среды и его влияние на биосферу».  
Л., Гидрометеиздат, 1979.**

## КОНЦЕПЦИЯ УСТОЙЧИВОСТИ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ

Главной особенностью биологических систем следует считать их сложность. Последняя обусловлена разнообразием элементов, образующих систему, и особенностями связей между ними (напряженность и соподчинение). Невозможность изучить все переменные в системах повышенной сложности неизбежно вносит субъективный момент при отборе тех немногих, которые оказываются с точки зрения специалиста наиболее важными для понимания сути исследуемого явления.

Поэтому априорное ранжирование переменных по важности (произведенное сознательно или бессознательно) оказывается необходимым этапом, предшествующим исследованию биологических систем любой сложности.

Вынужденная необходимость оперировать ограниченным числом переменных при изучении интегральных свойств очень сложных систем не позволяет установить простые причинно-следственные связи между разнообразными свойствами биологических систем. Это породило в биологии точку зрения, что целое оказывается больше составляющих его частей, вследствие чего свойства целого не могут быть эффективно исследованы после разделения целого на части при изучении свойств последних. (*Ком. 1*) Следствием такого подхода явилась мысль о существовании особых биологических законов, которые не могут быть объяснены с позиций строгих положений таких наук, как физика и химия. Эта точка зрения достаточно плодотворна, так как выдвигает на повестку дня исследование интегральных, целостных свойств биологических систем, которые отражают «лицо систем», — их облик, судьбу и соподчинение.

Определим биологическую систему как объект способный к производству негэнтропии, целостные свойства которого есть результат взаимодействия образующих его частей. (*Ком. 2*)

Выделим у биологических систем в качестве основных следующие целостные свойства:

- а) сложность, которая определяется разнообразием элементов и связей между ними, а также напряженностью связей в системе;
- б) автономность, которая определяет особенности положения системы на правах подсистемы в пределах более крупной системы;
- в) надежность, которая определяет вероятность осуществления процессов в системе и поддержания во времени постоянства ее свойств;
- г) устойчивость, которая определяет способность биосистем противостоять внешним возмущающим воздействиям при сохранении «лица» системы, определяемого ее предысторией.

Существуют объективные основания для разделения биологических систем на три группы в зависимости от различий в механизме регуляции их поведения:

1) биологические системы *a*-типа с центральным управлением, т.е. имеющие подсистему, регуляторная связь которой с любым элементом сильнее, чем связь этого элемента с любым другим, произвольно взятым. К этой категории относятся все животные организмы с центральной и вегетативной нервной системами;

2) биологические системы *p*-типа с «пассивным» управлением [8], куда можно отнести растительные организмы с их гуморальной регуляцией;

3) биологические системы *r*-типа со «случайным (random)» управлением, куда можно отнести все экологические системы, не несущие специальной «программы поведения» в молекулах ДНК, как это имеет место в первых двух случаях.

Вполне естественно, что для биологических систем различных типов и важность перечисленных целостных свойств будет различна.

Так, для систем, обладающих программой (*a*-тип и *p*-тип), первостепенное значение будут иметь такие целостные свойства, как надежность и автономность, от которых в первую очередь зависит выполнение программы. В то же время для экологических систем (*r*-тип) первостепенное значение будут иметь такие целостные характеристики, как сложность и устойчивость, от которых в первую очередь зависит их судьба, т.е. способность противостоять случайным «незапрограммированным» возмущениям внешней среды.

Из соображений удобства при обосновании способов измерения целостных свойств экологических систем полезно выделить из числа таких незапрограммированных возмущений абиотической компоненты следующие три группы факторов:

Первая группа — факторы внешней среды, вовлекаемые во взаимодействие с живой компонентой системы, т.е. оказывающие на нее воздействие и испытывающие ответное воздействие со стороны организмов. Эти факторы должны быть отнесены к внутрисистемным (например, биогенные элементы).

Вторую группу факторов внешней среды образуют так называемые внесистемные факторы, которые определяют условия существования конкретных экосистем в пределах более крупных системных образований, не испытывая при этом заметного ответного воздействия со стороны биотической компоненты (таковы, например, солнечная радиация, температура, влажность и соленость).

Наконец, третью группу факторов образуют так называемые возмущающие факторы, к воздействию которых экосистемы плохо подготовлены (или не подготовлены вовсе) предшествующим ходом эволюции видов и предысторией формирования конкретных сооб-

ществ в условиях конкретных биотопов. К их числу могут принадлежать физически разнородные факторы, но их отличительной особенностью оказывается внезапность (в геологическом масштабе времени) воздействия, вызванная необычно резким для системы изменением их интенсивности. К такому воздействию может быть отнесено резкое изменение запаса какого-либо «обычного» химического элемента в некоем местообитании (например, соединений азота и фосфора в водоеме, породивших проблему эвтрофикации) или, напротив, редкого элемента (например, солей тяжелых металлов Hg, Pb, Cd) или, наконец, появление «нового» для жизни вещества, синтезированного человеком (например, ДДТ, РСВ и другие пестициды).

Собственно говоря, именно интенсификацией возмущающих факторов, связанных с разнообразием форм и усилением масштабов человеческой деятельности в биосфере, и объясняется та первостепенная важность, которую приобрела проблема изучения устойчивости природных систем в настоящее время. Поэтому дальнейшее изложение материала будет ограничено обсуждением некоторых общих положений устойчивости экологических систем и обоснованию способов ее измерения.

### Измерение стабильности переменных

Биологическая система обладает множеством характеристик, отражающих особенности ее организации. Такие характеристики могут быть рассмотрены в качестве переменных системы, и при любом изучении системы постоянно возникает потребность оценить их поведение во времени и (или) пространстве.

Для оценки изменения во времени отдельной переменной предлагается измерение ее стабильности ( $S_1$ ), как оценки колебания единичных значений функции вокруг среднего. Таким образом, стабильность определяется, как мера непостоянства любой функции во времени. Оценками  $S_1$  могут быть средние значения отклонения  $\Delta_1$  или квадрата этого отклонения  $\Delta_2$  переменной отнесенные к ее среднему значению [4]:

$$\Delta_1 = \frac{1}{n} \frac{\sum_{j=1}^n |\Delta x_j|}{\bar{X}} \quad (1)$$

$$\Delta_2 = \frac{1}{n} \frac{\left( \sum_{j=1}^n \Delta x_j^2 \right)^{\frac{1}{2}}}{\bar{X}} \quad (2)$$

где  $x_j$  — значение измеряемой переменной в момент измерения, а  $n$  — число измерений  $\Delta x_j = x_{j+1} - x_j$  и  $\bar{x} = \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n x_j$ .

Другим способом оценки  $S_i$  может служить предложенный нами ранее [5] показатель неоднородности распределения признака, который является оценкой соотношения среднего геометрического к среднему арифметическому значению переменной ( $\Delta_3$ ),

$$\Delta_3 = \frac{\left( \prod_{j=1}^n x_j \right)^{\frac{1}{n}}}{\bar{X}} \quad (3)$$

Независимо от того, каким способом произведена оценка стабильности отдельных переменных, можно показать, что при ранжировании найденных значений  $S_i$  вся полученная совокупность оценок образует бимодальное распределение [4]. При этом одна из совокупностей оценок относится к показателям, которые характеризуют скорость процесса (т.е. интенсивность функции), и, следовательно, эти оценки могут быть выражены производной по времени. Назовем их функциональными и положим, что

$$S_\phi = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n S_i \quad (4)$$

Вторая совокупность группирует оценки показателей, которые могут быть рассмотрены как некоторый итог процессов (функций) к моменту наблюдений и, следовательно, такие оценки могут быть выражены интегралом по времени. Назовем их структурными, и положим аналогично, что

$$S_c = \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n S_j \quad (5)$$

Важнейшей функциональной характеристикой экосистемы является, очевидно, продуктивность, отражающая скорость образования органического вещества (биомассы) отдельными популяциями, образующими сообщество. Важнейшей структурной характеристикой экосистем является биомасса популяций.

Проблема целостного описания системы сводится к тому, как на основе многочисленных отдельных оценок независимых переменных можно количественно оценить целостные свойства этой системы. Для решения поставленной задачи разделение показателей биотической компоненты экосистемы на функциональные и структурные представляется весьма плодотворным, поскольку при этом возникает возможность сопоставления средних оценок (или поло-

жений модального класса) стабильности  $S_{\phi}$  и  $S_c$ . Такое сопоставление приводит к введению некоей меры, характеризующей внутреннее состояние системы, и эта мера, как будет показано ниже, определяет гомеостаз экосистемы.

### Гомеостаз биологических систем

Первоначально термин «гомеостаз» был введен в 1932 г. Кеннемом [6] для обозначения сложившихся в процессе эволюции механизмов поддержания живыми организмами условий внутренней среды (например, постоянство сахара в крови, постоянная температура тела у теплокровных животных). Это постоянство непрерывно нарушается изменяющимися условиями внешнего мира и непрерывно восстанавливается за счет специальных внутренних механизмов с обратной связью. Эти механизмы находятся под управлением вегетативной нервной системы и, следовательно, присущи всем живым системам с центральной подсистемой управления, т.е. системам *a*-типа или просто *a*-системам.

Много позднее автор [1], анализируя особенности организации *a*- и *r*-систем, обратил внимание на существование принципиального различия между ними. Так, для *a*-систем функциональные перестройки направлены на поддержание, в конечном счете, постоянства структурных характеристик (например, сохранение специфического внешнего облика систем за счет функционирования механизмов регуляции обмена веществ). Для *r*-систем структурные перестройки направлены на поддержание постоянства функциональных характеристик. Так, например, изменение соотношения свето- и теплолюбивых форм, тепло- и холодолюбивых видов позволяет поддерживать постоянство продукционных характеристик в течение вегетационного периода при варьировании температурных условий и освещенности. Таким образом, наличие экологических механизмов, периодически поддерживающих постоянство функциональных характеристик *r*-систем в пределах определенных границ, позволяет применить к ним концепцию гомеостаза после ее обобщения и формализации.

Будем считать, что понятие гомеостаза распространяется на механизмы поддержания постоянства одних характеристик благодаря непостоянству других. Это означает, что возникновение относительно устойчивых свойств одной части системы обеспечивается дополнительной неустойчивостью других ее свойств.

Таким образом, гомеостаз есть механизм регуляции, упорядочивающий во времени изменение свойств системы в направлении устойчивости групп характеристик, относящихся либо к процессам (*r*-системы), либо к их результатам (*a*-системы). В экологических системах, в частности, возникновение дополнительного непостоянства

связано с изменением относительного обилия отдельных популяций, т.е. с изменением удельной доли биомасс видов при постоянстве скорости ее образования организмами одного сообщества.

В работе В.Д. Федорова и С.А. Соколовой [4] мерой гомеостаза ( $G$ ) живой компоненты экосистемы служило отношение

$$G = \frac{S_c}{S_\phi}. \quad (6)$$

Однако по соображениям чисто практического удобства, связанных с введением нормирования  $0 \leq G \leq 1$ , меру гомеостаза лучше рассчитывать, если значения показателей стабильности  $S_i$  определяются по формуле (3), из выражения

$$G = 1 - \frac{S_c}{S_\phi} \quad \text{при} \quad S_c \leq S_\phi, \quad (7)$$

а при определении оценок стабильности по (1) и (2) — из выражения

$$G = 1 - \frac{S_\phi}{S_c} \quad \text{при} \quad S_c \geq S_\phi. \quad (8)$$

Таким образом, в живой системе различным переменным может быть приписана различная абсолютная мера изменчивости в зависимости от выбранного способа оценки  $S_i$ .

Закономерно возникает вопрос: каковы причины изменчивости отдельных характеристик? Существует 2 группы таких причин.

Во-первых, внутренние причины, обусловленные особенностями взаимодействия элементов, образующих систему, и отражающие правила соподчинения элементов и связей между ними. Таковы, например, колебания численности в системе двух популяций при взаимоотношениях между ними типа «хищник — жертва». Важнейшая особенность изменений, вызываемых внутренними причинами, — их флуктуирующий характер, т.е. изменение их с переменной амплитудой и частотой в пределах некоторой области, которая является нормой при обычных условиях существования системы.

Во-вторых, внешние причины, обусловленные особенностями воздействия возмущающих факторов окружающей среды, способные вызывать отклонения заданных переменных системы за пределы нормы.

Именно эти возмущающие внешние причины ставят вопрос о допустимой величине отклонения от нормы, т.е. такого отклонения, при котором экосистема еще способна противостоять внешним возмущениям и ликвидировать их последствия в результате действия механизмов гомеостаза, упорядочивающих положение дел. Таким образом, мы приходим к понятию устойчивости, как целостной характеристики системы, выраженной в способности противодействовать внешним воздействиям.

Тогда определим устойчивость системы, как допустимую (без риска разрушения системы) меру отклонений заданных свойств системы от нормы, вызванную возмущающими внешними воздействиями. В данном определении устойчивость системы устанавливается, во-первых, по отношению к ограниченному числу выбранных переменных, которые мы будем называть заданными, и, во-вторых, по отношению к ряду конкретных возмущающих воздействий среды. В этом случае об устойчивости системы можно судить по величине отклонений заданных переменных от нормы, вызванных внешним воздействием определенной интенсивности. При этом возникает необходимость установления не просто меры отклонения заданных свойств системы, а допустимой меры отклонений, которые со временем могут быть ликвидированы самой системой.

В заключение этого раздела нам казалось важным обратить внимание на идею связи допустимой меры отклонений заданных переменных с мерой гомеостаза. Сама идея подобной связи весьма конструктивна, поскольку мера гомеостаза определена выше достаточно однозначно, а вопрос о допустимой мере отклонений в отрыве от идеи связи с мерой гомеостаза немедленно приобретает остроту и неясность в определении «нормы» и «патологии».

### **Инварианты как показатели устойчивости биосистем**

Из непостоянства отдельных переменных (оценки  $S_i$ ) не следует, разумеется, вывод о неустойчивости систем. Уже обобщенное толкование гомеостаза логически приводит к возможности существования инвариантов, т.е. некоторых характеристик системы, постоянных во времени. Правда, оговоримся, что оценка в виде средней (формулы (4), (5)), строго говоря, не может быть инвариантом, так как при этом мы оцениваем некоторую среднюю неустойчивость отдельных показателей, которые не способны отражать более целостные характеристики состояния системы. Однако, при очень грубом приближении, когда выполняется условие  $0 \leq G = \text{const}$ , простейшей формой того, что мы решаемся рассмотреть в виде инварианта, оказывается все же средняя оценка стабильности функциональных показателей экосистемы.

Более типичный случай инварианта, когда рассматриваемые свойства в норме вообще неизменны (или инвариантны) во времени, может быть обусловлен сложной комбинацией согласованно изменяющихся переменных. Определение «согласованно изменяющиеся» подразумевает строгое соблюдение правил соподчинения функций, которое достигается с помощью вегетативной нервной системы в системах с центральным управлением, вследствие чего для  $a$ -систем легче отыскать инварианты, чем для  $r$ -систем.

Тем самым мы приходим к более целостному толкованию устойчивости (хотя и менее конструктивному), как поддержанию во времени инвариантных свойств, благодаря комбинированному, упорядоченному взаимодействию непрерывно изменяющихся отдельных переменных системы.

Инвариантами экологических систем могут быть:

а) постоянство соотношений реакций синтеза и распада органического вещества в системе (в единицах энергии);

б) постоянство соотношений скорости движения отдельных элементов через звенья трофической цепи. Однако, эти инварианты экосистемы трудны для практического применения, поскольку их измерение требует большой предварительной экспериментальной работы.

Конкретными обобщенными показателями, которые можно измерять, могут быть:

а) в пределах одного трофического звена — показатель  $B \cdot P^*$  [3], где  $B$  — биомасса, а  $P^*$  — скорость ее образования;

б) в пределах соседних трофических звеньев — показатель  $B^x \cdot B^{жс}$ , отражающий взаимодействие хищника ( $B^x$ ) и жертвы ( $B^{жс}$ ).

На основании оценок  $B \cdot P^*$  и  $B^x \cdot B^{жс}$  могут быть составлены уравнения, при конструировании которых в качестве исходных предпосылок могут оказаться полезными следующие биологически правдоподобные допущения:

$$P_1^* \cdot B_1 + P_2^* \cdot B_2 + \dots + P_k^* \cdot B_k = \sum_{j=1}^k P_j^* \cdot B_j = const, \quad (9)$$

$$\frac{P_1^* \cdot B_1}{P_2^* \cdot B_2} + \frac{P_2^* \cdot B_2}{P_3^* \cdot B_3} = \dots = \frac{P_k^* \cdot B_k}{P_{k+1}^* \cdot B_{k+1}} = const, \quad (10)$$

$$\left[ B_1^x \cdot B_1^{жс} + B_2^x \cdot B_2^{жс} + \dots + B_k^x \cdot B_k^{жс} \right] \div k = const, \quad (11)$$

$$\frac{B_1^x \cdot B_1^{жс}}{B_2^x \cdot B_2^{жс}} + \frac{B_2^x \cdot B_2^{жс}}{B_3^x \cdot B_3^{жс}} = \dots = \frac{B_{k-1}^x \cdot B_{k-1}^{жс}}{B_k^x \cdot B_k^{жс}} = const. \quad (12)$$

Важно подчеркнуть, что показатели  $B \cdot P^*$  и  $B^x \cdot B^{жс}$  не являются инвариантами системы в полном смысле этого слова. Можно лишь утверждать, что они в неявной форме отражают движение энергии в системе и поэтому могут быть использованы. Вследствие этого более корректно именовать их (впрочем, как и образующие их показатели биомассы и продуктивности) вариантами системы, постулируя, что усложнение вариантов, оправданное логическими предпосылками, будет асимптотически приближать их к теоретически возможным инвариантам экосистемы. Примером такого усложнения ва-

риантов могут оказаться показатели  $B \cdot P^* \cdot D$  и  $\frac{B \cdot P^* \cdot D}{\lg W}$ , где  $D$  – информационный индекс разнообразия [7], а  $W$  – число видов.

### Измерение устойчивости экосистем

После того как были определены и конкретизированы основные понятия, входящие в определение устойчивости экосистемы, можно перейти к обсуждению приемов оценки ее общей устойчивости. Разумеется, могут быть придуманы разнообразные и многочисленные способы оценок такого рода. Ниже предлагается несколько способов такой оценки с помощью так называемого коэффициента устойчивости, который обозначим как  $\chi$ .

**Канонический способ.** Если мы возмущающему началу также припишем возможность отклонения от нормы, то мерой возмущающего действия окажется именно эта мера отклонения независимой переменной от нормы, т.е.

$$\frac{|X|_H - |X|_1}{X_H} = \frac{\Delta X}{X_H}. \quad (13)$$

Тогда и результат воздействия, и отклик системы по заданным свойствам на воздействие  $\Delta x$  можно выразить относительным отклонением от нормы зависимой переменной, т.е.

$$\frac{|Y|_H - |Y|_1}{Y_H} = \frac{\Delta Y}{Y_H}. \quad (14)$$

Отношение этих величин может быть названо коэффициентом устойчивости системы

$$\chi = \frac{\frac{\Delta X}{X_H}}{\frac{\Delta Y}{Y_H}} = \frac{\Delta X \cdot Y_H}{\Delta Y \cdot X_H}. \quad (15)$$

В «норме» экосистемы  $\chi$  будет равен 0 как при сохранении «нормы» воздействия внешних факторов, так и при поддержании механизмами гомеостаза инвариантных свойств системы.

**Выборочный способ** оценки коэффициента устойчивости основан на учете неравномерности распределения оценок воздействующего начала и регистрируемого отклика системы (см. формулу (3)).

При этом предполагается, что показатель стабильности  $S_{i|\Delta z}$  измеряемых переменных и рассчитанных свойств системы (вариантов) оказывается пригодной мерой оценки неоднородности в со-

поставляемых совокупностях значений отдельных переменных. Иными словами, подразумевается неявное тождество способа оценок  $\Delta\chi$  и выражения  $1 - S_{i|\Delta_3}$ . Этот способ избавляет от необходимости кропотливой работы по оценке нормы и меры допустимых отклонений в экосистеме. Тогда

$$\chi = \frac{(1 - S_{|\Delta_3|})_{отк}}{(1 - S_{|\Delta_3|})_{возд}}, \quad (16)$$

где  $S_{i|\Delta_3}$  — показатель неоднородности распределения оценок переменных, рассчитанный по формуле (3). Важно отметить, что откликом системы в этом случае служит оценка одного из вариантов, которому мы приписываем решающее значение при определении состояния системы (например, оценка по  $B \cdot P^* \cdot D$ ). При этом в качестве возмущающего начала также используется оценка стабильности *только* одной из независимых переменных, действию которой мы приписываем отклик системы.

Вариантом выборочного способа является оценка коэффициента устойчивости по средним значениям совокупности оценок  $S_i$ , относящихся к воздействующим началам и «откликам системы»:

$$\chi = \frac{1 - \frac{1}{n} \sum_1^n S_{iотк}}{1 - \frac{1}{n} \sum_1^n S_{jвозд}} \quad (17)$$

Назовем эту разновидность рекогносцировочным способом, применимым при изучении комбинированного воздействия возмущающих начал на экосистему.

**Способ трех средних** использует для оценки коэффициента устойчивости средние значения стабильностей, определенных любым из способов, относящихся к оценкам возмущающего начала ( $\bar{S}_B$ ) и состояния системы ( $\bar{S}_\phi$  и  $\bar{S}_c$ ):

$$\chi = \frac{G}{1 - S_{|\Delta_3|}} \quad (18)$$

При допущении эквивалентности  $1 - S_{|\Delta_3|}$  и  $S_B$  вариантом способа трех средних оказывается оценка

$$\chi = \frac{G}{S_B} = \frac{1 - \frac{S_c}{S_\phi}}{S_B} = \frac{S_\phi - S_c}{S_B \cdot S_\phi} \quad (19)$$

## Заключение

При обсуждении развиваемых представлений об устойчивости обратим внимание на несколько узловых, по нашему мнению, моментов, которые придают конкретный характер нашим построениям.

1. Первый из них касается разбиения характеристик экосистемы на функциональные и структурные, что позволяет ввести количественную меру гомеостаза ( $G$ ).

2. Одна и та же переменная при различных способах регистрации одновременно может служить основой для получения характеристики возмущающего начала (например, увеличение общего запаса азота в системе  $\Delta N$ , приводящее к эвтрофикации), структурной характеристики (содержание различных форм азота в текущий момент времени), функциональной характеристики (скорость изменения содержания азота в окружающей среде) и характеристики инварианта (скорости круговорота азота в системе). Это позволяет отчетливо классифицировать полученный материал в зависимости от его полноты, способа получения, методов обработки и целей исследования, что является кардинальным моментом при определении средних значений получаемых совокупностей оценок переменных (внесистемные, структурные, функциональные, комбинированные — варианты и инварианты).

3. Принципиально важно допущение, что при  $G = const \geq 0$  все оценки переменных системы ( $\Delta y_i$ ) оказываются в пределах нормы, вследствие чего было конкретизировано понятие «норма» системы по норме заданных свойств и определена область нормы как для внешних и внутренних факторов ( $\bar{y} \pm \Delta y_i$ ), так и для возмущающих воздействий среды ( $\bar{x} \pm \Delta x_i$ ).

4. Постулируется, что при  $G \rightarrow 0$ , когда выполняется условие  $0 < G \neq const$ , т.е. в период падения гомеостаза, все наблюдаемые отклонения отдельных переменных и показателей заданных свойств системы находятся в допустимых пределах. Это позволяет установить положение «красной черты», обозначающей границу, до пересечения которой изменение свойств системы, вызванное возмущающим воздействием, обратимо. Отклонения, выходящие за границу красной черты, оказываются критическими, поскольку при  $G=0$  они будут приводить экосистему либо к необратимому изменению облика (не устранимые нарушения свойств, указывающие на появление «новой» экосистемы), либо к ее разрушению как системы.

Сформулированные постулаты пригодны в качестве исходных предпосылок при конструировании цифровой модели устойчивости экосистемы, предсказания которой могут быть легко проверены в эксперименте. Остается надеяться, что она может оказаться полез-

ной в практических ситуациях, возникающих в результате все возрастающего влияния человеческой деятельности на природные экологические системы. (Ком. 3, 4, 5, 6)

### Литература:

Федоров В.Д. Особенности организации биологических систем и гипотеза «вспышки» вида в сообществе // Вестник МГУ. Серия биология. 1970. № 2. С. 71–81.

Федоров В.Д. Биотическое разнообразие фитопланктонного сообщества и его продукционные характеристики // Биологические науки. 1970. № 2. С. 7–15.

Федоров В.Д. Проблема сложного в биологии и особенности ее решения // Вестник МГУ. Серия биология. 1972. № 6. С. 30–42.

Федоров В.Д., Соколова С.А. Об устойчивости планктонного сообщества и некоторых характеристик внешней среды // Океанология. 1972. Вып. 6. С. 1057–1065.

Федоров В.Д. Новый показатель неоднородности структуры сообщества // Вестник МГУ. Серия биология. 1973. № 2. С. 94–96.

Cannon W.B. The Wisdom of the Body. London/ 1932/

MacArthur R. H. Fluctuation of Animal Population and a Measure of Community Stability // «Ecology». 1955. Vol. 36. P. 533–636.

Milsum J. H. The Nature of Living Control Systems // «Engng. J.» 1961, 47, 5. P. 34–38.

### В сб. Всесторонний анализ окружающей среды, Гидрометеондат, 1975.

1) Мысль о том, что целое есть нечто большее, чем сумма частей, была высказана еще кем-то из античных философов. Из этого, вообще говоря, не следует, что нельзя изучать целое, разложив его на части. Если затем удастся выяснить все связи, благодаря которым эти части объединяются в единое целое, обладающее присущими ему эмерджентными свойствами, то теоретически вполне возможно понять и происхождение этих свойств. Классический пример — связь валентности химических элементов со строением внешних электронных оболочек их атомов. Проблема, однако, в том, что в биологических системах практически невозможно изучить все элементы и, тем более, связи между ними. Отсюда и тот кризис, который мы наблюдаем в настоящее время в экологических исследованиях, основанных на принципах редукционизма.

2) Без негэнтропии, конечно, в те времена нельзя было обойтись, претендуя на серьезные научные обобщения. Дань моде — ничего не поделаешь! Правда, домашний холодильник тоже «производит» негэнтропию в результате взаимодействия образующих его частей, но, поскольку этот объект создан человеком, его можно отнести к продуктам жизнедеятельности вида *Homo sapiens*, т.е. в некотором смысле — к биологическим системам.

3) К сожалению, приходится констатировать, что надежды автора пока не оправдываются. Понятие устойчивости экосистем до сих пор

остаётся весьма туманным и трактуется самыми разнообразными способами, а предложенные здесь методы измерения устойчивости не нашли сколько-нибудь широкого применения. Простейшее объяснение этого печального обстоятельства может быть в том, что данную статью мало, кто прочел; из тех, кто все-таки прочел — мало, кто понял; а из тех, кто понял, немногие согласились с тем, что здесь написано. К тому же наряду с понятием устойчивости появились еще такие же метафорические, т.е. не имеющие четкого определения (а, значит, и способа измерения), понятия, как упругость и стабильность экосистем.

4) Рискну предложить и еще вариант объяснения. Я полностью согласен с тем, что сказано здесь в разделе о гомеостазе о принципиальных различиях в механизмах регуляции у организма и экосистемы. Более подробно и аргументировано это было рассмотрено В.Д. Федоровым 4 годами раньше в работе [1]. Наиболее существенно, по-моему, то, что эти различия *a*-систем и *r*-систем имеют следствием смертность организма (*a*-системы) и бессмертие экосистемы (*r*-системы). Поэтому для организма понятия «нормы» и «патологии» имеют вполне осмысленное содержание, так как есть некоторая шкала, на которой можно провести более или менее четкую границу между нормальным уровнем функционирования организма и его патологическими нарушениями. Эта шкала — близость смерти. Поэтому, скажем, температура тела у взрослого человека выше 40°C — несомненный признак патологии и вовсе не потому, что статистическая норма для этого показателя составляет 36,6°C. Напомню, кстати, как трудно отличить норму от патологии в случае психических заболеваний и понятно, почему: продолжительность жизни у шизофреника может быть не меньше, чем у психически здорового индивидуума.

5) Совсем другое дело — экосистема. Сохранение функции за счет структурных изменений в *r*-системе означает, что внешний облик экосистемы (или, как предлагает говорить В.Д. Федоров, ее «пейзажность») может кардинально измениться, а продуктивность при этом останется относительно постоянной. Это и есть бессмертие, потому что, во-первых, изменение «пейзажности» происходит достаточно медленно и нельзя установить момент, когда, скажем, мезотрофный водоем превращается в эвтрофный, а озеро — в болото. Во-вторых, в отличие от смерти, процесс экологической сукцессии (а именно о ней, в сущности, и идет речь!) обратим. Но если это так, то становится совершенно бессодержательным столь популярное нынче словосочетание: «здоровье экосистемы» или даже «здоровье биосферы». Ведь, если уподобить ту же эвтрофикацию водоемов некоей болезни, то неизбежно придется признать болото менее «здоровой» экосистемой, чем бывшее когда-то на этом месте озеро. Полагаю, что абсурдность подобного заключения очевидна (во всяком случае — для грамотного эколога).

6) Но отсюда следует и полная безнадежность мечты о том, что с помощью каких-либо теоретических ухищрений мы когда-нибудь сможем найти ту самую «красную черту», которая отделит «нормальную экосистему» от «поврежденной», «нарушенной» и т.п. А поэтому вряд ли стоит тратить интеллектуальные и, тем более, экспериментальные усилия на поиски критериев устойчивости экосистем и способов ее измерения.

## БИОЛОГИЧЕСКИЙ МОНИТОРИНГ: ОБОСНОВАНИЕ И ОПЫТ ОРГАНИЗАЦИИ

Система мониторинга есть система организованных долгосрочных наблюдений, непрерывных и периодических, за изменениями биосферы по ряду показателей, установленных программой. Основная причина интереса к мониторингу со стороны общества и национальных правительств кроется в заботе о здоровье и благополучии человека. Сегодня положение дел таково, что масштабы и формы человеческой деятельности вызывают в окружающей среде некомпенсируемые природой разрушения. Поэтому организация системы наблюдений за тенденциями изменения биосферы оказывается вынужденным и неотложным шагом.

В настоящее время уже осуществляются или планируются программы мониторинга для химических и физических явлений. Однако, наблюдения только за изменениями абиотических условий недостаточны для формирования правильных представлений о состоянии и судьбе биосферы. Природа воздействующих начал, пути распространения загрязнителей и конечная локализация их в пространстве, оценка причиненного экосистемам и здоровью человека ущерба требуют решения многочисленных вопросов, неизбежно затрагивающих все формы человеческой деятельности. Стала очевидной необходимость создания системы мониторинга, охватывающего все аспекты окружающей среды. Задача такого глобального мониторинга направлена на одновременное изучение в биосфере причины и следствия разнообразных по своей природе явлений, связанных друг с другом в пространстве и времени. Однако глобальный мониторинг направлен, прежде всего, на решение проблемы биологической — облегчить существование человеку как биологическому виду. Вследствие этого мониторинг должен представлять единую систему контроля изменений окружающей среды и вызванных ими биологических последствий. На пути создания такой единой системы контроля необходимым шагом оказывается организация биологического мониторинга, контролирующего положение в растительном и животном мире.

Объектом биологического мониторинга являются биологические системы и факторы среды, воздействующие на них. При этом первостепенное значение представляют не загрязнения или нарушения среды сами по себе, а разносторонние биологические отклики, вызванные в живых системах изменениями внешней среды. Вследствие этого принятая на основе мониторинга система одновременной регистрации показателей, относящихся к воздействию началу и биологическому отклику, обеспечивает возможность «привязки» друг к другу («сращивание» информации) наблюдений, характеризующих состояние биосферы как целостной системы, и позволяет осуществить обоснованно-

ванный прогноз. Последний немислим без эксперимента. Поэтому основными приемами сбора информации в системе биологического мониторинга должны быть наблюдение и эксперимент.

Наблюдение есть основная форма организации диагностического мониторинга (ДИМОН), который позволяет выявить по выбранным показателям основные тенденции в изменении биосферы. Осуществление длительных наблюдений дает возможность определить темп изменений отдельных показателей, характеризующих состояние окружающей среды, и сосредоточить внимание на тех из них, темп изменений которых особенно высок. Представляется наиболее вероятным и правдоподобным связывать с воздействием этих переменных те реакции в биологических системах, появление которых следует считать нежелательным откликом и рассматривать как отклонение от нормы (например, выпадение видов из биоценозов, возникновение уродств на уровне отдельных особей и др.).

Отыскание разнообразных коррелятивных форм зависимости между показателями, характеризующими изменения внешней среды (например, изменения концентрации отдельных загрязнителей), и биологическими реакциями в экосистемах (например, падение продуктивности отдельных популяций) представляется в принципе делом малополезным, поскольку при этом отсутствует уверенность, что наблюдаемый отклик должен быть приписан воздействию какого-либо одного начала. Действительно, в реальной жизни мы неизменно сталкиваемся с результатом комбинированного воздействия на биологические системы многих факторов, разрушающих благополучие системы, что ставит под сомнение результаты анализа, изолированно отыскивающего произвольные связи между отдельными характеристиками природных экосистем.

Несомненно, что любую сложную биологическую систему, поведение которой зависит от большого числа физически разнородных факторов, следует изучать именно как сложную систему, с учетом проявления ее целостных свойств, то есть с помощью специальных приемов и методов, разработанных в последнее время для систем «с плохой структурой» [4, 6]. Стратегическую основу изучения таких систем, в которых воздействие и отклик должны быть связаны количественной зависимостью, должен составлять многофакторный эксперимент, планируемый на базе экономных и математически обоснованных схем опыта. Последние предусматривают возможность исследования одновременного и не зависящего друг от друга влияния большой совокупности переменных на биологические системы различной степени сложности.

Такой эксперимент должен исследовать вероятные ситуации, которые могут быть предсказаны на основании тенденций изменения окружающей среды, обнаруженных в ходе осуществления программ

диагностического мониторинга. Таким образом, именно многофакторный эксперимент, использующий результаты направленного сбора информации о тенденциях изменений в окружающей среде, позволяет получить сведения, предсказывающие биологические последствия этих тенденций, то есть делают мониторинг прогностическим (программа ПРОМОН). В результате постановки эксперимента могут быть легко получены полиномиальные несложные модели описания, которые содержат количественные оценки взаимодействия переменных и легко поддаются биологической интерпретации [1–3].

После отбора из всей регистрируемой совокупности ограниченно числа переменных, характеризующих состояние системы, необходимо обосновать выбор уровней для каждого из них при постановке эксперимента. В качестве опорного положения для этих целей может быть рекомендовано допущение постоянства углового коэффициента в уравнении  $x_i = a + bt$ , где  $x_i$  — значение регистрируемой переменной,  $t$  — время (см. рис.). Иными словами, при допущении постоянства темпа изменения отобранных для эксперимента переменных (например, скорость накопления в системе отдельных загрязнителей или скорость изменения какого-либо фактора среды) путем экстраполяции на обозримые сроки (обычно годы) легко могут быть выбраны ожидаемые уровни переменных, которые возникнут в контролируемых системах. Так например, при постановке опыта по схеме полного факторного эксперимента ПФЭ 2<sup>n</sup> нижним уровнем в опыте могут служить существующая в текущий момент концентрация соединения (действие которого исследуется в эксперименте), верхним — концентрация по истечении времени  $\Delta t = t_2 - t_1$ . Таким образом, в эксперименте всякий раз исследуется воздействие на систему мнимых, но ожидаемых ситуаций, которые задаются условиями эксперимента по

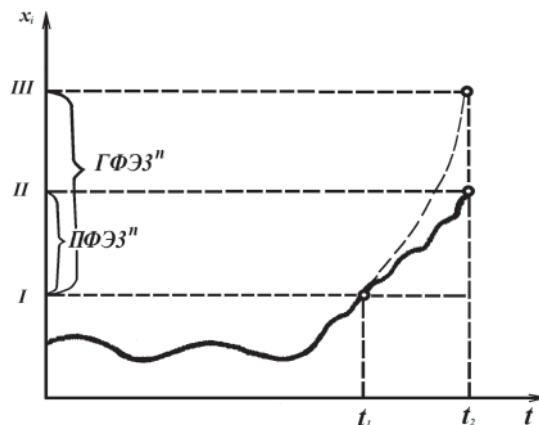


Схема для определения уровней фактора при постановке ПФЭ.

ряду отобранных факторов. Подобного рода эксперимент «прощупывает вперед» возможные последствия изменения внешней среды с целью определения меры потенциальной опасности совокупности факторов, обнаруживающих тенденцию к отчетливым (например, N и P при эвтрофикации водоемов) или внезапным (например, при аварийных сбросах загрязнителей) изменениям.

Разумеется, набор, число и уровни переменных в каждом конкретном случае определяются особенностью объекта, благополучием которого по ряду соображений человек особенно дорожит. Однако при этом общий подход, связанный со стратегией наблюдения и прогноза состояния объекта, взятого под наблюдение системой мониторинга, может и должен оставаться сходным для различных биогеохимических провинций, типов природных экосистем (например, водные и наземные) и административно-хозяйственных регионов.

В заключение этого раздела следует отметить, что если число независимых переменных, действие которых исследуется в эксперименте, может быть довольно большим, но несомненно ограниченным, то число регистрируемых откликов в биологических системах практически бесконечно. Поэтому на пути создания обоснованных программ мониторинга необходимым этапом оказывается обсуждение и принятие принципов отбора сравнительно небольшого числа показателей отклика, выработка и рекомендации стандартных приемов их регистрации и анализа с целью получения информации в компактной и сопоставимой форме. Программа мониторинга не должна включать показатели, интерпретация которых может оказаться сложной или неоднозначной. По нашему мнению [7, 8] удобно разделить биологические показатели на две категории:

функциональные — могут быть выражены производной по времени, то есть как скорость изменения некоторой функции. При обработке результатов их численные значения могут служить основой для определения коэффициентов в системе дифференциальных уравнений. Эта категория охватывает показатели продуктивности, дыхания, ассимиляции веществ и др.

структурные — могут быть выражены интегралом по времени, то есть как некоторый итог действия (функций) к моменту регистрации показателей. Эту категорию образуют показатели, характеризующие биомассу, число видов, содержание веществ в системе и др. Тогда в программах биологического мониторинга, независимо от уровня организации контролируемых биосистем, среди функциональных показателей первостепенное положение, несомненно, должны занимать:

показатели роста, или продуктивности;

показатели трата, или дыхания и прижизненного отчуждения органического вещества (выделения, линьки и др.);

показатели состояния или потребления и усвоения пищи, скорости круговорота отдельных элементов в экосистеме;

показатель влияния или скорости «входа», накопления и «выхода» отдельных загрязнителей из системы.

При отборе для программы мониторинга структурных показателей неизбежно приходится классифицировать таковые в зависимости от уровня организации биосистемы, поскольку само выделение уровней базируется на учете структурных особенностей образующих систему элементов и особенностей их соподчинения. Подробнее этот вопрос нами уже рассматривался [5].

Развитые выше положения использованы при составлении программы и организации биологического мониторинга на Учинском водохранилище, снабжающем питьевой водой г. Москву. Работа проводилась коллективом сотрудников кафедры гидробиологии МГУ по заданию Гидрометеослужбы СССР в течение вегетационного сезона 1973 г. Поскольку опыт организации биомониторинга на базе постановки эксперимента *in situ* является первым опытом такого рода, нам представляется полезным ознакомить с его результатами.

### Опыт организации биомониторинга на Учинском водохранилище

Учинское водохранилище (площадь зеркала 19,4 км<sup>2</sup>, средняя глубина 7,5 м), созданное в 1936 г., является водоемом отстойного типа. В течение последних лет в нем заметно увеличивается содержание азота, фосфора, марганца и хлоридов, что дает основание отобрать эти факторы для исследования их совокупного воздействия на планктон водохранилища. Линейной экстраполяцией наметившихся тенденций к возрастанию уровней перечисленных факторов находили вероятные средние концентрации этих элементов через пять лет (*мкг/л*):

	1972–1973гг. (средние значения)	1978–1979 гг.
N	80	100
P	40	75
Mn	150	250
Cl	750	950

Если возникает предположение, что изменение факторов лучше аппроксимируется экспоненциальной функцией, чем линейной, при постановке эксперимента следует использовать планы ПФЭ 3<sup>n</sup>, где второй уровень переменной находится линейной экстраполяцией, а третий — экстраполяцией по экспоненте (см. рис.). Однако, в нашем случае анализ кривых изменения отобранных факторов за после-

дни 20 лет, по данным Учинской лаборатории, указывает на возможность при выборе ожидаемых уровней ограничиться линейной экстраполяцией.

Для четырех переменных наиболее удобной в качестве плана оказывается матрица полного факторного эксперимента ПФЭ  $2^4$  (табл.1), где знак «-» обозначает концентрацию каждого фактора в текущий период (то, что уже есть в водоеме), а знак «+» – ожидаемую концентрацию через пять лет (последняя создается в опытах путем добавки соответствующего количества солей в природную воду).

Таблица 1

ПЛАН ПОЛНОГО ФАКТОРНОГО ЭКСПЕРИМЕНТА  
В КОДИРОВАННЫХ ПЕРЕМЕННЫХ

Вариант опыта	$x_1$ (N)	$x_2$ (P)	$x_3$ (Mn)	$x_4$ (Cl)
1	-	-	-	-
2	+	-	-	-
3	-	+	-	-
4	+	+	-	-
5	-	-	+	-
6	+	-	+	-
7	-	+	+	-
8	+	+	+	-
9	-	-	-	+
10	+	-	-	+
11	-	+	-	+
12	+	+	-	+
13	-	-	+	+
14	+	-	+	+
15	-	+	+	+
16	+	+	+	+

План эксперимента предусматривает постановку 16 опытных вариантов, реализованных в течение сезона восемь раз:

Дата 11.VI 26.VI 13.VII 24.VII 7.VIII 21.VIII 7.IX 28.IX

Серия I II III IV V VI VII VIII  
опытов

С этой целью в целлофановые мешки (емкость 50 л) вносили добавки соединений в соответствии с планом эксперимента. Мешки заполняли природной водой с организмами планктона, подвешивали с

понтон на специальной крестовине и экспонировали *in situ* в поверхностном горизонте. Спустя четверо суток в каждом варианте определяли первичную продукцию, растворенное органическое вещество и состав фито-, бактерио- и зоопланктона. Сопоставляя изменения, регистрируемые в каждом из вариантов, рассчитывали уравнения регрессии, связывающие изменения в биологических показателях с изменениями концентраций N, P, Mn и Cl в эксперименте.

Поскольку восемь серий опытов были реализованы в разные периоды вегетационного сезона в водоеме, полагали, что найденные виды зависимости «воздействие-отклик» отражают те изменения, которые произойдут в водоеме через пять лет при сохранении тенденций изменения показателей постоянными за этот интервал времени. Подробно техника обработки и интерпретация результатов описаны ранее [3]. Здесь мы ограничимся обсуждением лишь самых общих сторон прогноза, которые дает экспериментальный мониторинг.

При составлении результирующей табл. 2 нами допущено некоторое «огрубление» результатов, вызванное предпочтительным вниманием к линейным эффектам, тогда как частные эффекты, рассчитанные с учетом обнаруженных взаимодействий, использованы лишь в качестве вспомогательной информации об «узловой» роли отдельных связей (типа «воздействие-отклик») в изученной системе. Рассмотрим их последовательно.

*Первичная продукция* как показатель способности фотосинтезирующих организмов образовывать органическое вещество из минеральных компонентов среды, несомненно, занимает важнейшее место в ряду показателей, характеризующих состояние экосистемы. Как видно из приведенных данных (см. табл. 2), общая тенденция изменения уровня продуктивности связана, прежде всего, с изменением содержания фосфора и марганца. При этом первоначально (серия I–IV, июнь–июль) возрастание содержания фосфора стимулирует процесс новообразования органического вещества, тогда как, начиная с августа, эффекты исчезают или даже становятся отрицательными. В этот период также начинает проявляться отрицательное действие повышенных концентраций хлоридов. В итоге наблюдается «перекос», связанный с более высокими значениями продукции в весенне-летний период и более низкими – в летне-осенний. Из этого прямо следует, что оценка стабильности переменной (продукции) как меры разброса результатов вокруг среднего будет расти, что указывает на возникновение дополнительной неустойчивости в такой системе [7].

Любопытно, что повышение концентрации фосфора оказывает стимулирующее действие на численность фитопланктона только весной (серии I–II), тогда как в остальное время фитопланктон в условиях эксперимента изменений среды «не замечает». Сопоставление этого факта с положительным эффектом марганца на первичную про-

дукцию серии I и II) прямо свидетельствует о нарушении прямых соотношений между синтезом органического вещества и накоплением биомассы фотосинтезирующих организмов. Этот важный факт указывает либо на повышение трофической активности мирного планктона, либо на активацию процессов деструкции среди фитопланктонных организмов (валовая продукция >> чистой продукции), либо, наконец, на стимуляцию процессов прижизненного выделения органического вещества клетками фитопланктонных организмов.

В пользу последнего предположения свидетельствуют данные, полученные в экспериментах с бактериопланктоном. Действительно, именно в этот период возрастает численность сапрофитных форм, связанная с повышением концентраций хлора и фосфора (см. табл. 2). Это хорошо согласуется с предположением об интенсификации процессов прижизненного выделения органических веществ фитопланктонными организмами, которые обеспечивают сапрофитные бактерии органическим веществом. В это время наблюдается также некоторое снижение общей численности микроорганизмов, что также хорошо согласуется с торможением развития в указанный период олигокарбофильных форм, составляющих основную долю учитываемого прямым методом бактериопланктона.

Таблица 2

ЗНАЧИМЫЕ КОЭФФИЦИЕНТЫ РЕГРЕССИИ  
(% К УСРЕДНЕННОМУ РЕЗУЛЬТАТУ ЭКСПЕРИМЕНТА)

Показатели	Серия			
	I	II	III	IV
Первичная продукция (валовая)	+Mn (50)	+Mn (50) +P (10)	+P (35)	+Mn (40) +P (40)
Фитопланктон (общая численность)	+P (80)	+P (80)	0	0
Бактерии (общая численность)	-Cl (60)	-Cl (45)	-Cl (15) +P (25)	+Mn (17)
Сапрофитные микроорганизмы (численность)	+Cl (140)	+P (24)	-Cl (20)	-Cl (30)

Показатели	Серия			
	V	VI	VII	VIII
Первичная продукция (валовая)	-Cl (60)	-P (10) -P (20)		
Фитопланктон (общая численность)	0	0	0	0
Бактерии (общая численность)	+P (26)	+Cl (20)	+Cl (15)	0
Сапрофитные микроорганизмы (численность)	-Cl (50) -P (60)	-Cl (50)	-Mn (45)	-Cl (10)

Таким образом, наблюдаемая «обратная» реакция на изменения условий в поведении общего числа бактерий и сапрофитных форм, связанная, в основном, с изменением содержания в среде хлоридов (и, возможно, фосфора), определенно указывает на «узловую» роль хлоридов в регуляции численности бактерий в водоеме.

Сопоставляя полученные результаты, можно отметить одну общую закономерность, определяющую особенности связи «воздействие-отклик» в природном планктоне. Проще всего эту закономерность можно выразить в виде двух следующих положений:

изменение каждого из контролируемых показателей (продукция, численность фитопланктона и бактерий) связано преимущественно с воздействием одного («узлового») фактора;

когда определяющее действие «узлового» фактора ослабевает или совсем исчезает, начинают проявляться эффекты воздействия других (обычно более одного) фактора в направлении (усиление или ослабление показателя) тенденций, обусловленных воздействием «узлового» фактора.

Внимательное рассмотрение табл. 2 убеждает, что полученные данные не противоречат выдвинутому положению.

В заключение можно предположительно обрисовать ожидаемые изменения, которые произойдут в Учинском водохранилище в ближайшие годы. Более энергичное весеннее «цветение» воды фитопланктоном при некотором повышении уровня годовой продукции будет сменяться более «вялой» осенней картиной превращений, связанных с жизнью гидробионтов. На фоне падения доли сапрофитных бактерий такая ситуация неизбежно приведет к усиливающейся эвтрофикации водоема. При этом процесс накопления автохтонного органического вещества оказывается в малой степени зависим (или даже не зависим вовсе) от возрастания содержания азота и, в основном, вызван падением минерализующей способности бактериопланктона, связанной с влиянием хлоридов.

Этот весьма общий анализ результатов экспериментального мониторинга следует рассматривать в качестве примера, иллюстрирующего эффективность использования активного эксперимента как основного приема организации прогностического биомониторинга.

### Литература:

*Максимов В.Н., Федоров В.Д.* О математическом планировании биологических экспериментов. Изв. АН СССР, серия биол. 1966. № 6.

*Максимов В.Н., Федоров В.Д.* Математическое планирование биологических экспериментов // Матем. Мет. в биол., изд. ВИНТИ, серия «Итоги науки». М., 1969.

*Максимов В.Н., Федоров В.Д.* Применение методов математического планирования эксперимента при отыскании оптимальных условий культивирования микроорганизмов. М., МГУ. 1969.

*Налимов В.В.* Теория эксперимента. М., Наука. 1971.

*Федоров В.Д.* Особенности организации биологических систем и гипотеза «вспышки» вида в сообществе. Вестник МГУ, сер. биол. 1970. № 2.

*Федоров В.Д.* Проблема сложного в биологии и особенности ее решения. Вестник МГУ, сер. биол. 1972. № 6.

*Федоров В.Д.* Устойчивость экологических систем и ее измерение. Изв. АН СССР, сер. биол. 1974. № 3.

*Федоров В.Д.* К стратегии биологического мониторинга. Биол. науки. 1974. № 10.

**Гидроб. Ж., 11, № 5, 1975.**

# ПРОБЛЕМА ПРЕДЕЛЬНО ДОПУСТИМЫХ ВОЗДЕЙСТВИЙ АНТРОПОГЕННОГО ФАКТОРА С ПОЗИЦИЙ ЭКОЛОГА

## I. Проблема

— «Тут есть такое твердое правило, — сказал мне позднее Маленький принц, — встал поутру, умылся, привел себя в порядок — и сразу же приведи в порядок свою планету»<sup>1</sup>.

Но планета Маленького принца «была чуть побольше его самого», и чтобы держать ее в порядке, ему достаточно было выпалывать баобабы и прочищать вулканы, чтобы они горели тихо, без всяких извержений.

Конечно, нам, людям на Земле, гораздо труднее содержать в порядке свою планету, чем Маленькому принцу. И это объясняется не столько неизмеримо большими размерами Земли по сравнению с астероидом В-612, сколько отсутствием единого взгляда на порядок вещей среди многочисленных обитателей нашей планеты. В эпоху социальной неустроенности мира люди в угоду непосредственной выгоде приносят в жертву природные ценности, восстановление которых невозможно. Тем самым люди поставили себя «вне общей экологии», так что последствия их деятельности стали угрожать существованию Человека как биологического вида. Вместе с тем формы и масштабы человеческой деятельности стали важным экологическим фактором, преобразующим лицо биосферы, вследствие чего дальнейшая биологическая эволюция оказалась в прямой зависимости от неконтролируемых последствий технического прогресса.

Практически невозможно в рамках одного выступления, хотя бы бегло, рассмотреть многочисленные аспекты проблемы взаимодействия природы и человека, проблемы места и преобразующей роли человека в биосфере. Некоторые из вопросов, связанных со средой обитания, касаются зловещих последствий тех разумных действий, которые были предприняты в биосфере человеком без достаточного учета их косвенных или отдаленных последствий. Одна из таких проблем — проблема отходов, важнейшим аспектом которой следует признать установление предельно допустимых нагрузок, оказываемых отходами на продуктивность и будущее биосистем. Обсуждению этой крупной проблемы и посвящена настоящая статья.

## II. Производство «отходов» как биосферный процесс

В биосфере постоянно идут процессы, связанные с жизнью, и, если масштаб этих процессов достаточно велик, чтобы изменять «лик

---

<sup>1</sup> Антуан де Сент-Экзюпери. Маленький принц, М., «Молодая гвардия», 1963.

Земли», их называют биосферными. Можно классифицировать биосферные процессы, разделив их на две категории:

- 1) процессы, связанные с эволюцией жизни как непрерывным рядом последовательно усложняющихся форм, который в конечном счете привел к становлению человека как биологического вида;
- 2) связанные с эволюцией человека как социального существа, ведущего разумный образ жизни, т.е. социальной эволюции человека.

Если такая классификация окажется приемлемой, то биосферу с позиций системного подхода следует определить не просто как место осуществления взаимозависимых процессов, связанных с эволюцией жизни, а как систему связей между эволюцией неразумной и разумной жизни, т.е. между природными и человеческими популяциями, которые сосуществуют в геологическом времени и в пределах некоторого пространства планеты. Эти связи могут быть весьма разнообразны по своей сути, — от ресурсных и трофических до моральных и эстетических.

К биосферным процессам, связанным с существованием человека, можно отнести:

- а) производство пищи — развитие животноводства и сельского хозяйства;
- б) производство энергии — строительство гидроэлектростанций, атомных и тепловых станций и их последующая эксплуатация;
- в) производство жилищ — строительство городов, или т.н. процесс урбанизации;
- г) производство материальных благ, облегчающих быт человека — развитие легкой и тяжелой промышленности;
- д) производство культуры — создание духовных ценностей.

По мнению В.И. Вернадского [1], деятельность человека на планете должна привести к превращению биосферы в ноосферу, или сферу действия человеческого разума. Однако, даже при очень большом оптимизме, чувстве, присутствии физически и морально здоровому человеку, мы не можем сегодня сочетать оценку состояния биосферы с определением ноосферы как «торжества человеческого разума». Скорее, более осторожным и поэтому более верным оказывается определение биосферы как сферы действия процессов производства пищи, энергии, жилищ и культуры, направленных на создание условий для материальной и духовной эволюции человека, т.е. техносферы. Имеющая место потеря метафоричности в определении ноосферы, несомненно, связана с одним важным обстоятельством, а именно: все перечисленные биосферные процессы сопровождаются не только производством полезного целевого продукта, но и производством некоторого количества сопутствующих продуктов, именуемых отходами производства. При этом уничтожение или уменьшение отходов производства существенно удорожает процесс изготовления

отдельного полезного продукта, и, следовательно, повышает его себестоимость. В настоящее время ни одна из стран не в состоянии односторонне пойти на повышение себестоимости продукции, которая привела бы к катастрофическому падению национального дохода страны. Поэтому проблема организации «безотходного» производства остается сегодня идеей, модной по замыслу, благой по существу, но не имеющей под собой достаточной материальной основы.

Наоборот, удешевление производства полезного продукта неизбежно обостряет проблему отходов. И когда неспецифический, сопутствующий любому производству, процесс накопления этих отходов достиг биосферных масштабов, человеческое общество заволновалось, вынуждая национальные правительства поставить перед учеными вопрос, каковы возможные последствия для человека и биосферы накопления отходов производства. «Плохие!» — ответили единодушно ученые различных континентов. (*Ком.1*)

Но так как кардинально изменить положение дел с производством отходов не удастся, поскольку побудительные причины снижения себестоимости продукции не устранены, а сделать что-то для будущего наших детей и внуков все-таки надо, перед учеными была выдвинута более компромиссная проблема, которую достаточно точно можно сформулировать следующим образом:

— «Ну, хорошо, раз отходы есть и будут — делать нечего... Но скажите тогда, сколько отходов может поступать в биосферу без того, чтобы в конечном итоге это не отразилось на нашем здоровье и будущем наших детей?»

Вопрос поставлен правильно и своевременно. Но даже когда мы, ученые, дадим на него вразумительный ответ, еще совсем не очевидно, что человеческое общество сделает из него правильные выводы, или, точнее, найдет в себе силы последовать советам, покоящимся на точном знании вещей и положении дел. (*Ком.2*)

### **III. Отходы производства как антирепрессоры биосферных процессов**

Любой процесс, независимо от его физической природы, можно описать параметрами «входа», скорости и «выхода». Применительно к биосферным процессам вход определяется концентрацией исходных компонентов  $C$  в виде количества исходного сырья и его разнообразия, а также их реакционной способности  $K$  с учетом доступности и с учетом времени и трудности доставки к пункту производства. Скорость переработки зависит не только от  $C$  и  $K$ , но и от организации производства с учетом возможного изменения (обычно роста) его масштаба. Наконец, выход определяется количеством полезного продукта  $P$  и его качеством  $Q$ , а также производством

некоторого количества отходов  $O$ . При этом по отношению к биосистемам первостепенное значение приобретает «качество» отходов в том смысле, что оно тем лучше, чем ниже их токсические свойства.

Отметим, что полезная продукция может выступать репрессором процесса в условиях интенсивного производства (точнее, перепроизводства), но такая репрессия будет тормозиться вследствие снижения себестоимости продукции связанного с изменением соотношения  $P$  и  $O$  в пользу последнего. Таким образом «отходы производства» на определенном этапе развития общества выступают в роли антирепрессоров биосферных процессов, удешевляя себестоимость полезной продукции. И это должно указывать на то, что обострение проблемы отходов имеет также сигнальное значение, поскольку оно предшествует репрессии процессов производства полезного продукта.

Этот небольшой экскурс в очевидность должен иллюстрировать бесспорное положение о том, что проблема дальнейшей эволюции биосферы в сущности уже перестала быть проблемой чисто экологической. В ней сплетаются в единое целое, в одну систему, аспекты экономические, социальные, экологические и др., делая проблему биосферной. В дальнейшем не будут рассмотрены общие черты полной биосферной системы. В центре внимания окажутся, прежде всего, экологические проблемы, и, прежде всего, проблема допустимого влияния отходов на биосистемы. Однако некоторые общие принципы, выходящие за рамки экологии, все же будут сформулированы как некие концепции, позволяющие лучше уяснить особенности биосферной модели. (Ком.3)

#### IV. Модель биосферы

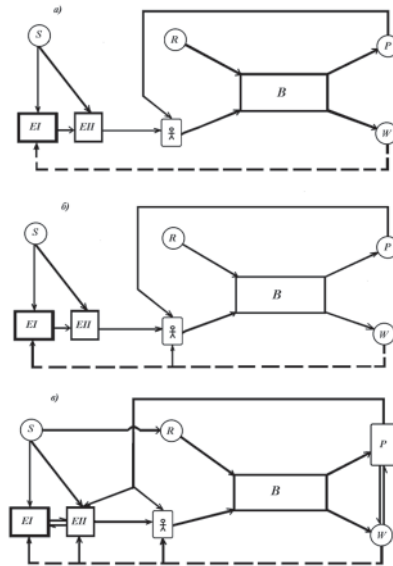
На рис. 1 схематично изображена биосферная модель. Особенности модели состоят в следующем:

1) модель предусматривает расходование энергии солнца и ресурсов биосферы (первое — пренебрежимо мало, второе — приближается к уровню, который будет лимитировать масштаб биосферных процессов);

2) модель затрагивает исторический аспект развития биосферы как развивающейся, самоорганизующейся системы, стремящейся к равновесию.

Существует много общих черт у биосферной модели и модели экологической сукцессии:

а) превалирующая важность входа на ранних этапах развития биосферы, когда система развивается как бы при безграничных ресурсах в безграничном пространстве, т.е. в условиях экспоненциального роста. Такая система существенно неравновесна и при грубом приближении может рассматриваться как пример незамкнутой от-



**Рис. 1. Биосферная модель.**

**S** – Солнце, **R** – ресурсы биосферы, **EI** – неэксплуатируемые экосистемы, **EII** – эксплуатируемые экосистемы, **P** – полезная продукция, **w** – отходы

крытой системы (рис. 1а). С небольшим числом отходов (в основном бытовых) легко справляются природные экосистемы без заметных нарушений в биосфере;

б) «равновесность» входа и выхода в сбалансированной равновесной системе, когда вступают в силу факторы, ограничивающие развитие. Экспоненциальный рост при этом сменяется ростом, зависимым от репрессирующих (возрастающая роль продуктов выхода как репрессоров биосферных процессов), ограничивающих (истощение невозполнимых ресурсов) и повреждающих (вредное действие отходов) механизмов системы. Обратная связь, предусматривающая торможение реакции, позволяет при грубом приближении рассматривать последовательность процессов, осуществляемых в биосфере, как некий замкнутый контур превращений в абсолютно равновесной изолированной системе (рис. 1б). Для того чтобы такая система могла устойчиво существовать в течение длительного времени, следует предусмотреть возможность пополнения источника ресурсов (наиболее разумно – за счет связи между *S* и *R*), а также возникновения регуляторных связей между *P* и *O*, *EI* и *EII*, а также *P* и *EII* (рис 1в).

Оба этапа «биосферной сукцессии» отражают лишь наиболее яркие особенности состояний развивающейся системы, когда через систе-

му проходит поток энергии, существенно изменяющий энтропию образующих ее компонентов [3]. И, конечно, было бы, несомненно, интересно и, может быть, даже важно установить местонахождение биосферы 1975 г. на пути превращения ее в равновесную систему. Конечно, мы еще далеки от решения вопросов восполнения ресурсов за счет солнечной энергии и огромные организационные трудности препятствуют установлению связей между *P* и *O*, *EI* и *EII*. Однако мы можем констатировать, что тенденции «замыкания» процессов в биосфере уже налицо. Действительно, локальные кризисы перепроизводства отдельных видов полезной продукции, проблема отрицательного воздействия отходов на человека и природные экосистемы неопровержимо свидетельствуют, что общие контуры замкнутой системы проявляются вполне отчетливо. Правда, потоки превращений в такой системе еще не сбалансированы, и можно думать, что возникновение замкнутого контура превращений позволяет определить нынешнее состояние биосферы, как промежуточное между двумя крайними описанными выше состояниями.

Биосферная модель позволяет определить круг вопросов, относящихся к компетенции экологов, в частности, участников настоящего совещания. Центральный вопрос — есть вопрос о предельно допустимых нагрузках отходов (в широком смысле этого термина), которые способны выдержать человек, а также природные и искусственные экосистемы, без риска разрушения основных биологических структур, определяющих «лицо» биосистем. Важно подчеркнуть, что вопрос идет о необратимых и некомпенсируемых изменениях биосистем, в результате которых биосистема или разрушается и перестает быть системой, или структурные изменения ее оказываются настолько существенными и устойчивыми, что мы вправе говорить о «перерождении» прежней системы в новую, с присущей ей новой совокупностью оценок, определяющих ее новое лицо. При этом легко видеть, что возможность перерождения относится исключительно к экологическим системам, тогда как необратимая деградация систем, вызванная действием отходов, касается всех без исключения биосистем, включая человеческий организм.

Таким образом, потенциально опасное действие отходов угрожает, прежде всего, здоровью человека. Это воздействие может быть прямым, если отходы непосредственно вызывают разнообразные функциональные нарушения в человеческом организме и оказываются причиной заболеваний. Изучение подобного рода воздействий отходов выходит за рамки общеэкологических исследований и относится к компетенции органов здравоохранения.

Действие отходов может быть вызвано попаданием их в организм вместе с пищей растительного и животного происхождения. В этом случае поле деятельности остается за экологией, поскольку

загрязняющие вещества попадают из окружающей среды в эксплуатируемые человеком биоценозы, накапливаются в телах организмов, мигрируя по трофической цепи вплоть до конечной продукции в виде биомассы организмов, употребляемых человеком в пищу. Последние при этом выступают не просто в качестве пассивных переносчиков загрязнителей от окружающей среды к человеку. Накапливая и трансформируя загрязнители, животные и растительные организмы, в свою очередь, испытывают воздействие загрязнителей, что, в конечном счете, влияет на динамику численностей популяций природных экосистем, т.е. изменяет их структуру. В этом случае в пределах эксплуатируемых человеком экосистем особо существенное значение имеет выделение видов, на которых «человек держится» (т.е. употребляет в пищу), из числа прочих видов, которые сосуществуют с первыми. При этом чисто практические соображения стимулируют интерес экологов не к изучению структуры сообществ вообще, а к изучению судьбы отдельных популяций, ценных в пищевом отношении. Таким образом, «подводящие» к человеку пути воздействия отходов по сути своей оказываются биоценологическими, и следует обосновать некоторые новые концепции подхода в изучении биосферной модели и ее «экологического звена».

## **V. Две полезные концепции в изучении биосистем**

Первая концепция — концепция «альтернативных механизмов» — покоится на постулате, который формулируется следующим образом: любое конечное образование в биосистемах способно возникнуть более чем одним путем. Это положение подразумевает существование в живом альтернативных механизмов образований (возникновений). Понятие «образование» звучит несколько отвлеченно и должно быть конкретизировано по отношению к различным типам систем различным образом. Так, для биологических систем *a*-типа [8] образованием следует считать любой промежуточный или конечный продукт процессов (вещество, соединение), участвующих в формировании структурных компонентов «биологического спектра» — ген, клетка, орган и т.д. Действительно, из нескольких сотен сопряженных биохимических реакций в организме, едва ли можно назвать пример последовательности «превращений» промежуточных продуктов, ведущих к синтезу какого-либо компонента, которая не дублировалась бы другой последовательностью, синтезирующей тот же компонент. Для биологических систем *r*-типа в качестве конечного образования можно рассматривать климаксное состояние сообщества, находящегося в равновесии с комплексом факторов, определяющим условия жизни каждого конкретного биотопа. При этом «серийные стадии» на пути к климаксу могут существенно отличаться для био-

топа одного типа. Применительно к биосферной модели можно также постулировать наличие альтернативных путей, регулирующих скорость процессов взаимодействия между элементами системы.

Как видно на рис. 1, отходы биосферных процессов способны оказывать отрицательное воздействие (пунктирные линии): во-первых, непосредственно на здоровье человека через пищевую цепь, попадая в организм человека вместе с пищей; во-вторых, на продуктивность эксплуатируемых природных экосистем (т.е. сокращение кормовой базы человека; в-третьих, на судьбу природных экосистем, мало или совсем не эксплуатируемых человеком, т.е. на биосферные процессы, связанные эволюцией «неразумной» жизни на планете.

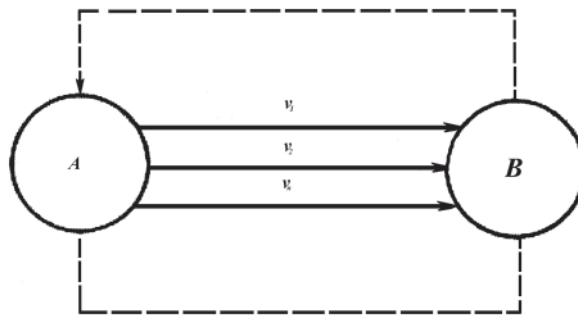


Рис. 2.

На рис. 2 изображено в соответствии с концепцией альтернативных механизмов элементарное звено взаимодействующих элементов системы.

Из законов химической кинетики следует, что наблюдаемая скорость процесса образования, идущего одновременно несколькими путями, зависящая от концентраций исходного  $A$  и образуемого  $B$  продуктов в действительности окажется некоторой аддитивной результирующей величиной

$$\bar{V} = V_1 + V_2 + \dots + V_n.$$

Поэтому в некоторой области значений при  $\bar{V} = V_1 + V_2 + \dots + V_n$  изменение  $v_1$  будет компенсироваться изменением  $v_2$  и наоборот. Наличие альтернативных механизмов, поддерживающих постоянство характеристик конечного выхода процесса, позволяет применить к работе отдельного звена взаимодействующих элементов (рис. 2) обобщенную концепцию гомеостаза [5]. Если принять, что понятие гомеостаза распространяется на механизмы поддержания постоянства одних характеристик  $\bar{V}$  благодаря непостоянству других ( $v_1$  и  $v_2$ ), то гомеостаз системы оказывается механизмом регуляции, упоря-

дочивающим во времени изменение свойств системы в направлении устойчивости групп характеристик, относящихся либо к процессам (например,  $r$ -системы – все экологические), либо к их результатам (например,  $a$ -системы – организм человека) [8].

Вторая концепция – концепция «статистической нормы» – покоится на постулате, который формулируется следующим образом: совокупность оценок, характеризующих выход процессов, регулируемых в системе гомеостатическими механизмами, в норме подчиняется распределению Гаусса. Это положение подразумевает возможность контроля над процессами, осуществляемыми в отдельных участках биосферной модели. С помощью критерия соответствия  $\chi^2$  или приближенных методов проверки, связанных с расчетом показателя асимметрии  $g_s = M_3 / s^3$  и эксцесса  $E = (M_4 / s^4) - 3$ , где  $M_3$  и  $M_4$  – эмпирические центральные моменты, а  $s$  – стандартное отклонение, легко убедиться или усомниться в принятии гипотезы нормальности.

В том случае, если величины  $g_s$  и  $E$  малы и гипотеза «проходит», можно полагать, что совокупности оценок характеризует состояние «нормы». Тогда отрицательное влияние существующего уровня отходов можно считать компенсируемым другими процессами систем и, следовательно, находящимся в рамках предельно допустимого воздействия. Наоборот, если гипотеза нормальности «не проходит», то величины оценок  $g_s > 0$  и  $E > 0$  могут рассматриваться как показатели отклонения от нормы, т.е. быть мерой «патологии». Такие участки в системе требуют оперативного вмешательства человека, поскольку их следует считать выходящими за пределы допустимого воздействия отходов.

*См. примечание к статье «Проблема оценки нормы и патологии состояния экосистем».*

Наконец, возможен случай, когда факторы, искажающие результат измерения, вызывают эффект, пропорциональный самому результату измерения (как, например, при внезапном: а) массивном воздействии по «старой» связи контура – так называемая аварийная перегрузка связи, б) возникновении «новой» связи в контуре – например, непосредственное отрицательное влияние «отхода» на какой-либо биосферный процесс). Тогда совокупность оценок обычно подчиняется логнормальному распределению, т.е. распределению Гаусса следуют не сами результаты измерения, а их логарифмы. В этом случае устойчивыми в среднем оказываются не абсолютные, а относительные ошибки измерения и в качестве оценки среднего значения более представительной оказывается не среднее арифметическое ( $v_a$ ), а среднее геометрическое значение ( $v_g$ ) и, как было показано ранее [4], удобным показателем «отклонения от нормы» может быть отношение среднего арифметического к среднему геометрическому значению, т.е.

$$\frac{V_a}{V_g} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \frac{x_i}{\sqrt[n]{\prod_{i=1}^n x_i}}$$

Обе концепции — альтернативных механизмов и статистической нормы — оказываются особенно пригодными для случая равновесной модели биосферы (см. рис. 16), когда потоки веществ оказываются сбалансированными, что увеличивает гомеостаз системы в целом. Это позволяет ввести в оценки состояния биосферы некоторые целостные системные характеристики, такие, как надежность, устойчивость и др., для анализа которых существуют разработанные подходы и соответствующий математический аппарат. Однако, для «промежуточного» состояния биосферы 1975 г. (см. рис. 16) сформулированные выше концепции представляются более полезными не столько при исследовании биосферной модели в целом, сколько при анализе отдельных ее участков, относящихся к процессам, регулируемым гомеостатическими механизмами.

К числу таких узловых участков следует отнести эксплуатируемые и неэксплуатируемые человеком природные экосистемы *EI* и *EII*). При этом центральная проблема, решение которой ложится на плечи экологов, оказывается связанной с задачей выяснения силы сопротивления, которое способны оказать экосистемы (благодаря гомеостатическим механизмам) воздействию отходов с учетом токсичности последних (проблема «экологического» качества отходов). Оценка способности экосистем противостоять воздействию отходов имеет целью установить предельно допустимый уровень их ввода в экосистему, т.е. тот уровень, при котором главные показатели, характеризующие состояние экосистем (прежде всего их продуктивность и устойчивость), остаются в пределах нормы. В конечном счете, решение этой основной стратегической задачи прикладной экологии неизбежно отразится на подлинно научном обосновании допустимого масштаба «производства» отходов в биосфере, т.е. формулировании экологических условий поддержания равновесного состояния биосферы.

## VI. Стратегическая и тактическая задачи прикладной экологии в рамках биосферной модели

Формализуя стратегическую задачу, можно сказать, что в рамках биосферной модели она сводится к необходимости изучения последствий изменений для биосферы в целом, вызванных отходами в ее экологическом звене (*EI* и *EII*). Несмотря на очевидную простоту формулировки, решение этой задачи, помимо чисто практического интереса, имеет также и философский аспект, касаясь проблемы

«целого» и «частей». Существует два альтернативных взгляда на особенности взаимоотношения целого и частей.

Первый утверждает, что целое не представляет ничего такого, чего нет в частях. Второй утверждает, что целое есть нечто большее, чем сумма частей. Системный подход, столь популярный и конструктивный в науке сегодня, однозначно свидетельствует в пользу второй точки зрения, ставя знак равенства между понятиями «целое» и «система». Действительно, если рассматривать систему как совокупность упорядоченно взаимодействующих и взаимозависимых компонентов (элементов), то легко осознать, что именно связи между ними рожают и новые свойства, и эти новые свойства складываются в новые характеристики, присущие системе в целом, и тогда вся совокупность взаимодействующих элементов (частей) образует единое целое, т.е. систему. Отсюда вытекают два следствия:

1) изучение связей в системе в известном смысле оказывается более интересным и перспективным для понимания целого, чем изучение свойств образующих систему элементов (частей);

2) анализ системы, которому предшествует нарушение связей между элементами (т.е. разбор целого на части), не позволяет эффективно исследовать целостное свойство системы и, следовательно, моделирование, как методический прием, оказывается важнейшим приемом изучения систем.

Применительно к экологическим системам, можно было бы сформулировать и третье следствие, вытекающее из постулата «целое равно системе»: любое биологическое исследование лишь постольку принадлежит экологии, поскольку помогает понять значение изучаемого явления в экосистеме. Изучение, предпринятое в другой связи (тех же особенностей живых существ или того же биологического явления) перестает быть экологическим, и относится в каждом отдельном случае к другим соответствующим разделам биологических наук.

Собственно, последнее следствие ясно очерчивает круг явлений, относящихся к ведомству экологии как науки об экосистемах или, точнее, науки о системах надорганизменного уровня организации, в пределах которых сообщество организмов и окружающая среда функционируют совместно как единое целое.

Любопытно, что основная тактическая задача прикладной экологии, так сказать, «в экологическом контексте», также касается вопросов взаимоотношения целого и частей и может быть сформулирована по аналогии со стратегической задачей как необходимость изучения последствий изменений для экосистемы в целом, вызванных отходами в ее отдельных участках.

Иными словами, задача сводится к определению «живучести» экосистем в целом при локальных повреждениях отдельных функций в пределах всего рассматриваемого сообщества или полного

«омертвления» части сообщества в пределах некоторого пространства. Повреждающими факторами оказываются разнообразные отходы, мерой живучести экосистем выступают разнообразные показатели устойчивости (стабильности), относящиеся к экосистеме в целом или к ее частям.

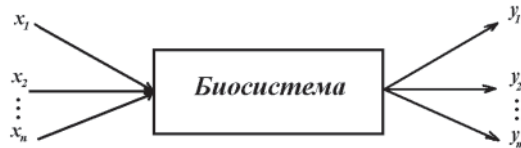


Рис. 3.

Тактическая задача прикладной экологии может быть легко формализована, что облегчает последующий анализ ситуации и разработки контрольных и предупредительных мер по защите экосистем от повреждений. Пусть состояние экосистемы определяется совокупностью оценок, относящихся к процессам с гомеостатическими механизмами регуляции. Оценки «в норме» подчиняются Гауссову распределению и как зависимые переменные  $y_1, y_2, \dots, y_m$  они характеризуют некоторую множественную функцию от аргументов  $x_1, x_2, \dots, x_n$ , которыми являются независимые переменные. Последние характеризуют совокупность возмущающих характеристик по конкретным видам загрязнений. Таким образом, задача сводится к отысканию таких уравнений  $x_1, x_2, \dots, x_n$ , при которых оценки  $y_1, y_2, \dots, y_m$  — остаются распределенными нормально (рис. 3).

В этом случае полезным оказывается исследование зависимостей вида:

а)  $y_m = f(x_n)$ , где  $y_m$  и  $x_n$  — конкретные характеристики, относящиеся к отдельным возмущающим началам и отдельным откликам в системе соответственно;

б)  $a_n = f(\Delta x_n)$ , где  $a_n$  — показатель асимметрии оценок функции, а  $\Delta x_n$  — изменение уровня возмущающего фактора;

в)  $a_n = f(A_n)$ , где  $A_n$  — показатель асимметрии возмущающего фактора, если *a priori* известно или можно с достаточной степенью надежности предположить, что возмущенный фактор «в норме» также распределен нормально.

При решении формализованной задачи в общем виде следует принять во внимание особенности изучения зависимых и независимых переменных в экосистемах.

## VII. Особенности воздействия возмущающих факторов

Можно выделить два крайних случая, относящихся к особенностям воздействия возмущающих факторов среды на экосистемы.

**Первый случай** относится к повышению фонового уровня отдельных видов воздействия в биосферной модели, или даже — в той ее части, которая относится к экологическим системам. Повышение общего фона отдельных видов отходов производства в пределах связей, предусмотренных моделью, делает экологов довольно беспомощными в вопросах прогноза ожидаемых последствий в судьбе экосистем. Так, например, обнаруженная тенденция быстрого возрастания содержания  $\text{CO}_2$  в атмосфере нашей планеты способна привести к самым непредвиденным и, возможно, неприятным последствиям. Последние столь разнообразны по своей природе и направленности, что практически осуществить надежный прогноз не представляется возможным.

Лишь в рамках модельных экспериментов эколог способен исследовать отдельные частности, как, например, не будет ли повышение концентрации  $\text{CO}_2$  интенсифицировать процесс фотосинтеза? Другим полезным приемом может оказаться создание так называемых эскизных моделей, т.е. сильно упрощенных копий реального мира, позволяющих выявить «узловые места» в управлении поведением систем.

В том случае, если при фоновом воздействии удастся отыскать градиенты по отдельным возмущающим факторам, то возникает возможность провести по градиенту биологический анализ изменений структуры экосистем по выбранным показателям —  $y_1, y_2, \dots, y_m$ . Основной упор при этом должен быть сделан на изменении относительного обилия популяций и, разумеется, на изменении видового состава биоценоза, связанного с выпадением отдельных видов. При таком подходе отыскание корреляций между уровнем воздействующего фактора  $x_i$  и изменением биологических показателей  $y_i$  оказывается главным приемом отыскания связи между дозой воздействия и наблюдаемым откликом (доза — эффект).

**Второй случай** касается локального повреждения связей или участка в экосистемах конкретными видами отходов. Обычно величина сброса оказывается явно недостаточной для того, чтобы вызвать фоновые изменения в пределах большой экосистемы (биома) или даже биосферы. Примером такого загрязнителя могут служить ртуть и ее соединения, которые используются как фунгицид при протравливании семян и позднее сбрасываются в водоемы со сточными водами. Соединения ртути трансформируются в окружающей среде в высокотоксическую метилртуть, которая накапливается в живых организмах и, попадая в пищу человека вместе с продуктом (обычно с рыбой), может служить источником отравления населения.

Методически исследовать действие локальных загрязнителей проще, чем фоновых, так как постановка эксперимента открывает эффективные возможности для изучения связи  $x_i$  с разнообразными откликами системы  $y_1, y_2, \dots, y_m$ . При этом в эксперименталь-

ном исследовании выбранных показателей состояния (т.е.  $y_m$ ) следует учитывать одновременное действие на экосистемы многих возмущающих переменных, часть из которых может быть отнесена к фоновым, часть — к локальным и, наконец, часть — к сопутствующим факторам окружающей среды (изменения, не вызванные отрицательным влиянием возмущений, как, например, сезонные изменения освещенности и температуры).

Для прогнозирования «судеб» поведения экосистем, оказывается совершенно необходимым учесть и количественно оценить взаимодействие возмущающих начал часто даже различной физической природы. Таким образом, стратегическую основу изучения экосистем, в которых воздействие  $x_n$  и отклик  $y_m$  должны быть связаны количественной зависимостью, может составлять многофакторный эксперимент, планируемый на базе экономных и математически обоснованных схем опыта. Последние предусматривают возможность изучения одновременного и независимого друг от друга влияния большой совокупности переменных на биологические системы различной степени сложности [2]. Такой эксперимент имеет целью исследование вероятной, ожидаемой ситуации, которая может быть предсказана на основании тенденций изменений окружающей среды, обнаруженных при регистрации изменений во времени и пространстве отдельных возмущающих факторов окружающей среды [5, 6]. В результате постановки эксперимента могут быть легко получены полиномиальные модели описания, которые содержат количественные оценки взаимодействия переменных [8]. Эти оценки в дальнейшем могут быть использованы для получения приближенных оценок коэффициентов в дифференциальных уравнениях при конструировании динамических моделей. (Ком.4)

### **VIII. Критерии биологического отклика**

В предшествующем разделе при обсуждении особенностей возмущающих факторов как бы подразумевалось, что экологи способны довольно однозначно отличить: с одной стороны, отклик  $y_i$ , вызванный загрязнителем (вредное начало, отмеченное на рис. 1а штриховой линией), от любых других изменений экосистемы, не связанных с загрязнением (например, сезонные изменения, сукцессии), и, с другой стороны, отклик, вызванный загрязнением и приводящий к необратимым изменениям в системе (разрушению или перерождению в новую экосистему), от отклика, вызванного воздействием загрязнителя, с которыми система способна в итоге справиться. В этом случае мы оказываемся в состоянии исследовать вопрос, каким запасом прочности обладает экосистема по отношению к вредному воздействию возмущающих факторов. Ответ можно получить, если отобранные для

изучения и контроля показатели (т.е. зависимые переменные) достаточно представительны для определения состояния экосистемы.

К сожалению, установление приоритетности откликов в ряду наталкивается на многие трудности. Так, можно констатировать, что если число независимых переменных, действие которых исследуется в эксперименте, может быть довольно большим, но несомненно ограниченным, то число регистрируемых откликов в ряду  $y_1, y_2, \dots, y_m$  наталкивается на многие трудности. Так, если число независимых переменных, действие которых исследуется в эксперименте, может быть довольно большим, но, несомненно, ограниченным, то число регистрируемых откликов в биологических системах может быть практически бесконечным, поскольку любой признак живого может служить объектом контроля. Поэтому при выборе из бесконечного ряда  $y_m$  ограниченного числа показателей следует опираться на какой-то конкретный принцип отбора, т.е. необходим дискриминирующий критерий.

Рассмотрим два подхода и соответствующие им критерии.

**Первый подход** — профессионально-специализированный, когда специалисты в узкой области (например, ботаники, биофизики, гидробиологи) используют специальные знания, охватывающие все сколько-нибудь существенные стороны или признаки объекта изучения. Этому подходу соответствует интуитивный критерий дискриминации в ранжировании по важности исследуемых признаков. Этот критерий в неявном виде отражает накопленный (иногда даже неосознанный) опыт специалиста в решении, что более и что менее важно в привычном объекте изучения. В качестве примера можно привести точку зрения гидробиолога, производящего априорное ранжирование зависимых переменных. Так, при контроле водных биоценозов, прежде всего, напрашивается мысль об использовании в качестве отклика наиболее обычных и традиционных в гидробиологии показателей: роста (продуктивности), трат (дыхание, прижизненное отчуждение органического вещества), состояния (потребление и усвоение пищи, скорости накопления в гидробионтах отдельных загрязнителей) и др.

Совершенно очевидно, что создание систем контроля, базирующихся на традиционных показателях, представляется в принципе мало эффективным, так как любой биолог, специализирующийся в узкой области, способен разработать обоснованную схему контроля над «своим» объектом. Такие исследования экосистем рассчитаны на длительные сроки работы специалистов высокого уровня подготовки и, встав на этот путь, мы, в сущности, признали бы необходимость переориентации всех кооперирующихся с экологией биологических наук и дисциплин — в направлении решения тактической задачи прикладной экологии

**Второй подход** можно назвать системным. Именно этот подход определяет содержание современной экологии. Главной концепцией системного подхода, несомненно, следует признать концепцию уровней. Для решения тактической задачи прикладной экологии полезно слегка расширить «экологический спектр» уровней организации, ограниченный популяциями и сообществами. Так, для нужд контроля полезно выделить следующие пять уровней биологической организации:

- 1) субклеточный  $U_I$ ,
- 2) клеточный (организменный)  $U_{II}$ ,
- 3) популяционный  $U_{III}$ ,
- 4) трофической группировки (простое сообщество)  $U_{IV}$ ,
- 5) сложное сообщество  $U_V$ .

Первые два уровня стоят вне сферы экологического изучения, однако, сведения о субклеточных и организменных нарушениях, по-видимому, могут быть полезны не столько для оценки состояния экосистем по выбранным  $U_i$ , сколько для установления «вредности» возмущающего систему фактора, так как информация от  $U_I$  и  $U_{II}$  часто необходима для получения оценок, характеризующих качество окружающей среды, т.е. «токсичность» отдельных независимых переменных.

Можно видеть, что введение концепции уровней организации способно несколько сузить спектр биологических уровней, благодаря дискриминации ряда уровней — гена, ткани, органа и др. Однако, в пределах каждого уровня число возможных показателей оказывается непомерно большим. Для того чтобы существенно сузить число отобранных переменных, следует дополнительно использовать сформулированные выше концепции «альтернативных механизмов» и «статистической нормы», которые позволяют ввести дискриминирующий критерий отбора зависимых переменных. Фактически, опираясь на концепцию гомеостаза, этот критерий можно назвать концептуальным. С помощью концептуального критерия можно сформулировать следующие требования дискриминации, предъявляемые к зависимым переменным в пределах каждого уровня организации:

*Первое требование* — для контроля над состоянием биосистем следует отбирать показатели, относящиеся только (!) к процессам с гомеостатическими механизмами регуляции.

*Второе требование* (при соблюдении первого требования) — следует отдавать предпочтение  $U_i$ , характеризующим неспецифический отклик по отношению к различным возмущающим биосистемы факторам (например, повышение температуры тела животного при различных «болезнях» организма или снижение видовой разнообразия в пределах трофической группировки при воздействии загрязнителей).

*Третье требование* (при соблюдении первых двух) — предпочтение следует отдавать интегральным показателям  $Y_i$  и, в первую очередь, тем из них, которые быстро и надежно могут быть измерены инструментально. Примером таких интегральных показателей в живой биомассе может быть содержание АТФ и хлорофилла, характеризующих соответственно количество живого вещества и количество энергии, входящей в систему.

*См. примечание к статье «Проблема оценки нормы и патологии состояния экосистем».*

Следует упомянуть, что работа по отбору показателей активно проводится в лабораториях кафедры гидробиологии МГУ. Предварительно можно сообщить, что пригодным показателем, удовлетворяющим сформулированным выше требованиям для уровней I–V могут быть:

- для  $Y_I$  — мембранный потенциал клеток, измеряемый микроэлектродной техникой,
- для  $Y_{II}$  — повышение интенсивности дыхания,
- для  $Y_{III}$  — оценка среди особей популяции билатеральной симметрии в распределении признаков, время генерации, соотношение полов, соотношение возрастных групп,
- для  $Y_{IV}$  — видовое разнообразие, содержание хлорофилла,
- для  $Y_V$  — содержание АТФ, соотношение продукций различных трофических группировок.

Перечисленные показатели следует рассматривать в качестве иллюстративных примеров. Отбор показателей, обоснованных концептуальным критерием, продолжается, и обсуждается их приоритетность. Но уже сейчас становится ясно, что число их может быть существенно ограничено. Таким образом, сформулированные концепции и требования позволяют перенести дальнейшее обсуждение в плоскость вопроса, каким образом можно интерпретировать оценки ранжированного ряда показателей  $Y_i$  применительно к оценке состояния целой экосистемы?

## **IX. Горизонты прикладной экологии**

У В.В. Маяковского есть одно детское, хорошо известное стихотворение: «Что такое хорошо, что такое плохо». Поэт справился с задачей, ответив на вопросы с помощью конкретных примеров плохих и хороших человеческих поступков. Легко прослеживаются параллели между поэтическим решением задачи и позицией экологов. Экологи также могут привести примеры того, что «плохо» для экосистемы, как по наблюдаемым тенденциям изменения показателей (например, падения продуктивности или разнообразия), так и по особенностям разброса оценок выбранных показателей  $Y_i$ , которые «

в норме» должны быть распределены нормально. Это означает, что экосистема в целом «здорова», или, по крайней мере, успешно сопротивляется отрицательному воздействию возмущающих факторов. В этом случае можно считать ее устойчивой, и поэтому все значения оценок стабильности, произведенные любыми способами, очерчивают область значений «нормы» экосистемы. Это, если угодно, своего рода «экологический ноль» — начало отсчета здоровья экосистемы. Гораздо вероятнее другая ситуация, когда часть показателей  $Y_i$  в пределах I–V уровней свидетельствует о «патологии», тогда как остальная часть показателей свидетельствует о «норме».

Как быть в этом случае? Какое суждение имеет право вынести эколог?

Сегодня этот вопрос совершенно не разработан, и мы вправе его считать одним из самых трудных, самых насущных и самых важных для решения тактической задачи прикладной экологии.

«Патология» одних показателей и «норма» других выдвигает перед экологом чисто медицинскую задачу, которую решает терапевт — это задача «диагноза» болезни. Можно постулировать, что определенные закономерные сочетания норм и патологий отдельных показателей являются специфическими для различных видов болезни экосистем, или даже специфичными по отношению к различной физической природе возмущающих факторов или загрязнителей (т.е. специфической природе «отходов» в широком смысле этого слова). Тогда совокупность особенностей в откликах  $Y_i$  для всех I–V уровней при воздействии одного загрязнителя (например, оловоорганические соединения) будет существенно отличаться от особенностей «поведения» откликов при воздействии другого загрязнителя (например, хлорированные фенолы).

Если это справедливо, а это, по моему мнению, должно быть справедливым, то может быть составлен перечень признаков каждой болезни. И тогда установление диагноза болезни равносильно установлению природы «возбудителя» болезни, т.е. природы возмущающего воздействия. Поэтому изучение экологами специфического действия специфических отходов по выбранным показателям позволит произвести классификацию болезней по типам изменений, происходящих в экосистемах. В свою очередь, установление первопричин отрицательного влияния отходов на экологическое звено позволит регулировать скорости и массы поступающих в биосферу промышленных, сельскохозяйственных и бытовых отходов.

Если удастся произвести классификацию болезней экосистем по выбранным показателям, то последующей стадией экологического изучения экосистем в рамках решения задач прикладной экологии окажется «клиническое» изучение отдельных заболеваний, а именно: 1) наблюдение за развитием болезни, т.е. ухудшением состоя-

ния экосистем и 2) наблюдение за выздоровлением, т.е. улучшением их состояния. Несомненно, потребуется организация широкого фронта экспериментальных исследований на экосистемах различного типа, чтобы «клиника» отдельных заболеваний была изучена досконально и всесторонне.

Этот «медицинский» этап экологических изучений находится сегодня еще в зародышевом состоянии, но при современных темпах развития науки и, главным образом, большом интересе общественности к проблемам прикладной экологии, можно надеяться на относительно быстрое его завершение. Ибо время не ждет, и человечество должно свести до минимума неудобства, вызванные переходом биосферы из «промежуточного» этапа 1975 г. к равновесному состоянию, когда техносфера сегодняшнего дня превратится в ноосферу, наступление которой предвещал В.И. Вернадский. Однако сегодня состояние биосферы и положение в ней человека представляются достаточно серьезным, чтобы призывать людей на земле к осторожности. Поэтому в конце доклада я позволю себе еще раз вспомнить восхитительную детскую книгу, написанную для взрослых людей: «И вот на планете Маленького принца есть ужасные, зловредные семена. Это семена баобабов. Почва планеты вся заражена ими. А если баобаб не распознать вовремя, потом от него уже не избавишься. Он завладеет всей планетой. Он пронизывает ее насквозь своими корнями. И если планета очень маленькая, а баобабов много, они разорвут ее на клочки».

Наша планета — планета людей, — как и планета Маленького принца, также засорена «ужасными, зловредными семенами». Но это не семена баобабов, — это «отходы» хозяйственных процессов. Нельзя допустить, чтобы эти семена взошли и разорвали биосферу «на клочки», как это было с одной планетой, на которой жил лентяй. Однажды он не выполнил вовремя три кустика...

И хотя люди на планете Земля отнюдь не ленивы, мне хочется закончить свое выступление словами Антуана де Сент-Экзюпери: «Я терпеть не могу читать людям нравоучения. Но мало кто знает, чем грозят баобабы... вот почему на сей раз я решаюсь изменить своей сдержанности. Дети! — говорю я — Берегитесь баобабов!»

### Литература:

*Вернадский В.И.* Несколько слов о ноосфере. — В кн.: Успехи соврем. биол. 1944, т. 18, вып. 2, с. 113–120.

*Максимов В.Н., Федоров В.Д.* Математическое планирование биологических экспериментов. — В кн.: Математические методы в биологии. М., изд-во ВИНТИ, 1968, с. 5–37.

Федоров В.Д. Особенности организации биологических систем и гипотеза «вспышки» вида в сообществе. — «Вестник МГУ, сер. биолог.», 1970, № 2, с. 71–81.

Федоров В.Д. Новый показатель неоднородности структуры сообщества. — «Вестник МГУ, сер. биолог.», 1973, № 2, с. 94–96.

Федоров В.Д. Устойчивость биологических систем и ее измерение. — «Изв. АН СССР, сер. биолог.», 1974, № 3, с. 402–415.

Федоров В.Д. К стратегии биологического мониторинга. — Биологические науки. 1974, № 10, с. 7–17.

Федоров В.Д. Биологический мониторинг: обоснование и опыт организации. — «Гидробиологический журнал». 1975, № 6.

Федоров В.Д. Концепция устойчивости биологических систем. — В кн.: Всесторонний анализ окружающей природной среды. Труды советско-американского симпозиума, Тбилиси, 1974 г. Л., Гидрометеиздат, 1975, с. 207–217.

#### **В сб. Всесторонний анализ окружающей природной среды. Труды II Сов.-Амер. симп., 1976.**

*1. Справедливости ради следовало бы сказать, что волноваться-то начали как раз ученые, и было это еще в XIX веке (а может быть и раньше), но кто их тогда слушал?*

*2. Четверть века спустя вразумительный ответ на поставленный вопрос еще не получен и возникают сомнения, что он может быть получен в принципе...*

*3. В 1976 г., когда эта статья была опубликована, мысль о том, что судьба биосферы перестала быть чисто экологической проблемой, вовсе не казалась бесспорной. Да и в настоящее время употребление всуе слова «экология» встречается достаточно часто и не только в журналистской практике. Недавно в своем почтовом ящике я обнаружил очередной рекламный проспект некоей фирмы, производящей «экологически вкусные продукты»! Впрочем, в научном сообществе отказ от вредных привычек также оказался довольно трудным делом. Американцам потребовалось лет 30, чтобы более или менее четко разграничить понятия Ecology и Environmental Science. У нас после долгих поисков подходящего названия не нашлось пока ничего лучшего, чем довольно сомнительный, по-моему, термин «геоэкология».*

*4. Теперь стало ясным, что наши надежды на всемогущество статистических методов планирования многофакторных экспериментов не оправдались. Если число факторов (независимых переменных) превышает 6–7, эксперимент становится слишком громоздким и трудоемким (число опытов в плане должно быть более 100!), а оценки коэффициентов в полиномиальном описании получаются довольно неустойчивыми и с трудом поддаются содержательной интерпретации. По-видимому, более перспективным является многомерный анализ данных экологического мониторинга, с помощью которого можно установить некоторые экологически допустимые уровни (ЭДУ) хотя бы для тех загрязняющих ве-*

ществ, концентрации которых определяют при осуществлении программы контроля природной среды. Как это ни парадоксально, но при решении данной задачи «пассивный» эксперимент оказывается более эффективным, чем «активный». Но заметим, что по сути дела речь идет об «эксперименте», который промышленность и сельское хозяйство «проводят» на природных экосистемах. Подробнее об этом см.: А.П. Левич, А.Г. Терехин. Метод расчета экологически допустимых уровней воздействия на экосистемы (метод ЭДУ). // Водные ресурсы, 1997, №3, с. 328–335. И не могу не отметить, что эту публикацию отделяет от данной статьи более 20 лет, а ее авторы оказались на Биологическом факультете МГУ в результате счастливого стечения обстоятельств, в решающей степени обязанного организационной активностью В.Д. Федорова.

## ПРОБЛЕМА ОЦЕНКИ НОРМЫ И ПАТОЛОГИИ СОСТОЯНИЯ ЭКОСИСТЕМ

Задача экологической теории состоит, видимо, в том, чтобы адекватно описывать экологические системы, предсказывать их поведение и интерпретировать состояние в том плане, насколько эти состояния «хороши» или «плохи» для существования системы.

Можно говорить о разделении рассматриваемой задачи на стратегическую и тактическую части. Стратегическая часть задачи связана с решением центрального для всей прикладной экологии вопроса: каковы критерии нормы и патологии для систем надорганизменного уровня. Оценки целостных, глобальных системных свойств — устойчивости, надежности функционирования — невозможны без установления понятия нормы, без регламентации положения «красной черты», переход за которую означает угрозу для существования биосферы.

После введения критериев нормы на первый план выдвинется тактическая часть задачи: научиться измерять и интерпретировать характеристики сообществ, позволяющие вынести суждения о норме или патологии биологических систем.

При обсуждении стратегической части задачи, следует обосновать некоторые новые концепции в изучении биосферы.

Первая концепция — концепция «альтернативных механизмов» — может быть сформулирована так: любое конечное образование в биосистемах способно возникнуть более чем одним путем. Это положение подразумевает существование в живом альтернативных механизмов образований (возникновений). Понятие «образование» звучит несколько отвлеченно и должно быть конкретизировано по отношению к различным типам систем различным образом. Так, для биологических систем *a*-типа [3] образованием следует считать любой промежуточный или конечный продукт процессов (вещество, соединение), участвующих в формировании структурных компонентов «биологического спектра» — ген, клетка, орган и т.д.

Действительно, из нескольких сот сопряженных биохимических реакций в организме едва ли можно назвать пример последовательности «превращений» промежуточных продуктов, ведущих к синтезу какого-либо компонента, которая не дублировалась бы другой последовательностью, синтезирующей тот же компонент. Для биологических систем *r*-типа в качестве конечного образования можно рассматривать климаксное состояние сообщества, находящегося в равновесии с комплексом факторов, определяющих условия жизни каждого конкретного биотопа. При этом сериальные стадии на пути к климаксу могут существенно отличаться для биотопа одного типа. Применительно к биосферной модели можно также постулировать наличие альтернативных путей, регулирующих скорость процессов взаимодействия между элементами системы.

Вторая концепция — концепция «статистической нормы» покоится на постулате: совокупность оценок, характеризующих выход процессов, регулируемых в системе гомеостатическими механизмами, в норме подчиняется распределению Гаусса. Это положение подразумевает возможность контроля над процессами, осуществляемыми в отдельных участках биосферной модели. С помощью критерия соответствия  $\chi^2$  или приближенных методов проверки, связанных с расчетом показателя асимметрии  $g_s = M_3/s_3$  и эксцесса  $E = M_4/s_4 - 3$ , где  $M_3$  и  $M_4$  — эмпирические центральные моменты, а  $s$  — стандартное отклонение, легко убедиться или усомниться в принятии гипотезы нормальности. (Ком. 1)

В этом случае, если величины  $g_s$  и  $E$  малы и гипотеза «проходит», можно полагать, что совокупности оценок характеризуют состояние «нормы». Тогда отрицательное влияние существующего уровня «отходов» можно считать компенсируемым другими процессами в системах и, следовательно, находящимся в рамках предельно допустимого воздействия. Наоборот, если гипотеза нормальности «не проходит», то величины оценок  $g_s > 0$  и  $E > 0$  могут рассматриваться как показатели отклонения от нормы, т.е. быть мерой «патологии». Такие участки в системе требуют оперативного вмешательства человека, поскольку их следует считать выходящими за пределы допустимого воздействия отходов.

Наконец, для случая, когда факторы, искажающие результат измерения, вызывают эффект, пропорциональный самому результату измерения (как, например, в случае внезапного: а) массивованного воздействия по «старой» связи контура — так называемая «аварийная перегрузка связи», б) возникновения «новой» связи в контуре (например, непосредственное отрицательное влияние «отхода» на какой-либо биосферный процесс)), совокупность оценок обычно подчиняется логнормальному распределению, когда распределению Гаусса следуют не сами результаты измерения, а их логарифмы. В этом случае устойчивыми в среднем оказываются не абсолютные, а относительные ошибки измерения, и в качестве оценки среднего значения более представительной оказывается не среднее арифметическое  $v_a$ , а среднее геометрическое  $v_g$  значение. Тогда удобным показателем «отклонения от нормы» может быть отношение среднего арифметического к среднему геометрическому значению [2], т.е.

$$\frac{v_a}{v_g} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n x_i \div \left( \prod_{i=1}^n x_i \right)^{\frac{1}{n}}$$

При попытке формализовать понятие нормы, удобно назвать нормой системы  $N(p)$  специально выбранную меру на пространстве состояний системы. Если на пространстве состояний задана норма,

то каждому состоянию, величине существенно многокомпонентной, оказывается сопоставленным единственное число. Наше интуитивное представление о норме позволяет различным образом интерпретировать это число. Часто, говоря о соответствии некоего состояния норме, имеют в виду, насколько характерно это состояние для поведения системы. Связь с патологией при этом оказывается весьма косвенной, менее характерные состояния, по-видимому, более аномальны, и поэтому число, соответствующее состоянию по мере, можно считать степенью «невредности» состояния для системы. В таком случае мера 0 для некоторых состояний характеризует эти состояния как «красную черту» в поведении системы.

Возможность использования и интерпретация понятия нормы упирается теперь в словосочетание «специально выбранная», фигурирующее в определении нормы.

Исходя из предыстории системы, эмпирическая норма вырабатывается при интерпретации экспериментальных данных о ней и на основании наших ретроспективных представлений о том, что хорошо и что плохо для системы.

При экспертном подходе меру на пространстве состояний устанавливают специалисты авторитарно, а вопрос об обосновании нормы переводится в обоснование авторитета экспертов (т.е. в какой-то степени та же предыстория, но уже не поведения системы, а удач специалистов).

Теоретический подход дает тот или иной вид нормы, основанный на анализе теоретических предпосылок о структуре системы. При отсутствии теории, адекватно описывающей систему, появляются феноменологические конструкции, то есть модели, описывающие некоторые стороны явления без обоснования исходных предпосылок. Эмпирическая норма есть относительная частота, с которой данное состояние системы  $p$  повторялось в эталонный период в эксперименте  $E$ :

$$\mu_E(p) = \frac{\text{Card}(E^{-1}(p))}{\text{Card} \cdot T}$$

Смысл эмпирической нормы состоит, по существу, в том, что исследователи условились принять некоторый вполне конкретный период  $T$  в предыстории системы за эталон ее нормального функционирования (например, биологическое состояние водоема в какой-то период, предшествующий загрязнению). Обоснованность эмпирической нормы полностью упирается в обоснованность выбора определяющих эту норму эксперимента  $E$  и множества измерений  $T$  из всех возможных. И если величину нормы состояния воспринимать как степень того, насколько это состояние «хорошо» или «плохо» для

системы, то статистическая норма в качестве ответов на вопрос о том, что такое хорошо и что такое плохо, предлагает: «часто» и «редко».

Обсудим подробнее нормы, возникающие из требования экстремальности некоего функционала, заданного на множестве мер в пространстве состояний системы. Нормой считается та мера, при которой некоторое количественное свойство системы принимает экстремальное значение по сравнению со значениями при других возможных мерах. Возникновение требования экстремальности можно оправдать, по крайней мере, с двух точек зрения. Согласно одной точке зрения, прагматической, у системы есть потребитель, который заинтересован в экстремальности выхода системы. Простейший пример – продукция некоторого полезного для человека вида при эксплуатации экологических систем. Другая точка зрения такова, что реальное поведение систем можно объяснить, считая, что все идет так, будто направлено на экстремизацию некой величины, которая, будучи связана с системой, не имеет, тем не менее, видимого приложения к ее существенным характеристикам.

Точнее говоря, мы не можем ответить на вопрос, почему выделена, как экстремальная, именно эта величина, но с удивлением видим, что все происходит именно под ее эгидой. Некоторая загадочность существования такой величины связана, видимо, с не совсем правильной расстановкой акцентов на существование наблюдаемых нами ее «внешних» свойств и свойств, определяющих ее «внутреннюю», зачастую не известную нам структуру. Самым ярким примером экстремальных принципов является физический принцип наименьшего действия, на котором основаны уравнения движения различных форм материи. В экологии можно привести точку зрения Г.Одум (Odum [4]), который считает, что в системе все происходит так, чтобы максимизировать биомассу вида на единицу потока энергии. Другим примером экстремального свойства является максимальная надежность существования системы в будущем [1]. (Ком. 2)

Заметим, что концепцию статистической нормы можно обосновать с позиции экстремальности. Дело в том, что нормальное распределение

$$\mu(p) = \frac{1}{\sqrt{2\pi\sigma}} \exp\left\{-\frac{(p-p_0)}{2\sigma}\right\}$$

осуществляет экстремум такого биологически используемого функционала как энтропия

$$H_\mu = -\sum_{p \in p} \mu(p) \log \mu(p)$$

Тактическая задача прикладной экологии может быть легко формализована, что облегчает последующий анализ ситуации и разра-

ботки контрольных и предупредительных мер по защите экосистем от повреждений. Пусть состояние экосистемы определяется совокупностью оценок, относящихся к процессам с гомеостатическими механизмами регуляции. «В норме» величины оценок подчиняются Гауссову распределению и как зависимые переменные  $y_1, y_2, \dots, y_m$  они характеризуют некоторую множественную функцию от аргументов  $x_1, x_2, \dots, x_n$ , которыми являются независимые переменные. Последние характеризуют совокупность возмущающих характеристик по конкретным видам загрязнений. Таким образом, задача сводится к отысканию таких уравнений  $x_1, x_2, \dots, x_n$ , при которых оценки  $y_1, y_2, \dots, y_m$  остаются распределенными нормально.

Введение концепции уровней организации способно несколько сузить спектр биологических уровней, благодаря дискриминации ряда уровней — гена, ткани, органа и др. Однако, в пределах каждого уровня число возможных показателей оказывается непомерно большим. Для того чтобы существенно сузить число отобранных переменных, следует дополнительно использовать сформулированные выше концепции «альтернативных механизмов» и «статистической нормы», которые позволяют ввести дискриминирующий критерий отбора зависимых переменных. Фактически опираясь на концепцию гомеостаза, этот критерий можно назвать концептуальным. С помощью концептуального критерия можно сформулировать следующие требования дискриминации, предъявляемые к зависимым переменным в пределах каждого уровня организации.

Первое требование — для контроля над состоянием биосистем следует отбирать показатели, относящиеся только (!) к процессам с гомеостатическими механизмами регуляции.

Второе требование (при соблюдении первого требования) — следует отдавать предпочтение переменным, характеризующим неспецифический отклик по отношению к различным возмущающим биосистемы факторам (например, повышение температуры тела животного при различных болезнях организма, снижение видового разнообразия в пределах трофической группировки при воздействии разнообразных по своей природе загрязнителей).

Третье требование (при соблюдении первых двух) — предпочтение следует отдавать интегральным показателям и, в первую очередь, тем из них, которые быстро и надежно могут быть измерены инструментально. Примером таких интегральных показателей в живой биомассе может быть содержание АТФ и хлорофилла, характеризующие соответственно количество живого вещества и энергии, входящей в систему. (Ком. 3)

Пригодными показателями, удовлетворяющими сформулированным выше требованиям, могут быть: повышение интенсивности дыхания особей в популяции; оценка билатеральной симметрии в

распределении признаков у особой популяции; время генерации, соотношение полов, соотношение возрастных групп, видовое разнообразие, содержание хлорофилла и АТФ, соотношение продукций различных трофических группировок.

Перечисленные показатели следует рассматривать в качестве иллюстративных примеров. Таким образом, сформулированные концепции и требования позволяют перенести дальнейшее обсуждение в плоскость вопроса, каким образом можно интерпретировать оценки ранжированного ряда показателей у применительно к оценке состояния целой экосистемы?

Экологи могут привести примеры того, что «плохо» для экосистемы, как по наблюдаемым тенденциям изменения показателей (например, падение продуктивности или разнообразия), так и по особенностям разброса оценок выбранных показателей, которые «в норме» распределены нормально, если экосистема в целом «здорова» или, по крайней мере, успешно сопротивляется отрицательному воздействию возмущающих факторов. В этом случае можно считать ее устойчивой, и поэтому все значения оценок стабильности, произведенные любыми способами, очерчивают область значений «нормы» экосистемы. Это, если угодно, своего рода «экологический ноль» — начало отсчета здоровья экосистемы.

Гораздо вероятнее другая ситуация, когда одни показатели свидетельствуют о «патологии», а другие — о «норме». Подобное положение выдвигает перед экологом чисто медицинскую задачу, которую решает терапевт — эта задача «диагноза» болезни. Можно постулировать, что определенные закономерные сочетания норм и патологий отдельных показателей являются специфическими для различных видов болезни экосистем, или даже специфическими по отношению к различной физической природе «отходов» (в широком смысле этого слова). Тогда совокупность особенностей в откликах системы при воздействии одного загрязнителя (например, оловоорганические соединения) будет существенно отличаться от особенностей «поведения» откликов при воздействии другого загрязнителя (например, хлорированные бифенилы). В этом случае может быть составлен перечень признаков каждой болезни. И тогда установление диагноза болезни равносильно установлению природы «возбудителя» болезни, т.е. природы возмущающего воздействия. Поэтому изучение экологами специфического воздействия специфических отходов по выбранным показателям позволит произвести классификацию болезней по типам изменений, происходящих в экосистемах. В свою очередь, установление первопричин отрицательного влияния отходов на экологическое звено позволит регулировать скорости и массы поступающих в биосферу промышленных, сельскохозяйственных и бытовых отходов.

Если удастся произвести классификацию болезни экосистем по выбранным показателям, то последующей стадией экологического изучения экосистем в рамках решения задач прикладной экологии окажется «клиническое» изучение отдельных заболеваний, включающее наблюдение за развитием болезни (т.е. ухудшением состояния экосистем) и наблюдение за выздоровлением (т.е. улучшением их состояния). Несомненно, потребуется организация широкого фронта экспериментальных исследований на экосистемах различного типа, чтобы «клиника» отдельных заболеваний была изучена досконально и всесторонне.

Этот «медицинский» этап экологических исследований находится сегодня еще в зародышевом состоянии, но при современных темпах развития науки и, главным образом, интересе общественности к проблемам прикладной экологии можно надеяться на относительно быстрое его завершение. (Ком. 4)

#### Литература:

Федоров В.Д. Особенности организации биологических систем и гипотеза «вспышки» вида в сообществе // Вестник МГУ. Серия биология. 1970. № 2. С. 71–91.

Федоров В.Д. Новый показатель неоднородности структуры сообщества // Вестник МГУ. Серия биология. 1973. № 2. С. 94–96.

Федоров В.Д. Концепция устойчивости биологических систем // Всесторонний анализ окружающей среды. Труды советско-американского симпозиума. Тбилиси, 25–29 марта 1974 г. Л., Гидрометеиздат. 1975. С. 207–217.

Odum H.F. Ecosystem Theory. Basic Books. New York. 1972.

#### **В сб. Научные основы контроля качества поверхностных вод по гидро-биологическим показателям, Труды Сов.-Амер. семинара, Гидрометео-издат, 1977.**

1. Данное утверждение, это, конечно, не постулат, поскольку оно явно требует доказательства. Слово «нормальный» у статистиков не имеет ничего общего с медицинским понятием нормы. Распределение многих антропометрических признаков, таких, например, как рост и масса, окружность головы и т.п. — в совокупностях вполне нормальных людей имеет явно выраженную асимметрию. Поэтому при установлении нормативов физического развития приходится либо аппроксимировать такое распределение каким-либо «негауссовским» законом, либо использовать метод процентилей. И кроме того, при установлении медицинской нормы должно быть четко определено понятие совокупности. Подбор представительной группы испытуемых представляет собой особый предмет изучения в медицинской статистике. А что такое совокупность

применительно к экосистеме? Распределение каких оценок предполагается проверять на нормальность?

2. При всем уважении к мнению покойного Говарда Одума не могу согласиться с его точкой зрения. Многочисленные примеры т.н. «нашествий животных», которые часто квалифицируют чуть ли не как экологические катастрофы (саранча, «красные приливы» и т.п.) явно противоречат такому утверждению. И если трезво оценить достижения современного сельского хозяйства, следует констатировать, что если мы в чем-то и преуспели, то, как раз, в максимизации биомассы полезных — для нас — видов. Но при этом за счет уничтожения природных (сбалансированных, устойчивых и т.д., короче говоря, нормальных) экосистем на огромных территориях. А что мы создали взамен? Предельно неустойчивые сообщества с почти нулевым биоразнообразием, на поддержание которых приходится тратить огромное количество дополнительных усилий.

3. Третье требование противоречит концепции гомеостаза сформулированной самим же В.Д. Федоровым: «Если в  $r$ -системах стабильность функциональных показателей достигается за счет нестабильности структурных показателей, то такие интегральные показатели, как содержание хлорофилла, характеризующие функционирование экосистемы, будут реагировать на внешние воздействия в последнюю очередь, и мы узнаем о том, что с экосистемой что-то случилось, когда «поезд уже ушел»...»

4. В примечаниях к статье [3] я уже обратил внимание на то, что из абсолютно правильных рассуждений В.Д. Федорова о различии между организмом, как  $a$ -системой, и экосистемой, как  $r$ -системой, следует полная бесперспективность «медицинского» подхода к оценке состояния экосистемы. Вот еще один наглядный пример того, как опасно использовать метафоры вместо четко определенных понятий. Словосочетания «здоровье сообщества» или «здоровье биосферы» стали в наши дни достоянием средств массовой информации, но значит ли это, что мы действительно преуспели в понимании явлений, происходящих в природе?

## ОТНОСИТЕЛЬНОЕ ОБИЛИЕ СИМПАТРИЧЕСКИХ ВИДОВ И МОДЕЛЬ ЭКСПОНЕНЦИАЛЬНО РАЗЛОМАННОГО СТЕРЖНЯ (ЭРС)

В 1957 г. Р. Мак Артур (Mac Arthur, 1957) рассмотрел три варианта возможного распределения  $N$  особей по  $w$  видам и показал хорошее соответствие распределения тропических птиц одному из них. Этот случай соответствует исходному допущению, что в относительно однородном биотопе среди группы близкородственных видов, сравнимых по размерам и физиологии, поддерживается устойчивое соотношение численностей, т.е. относительное обилие оказывается постоянным и может быть предсказано моделью.

Формальным подобием такого случая является единичный отрезок стержня, который делится на  $w$  частей путем случайного попадания на него  $(w - 1)$  точек. Стержень разломан в местах попадания точек на части, длины которых пропорциональны численностям отдельных видов, так что средние размеры частей относятся как числа:

$$\frac{1}{w}, \frac{1}{w} + \frac{1}{w-1}, \frac{1}{w} + \frac{1}{w-1} + \frac{1}{w-2}, \dots, \frac{1}{w} + \frac{1}{w-1} + \dots + 1.$$

Ожидаемое обилие  $r$ -го вида среди  $N$  особей и  $w$  видов может быть предсказано по формуле:

$$\bar{n}_r = \frac{N}{w} \sum_{i=1}^r \frac{1}{w-i+1}$$

где  $\bar{n}_r$  — длина отрезка, имеющего номер  $r$  в ранжированном ряду численностей от 1 до  $w$ .

Биологически такая модель, получившая в среде экологов название «модель разломанного стержня» (далее по тексту именуется — модель «РС»), соответствует исходному допущению, что в равновесной системе ниши симпатрических видов соприкасаются, но сильно не перекрываются.

В том же 1957 г. Дж. Хатчинсон (Hutchinson, 1957) изящно определил фундаментальную нишу в терминах теории множеств и показал, что неперекрывающиеся отрезки, предсказываемые моделью разломанного стержня, имеют много общего с понятием фундаментальной ниши, отражающей сумму экологических потребностей вида.

Обнаруженное Мак-Артуром отсутствие перекрытия ниш в многомерном пространстве однозначно предполагает отсутствие межвидовой конкуренции, поскольку в противном случае, согласно аксиоме Гаузе-Вольтерра, относительное обилие видов не могло быть постоянным, т.е. невозможно существование устойчивых во времени соотношений численностей в однотипном сообществе (имеется в виду сходный тип питания). Вместе с тем виды одной трофической группы

ровки в сходных условиях вынуждены существовать сходным образом, что неизбежно должно приводить либо к локальному вытеснению видов, либо к смещению экологических потребностей одного или даже всех видов в направлении, уменьшающем конкуренцию между ними. Пищевая избирательность, различная устойчивость к варьированию переменных внешней среды и, наконец, соперничество за убежище, в конечном счете, шлифуют отношения между партнерами и тем самым оказываются ответственными за создание и поддержание стабильных ассоциаций симпатрических видов.

Я умышленно избегаю упоминания о наиболее тривиальном механизме поддержания этой организации — конкуренции за пищу, зависящую от плотности особей  $N$ . Пищевая конкуренция вынуждает к уступкам партнеров, которые вынуждены «открывать» различные участки «линейки» генома, чтобы, увеличивая разнообразие потребностей (фенотипическая адаптация), избежать перекрытия фундаментальных ниш по дефицитному компоненту и, следовательно, конкурентного вытеснения. В итоге в равновесной системе (для случая, предусмотренного моделью разломанного стержня) отдельные виды не исчезают, и ни один из них не достигает такой численности, которая вызывает существенное перекрытие экологических ниш партнеров. Поэтому мы вправе признаем равновесной системы считать не только сохранение постоянных соотношений численности образующих ее видов, но и отсутствие существенных колебаний суммарной плотности особей ассоциации. Не случайно равновесными Мак Артур считал виды, интеграл которых в уравнении

$$\lg N_i(t) = \lg N_i(0) + \int_0^t r_i(t) \cdot dt$$

(где  $r_i$  — скорость возрастания численности  $i$ -того вида) менее велик, чем логарифм (Mac-Arthur, 1960), а несколько ранее Престон считал стабильным вид, колебания численности которого (как во времени, так и в пространстве) в течение длительного ряда лет подчинены логнормальному распределению (Preston, 1948).

Таким образом, сосуществующие симпатрические виды для случая, предусмотренного моделью «РС», должны быть равновесными, и взаимозависимое деление отрезка путем случайного бросания точек отражает лишь факт отсутствия дискретного размещения ниш, но отнюдь не свидетельствует о том, что один вид становится более обильным за счет вытеснения другого вида. Дело обстоит как бы так, что несколько экологически близких видов, помещенных в незанятую, **но ограниченную среду**, «делят» последнюю таким образом, что между их нишами не оказывается свободных промежутков. Этот конечный результат достигается благодаря действию регуляторных механизмов, которые направлены на то, чтобы скомпенси-

ровать действия каждой отдельной популяции совокупностью действий (активностей) всех прочих популяций, относящихся к различным трофическим группировкам и эксплуатирующих совместно ресурсы биотопа. В тоже время механизм конкурентного вытеснения оказывается эффективным лишь эпизодически, — в момент возрастания суммарной плотности особей симпатрических видов или каких-либо иных причин, приводящих к функциональной разбалансировке экосистемы.

Возвращаясь к модели «РС», должно сразу же отметить ее частный характер. Исходные ограничения столь существенны (симпатрические, равновесные виды примерно одинакового размера, при постоянной суммарной плотности, в пространстве относительно однородного биотопа), что приходится удивляться, что модель Мак Артура хотя бы в некоторых случаях дает результат, согласующийся с действительностью.

Между тем большая популярность среди экологов Мак Артуровской модели типа «разломанного стержня» связана как раз с обнаружением хорошего соответствия ее предсказаниям наблюдаемого относительного обилия симпатрических видов в некоторых ассоциациях мелких животных — реснитчатых простейших, офиур, гастропод, раков-отшельников, змей и некоторых рыб. Интервал значений  $w$  и  $N$ , для которых сообщались данные о хорошем соответствии модели, включал от 5 до 30 видов и от 20 до 200 особей.

Вместе с тем исследование растительного планктона, предпринятое Д. Хатчинсоном (Hutchinson, 1957, 1961) и Р. Маргалефом (Margalef, 1958), показало плохое соответствие модели «РС». При изучении сезонных изменений прибрежного морского планктона мною было показано, что модель разломанного стержня предсказывает относительное обилие сравнительно часто, если суммарная численность особей невелика (Федоров, 1970). Наоборот, в период весеннего и летнего цветения отклонения от модели не только существенны, но и закономерны: наиболее обычные виды оказываются более обильны, а наиболее редкие виды — менее обильны, чем предсказывает модель. Это наблюдение, в конечном счете, послужило основным стимулом для пересмотра исходных положений гипотез, рассмотренных Мак Артуром (1957).

Прежде всего, обращает на себя внимание, что в модели «РС» соотношения длин участков зависят только от числа бросаемых точек (т.е. числа видов —  $w$ ) и не зависят от  $N$ . Это означает, что Мак Артур не предусматривает влияние суммарной плотности особей на относительную численность популяций, что может иметь место *только* в отсутствии пищевой конкуренции и конкурентного вытеснения видов. Вместе с тем более общая модель относительного обилия симпатрических видов, в рамках которой макартуровская модель

«РС» отражала бы только частный случай (соответствующий отсутствию пищевой конкуренции), несомненно, должна включать дополнительную переменную, связанную с суммарной численностью особей потенциально конкурентных видов, т.е. с  $N$ . При сохранении формального подобия модели — деления стержня на участки, пропорциональные средним ожидаемым численностям, — основная трудность вопроса при этом переносится в плоскость, какой функцией следует задать некоторую неравномерность распределения точек на стержне при изменении  $N$ .

### Более общий случай модели относительного обилия

Из числа возможных предпосылок выделим три, которые могут иметь первостепенное значение при конструировании более общей модели.

1. В рамках формальной теории ниш Д. Хатчинсона возникающее подмножество пересечения ( $H_i \cdot H_j$ ) при перекрытии ниш по ряду совпадающих параметров оказывается всегда меньше потенциального объема ниши ( $H_i, H_j, \dots$ ) любого вида, поскольку в группе симпатрических видов не могут сосуществовать виды с абсолютно идентичными нишами. Иными словами, возникающее подмножество пересечения соотносится с объемом фундаментальной ниши так же, как фенотип относится к генотипу. Вследствие этого конкурентное вытеснение из области биотопа, соответствующего подмножеству, одного из видов в область, которая соответствует «убежищу» теснимого вида ( $H_i - H_i \cdot H_j$ ), приводит к фенотипическим изменениям последнего, но не позволяет одному виду вытеснить другой до конца (из-за открытия новых «клеточек» на «линейке» генома). Теснимые виды составляют экологический резерв ассоциации и по особенностям конструкции ниши оказываются наиболее близкими с процветающими, теснящими видами. Изучение диатомового планктона Белого моря показало, что наиболее обычные и наиболее редкие виды обнаруживают сходные реакции на изменение условий в опытах, поставленных *in situ*, тогда как «соседствующие» виды в ранжированном ряду численностей обнаруживают максимальное несходство откликов (Федоров, Кольцова, 1973).

2. Подмножество пересечения  $H_i \cdot H_j$  оказывается той областью, на которой аксиома Вольтерра-Гаузе не допускает исключения, вследствие чего стабилизация численностей в такой системе возможна только после того, как один из видов будет вытеснен из локуса, соответствующего подмножеству пересечения, т.е. когда окружающая среда будет поделена между теснимым и теснящим видами по условию  $H_j - H_i \cdot H_j$  и  $H_i$  или  $H_i - H_i \cdot H_j$  и  $H_j$  соответственно.

3. С ростом суммарной плотности особей  $N$  растет область пересечения подмножеств, поскольку сумма требований к окружающей среде всей ассоциации в целом превышает возможности (в плане доступности отдельных компонентов) биотопа в каждый текущий момент времени. Поэтому процессы конкурентного вытеснения смещают (см. предпосылки 1 и 2) соотношение численностей в пользу теснящего вида. В итоге такого механизма наиболее обычные виды окажутся более обильными, а редкие виды, теснимые в убежища, — более редкими, чем предсказывает модель Мак Артура.

В качестве формального аналога описанного более общего случая может быть снова использован стержень ограниченной длины  $(0,1)$ . Пусть экологические потенции (не численность!) каждого вида определяются парой точек, случайным образом брошенных на стержень с высоты, пропорциональной  $N$ . При этом вполне очевидно, что расстояние между парой брошенных точек в среднем будет расти пропорционально величине  $N$ , если поверхность стержня упруга (см. рис. 1). Вследствие этого будет возрастать и вероятность перекрытия ниш, т.е. возникновения области пересечения подмножеств. В итоге конкурентного вытеснения из зоны  $H_i \cdot H_j$  один вид будет вытесняться другим, так что полученные отрезки  $(H_i)$  и  $(H_j - H_i \cdot H_j)$  окажутся пропорциональными численностям (а не потенции!) популяций симпатрических видов,  $n_i$  и  $n_j$  соответственно. При этом, как видно из рис. 1, из длины одного отрезка, соответствующего потребности одного вида, вычитается длина перекрытой части соответствующей области пересечения по какому-либо правилу (напр., можно вычитать всегда общую часть из правого отрезка или, другой пример, можно всегда из большего вычитать меньший). В итоге такого

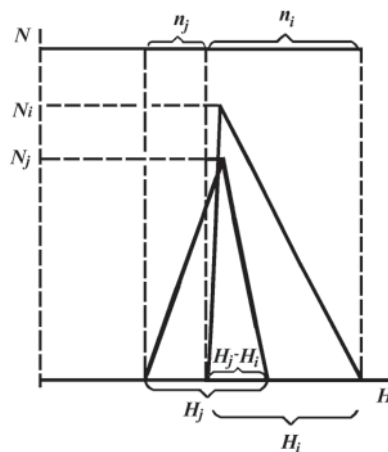


Рис. 1.

механизма изменения длин отрезков по мере роста  $N$  и, следовательно, зон пересечений, —  $(H_i \cdot H_j)$ , все отрезки, кроме одного, будут становиться все мельче и мельче, а наибольший отрезок будет стремиться к единице. Поскольку первая предпосылка  $(H_i \neq H_j)$  делает в принципе невозможным уничтожение убежищ даже самым из конкурентноспособнейших видов, то при сохранении примерно постоянным числа видов ( $w = \text{const}$ ), с ростом  $N$  кривая падения обилия в ранжированном ряду численностей будет падать по экспоненте.

Математически наблюдаемая картина будет отвечать допущению, что при бросании на стержень  $(w-1)$  точек вероятность попадания точки на разные концы стержня неодинакова и отличается на некоторую величину, которая изменяется вдоль стержня от « $-\mu$ » до « $+\mu$ » у его концов. В соответствии с экспоненциальным характером кривой падения относительного обилия при конкурентном вытеснении видов логично, прежде всего, допустить, что попадание на стержень  $(w-1)$  точек происходит с некоторым неравномерным распределением, пропорциональным  $e^{\mu x}$ , где  $\mu$  — искомый параметр. Таким образом,  $\mu$  оказывается важным показателем, отражающим изменение соотношения численностей видов в зависимости от пищевой (или нишевой?) конкуренции, значение которой возрастает с ростом суммарной плотности особей —  $N$ . При этом любая из возможных моделей при  $\mu = 0$  должна вырождаться в частный случай, предусмотренный моделью «РС», т.е. когда отсутствует конкурентное вытеснение видов.

### Модель «экспоненциальный разломанный стержень» (ЭРС)

Я.И. Гольдфанд произвел далеко не тривиальный математический расчет, сделавший возможным подбор параметра  $\mu$ . Полное обоснование расчета приведено в сборнике работ, посвященных структуре однотипных сообществ. Суть более общей модели при использовании прежнего формального подобия разломанного стержня сводится к следующему.

Стержень единичной длины разламывается на  $w$  частей. Предполагается, что  $(w-1)$  координат точек «разлома» — случайные независимые величины, распределение которых на отрезке  $(0,1)$  одинаково с плотностью

$$P(x) = \mu / sh_{\mu} \exp\{\mu(2x-1)\}, \quad (3)$$

где  $\mu$  — параметр, а множитель  $\mu / sh_{\mu}$  — нормировочный. Упорядочив получающиеся после разлома части по убыванию, получаем ранжированный ряд. Эта последовательность — случайная, т.е. связана с соответствующим случайным разламыванием. Задача сводит-

ся к отысканию средних значений величин в ранжированных рядах. Эти величины есть функции параметра  $\mu$  и поэтому их можно обозначить через

$$1 > n_{1(\mu)} > n_{2(\mu)} > \dots > n_{\omega(\mu)} > 0 \quad (4)$$

$$n_{1(\mu)} + n_{2(\mu)} + \dots + n_{\omega(\mu)} = 1 \quad (5)$$

При  $\mu = 0$  точки разлома распределены равномерно ( $p(x) \equiv 1$ ), что отражает частный случай модели, т.е. макартуровскую модель «РС».

$$\hat{n}_r = \frac{1}{\omega} \sum_{k=r}^{\omega} \frac{1}{k}. \quad (6)$$

В этой формуле изменен порядок нумерации, по сравнению с формулой (1), и первый по обилию вид имеет ранговый номер 1.

В случае, когда  $\mu = 0$ , точная формула для  $\bar{n}_r(\mu)$  выглядит гораздо сложнее

$$\hat{n}_r(\mu) = \int_0^1 k_r(\mu \cdot t) \left[ \frac{sh_{\mu}(1-t)}{sh_{\mu}} \right]^{\omega-1} \cdot dt, \quad (7)$$

где  $r = 1, 2, \dots, \omega$ ; а функции  $k_{r(\tau)}$  имеют вид:

$$k_{r(\tau)} = \sum_{k=r}^{\omega} \frac{(-1)^{k-r}}{k} \binom{k-1}{r-1} \cdot \binom{\omega | sh}{k} \cdot (\tau | k) \quad (8)$$

Здесь

$$\binom{k-1}{r-1} = \frac{(k-1)!}{(r-1)! \cdot (k-1)!} \quad (9)$$

есть биномиальный коэффициент, а

$$\binom{\omega | sh}{k} \cdot (\tau | k) = \prod_{i=1}^k \frac{sh\left(\frac{\omega - k + i}{k} \cdot \tau\right)}{sh\left(\frac{i}{k} \cdot \tau\right)} \quad (10)$$

Расчеты, проведенные с помощью ЭВМ по формулам 7–10, позволили рассчитать в интервале значений  $\omega$  от 5 до 30 и  $\mu$  от 0 до 60 (с шагом 1,0 – в интервале  $0 < \mu \leq 20$ ; с шагом 5,0 – в интервале значений  $20 < \mu \leq 60$ ), относительные длины отрезков, выраженные

в нормированных единицах  $\frac{N}{\omega}$ . При значении  $\mu = 60$  наибольший

отрезок составляет в среднем 98,5% длины разламываемого стержня, независимо от величины  $\omega$ . При значении  $\mu = 0$  (случай модели «РС») для  $\omega = 5$  наибольший отрезок составляет 45,5% длины стержня, для  $\omega = 10-29$  и, наконец, для  $\omega = 30$  — только 13,3%. В таких же отношениях находятся численности теснящего вида  $n_1$ , kN.

В табл. 1–3 приведены (в качестве примера) величины относительных численностей для  $\omega = 5$ ,  $\omega = 10$  и  $\omega = 30$  с шагами  $\mu = 1,0$  и  $\mu = 5,0$  в интервале значений  $\mu$  от 0 до 60.

Таблица 1

ОТНОСИТЕЛЬНАЯ ЧИСЛЕННОСТЬ (В ЕДИНИЦАХ  $\frac{N}{\omega}$ )

В ИНТЕРВАЛЕ ЗНАЧЕНИЙ  
 $0 \leq \mu \leq 60$  для  $\omega = 5$

$\mu$	$\hat{n}_r$	1	2	3	4	5
0.0		2.28	1.28	0.78	0.45	0.20
1.0		2.51	1.23	0.70	0.39	0.17
2.0		2.98	1.08	0.54	0.28	0.12
3.0		3.41	0.90	0.41	0.20	0.08
4.0		3.74	0.73	0.31	0.15	0.06
5.0		3.97	0.61	0.25	0.12	0.05
6.0		4.14	0.51	0.21	0.10	0.04
7.0		4.26	0.44	0.18	0.09	0.04
8.0		4.35	0.39	0.16	0.08	0.03
9.0		4.42	0.34	0.14	0.07	0.03
10.0		4.48	0.31	0.13	0.06	0.03
11.0		4.53	0.28	0.11	0.06	0.02
12.0		4.57	0.26	0.10	0.05	0.02
13.0		4.60	0.24	0.10	0.05	0.02
14.0		4.63	0.22	0.09	0.04	0.02
15.0		4.65	0.21	0.08	0.04	0.02
16.0		4.67	0.19	0.08	0.04	0.02
17.0		4.69	0.18	0.07	0.04	0.01
18.0		4.71	0.17	0.07	0.03	0.01
19.0		4.73	0.16	0.07	0.03	0.01
20.0		4.74	0.15	0.06	0.03	0.01
25.0		4.79	0.12	0.05	0.02	0.01
30.0		4.83	0.10	0.04	0.02	0.01
35.0		4.86	0.09	0.03	0.02	0.01
40.0		4.88	0.07	0.03	0.01	0.01
45.0		4.89	0.06	0.03	0.01	0.01
50.0		4.91	0.06	0.02	0.01	0.00
55.0		4.92	0.05	0.02	0.01	0.00
60.0		4.92	0.05	0.02	0.01	0.00

Таблица 2

ОТНОСИТЕЛЬНАЯ ЧИСЛЕННОСТЬ (В ЕДИНИЦАХ  $\frac{N}{\omega}$ )  
 В ИНТЕРВАЛЕ ЗНАЧЕНИЙ  
 $0 \leq \mu \leq 60$  для  $\omega = 10$

$\mu$	$\hat{n}_r$	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
0.0		2.93	1.93	1.43	1.10	0.85	0.65	0.48	0.34	0.21	0.10
1.0		3.46	1.97	1.35	0.99	0.74	0.55	0.40	0.28	0.17	0.08
2.0		4.61	1.93	1.14	0.76	0.54	0.39	0.28	0.19	0.11	0.05
3.0		5.72	1.72	0.89	0.56	0.39	0.28	0.19	0.13	0.08	0.04
4.0		6.59	1.45	0.69	0.43	0.30	0.21	0.15	0.10	0.06	0.03
5.0		7.20	1.22	0.56	0.35	0.24	0.17	0.12	0.08	0.05	0.02
6.0		7.65	1.03	0.47	0.29	0.20	0.14	0.10	0.07	0.04	0.02
7.0		7.98	0.89	0.40	0.25	0.17	0.12	0.08	0.06	0.03	0.02
8.0		8.23	0.78	0.35	0.22	0.15	0.11	0.07	0.05	0.03	0.01
9.0		8.43	0.70	0.31	0.19	0.13	0.09	0.07	0.04	0.03	0.01
10.0		8.59	0.63	0.28	0.17	0.12	0.08	0.06	0.04	0.02	0.01
11.0		8.72	0.57	0.25	0.16	0.11	0.08	0.05	0.04	0.02	0.01
12.0		8.83	0.52	0.23	0.14	0.10	0.07	0.05	0.03	0.02	0.01
13.0		8.92	0.48	0.21	0.13	0.09	0.06	0.05	0.03	0.02	0.01
14.0		9.00	0.44	0.20	0.12	0.08	0.06	0.04	0.03	0.02	0.01
15.0		9.08	0.41	0.18	0.11	0.08	0.05	0.04	0.03	0.02	0.01
16.0		9.14	0.38	0.17	0.10	0.07	0.05	0.04	0.02	0.01	0.01
17.0		9.20	0.36	0.16	0.10	0.07	0.05	0.03	0.02	0.01	0.01
18.0		9.25	0.34	0.15	0.09	0.06	0.04	0.03	0.02	0.01	0.01
19.0		9.29	0.32	0.14	0.09	0.06	0.04	0.03	0.02	0.01	0.01
20.0		9.33	0.30	0.13	0.08	0.05	0.04	0.03	0.02	0.01	0.01
25.0		9.49	0.24	0.10	0.06	0.04	0.03	0.02	0.01	0.01	0.00
30.0		9.60	0.19	0.08	0.05	0.03	0.02	0.01	0.01	0.01	0.00
35.0		9.67	0.16	0.07	0.04	0.02	0.02	0.01	0.01	0.00	0.00
40.0		9.73	0.14	0.06	0.03	0.02	0.02	0.01	0.01	0.00	0.00
45.0		9.77	0.12	0.05	0.03	0.02	0.02	0.01	0.01	0.00	0.00
50.0		9.80	0.11	0.04	0.02	0.01	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00
55.0		9.83	0.10	0.04	0.02	0.01	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00
60.0		9.85	0.09	0.03	0.02	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00

Таблица 3

ОТНОСИТЕЛЬНАЯ ЧИСЛЕННОСТЬ (В ЕДИНИЦАХ  $\frac{N}{\omega}$ )  
 В ИНТЕРВАЛЕ ЗНАЧЕНИЙ  
 $0 \leq \mu \leq 60$  для  $\omega = 10$

$\hat{\mu}_r$	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
0.0	3.99	2.99	2.49	2.16	1.91	1.71	1.54	1.40	1.28	1.17	1.07	0.98	0.89	0.81	0.74
1.0	5.35	3.50	2.70	2.22	1.89	1.64	1.45	1.28	1.15	1.03	0.94	0.84	0.77	0.69	0.63
2.0	8.61	4.32	2.85	2.10	1.66	1.36	1.15	0.98	0.87	0.75	0.68	0.59	0.54	0.48	0.43
3.0	12.48	4.51	2.53	1.71	1.28	1.02	0.85	0.71	0.63	0.53	0.49	0.42	0.38	0.33	0.30
4.0	15.91	4.10	2.05	1.33	0.98	0.77	0.64	0.54	0.46	0.41	0.36	0.32	0.28	0.25	0.22
5.0	18.58	3.54	1.66	1.06	0.77	0.61	0.50	0.42	0.36	0.32	0.28	0.25	0.22	0.20	0.18
6.0	20.57	3.02	1.37	0.87	0.63	0.50	0.41	0.34	0.29	0.26	0.23	0.20	0.18	0.16	0.14
7.0	22.07	2.60	1.16	0.73	0.53	0.41	0.34	0.28	0.24	0.21	0.18	0.16	0.14	0.13	0.11
8.0	23.22	2.27	1.00	0.63	0.45	0.35	0.29	0.24	0.20	0.18	0.15	0.14	0.12	0.11	0.09
9.0	24.12	2.01	0.88	0.55	0.39	0.30	0.25	0.20	0.17	0.15	0.13	0.11	0.10	0.09	0.08
10.0	24.84	1.80	0.78	0.48	0.34	0.27	0.21	0.18	0.15	0.13	0.11	0.10	0.09	0.08	0.07
11.0	25.42	1.63	0.70	0.43	0.31	0.23	0.19	0.15	0.13	0.11	0.10	0.08	0.07	0.06	0.06
12.0	25.90	1.49	0.64	0.39	0.27	0.21	0.17	0.14	0.11	0.10	0.08	0.07	0.06	0.05	0.05
13.0	26.30	1.37	0.58	0.35	0.25	0.19	0.15	0.12	0.10	0.09	0.07	0.06	0.05	0.05	0.04
14.0	26.64	1.27	0.54	0.32	0.23	0.17	0.13	0.11	0.09	0.08	0.06	0.05	0.05	0.04	0.03
15.0	26.93	1.18	0.50	0.30	0.21	0.16	0.12	0.10	0.08	0.07	0.06	0.05	0.04	0.04	0.03
16.0	27.18	1.11	0.46	0.28	0.19	0.14	0.11	0.09	0.07	0.06	0.05	0.04	0.04	0.03	0.03
17.0	27.39	1.04	0.43	0.26	0.18	0.13	0.10	0.08	0.07	0.05	0.04	0.04	0.03	0.03	0.02
18.0	27.58	0.98	0.41	0.24	0.16	0.12	0.09	0.07	0.06	0.05	0.04	0.03	0.03	0.02	0.02
19.0	27.75	0.93	0.38	0.23	0.15	0.11	0.09	0.07	0.05	0.04	0.04	0.03	0.02	0.02	0.02
20.0	27.90	0.88	0.36	0.21	0.14	0.10	0.08	0.06	0.05	0.04	0.03	0.03	0.02	0.02	0.01
25.0	28.44	0.69	0.28	0.16	0.11	0.07	0.05	0.04	0.03	0.02	0.02	0.02	0.01	0.01	0.01
30.0	28.78	0.57	0.23	0.13	0.08	0.06	0.04	0.03	0.02	0.02	0.01	0.01	0.01	0.01	0.00
35.0	29.01	0.48	0.19	0.10	0.07	0.04	0.03	0.02	0.01	0.01	0.01	0.01	0.00	0.00	0.00
40.0	29.18	0.41	0.16	0.09	0.05	0.03	0.02	0.01	0.01	0.01	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00
45.0	29.30	0.36	0.14	0.07	0.04	0.03	0.02	0.01	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
50.0	29.40	0.32	0.12	0.06	0.04	0.02	0.01	0.01	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
55.0	29.48	0.29	0.11	0.05	0.03	0.02	0.01	0.01	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
60.0	29.54	0.26	0.10	0.05	0.02	0.01	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00

Продолжение таблицы 3

$\hat{n}_r$	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
0.0	0.68	0.61	0.56	0.50	0.45	0.40	0.35	0.30	0.26	0.22	0.18	0.14	0.10	0.07	0.03
1.0	0.56	0.51	0.46	0.41	0.36	0.32	0.28	0.24	0.21	0.17	0.14	0.11	0.08	0.05	0.03
2.0	0.38	0.34	0.31	0.27	0.24	0.21	0.18	0.16	0.14	0.11	0.09	0.07	0.05	0.03	0.02
3.0	0.27	0.24	0.21	0.19	0.17	0.15	0.13	0.11	0.09	0.08	0.06	0.05	0.04	0.02	0.01
4.0	0.20	0.18	0.16	0.14	0.13	0.11	0.10	0.08	0.07	0.06	0.05	0.04	0.03	0.02	0.01
5.0	0.16	0.14	0.13	0.11	0.10	0.09	0.08	0.06	0.06	0.05	0.04	0.03	0.02	0.01	0.01
6.0	0.13	0.11	0.10	0.09	0.08	0.07	0.06	0.05	0.04	0.04	0.03	0.02	0.02	0.01	0.01
7.0	0.11	0.10	0.09	0.07	0.06	0.06	0.05	0.04	0.04	0.03	0.02	0.02	0.01	0.01	0.00
8.0	0.09	0.08	0.07	0.06	0.05	0.05	0.04	0.03	0.03	0.02	0.02	0.01	0.01	0.01	0.00
9.0	0.08	0.07	0.06	0.05	0.04	0.04	0.03	0.03	0.02	0.02	0.02	0.01	0.01	0.01	0.00
10.0	0.07	0.06	0.05	0.04	0.03	0.03	0.03	0.02	0.02	0.02	0.01	0.01	0.01	0.00	0.00
11.0	0.06	0.05	0.04	0.03	0.03	0.02	0.02	0.02	0.02	0.01	0.01	0.01	0.01	0.00	0.00
12.0	0.05	0.04	0.04	0.03	0.02	0.02	0.02	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.00	0.00	0.00
13.0	0.04	0.04	0.03	0.02	0.02	0.02	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00
14.0	0.03	0.03	0.03	0.02	0.02	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00
15.0	0.03	0.03	0.02	0.02	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
16.0	0.03	0.02	0.02	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
17.0	0.02	0.02	0.02	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
18.0	0.02	0.02	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
19.0	0.02	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
20.0	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
25.0	0.01	0.01	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
30.0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
35.0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
40.0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
45.0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
50.0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
55.0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
60.0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00

**Относительное обилие популяций, слагающих  
фитопланктон**

Растительные популяции, слагающие фитопланктон, представлены, в основном, симпатрическими видами, вследствие чего в грубом приближении все особи такой ассоциации можно рассматривать как физиологически неразличимые единицы (Федоров, 1970). Сезонные изменения плотности, прямо связанные с изменением условий питания и освещенности; смена доминирующих форм и даже групп водорослей в пространстве и времени; очевидная оппортунистичность подавляющего числа видов (при которой интеграл в уравнении (2) оказывается более значительным, чем логарифм) позволяет

приписать этой трофической группировке организмов сравнительно большую неравновесность. Поэтому можно было ожидать, что более общая модель, подразумевающая дополнительную независимую переменную (плотность популяции), позволит лучше предсказывать распределение особей по видам в природном фитопланктоне путем подходящего подбора параметра  $\mu$ . Для этого необходимо осуществить привязку опытных значений  $N$ ,  $w$  и табличных значений  $\mu$ . Чтобы произвести выбор  $\mu$  достаточно корректно, следует прежде всего знать точность, с которой мы определяем в выборках природного планктона  $w$  и  $N$ . На основании данных количественной обработки двух серий проб (по 50 параллельных выборок в каждой) диатомового планктона различной плотности (тыс. и десятки тысяч клеток в литре) была найдена зависимость между числом обнаруживаемых видов и количеством просмотренных особей (Кольцова и др., 1971).

$$w = a \cdot \lg \frac{N}{10} \quad (11)$$

Используя эти данные, я нашел, что подсчет  $\sim 3000$  особей позволяет определять  $w$  с ошибкой менее 20%. Фиксирование объема выборки (через учет числа камер) при подсчете  $\sim 3000$  кл. позволяет рассчитывать число особей в 1 л также с ошибкой менее 20%. Подробнее этот вопрос рассмотрен мною в работе, посвященной методологии изучения фитопланктона (Федоров, 1977). В том случае, если по каким-либо причинам исследователь вынужден ограничиться выборкой, содержащей меньшее число особей, определение числа видов можно произвести расчетным путем. Для этого достаточно по данным такой нерепрезентативной выборки определить величину углового коэффициента «а» в выражении (11), построив график функции  $w$  от аргумента  $\lg \frac{N}{10}$ <sup>1</sup>, а затем рассчитать  $w$  для 3000 особей. В этом случае следует отыскивать соответствия предсказанию модели для найденного числа особей —  $N$  и рассчитанного значения  $w$ .

Совершенно очевидно поэтому, что для найденной точности определения  $N$  и  $w$  не имеет смысла при отыскании связей между  $N$  и  $\mu$  ориентироваться на величины отрезков малочисленных видов. Вполне достаточным оказывается отыскание соответствия между объемом наиболее обычных первых пяти видов в ранжированном ряду численностей ( $n_1, n_2, \dots, n_5$ ) и соответствующими им табличными значениями длин отрезков. В этом случае, в таблице 2 и 3 для 10 и 30 видов соответственно остаются только по 5 столбцов. Это упрощает

<sup>1</sup> Обычно угловой коэффициент варьирует значительно. Так, для диатомового планктона Белого моря его величина варьирует в интервале значений 8–12. Для арктического планктона (Карское море) — в интервале значений 20–30.

составление общей таблицы. Величина ошибки в определении  $w$  для природного планктона, в свою очередь, позволяет обоснованно сократить число таблиц, по крайней мере, вдвое, включая в общую таблицу только четные или нечетные значения  $w$  (напр.,  $w = 5, 7, \dots, 29$ ). В этом случае, если число найденных или рассчитанных значений  $w$  «не найдет» своей таблицы, можно пользоваться таблицей для значений  $(w + 1)$ , так как есть все шансы полагать, что вы недооткрыли какой-то вид (условно допуская, что вид не может быть переоткрыт!) и способны исправить погрешность, увеличив объем выборки. Известная ошибка в измерении численности позволяет определить погрешность в определении параметра  $\mu$ , что, в свою очередь, позволяет «укрупнить» шаг, с которым должна быть составлена сводная таблица. Так, в интервале значений  $\mu$  от 0 до 20 для фитопланктона вполне приемлем шаг 1,0, тогда как при  $\mu > 20$  этот шаг может быть увеличен до 5,0. Сводная таблица для растительного планктона приводится ниже (табл.4). Используя эту таблицу, можно отыскать связь между параметром  $\mu$ , с одной стороны, и величинами  $w$  и  $N$  — с другой.

В качестве примера отыскания такой связи приведу данные количественной обработки проб, собранных на 38 станциях акватории Белого моря (июль, 1972). Пробы были отобраны с четырех горизонтов (0,5; 2,5; 5,0; 10,0 м). Для отыскания привязки были использованы пробы поверхностного горизонта, а из остальных горизонтов — только пробы,  $\lg N$  которых был меньше 4,0 и больше 6,0. Отметим попутно, что пространственная гетерогенность распределения растительного планктона ( $\lg N$  колеблется в пределах значений 3–7) связана с наличием пятен, которые образованы скоплениями микроскопических водорослей в фотической зоне. Согласно Т. Платту и др. (Platt, Dickie, Trites, 1970), диаметр таких пятен колеблется в пределах 1,3–3,9 км. Корреляционный анализ позволил установить для диатомового планктона Белого моря связь между  $\mu$  и  $\lg N$ , а также между  $\mu$  и ( $\lg N, w$ ).

$$\mu = 2.1(\lg N)^2 - 9.6 \lg N - 0,025, \quad (12)$$

$$\begin{aligned} \mu = 5,9(\lg N)^2 - 26,6(\lg N \cdot \lg w) + 44,3(\lg w)^2 - \\ - 15,4 \lg N + 0,9 \lg w + 33,8, \end{aligned} \quad (13)$$

где  $w$  и  $N$  — число видов и общая численность особей в 1 литре пробы. Разумеется, не следует уравнениям (12) и (13) придавать какого-либо самодовлеющего значения. Теоретически удостоверяя наличие некоторой связи между сопоставляемыми параметрами, они просто позволяют переписать уравнение (7) в форме регистрируемых величин. Практически они дают возможность по данным  $w$  и  $N$

Таблица 4

СВОДНАЯ ТАБЛИЦА ОТНОСИТЕЛЬНОЙ ЧИСЛЕННОСТИ ДЛЯ  $w = 5, 7, 9, 11 \dots 29$   
 В ИНТЕРВАЛЕ ЗНАЧЕНИЙ  $0 \leq \mu \leq 60$

$\mu$	5					7					9					11				
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
0	2.28	1.28	0.78	0.45	0.20	2.59	1.59	1.09	0.76	0.51	2.83	1.83	1.33	1.00	0.75	3.02	2.02	1.52	1.19	0.94
1	2.51	1.23	0.70	0.39	0.17	2.95	1.57	1.00	0.67	0.44	3.31	1.84	1.25	0.89	0.65	3.61	2.08	1.45	1.08	0.83
2	2.98	1.08	0.54	0.28	0.12	3.69	1.44	0.80	0.50	0.31	4.32	1.77	1.03	0.68	0.47	4.88	2.08	1.24	0.85	0.61
3	3.41	0.90	0.41	0.20	0.08	4.40	1.24	0.61	0.36	0.22	5.30	1.56	0.80	0.50	0.34	6.14	1.87	0.98	0.63	0.44
4	3.74	0.73	0.31	0.15	0.06	4.93	1.03	0.47	0.27	0.17	6.05	1.31	0.62	0.38	0.25	7.11	1.59	0.76	0.48	0.33
5	3.97	0.67	0.25	0.12	0.05	5.31	0.85	0.38	0.22	0.13	6.58	1.10	0.50	0.30	0.20	7.82	1.34	0.62	0.39	0.27
6	4.14	0.51	0.21	0.10	0.04	5.58	0.72	0.32	0.18	0.11	6.97	0.93	0.42	0.25	0.17	8.32	1.14	0.51	0.32	0.22
7	4.26	0.44	0.18	0.09	0.04	5.78	0.62	0.27	0.16	0.10	7.25	0.80	0.36	0.22	0.15	8.70	0.98	0.44	0.28	0.19
8	4.35	0.39	0.16	0.08	0.03	5.93	0.55	0.24	0.14	0.08	7.47	0.70	0.31	0.19	0.13	8.98	0.86	0.39	0.24	0.17
9	4.42	0.34	0.14	0.07	0.03	6.05	0.49	0.21	0.12	0.07	7.64	0.63	0.38	0.17	0.11	9.21	0.76	0.34	0.21	0.15
10	4.48	0.31	0.13	0.06	0.03	6.14	0.44	0.19	0.11	0.07	7.77	0.56	0.25	0.15	0.09	9.39	0.69	0.31	0.19	0.13
11	4.53	0.28	0.11	0.06	0.02	6.22	0.40	0.17	0.10	0.06	7.89	0.51	0.23	0.14	0.09	9.54	0.62	0.28	0.17	0.12
12	4.57	0.26	0.10	0.05	0.02	6.28	0.36	0.16	0.09	0.06	7.98	0.47	0.21	0.13	0.09	9.67	0.57	0.25	0.16	0.11
13	4.60	0.24	0.10	0.05	0.02	6.34	0.34	0.15	0.08	0.05	8.06	0.43	0.19	0.12	0.08	9.78	0.52	0.23	0.14	0.10
14	4.63	0.22	0.09	0.04	0.02	6.39	0.31	0.14	0.08	0.05	8.13	0.40	0.18	0.11	0.07	9.88	0.48	0.21	0.13	0.09
15	4.65	0.21	0.08	0.04	0.02	6.43	0.29	0.13	0.07	0.04	8.19	0.37	0.16	0.10	0.07	9.96	0.45	0.20	0.12	0.09
16	4.67	0.19	0.08	0.04	0.02	6.46	0.27	0.12	0.07	0.04	8.25	0.35	0.15	0.09	0.06	10.03	0.42	0.18	0.11	0.08
17	4.69	0.18	0.07	0.04	0.01	6.50	0.26	0.11	0.06	0.04	8.30	0.33	0.14	0.09	0.06	10.10	0.39	0.17	0.11	0.07
18	4.71	0.17	0.07	0.03	0.01	6.53	0.24	0.10	0.06	0.04	8.34	0.31	0.13	0.08	0.05	10.15	0.37	0.16	0.10	0.07
19	4.73	0.16	0.07	0.03	0.01	6.55	0.23	0.10	0.06	0.03	8.38	0.29	0.13	0.08	0.05	10.21	0.35	0.15	0.09	0.06
20	4.74	0.15	0.06	0.03	0.01	6.58	0.22	0.09	0.05	0.03	8.41	0.27	0.12	0.07	0.05	10.25	0.33	0.14	0.09	0.06
25	4.79	0.12	0.05	0.02	0.01	6.67	0.17	0.07	0.04	0.03	8.55	0.21	0.09	0.06	0.04	10.43	0.26	0.11	0.07	0.04
30	4.83	0.10	0.04	0.02	0.01	6.73	0.14	0.06	0.03	0.02	8.64	0.17	0.07	0.04	0.03	10.55	0.21	0.09	0.05	0.03
35	4.86	0.09	0.03	0.02	0.01	6.78	0.12	0.05	0.03	0.02	8.72	0.15	0.06	0.03	0.02	10.54	0.18	0.07	0.04	0.03
40	4.88	0.07	0.03	0.01	0.01	6.81	0.10	0.04	0.02	0.01	8.75	0.13	0.05	0.03	0.02	10.70	0.15	0.06	0.03	0.02
45	4.89	0.06	0.03	0.01	0.01	6.84	0.09	0.04	0.02	0.01	8.79	0.11	0.04	0.02	0.01	10.74	0.13	0.05	0.03	0.02
50	4.91	0.06	0.02	0.01	0.00	6.86	0.08	0.03	0.02	0.01	8.82	0.10	0.04	0.02	0.01	10.78	0.12	0.04	0.02	0.01
55	4.92	0.05	0.02	0.01	0.00	6.88	0.07	0.03	0.01	0.01	8.84	0.09	0.03	0.02	0.01	10.81	0.11	0.04	0.02	0.01
60	4.92	0.05	0.02	0.01	0.00	6.89	0.06	0.02	0.01	0.01	8.86	0.08	0.03	0.01	0.01	10.83	0.10	0.03	0.02	0.01

Продолжение таблицы 4

$\hat{n}_r$ $\mu$	13					15					17				
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
0	3.18	2.18	1.68	1.35	1.10	3.32	2.32	1.82	1.48	1.23	3.44	2.44	1.94	1.61	1.36
1	3.88	2.29	1.64	1.25	0.98	4.11	2.48	1.80	1.40	1.12	4.33	2.65	1.95	1.53	1.25
2	5.40	2.36	1.44	1.00	0.74	5.87	2.63	1.63	1.15	0.87	6.31	2.89	1.81	1.29	0.98
3	6.93	2.18	1.15	0.75	0.54	7.68	2.47	1.32	0.87	0.63	8.40	2.76	1.49	0.99	0.73
4	8.14	1.87	0.90	0.58	0.41	9.12	2.15	1.04	0.67	0.48	10.08	2.42	1.18	0.76	0.55
5	9.01	1.58	0.73	0.46	0.33	10.18	1.82	0.85	0.54	0.39	11.33	2.05	0.96	0.61	0.44
6	9.65	1.34	0.61	0.39	0.27	10.95	1.55	0.71	0.45	0.32	12.24	1.75	0.80	0.51	0.37
7	10.12	1.16	0.52	0.33	0.24	11.53	1.33	0.60	0.38	0.28	12.93	1.51	0.68	0.43	0.31
8	10.48	1.01	0.46	0.29	0.21	11.97	1.17	0.52	0.33	0.24	13.46	1.32	0.59	0.38	0.27
9	10.77	0.90	0.40	0.25	0.18	12.33	1.03	0.46	0.29	0.21	13.88	1.17	0.52	0.33	0.24
10	11.00	0.81	0.36	0.23	0.16	12.61	0.93	0.41	0.26	0.19	14.23	1.04	0.46	0.29	0.21
11	11.20	0.73	0.23	0.21	0.15	12.85	0.84	0.37	0.23	0.17	14.51	0.94	0.42	0.26	0.19
12	11.36	0.67	0.30	0.19	0.13	13.05	0.76	0.34	0.21	0.15	14.75	0.86	0.38	0.24	0.17
13	11.50	0.61	0.27	0.17	0.12	13.22	0.70	0.31	0.19	0.14	14.95	0.79	0.35	0.22	0.15
14	11.62	0.57	0.25	0.16	0.11	13.37	0.65	0.28	0.18	0.13	15.13	0.73	0.32	0.20	0.14
15	11.73	0.53	0.23	0.14	0.10	13.50	0.60	0.26	0.16	0.12	15.28	0.68	0.29	0.18	0.13
16	11.82	0.49	0.21	0.13	0.09	13.61	0.56	0.24	0.15	0.11	15.41	0.63	0.27	0.17	0.12
17	11.90	0.46	0.20	0.12	0.09	13.71	0.52	0.23	0.14	0.10	15.53	0.59	0.25	0.15	0.11
18	11.98	0.43	0.19	0.12	0.08	13.80	0.49	0.21	0.13	0.09	15.63	0.56	0.24	0.14	0.10
19	12.04	0.41	0.18	0.11	0.08	13.88	0.46	0.20	0.12	0.08	15.73	0.52	0.22	0.13	0.09
20	12.10	0.38	0.16	0.10	0.07	13.95	0.44	0.19	0.11	0.08	15.81	0.50	0.21	0.13	0.09
25	12.32	0.30	0.13	0.08	0.05	14.22	0.34	0.14	0.08	0.06	16.11	0.39	0.16	0.09	0.06
30	12.47	0.25	0.10	0.06	0.04	14.39	0.28	0.11	0.07	0.04	16.31	0.32	0.13	0.07	0.05
35	12.57	0.21	0.08	0.05	0.03	14.51	0.24	0.09	0.05	0.03	16.44	0.27	0.11	0.06	0.04
40	12.64	0.18	0.07	0.04	0.02	14.59	0.21	0.08	0.04	0.03	16.54	0.23	0.09	0.05	0.03
45	12.70	0.16	0.06	0.03	0.02	14.65	0.18	0.07	0.04	0.02	16.61	0.21	0.08	0.04	0.02
50	12.74	0.14	0.05	0.03	0.02	14.70	0.16	0.06	0.03	0.02	16.16	0.18	0.07	0.04	0.02
55	12.77	0.12	0.05	0.02	0.01	14.74	0.14	0.05	0.03	0.01	16.70	0.16	0.06	0.03	0.02
60	12.80	0.11	0.04	0.02	0.01	14.77	0.13	0.05	0.02	0.01	16.74	0.15	0.05	0.03	0.01

рассчитать  $\mu$  и по табл. 4 для числа видов  $w$  [или  $(w + 1)$ ] предсказать распределение численностей для первых пяти видов наиболее обычных в ранжированном ряду численностей. Существует 100%-ная уверенность, что конкретный вид зависимости между сопоставляемыми параметрами будет варьировать от водоема к водоему и, возможно, от сезона к сезону для каждого из них. Более того, существуют также серьезные соображения, согласно которым эта связь в принципе не может быть хорошей, т.е. более или менее жесткой, определенной и постоянной. Можно лишь с уверенностью сказать, что новая модель будет лучше предсказывать распределение  $N$  особей по  $w$ -видам, чем это делает модель Мак Артура типа «РС». Поэтому можно надеяться, что новая модель представляет шаг вперед

Продолжение таблицы 4

$\hat{n}_r$ $\mu$	19					21					23				
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
0	3.55	2.55	2.05	1.71	1.46	3.65	2.65	2.15	1.81	1.56	3.73	2.73	2.23	1.90	1.65
1	4.52	2.80	2.09	1.66	1.37	4.70	2.95	2.21	1.78	1.47	4.86	3.08	2.33	1.88	1.58
2	6.72	3.13	1.98	1.42	1.09	7.11	3.37	2.15	1.55	1.20	7.47	3.59	2.31	1.68	1.31
3	9.08	3.05	1.65	1.10	0.82	9.74	3.33	1.82	1.22	0.90	10.37	3.60	1.98	1.33	0.99
4	1.01	2.69	1.32	0.85	0.62	11.93	2.95	1.46	0.94	0.69	12.82	3.21	1.59	1.03	0.76
5	12.46	2.29	1.07	0.68	0.50	13.57	2.52	1.18	0.76	0.55	14.69	2.75	1.29	0.82	0.60
6	13.52	1.95	0.89	0.57	0.41	14.80	2.15	0.98	0.62	0.46	16.08	2.34	1.07	0.68	0.50
7	14.33	1.68	0.76	0.48	0.35	15.72	1.85	0.83	0.53	0.39	17.13	2.02	0.90	0.57	0.42
8	14.95	1.46	0.66	0.42	0.30	16.44	1.61	0.72	0.46	0.33	17.94	1.76	0.78	0.49	0.36
9	15.44	1.30	0.58	0.37	0.26	17.01	1.43	0.63	0.40	0.29	18.58	1.56	0.69	0.43	0.31
10	15.85	1.16	0.51	0.32	0.23	17.47	1.28	0.56	0.35	0.25	19.10	1.39	0.61	0.38	0.28
11	16.18	1.05	0.46	0.28	0.21	17.85	1.15	0.50	0.32	0.23	19.52	1.26	0.55	0.34	0.24
12	16.46	0.96	0.42	0.26	0.19	18.16	1.05	0.46	0.28	0.20	19.88	1.15	0.50	0.31	0.22
13	16.69	0.88	0.38	0.24	0.17	18.43	0.97	0.42	0.26	0.18	20.18	1.06	0.45	0.28	0.20
14	16.89	0.81	0.35	0.22	0.15	18.66	0.89	0.38	0.24	0.17	20.43	0.98	0.42	0.26	0.18
15	17.07	0.75	0.32	0.20	0.14	18.86	0.83	0.35	0.22	0.15	20.65	0.91	0.39	0.23	0.16
16	17.22	0.70	0.30	0.18	0.13	19.03	0.77	0.33	0.20	0.14	20.84	0.85	0.36	0.22	0.15
17	17.35	0.66	0.28	0.17	0.12	19.18	0.73	0.31	0.19	0.13	21.00	0.79	0.33	0.20	0.14
18	17.47	0.62	0.26	0.16	0.11	19.31	0.68	0.29	0.17	0.12	21.14	0.75	0.31	0.19	0.13
19	17.57	0.58	0.25	0.15	0.10	19.42	0.65	0.27	0.16	0.11	21.27	0.71	0.29	0.17	0.12
20	17.67	0.55	0.23	0.14	0.10	19.53	0.61	0.25	0.15	0.10	21.39	0.67	0.28	0.16	0.11
25	18.01	0.44	0.18	0.10	0.07	19.91	0.48	0.20	0.11	0.08	21.80	0.53	0.21	0.12	0.08
30	18.23	0.36	0.14	0.08	0.05	20.15	0.40	0.16	0.09	0.06	22.07	0.44	0.17	0.10	0.06
35	18.38	0.30	0.12	0.07	0.04	20.31	0.34	0.13	0.07	0.05	22.24	0.37	0.14	0.08	0.05
40	18.48	0.26	0.10	0.05	0.03	20.43	0.29	0.11	0.06	0.04	22.37	0.32	0.12	0.07	0.04
45	18.56	0.23	0.09	0.05	0.03	20.51	0.25	0.10	0.05	0.03	22.47	0.28	0.11	0.06	0.03
50	18.62	0.20	0.08	0.04	0.02	20.58	0.23	0.08	0.04	0.02	22.54	0.25	0.09	0.05	0.03
55	18.67	0.18	0.07	0.03	0.02	20.63	0.20	0.07	0.04	0.02	22.60	0.22	0.08	0.05	0.03
60	18.71	0.17	0.06	0.03	0.02	20.68	0.18	0.07	0.03	0.02	22.65	0.20	0.07	0.04	0.02

на пути отыскания некой гипотетической идеально предсказывающей модели. Должно полагать, что сегодня мы находимся все еще в начале пути. Перечень некоторых общих и частных (относящихся сугубо к фитопланктону) причин, ответственных за несоответствие прогноза новой модели оригиналу, способен убедить в этом.

1. Несмотря на усложнение модели, связанное с введением нового параметра  $m$ , она все еще слишком проста для того, чтобы *отобразить результат* событий в такой динамической системе, как растительный планктон, где наличием гомеостаза определяется возможность перестройки структуры (т.е. как раз благодаря изменению относительного обилия популяций!) в направлении поддержания более высокого постоянства функциональных характеристик (Федоров, 1974).

Продолжение таблицы 4

$\hat{n}_r$ $\mu$	25					27					29				
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
0	3.82	2.82	2.32	1.98	1.73	3.89	2.89	2.39	2.06	1.81	3.96	2.96	2.46	2.13	1.88
1	5.02	3.21	2.44	1.99	1.67	5.16	3.33	2.65	2.08	1.76	5.29	3.44	2.65	2.18	1.85
2	7.82	3.81	2.47	1.81	1.41	8.14	4.02	2.62	1.93	1.51	8.45	4.22	2.77	2.05	1.61
3	10.99	3.86	2.14	1.44	1.08	11.59	4.12	2.30	1.55	1.16	12.19	4.38	2.45	1.66	1.24
4	13.71	3.47	1.72	1.12	0.82	14.59	3.73	1.86	1.20	0.89	15.47	3.98	1.99	1.29	0.95
5	15.80	2.98	1.39	0.89	0.65	16.91	3.20	1.50	0.96	0.70	18.02	3.43	1.60	1.03	0.75
6	17.35	2.54	1.15	0.73	0.54	18.64	2.73	1.24	0.79	0.58	19.93	2.92	1.32	0.84	0.61
7	18.53	2.18	0.98	0.62	0.45	19.94	2.35	1.05	0.66	0.48	21.36	2.52	1.12	0.71	0.51
8	19.44	1.91	0.84	0.53	0.39	20.95	2.05	0.91	0.57	0.41	22.46	2.20	0.97	0.61	0.44
9	20.16	1.69	0.74	0.47	0.34	21.74	1.82	0.80	0.50	0.36	23.33	1.95	0.85	0.53	0.38
10	20.73	1.51	0.66	0.41	0.30	22.37	1.63	0.71	0.44	0.32	24.02	1.75	0.76	0.47	0.33
11	21.21	1.37	0.59	0.37	0.26	22.89	1.47	0.64	0.39	0.28	24.58	1.58	0.68	0.42	0.30
12	21.60	1.25	0.54	0.33	0.24	23.32	1.34	0.58	0.35	0.25	25.04	1.44	0.62	0.38	0.27
13	21.92	1.15	0.49	0.30	0.21	23.67	1.24	0.53	0.32	0.23	25.42	1.33	0.56	0.34	0.24
14	22.20	1.06	0.45	0.27	0.19	23.98	1.14	0.49	0.29	0.21	25.75	1.23	0.52	0.31	0.22
15	22.44	0.99	0.42	0.25	0.18	24.23	1.06	0.45	0.27	0.19	26.03	1.14	0.48	0.29	0.20
16	22.65	0.92	0.39	0.23	0.16	24.46	1.00	0.42	0.25	0.17	26.27	1.07	0.45	0.27	0.19
17	22.83	0.86	0.36	0.22	0.15	24.65	0.93	0.39	0.23	0.16	26.48	1.00	0.42	0.25	0.17
18	22.98	0.81	0.34	0.20	0.14	24.82	0.88	0.37	0.22	0.15	26.65	0.95	0.39	0.23	0.16
19	23.12	0.77	0.32	0.19	0.13	24.97	0.83	0.34	0.20	0.14	26.82	0.89	0.37	0.22	0.15
20	23.25	0.73	0.30	0.18	0.12	25.11	0.79	0.32	0.19	0.13	26.97	0.85	0.35	0.20	0.14
25	23.70	0.58	0.23	0.13	0.09	25.60	0.62	0.25	0.14	0.10	27.49	0.67	0.27	0.16	0.10
30	23.98	0.47	0.19	0.11	0.07	25.90	0.51	0.20	0.11	0.07	27.82	0.55	0.22	0.12	0.08
35	24.18	0.40	0.16	0.09	0.05	26.11	0.43	0.17	0.09	0.06	28.05	0.47	0.18	0.10	0.06
40	24.32	0.35	0.13	0.07	0.04	26.26	0.37	0.14	0.08	0.05	28.21	0.40	0.15	0.08	0.05
45	24.42	0.30	0.11	0.06	0.04	26.37	0.33	0.12	0.07	0.04	28.33	0.35	0.13	0.07	0.04
50	24.50	0.27	0.10	0.05	0.03	26.46	0.29	0.11	0.06	0.03	28.42	0.31	0.12	0.06	0.03
55	24.56	0.24	0.09	0.04	0.02	26.53	0.26	0.10	0.05	0.03	28.50	0.28	0.10	0.05	0.03
60	24.62	0.22	0.08	0.04	0.02	26.59	0.24	0.09	0.04	0.02	28.55	0.25	0.09	0.04	0.02

2. Приложение статистических моделей к динамическим системам неизбежно сталкивается с трудностями описания поведения переменных. Мак Артур (1960), пытаясь преодолеть эти трудности, линейно аппроксимировал флюктуации численностей симпатрических видов, путем деления видов на равновесные и оппортунистические, и удаления последних из сферы действия своей модели на том основании (заметим — довольно неубедительном), что у оппортунистических видов «относительное обилие представляет малый биологических интерес, поскольку оно контролируется колебаниями климата и других внешних факторов, влияющих на  $r$  (ранг).

Этим дискриминирующим шагом Мак Артур устранял зависимость модели от  $N$ , т.е. сузил модель до рассмотрения частного случая. В

действительности численность даже так называемых равновесных видов флуктуирует, и это служит объективной причиной ошибок в предсказаниях соответствия. Возвращаясь к описанию событий в динамическом сообществе с помощью статистической модели, которая *отражает результат действия* регуляторных механизмов в экосистеме, следует приготовить себя к «плохому» соответствию предсказания модели природе уже из-за некоторого числа так называемых «диких» результатов, поскольку поведенческое (читай: вероятностное) описание оперирует средними величинами и, тем самым, допускает известный разброс данных относительно среднего.

Таким образом, модель статична, так как отражает результат работы регуляторных механизмов, а не относится к самим скоростям процессов, регулируемых этими механизмами. Наблюдаемый итог, выраженный в изменении численностей, отражает действие окружающих условий, которые были определяющими в водоеме несколько раньше. Точнее — это «раньше» измеряется временем запаздывания «отклика» (т.е. регистрируемых изменений структуры ассоциации) на возмущения окружающей среды (для растительного планктона — обычно 2–4 дня).

3. Введение в модель параметра  $m$  в неявном виде постулирует прямую связь между  $N$  и конкурентным механизмом вытеснения (точнее говорить, оттеснения в резерв или «шлейф» ранжированного ряда, образованный редкими видами) видов. Это, несомненно, грубое допущение: флуктуации могут быть связаны как с обострением пищевой конкуренции, наблюдаемой у фитопланктона в летний период (Федоров и др., 1973), так и с началом сезонной сукцессии, наблюдаемой в период весеннего «цветения» фитопланктона. В последнем случае конец «вспышки» фитопланктона не обязательно связан с исчерпанием биогенных элементов и обострением пищевой конкуренции — он может быть вызван и биотическими причинами, т.е. резким увеличением численности и активности фитофагов.

4. Существует глубокое опасение, которое я пока не в состоянии побороть, что наибольший отрезок, предсказываемый моделью экспоненциально разломанного стержня, пропорционален в действительности не особям одного наиболее обильного вида, а скорее особям теснящих видов, выделение которых можно произвести по способу, описанному ранее (Федоров, 1969). Правда, в подавляющем числе случаев теснящим оказывается один вид, но иногда таких видов оказывается два и совсем редко — три. Это описание относится, прежде всего, к фитопланктону как ассоциации мало различных особей. И если окажется, что оно справедливо, то после упорядочивания по убыванию численностей симпатрических видов следовало бы произвести статистическое выделение доминирующих видов и сравнивать предсказание модели ЭРС с ранжированным рядом зна-

чений  $n_1$ , в котором первый член  $\hat{n}_1 = \sum_{i=1}^k n_i$ , где  $k$  — число выделенных доминирующих видов. Не могу утверждать, что исходные предпосылки модели ЭРС оказываются нарушенными, но свидетельствую, что рассчитанные по уравнению (12, 13) значения  $\mu$  отсылают нас в обобщенной таблице к строке, предсказания которой лучше соответствуют  $\hat{n}_1$  чем  $n_1$ .

5. Для фитопланктона ожидаемое хорошее соответствие предсказанию ЭРС должно иметь место при соблюдении, по крайней мере, двух условий: недостаточного обеспечения особей ассоциации минеральным питанием (когда вступает в силу правило Либиха) и наличия более или менее однородного физиологического состояния клеток (когда доля мертвых особей не слишком велика). При высоких плотностях фитопланктона доля неактивных особей (свечение в УФ свете желтым и зеленым) может быть значительна. Так, для 17 видов диатомового планктона Белого моря в 7 пробах, отобранных через день из поверхностного горизонта, процент особей, светящихся в УФ красным светом (т.е., безусловно, живых), составлял  $\sim 67\%$  (при  $N$  — десятки тысяч кл/л), и поэтому было бы правильнее сравнивать с предсказаниями модели соотношение живых клеток. Поскольку это не всегда технически возможно, то основным источником ошибок при высоких значениях  $N$  можно считать процент неактивных или малоактивных клеток, поскольку в этих условиях избыточная обеспеченность особей элементами минерального питания представляется маловероятной.

При сравнительно низких плотностях фитопланктона доля «смертных» особей сравнительно невелика. Поэтому кажется, что в этом случае связь между  $\mu$  и  $N$  не обнаруживается из-за достаточной обеспеченности особей минеральным питанием. Однако, малые биомассы при избыточной пище могут наблюдаться либо при достаточно активном выедании микроводорослей зоопланктоном, либо при определяющем неблагоприятном действии таких биотических факторов, как свет (очень много или очень мало) и температура (низкая). Во втором варианте может случиться так, что какой-нибудь один вид (например, тенелюбивый и сравнительно психрофильный, лучше других приспособленный к этим условиям, может резко увеличить свою численность, т.е. проявит оппортунистичность. В итоге наблюдаемое высокое значение  $N$  и высокое значение  $\mu$  не будут отражать результат вытеснения этим видом партнеров, и останется не вполне ясным, как этот случай повлияет на количественную сторону связи между параметром  $\mu$ , с одной стороны, и значениями  $N$  и  $w$  с другой.

### Адекватность модели ЭРС

Для проведения некоторой объективной оценки достоинств модели Мак Артура и модели ЭРС сравнивали соответствие данных их предсказаниям с помощью оценки дисперсии, которую рассчитывали как среднюю сумму квадратов разностей между наблюдаемой ( $n_i$ ) и рассчитанной по каждой из моделей численностью видов ( $\hat{n}_i$ ):

$$S^2 = \frac{\sum_{i=1}^{\omega} (n_i - \hat{n}_i)^2}{\omega} \quad (14)$$

При этом полагали, что меньшая величина дисперсии свидетельствует о лучшем предсказании модели. Для целей сопоставления были использованы пробы диатомового планктона, собранные у Карельского побережья Белого моря в течение вегетационного сезона 1967, 1968 и 1969 гг. с подповерхностного горизонта. Флористическое описание смены форм приведено в работах К.А. Кокина и др. (1970) и В.Д. Федорова (1970).

Для нахождения некоторого показателя соответствия, обобщенного по сезону, использовали среднюю оценку дисперсий по всем станциям

$$\bar{S}^2 = \frac{\sum_1^k S^2}{k}, \quad (15)$$

где  $k$  — число станций.

Сравнение дисперсий ( $\bar{S}_{pc}^2 \left| \bar{S}_{эрс}^2 = 71 \right.$  при  $k=58$ ) показало, что они различаются с высокой степенью достоверности (при  $P=0,99$  и  $k=50$  критическое значение  $\bar{S}_1^2 \left| \bar{S}_2^2$  равно 1,94) и поэтому можно утверждать, что несомненно лучшее соответствие наблюдаемого распределения расчетному описывается моделью ЭРС.

Ранее (Федоров, Кольцова, 1973) была показана тесная связь картины падения численности в ранжированном ряду с плотностью фитопланктона и найдено, что хорошее совпадение с предсказаниями макартуровской модели «РС» наблюдается только при сравнительно небольшой плотности ( $1 \cdot 10^2 - 1 \cdot 10^4$  кл/л). Для анализа картины с плохим совпадением мы выделяли эмпирический тип ( $1 \cdot 10^6 - 1 \cdot 10^7$  кл/л), связывая его с именем Д. Хатчинсона (1961), и некоторый смешанный случай для промежуточных численностей.

Модель ЭРС резко упрощает ситуацию и позволяет развить дальше идею комплементарности как руководящий принцип формирования структуры фитопланктонной ассоциации. Этот принцип состоит

в том, что благодаря сукцессии и пищевой конкуренции, наиболее обостренной между экологически близкими видами, при достижении равновесия в экосистеме одновременно процветают экологически далекие виды, потребности которых как бы дополняют друг друга, «стыкуясь комплементарно» что позволяет использовать ресурсы биотопа наиболее полно. В итоге это приводит к мозаичной структуре ассоциаций симпатрических видов как главной особенности организации, которая довольно точно копирует макартуровский случай, когда фундаментальные «ниши сильно не перекрыты, но между ними нет свободных промежутков» (Mac Arthur, 1957).

### Дискуссия

Любопытно, что плохое соответствие предсказанию модели Мак Артура экологи пытались объяснить чем угодно, но только не ограничениями исходных допущений. Наиболее содержательным «биологическим анализом» модели разломанного стержня мы обязаны Ч. Кингу (King, 1964), к работе которого полезно отослать читателя, интересующегося деталями вопроса. Несколько позднее модель была исправлена Пилоу и Арносоном (Pielou, Arnason, 1966), однако, это не привело к заметному улучшению предсказаний модели. По-видимому, первым, кто осознал непрочность исходных предположений модели, был сам Роберт Мак Артур. Во всяком случае, в 1966 г. Мак Артур (MacArthur, 1966), согласившись с замечаниями Е. Пилоу, в весьма элегантных и сдержанных выражениях отказался от своей модели, выразив при этом надежду, что она «служит грубым приближением экологии сообществ, которому надо позволить отмереть естественным путем».

Однако «отречение» Мак Артура оказалось не в состоянии подорвать популярность модели среди экологов. Моделью продолжали пользоваться (Kohn, 1968; Inger, 1969; MacDonald, 1969; Федоров, 1970; Федоров, Кольцова, 1973) даже после того, как Хейерстон (Hairston, 1969) показал, что хорошее соответствие наблюдаемого обилия предсказанию модели можно получить, выбирая должным образом размер пробы. На этом основании Хейерстон заключил, что соответствие модели не зависит от экологических свойств рассматриваемой системы, вследствие чего модель Мак Артура лишена экологического смысла. В работе «Еще раз об относительном обилии» я проанализировал доводы Хейерстона и, как мне кажется, привел доводы, способные поколебать обескураживающий вывод Хейерстона (Федоров, в печати).

Секрет живучести модели Мак Артура прост. Мак Артур построил модель для которой:

1) математический расчет далеко не тривиален, но может быть осуществлен до конца;

2) правдоподобная биологическая предпосылка изящно сведена к задаче деления отрезка на случайные части;

3) в *некоторых* случаях наблюдается согласие с фактами.

Из этих трех вещей складывается великое благородство неподдельная красота модели, которые не позволяют приписать чистой случайности удачу ее предсказаний. Красота и благородство должны быть необходимым атрибутом, определяющим свойства модели. Глубокое внутреннее обоснование этого критерия осуществлено А. Мигдалом (1976), который писал: «Понятие красоты играет важную роль для проверки правильности результатов и для отыскания новых законов и является отражением в нашем создании гармонии, существующей в природе». Отражением этой царящей в природе гармонии явилась убежденность в том, что картина падения обилия в ранжированном ряду численностей всегда оказывается своего рода «слепком» отношений между партнерами одной экологической группировки, объединяющей виды со сходной специальностью в сообществе.

Поэтому понимание механизмов, ответственных за перестройку структуры экосистемы, а *rigori* включает эстетический момент, который «кроется в гармонии частей, постигнутых только разумом (А. Пуанкаре)<sup>1</sup>. Хочу проиллюстрировать важность эстетического момента в принятии решений. При обсуждении особенностей модели ЭРС Валерию Николаевичу Тутубалину не понравилось влияние концов отрезка, существенного в той форме обобщения распределения Мак Артура, которое предложил я. В.Н. Тутубалин склоняется к мысли, что «более эстетично – бросать точки на окружность». В случае равномерного распределения и независимого бросания ( $\omega + 1$ ) точек в конечном счете безразлично – окружность это или стержень.

Для случая, отражающего «борьбу за существование», положение отдельных точек следует сделать зависимым: «чтобы точки могли расталкивать друг друга». На пути выбора имитирующего действительность формального подобия, к которому приложим соответствующий математический аппарат, В.Н. Тутубалин предлагает использовать модель Дайсона (в общем-то, касающуюся энергетических уровней атомных ядер). Суть этой модели как будто удачно имитирует положение дел в природных сообществах и дается ниже в изложении В.Н. Тутубалина.

«Рассмотрим окружность, расположенную в некоторой плоскости. Пусть в точках  $Q_1, \dots, Q_n$  на этой окружности торчат перпендикулярно к плоскости заряженные бесконечно длинные и бесконечно тонкие нити. Тогда, как известно, они отталкиваются, причем потенциальная энергия всей системы равна

$$\omega = \sum_{k < j} \ln |e^{iQ_k} - e^{iQ_j}|. \quad (16)$$

<sup>1</sup> Цит. По А. Мигдалу.

Примем для точек  $Q_1, \dots, Q_n$  распределение Гиббса т.е. распределение с плотностью

$$c_{n\beta} \exp(-\beta\omega) \quad (17)$$

где  $\beta = \frac{1}{T}$  и  $T$  – абсолютная температура. Тогда получится задача о равновесном распределении точек  $Q_1, \dots, Q_n$ , находящихся в тепловом движении при температуре  $T$  и отталкивающихся друг от друга по законам электростатики... При бесконечной температуре эта модель переходит в равномерное распределение независимых точек, т.е. дает закон Мак Артура. При конечной температуре части, на которые разделится окружность, **будут более близкими** по величине, чем полагается по закону Мак Артура (при нулевой температуре – на равные части)». Следовательно, делает вывод В.Н. Тутубалин, либо все изложенное не имеет никакого биологического смысла, либо должны существовать биологические системы, в которых за счет борьбы устанавливается распределение видов, более равномерное по численности, чем по закону Мак Артура.

Последнее заключение В.Н. Тутубалина является достаточно сильным для того, чтобы поставить вопрос о лучшем и худшем соответствии разным моделям положения дел в сообществе. Возможно, для каких-либо групп симпатрических видов в очень зрелом сообществе, пример которого следует искать в сообществах тропических лесов, предсказание модели Дайсона–Тутубалина окажется ближе к истине, чем предсказание модели Мак Артура и ЭРС. Что же касается растительного планктона, то подавляющее число наблюдений, как мне кажется, свидетельствует о противоположной картине, что, впрочем, может быть истолковано как аргумент в пользу концепции «незрелости» планктонных ассоциаций, существующих в условиях постоянных возмущений внешней среды. Впрочем, предсказание моделей с довольно грубым приближением вряд ли вынуждает нас к принятию альтернативы в том плане, что одну из моделей мы однозначно признаем либо определенно верной, либо определенно неверной.

Если модель ЭРС кажется плохой из-за отсутствия прямой связи плотности особей с действием лимитирующего фактора, то остается, по крайней мере, возможность улучшить модель путем введения в нее какой-либо новой переменной. Если же, в конечном счете, даже не удастся сделать этого, я способен буду утешиться сознанием, что модель ЭРС все же дает лучшее соответствие фактам, относящимся, по крайней мере, к растительному планктону, чем макартуровская модель «РС».

## Заключительные замечания

Мне кажется, своим интересом к отысканию более общего решения задачи я сумел заразить несколько энтузиастов, интересующихся общими вопросами экологии. Каждый из них вложил частицу своего труда в проведение соответствующих расчетов и, несомненно, способствовал общему прогрессу в решении более общего варианта задачи. Как и следовало ожидать, подход при этом оказался весьма различным, также как и степень постигшей их удачи. Модель В.Н. Тутубалина интересна — в ней наличествуют, по крайней мере, два пункта из трех, которые придают модели Мак Артура благородство. И если вдруг окажется, что она обнаружит соответствие некоторым экологическим фактам, то почти с несомненностью можно предсказать ей долгую жизнь в экологии.

Работа В.А. Светлосанова (1974), посвященная решению более общей задачи, к сожалению, математически неправильна. В его работе формула (1) неверна при произвольной функции  $\omega(x) \neq x$ , а формулы (2) и (3) неверны ни при каких предположениях о  $\omega(x)$ . Однако, даже если неверные формулы просто опустить, то с последующими выкладками дело обстоит сложнее. Так относительное распределение В.А. Светлосанов получает из выражений (6) и (7), определяющих некоторую убывающую последовательность чисел. При этом не очень понятно, как связать эти числа со средними длинами получающихся частей или с какими-то ни было вероятностями, как это делает автор, уже в самом простом случае — при равномерном распределении точек, если число точек  $> 1$ .

В заключение я хочу выразить глубокую личную признательность моим коллегам и друзьям, среди которых я должен назвать, прежде всего, В.Н. Тутубалина, М.Е. Виноградова, В.В. Налимова, Т.И. Кольцову и Ю.М. Барабашеву за их помощь при обсуждении моей работы, а также полезные критические замечания при написании и подготовке рукописи к печати.

## Литература:

*Кольцова Т.И., Конопля Л.А., Максимов В.Н., Федоров В.Д.* К вопросу о репрезентативности выборок при количественной обработке фитопланктонных проб // Гидробиологический журнал, 1971. Т. 7. № 3.

*Мигдал А.Б.* О психологии научного творчества // Наука и жизнь. 1976. № 2.

*Светлосанов В.А.* Об одной математической модели распределения особей по видам // Общая биология. 1974. Т. 35. № 1.

*Федоров В.Д.* Доминирующие формы фитопланктона Белого моря // ДАН СССР. 1969. Т. 188. № 4.

- Федоров В.Д.* Сообщества фитопланктонных организмов и сезонные изменения его структуры // Ботанический журнал. 1970. 55. С. 626–637.
- Федоров В.Д.* Устойчивость экологических систем и ее измерение // Изв. АН СССР, серия биология. 1974. № 3. С. 402–415.
- Федоров В.Д.* О методах изучения фитопланктона и его активности. М., МГУ. 1978.
- Федоров В.Д., Кольцова Т.И.* Экспериментальное исследование относительного обилия видов фитопланктона // Океанология. 1973. XIII. Вып. 1.
- Федоров В.Д., Траскин В.Ю., Дауда Т.А.* О пищевой конкуренции морского фитопланктона (по поводу статьи Э. Халберта «Конкуренция у морского фитопланктона в открытом океане, у берегов и в эстуариях») // Общая биология. 1974. № 4.
- Hairston N.G.* On the relative abundance of species // Ecology. 1969. Vol. 50. № 6.
- Hutchinson G.E.* Concluding remarks // Gold Spring Harbor Sympos. Quant. Biol. 1957. Vol. 22.
- Hutchinson G.E.* The paradox of the plankton // Amer. Nat. 1961. Vol. 95. № 882.
- Inger R.F.* Organization of communities of frogs along small rain forest streams in Sarawak // J. Animal Ecol. 1969. Vol. 38.
- King G.E.* Relative abundance of species and Mac Arthur s model // Ecology. 1964. Vol. 45.
- Kohn A.I.* Microhabitats, abundance and food of Conus on a toll reefs in the Moldine Chagos Islands // Ecology. 1968. Vol. 49.
- Mac Arthur R.H.* On the relative abundance of bird species // Proc Nat. Acad. Sci. U. S. 1957. Vol. 43.
- Mac Arthur R.H.* On the relative abundance of species // Amer. Naturalist. 1960. Vol. 94.
- Mac Arthur R.H.* Note of Mrs. Pielou s comments // Ecology. 1960. Vol. 47.
- Mac Donald K.B.* Quantitative studies of salt marsh mollusks faunas from the North American Pacific coast // Ecol. Monogr. 1969. Vol. 39.
- Margalef R.* Temporal succession and spatial heterogeneity in phytoplankton // Perspectives in marine biology. A symposium held of Scripps. Inst. Oceanogr. Univ. California, March 24 – April 2, 1956. 1958.
- Pielou E.C., Arnason A.N.* Correction to one of Mac Arthur s species – abundance formulas // Science. 1966. Vol. 151.
- Platt T., Dickie L.M., Trites R.W.* Spatial heterogeneity of phytoplankton in a near-shore environment // J. Fish. Res. Board Can. 1970. Vol. 27. № 8.
- Preston F.W.* The commonness and rarity of species // Ecology. 1948. Vol. 29.
- Vandermeer J.H. a. R.H. Mac Arthur.* A reformulation of alternative (b) of the broken stick model of species abundance // Ecology. 1966. Vol. 47.

**В сб. Человек и биосфера, вып. 2, 1978.**

## ЗАГРЯЗНЕНИЕ ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ (ПРИНЦИПЫ ИЗУЧЕНИЯ И ОЦЕНКА ДЕЙСТВИЯ)

Гидробиология в своем практическом приложении призвана решать две основные проблемы:

1. Проблему использования (рациональной эксплуатации) биологических ресурсов водоемов всех типов. Эта проблема охватывает широкий круг вопросов, связанных с периодическим или эпизодическим изъятием из водоемов некоторого количества полезной продукции в форме биомассы организмов, используемых для нужд человека. Данная проблема находится в ведении специального раздела гидробиологии, часто называемого «продукционным».

2. Проблему обеспечения человека чистой (биологически полноценной) питьевой водой. Эта проблема порождена повсеместным загрязнением водоемов хозяйственными и промышленными отходами, «производство» которых стремительно растет в связи с научно-технической революцией, преображающей лицо биосферы. Разработка биологических основ воспроизводства чистой воды находится в ведении так называемой прикладной гидробиологии, которая распадается на два раздела — санитарную гидробиологию и водную токсикологию.

Ниже рассматриваются некоторые аспекты проблемы чистой воды в целом, которые представляются достаточно важными для выработки стратегии контроля состояния и оценкой качества вод. Учитывая разнообразие существующих мнений по данному вопросу, я заранее готов признать дискуссионность ряда высказываемых ниже предпосылок и положений. Полагая излишним что-либо «опровергать» и «обосновывать», просто излагаю свою точку зрения на эту, в общем-то, сложную и трудно решаемую проблему.

В широком значении слова санитарная гидробиология занимается биологическими процессами формирования качества воды. В более узком — она изучает, как ликвидируются загрязнения в результате жизнедеятельности гидробионтов, образующих водные биоценозы. В еще более узком — санитарная гидробиология занимается биологическими процессами трансформации и деградации загрязнителей.

Важно обратить внимание на функциональный оттенок данных выше определений, который позволяет подчеркнуть, что санитарную гидробиологию интересуют не загрязнители сами по себе, и даже не судьба отдельных гидробионтов, а влияние их жизнедеятельности на улучшение питьевых качеств воды. Это улучшение не обязательно должно быть связано с «деградацией» загрязнителей (обычно минерализации подвергаются органические вещества, доступные биологическому окислению). Оно может быть связано также и с биоаккумуляцией загрязнителей, их выносом из биоценоза мигрирующими гидробионтами или захоронением в донных отло-

жениях, удалением некоторых загрязнителей высшей водной растительностью; наконец, это может быть вызвано и превращением некоторых загрязнителей в биологически безвредные вещества.

В конечном счете, чтобы оценить интенсивность биологического самоочищения водоемов, нам приходится опираться на ряд биологических тестов, определяющих биологическую полноценность воды (питьевые качества и пригодность для жизни гидробионтов).

Таким образом, все многообразие процессов жизнедеятельности населяющих водоемы организмов, приводящее в конечном итоге к улучшению (по выбранным показателям) качества воды, относится к компетенции санитарной гидробиологии. Изучение природы процессов «детоксикации», их места в сложной трофодинамической структуре водных биоценозов определяет тесную связь этого раздела гидробиологии с функциональной экологией, как системной дисциплиной, концентрирующей внимание на взаимодействии живой и неживой частей экосистемы.

Водная токсикология как один из разделов общей токсикологии изучает вредные (токсические) свойства веществ-загрязнителей, попадающих в водоемы. Токсикология как самостоятельная дисциплина исследует конкретные механизмы функциональных повреждений организмов и поэтому концентрирует внимание на состоянии объекта, т.е. на процессах внутри организма, оперируя такими понятиями, как «хорошо» или «плохо», применительно к организму. Поэтому теоретическим фундаментом токсикологии выступает экологическая физиология с мощным арсеналом методов и подходов физиологии, осмысливающей «зачем» и «почему важен» тот или иной процесс для функционирования и выживания организма. Фокусируя внимание на организме, токсикология в меньшей мере интересуется (или даже вовсе не интересуется) местом его в биоценозе, т.е. взаимодействием с другими организмами. Центральным вопросом токсикологии остается вопрос взаимоотношения организма не с абиотической средой вообще, а с отдельными факторами, оказывающими вредное воздействие на состояние организма и тем самым определяющими его судьбу в экосистеме. Таким образом, токсикология исследует организменный уровень организации жизни с целью оценки относительной токсичности веществ и соединений и установления их реальной опасности для выживания организмов в окружающей среде.

Поэтому непосредственным объектом исследования токсикологии оказывается потенциально вредное вещество. Изучение его вредных свойств ставит вопрос — как измерить вредность, с помощью какого инструмента, по каким показателям? При такой физиологической постановке основным инструментом измерения вредного воздействия оказывается сам организм, его реакции (поведение, выживание), вызванные контактом с веществом. Основным приемом полу-

чения информации о вредности тех или иных веществ становится эксперимент с дозированной мерой вредности на фоне «нормы», относительно которой фиксируют «отклонения», вызванные разными дозами загрязнителя.

Трудности связаны с некоторой неопределенностью регистрации «отклика» организма на воздействие вредного вещества. Поэтому сбор экспериментальных данных по определению потенциальной вредности тех или иных веществ для организма — длительный и дорогостоящий процесс, особенно при изучении долговременных последствий, часто наиболее существенных для выживания организма. Поэтому количество потенциально токсических веществ, как и количество объектов, которые можно глубоко проанализировать в условиях эксперимента, весьма ограничено. Эти соображения неминуемо приводят к спасительной идее «белой лабораторной мыши», т.е. ограниченному выбору тестовых организмов, с помощью которых в стандартных контролируемых условиях эксперимента «измеряется» вредность потенциально-токсических веществ. Токсикология, таким образом, с помощью тестовых организмов устанавливает в условиях эксперимента предельно допустимую нагрузку на организм (с помощью ПДК, ПДВ и т.д.) по ограниченному ряду показателей физиологического состояния организмов ( $LD_{50}$ ... и т.д.).

Легко показать ограниченную ценность полученных таким образом выводов. С этой целью рассмотрим вербальную модель экосистемы, испытывающей воздействие загрязнителей (рис. 1).

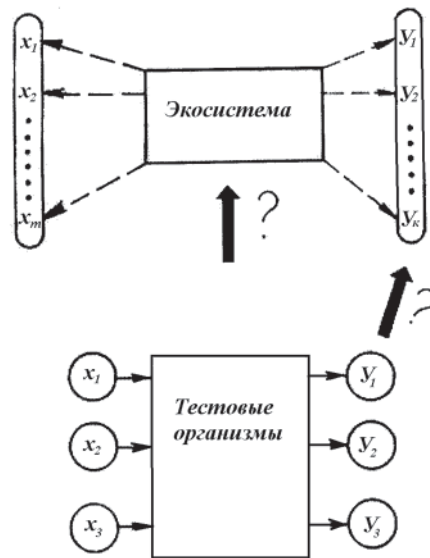


Рис. 1. Модель экосистемы, испытывающей воздействие загрязнителей

В центре рисунка квадратом условно изображена некая экосистема, образованная совокупностью взаимодействующих друг с другом и с биотопом популяций, каждая из которых достаточно гетерогенна по внутренней структуре (половой, возрастной, функциональной) и выполняет определенную функцию в биоценозе.

В пределах такой экосистемы осуществляется трансформация энергии и веществ, т.е. она достаточно автономна, сложна и обладает, как некая пространственно очерченная выраженность, рядом целостных характеристик, обусловленных ее составом (набор популяций), функционированием (взаимодействие популяций) и изменением структуры (смена популяций, изменение их соотношения). К числу таких целостных характеристик отнесем показатели устойчивости (обусловленной гомеостазом), надежности (обусловленной зрелостью) и сложности (обусловленной видовым разнообразием и разнообразием отношением между популяциями). На «входе» в экосистему сплошными стрелками изображены так называемые потенциально вредные вещества, число которых точно неизвестно и характер воздействия которых на экосистему следует определить. Допускается, что для каждой конкретной экосистемы их число невелико, может быть примерно установлено, и физико-химическая природа специфична, т.е. набор загрязнителей различен.

Какая-то часть из  $m$  загрязнителей «взаимодействует» друг с другом в своем влиянии на экосистему, а это означает, что действие каждого в отдельности существенно ослабляется или усиливается в зависимости от действия какого-либо другого или других загрязнителей.

Пунктирными стрелками на «выходе» из экосистемы изображены так называемые показатели состояния экосистемы, относящиеся как к биотической, так и к абиотической части. Учитывая, что число независимых переменных  $k$  может быть бесконечно большим (так как по условию  $k \gg m$ ), отберем по каким-либо правилам (допускается, что они достаточно убедительно обоснованы) ограниченное число показателей, которые характеризуют, насколько «хорошо» или «плохо» экосистеме в результате воздействия  $m$ -загрязнителей. Такие показатели можно считать своего рода «показателями качества», если качество определяется набором желательных для него свойств экосистемы.

Таким образом, схема отражает множественность воздействия загрязнителей на экосистему, состояние которой определяется множественностью откликов, отобранных произвольно в интересах человека (например, показатели качества питьевой воды) или в интересах самой экосистемы (например, сохранение продуктивности, свойственной данному типу экосистемы). В этом случае задача формально сводится к изучению следующего вида зависимости:

$$(Ком. 1) \quad (y_1, y_2, \dots, y_k) = f(x_1, x_2, \dots, x_m). \quad (1)$$

Теперь можно вернуться к общепринятой методологии токсикологических экспериментов, чтобы иметь возможность оценить достоинства и недостатки получаемых с их помощью результатов. Методология однофакторных экспериментов (в условиях опыта по возможности стабилизируются все, кроме одной, из числа независимых переменных) не позволяет в принципе получить оценку взаимодействия испытуемых на токсичность веществ. Поэтому установленные в таких опытах допустимые концентрации вредных веществ не могут быть перенесены на реальные ситуации, возникающие в природных системах.

Кроме того, в опытах с тестовыми культурами (обычно — это водоросли, низшие раки, рыбы) результаты, полученные на крайне ограниченном числе объектов, при экстраполяции на природные ситуации распространяются на большое число организмов (точнее, на все), которые, в отличие от лабораторных культур, живут в реальных биоценозах, вследствие чего «норма» их реакции может существенно отличаться от реакции «белых мышей».

И, наконец, выводы в токсикологических экспериментах делаются по отношению к организмам, как элементам системы, а не к процессам, происходящим в системах и характеризующим разнообразие и напряжение связей между элементами. Поэтому экстраполяция результатов токсикологических экспериментов на экосистему в действительности обоснована только острым желанием токсикологов преодолеть ситуацию, «когда экспериментатор хочет, а метод не может».

Действительно, когда ПДК, установленные в опыте с тестируемыми организмами, «применяют» в гидробиологии к экосистемам разного типа (озера, водотоки, эстуарии и пр.), с разными особенностями круговорота веществ (олиготрофные, эвтрофные), разной зрелости (относительно климакса) и т.д., то беспочвенность экстраполяции от поведения организма к поведению экосистемы становится очевидной. (*Ком. 2*)

Какую же информацию мы получаем в действительности при постановке токсикологических экспериментов?

Используя в качестве «единицы измерения» отдельные реакции тестовых организмов на известную дозу какого-либо испытуемого на токсичность соединения или вещества, мы получаем информацию о сравнительной токсичности веществ по выбранным показателям и тем самым устанавливаем их потенциальную опасность для живых организмов. Однако действительную, истинную опасность для организмов, обитающих в условиях реальных экосистем, установить таким путем нельзя, так как в этом случае исходный экспериментальный материал должен относиться к процессам, осуществляемым в экосистемах на надорганизменном уровне, т.е. на уровне взаимодействия особей соответствующих популяций.

Остается открытым вопрос о возможности получения таких сведений в условиях эксперимента, поскольку экспериментирование с экосистемами встречает чисто методические, моральные и материальные трудности. Возникают ощутимые затруднения при выборе ограниченного числа показателей, характеризующих состояние экосистем. Не очень ясен вопрос о приоритетном ряде загрязнителей в связи с региональным характером применяемых мер контроля. Наконец, вопросы о способах оценки состояния экосистем в связи с задачей сравнения их продуктивности, запаса прочности к вредному воздействию, возможности эффективной эксплуатации все еще относятся к категории дискуссионных. Перечисленные трудности (в действительности их гораздо больше) необходимо преодолеть уже в ближайшее время, если мы хотим сохранить экологическое равновесие в биосфере между человеком и живой, но неразумной природой. Сложность проблемы предопределяет и разнообразие подходов, каждый из которых может иметь свои достоинства. Ниже излагаются соображения относительно одного из возможных способов решения формализованной выше задачи в виде зависимости [2].

#### ЧТО И КАК СЛЕДУЕТ ИЗУЧАТЬ В КАЧЕСТВЕ НЕЗАВИСИМЫХ ПЕРЕМЕННЫХ?

Все то, что присутствует в ненадлежащее время в ненадлежащем месте в ненадлежащем количестве, можно считать загрязнением.

Если считать это определение приемлемым, то общий перечень загрязнителей должен состоять из обычных веществ и соединений, присутствующих в окружающей среде в необычно большом количестве, а также из необычных веществ и соединений, попадающих в окружающую среду в сравнительно небольших количествах вместе с отходами или продукцией производств.

Основным свойством, определяющим «качество» загрязнителей, может считаться их вредность, определяемая по отношению к человеку, отдельным сельскохозяйственным организмам (растениям и животным), биотической компоненте экосистемы или биосфере в целом. Иными словами, вредность рассматривается, как свойство загрязнителей вызывать нежелательные, опасные или губительные изменения в живом.

В свою очередь, свойства вредности определяются на основе ряда физически разнородных критериев, относящихся к загрязнителям. К их числу относятся, прежде всего:

1. Потенциальная токсичность, устанавливаемая в токсикологических экспериментах.
2. Стойкость сохранения в окружающей среде, связанная с их химическим строением, физическим обликом и биологической доступностью (атакуемостью) при процессах самоочищения.

3. Биоаккумулятивность, т.е. способность накапливаться в тканях, органах и т.д.

4. Повсеместность и распространенность в окружающей среде, связанная, прежде всего, с основными путями их распространения.

5. Масштаб производства и характер использования их человеком в биосфере, а также доля их содержания в отходах промышленности и сельского хозяйства.

Казалось бы, очевидность перечисленных критериев делает возможным ранжировать известный ряд загрязнителей по вредности, и, следовательно, установление их приоритетности. Это существенно упростило бы организацию контроля окружающей среды и санитарно-эпидемиологического надзора. На основе классификации загрязнителей можно было бы составить перечни веществ и соединений, в отношении которых должен быть возможно скорее проведен тщательный анализ, а также произведена оценка степени ущерба и риска в рамках национальных и международных программ. Однако применение ряда критериев для классификации загрязнителей по вредности встречает трудности финансового, социального, технического и, что наиболее важно для ученых, научного характера.

Вопросы формы проведения оценки, включая согласованные методы испытания и стандартизации, сбора, накопления, сохранения информации и ее использования для принятия решений по ликвидации первопричин и последствий вредного влияния; способы оценки экономического и экологического ущерба природной среде, а также характер и масштаб превентивных мер директивных и правительственных органов — определяет разнообразие научных подходов, затрудняющих выработку согласованного взгляда ученых и национальных правительств при выработке стратегии и тактики по организации мер борьбы с загрязнениями и их вредными последствиями.

Поэтому национальные и международные программы содержат перечни вредных веществ, установление вредности которых производится по ограниченному числу или даже по одному критерию для различных объектов и с различными целями, обычно определяемыми более узкими программами отдельных ведомств. Чаще других таким критерием выступает их потенциальная токсичность. Главным объектом оказывается человек и природные экосистемы, непосредственно связанные с жизнью человека, его здоровьем.

Своеобразие экосистем определяется особенностями воздушной, водной и наземной среды, предопределяющими физико-химическую природу загрязнителей, способы накопления и распределения в пределах биосферы или отдельных ее локусах. Чаще других конечной целью составления перечня вредных веществ оказывается обеспечение информацией для принятия решений в области законодательных или регламентирующих мер, направленных на защиту людей и ок-

ружающей среды в целом от вредного воздействия веществ и соединений, обладающих токсическими свойствами. Ниже приведено несколько примеров перечней токсических веществ, подготовленных правительственными органами и международными организациями.

1 января 1977 г. в США вступил в силу закон о контроле над токсическими веществами. Перечень наиболее важных веществ, согласно закону, не должен превышать 50 наименований, причем первоочередное внимание уделяется тем химическим веществам и смесям, которые являются причиной или способствуют возникновению рака, генных мутаций или врожденных дефектов.

В Швеции 1 июля 1973 г. вступил в силу новый закон о веществах, опасных для здоровья человека и состояния окружающей среды. Выделяют четыре группы опасных веществ: яды и опасные вещества, пестициды, хлорированные бифенилы и изделия из хлорированных бифенилов и, наконец, другие вещества.

В Канаде закон о загрязнителях окружающей среды вступил в действие 1 апреля 1976 г. Первое правило, разработанное в соответствии с указанным законом, предусматривает введение запрета на присутствие хлорированных бифенилов в новых товарах отдельных видов. Разрабатываются также дополнительные правила, запрещающие всякое их присутствие в новых товарах. Кроме того, 13 декабря 1975 г. в Канаде вышел закон о контроле над сбрасыванием в океан любых отходов с судов, самолетов, платформ и других искусственных сооружений, за исключением случаев, когда выдается специальное разрешение на сброс отходов, не представляющих особой опасности. В приложение к закону включены названия отдельных веществ, разделенных на категории «запрещенных к использованию» и «ограниченного пользования».

Для целей международного регистра потенциально токсичных химических веществ Национальное объединение защиты окружающей среды (UNEP) создало Центр программной деятельности, которым, в частности, начат экспериментальный проект по сбору информации более чем о трехстах химических веществах, относящихся к следующим семи группам: асбест, ДДТ и изомеры, дибензо (1, 4)-диоксины, фтористые соединения, ртуть и ртутные соединения, NO, включая нитраты и нитриты, хлористый винил.

В 1973 г. Всемирная Организация Здравоохранения (ВОЗ) приступила к осуществлению интегрированной программы по оценке воздействия окружающей среды на здоровье человека. Концентрируя внимание на оценке воздействия загрязнителей на здоровье человека, программа содержит перечень около 70 химических веществ и вредных физических факторов, которые, вероятно, будут все более широко использоваться в быту, промышленности и сельском хозяйстве.

Наконец, в целом ряде международных конвенций и соглашений, касающихся предотвращения загрязнения водной среды, содержатся

перечни веществ или групп веществ, сброс которых в море запрещен или ограничен необходимостью получения специального разрешения.

Приведенные выше примеры деятельности на международном и национальном уровнях убеждают, что подход к вопросам контроля над токсическими веществами и химическими отходами носит селективный характер по отношению к веществам, подлежащим изучению. Сравнивая различные перечни токсических веществ, содержащиеся в международных конвенциях и международных законодательствах, быстро убеждаешься, что существующие большие расхождения в составах перечней находятся в прямой зависимости от различных целей и конкретных ситуаций, которые складываются в различных регионах биосферы в условиях необходимости решения главным образом первоочередных национальных задач и международной озабоченности ухудшением условий существования человека в будущем.

Совершенно очевидно, что перечень канцерогенных агентов, применяемых в пищевых продуктах, необязательно должен совпадать с перечнем веществ, вредных для обитателей морской среды. Перечни загрязнителей воздушной и наземной сред будут также существенно различаться в деталях. Невозможность составления единого перечня вредных веществ обусловлена различием конкретных целей, преследуемых в каждом отдельном случае.

Гораздо сложнее вопрос о возможности разработки единого метода составления такого перечня. Но и в данном случае следует отнестись к подобной возможности скептически. При составлении перечня подходы могут быть различными по той простой причине, что решение такой задачи допускает множественность способов, которые могут конкурировать друг с другом или дополнять друг друга в зависимости от убедительности аргументации, простоты решения и, главное, возможности быстрого, эффективного внедрения в систему контроля.

Таким образом, при селективном подходе к отбору загрязнителей с целью контроля окружающей среды становится понятной важность рассмотрения любого нового способа составления их приоритетного ряда, особенно если признать, что все проблемы, связанные с оценкой и прогнозом состояния биосферы, должны иметь конкретное решение в региональном масштабе. Попытка определения приоритетности конкретных загрязнителей применительно к отдельным регионам (возможно, биогеохимическим провинциям), достаточно несходным по ряду природных условий и размещению на их территории разнообразных промышленных комплексов, диктует необходимость разработки совершенно особой методологии. Последняя должна обосновывать принципы стратегии выявления и оценки конкретной опасности в отдельных конкретных локусах биосферы.

Обсуждению одного из способов отбора загрязнителей для включения в систему контроля будет посвящена остальная часть данного раздела работы.

Формально задача сводится к обоснованию правила отбора ограниченного числа независимых переменных из всей совокупности факторов, определяющих состояние системы. При разработке стратегии биологического мониторинга нами были предложены специфические приемы установления приоритетности среди изученной совокупности воздействующих факторов и обоснована необходимость постановки многофакторного эксперимента как одного из основных приемов получения информации об ожидаемых последствиях воздействия загрязнителей на состояние экосистемы [8].

Отбор воздействующих переменных, исследуемых в эксперименте, производится с учетом сведений о наличии конкретных «неприродных» загрязнителей в данном регионе (например, тяжелые металлы), а также сведений о высоких темпах изменения «природных» веществ, безвредных в «обычных» концентрациях (фосфаты, нитраты и т.д.). Рекомендации о выборе уровней отобранных переменных были обоснованы ранее [6]. В качестве плана эксперимента, позволяющего исследовать независимо и одновременно совокупность отобранных  $n$  переменных, предлагается матрица полного факторного эксперимента ( $2^n$  или  $3^n$ ).

Не буду подробно останавливаться на вопросах планирования и постановки многофакторных экспериментов, поскольку основные приемы планирования обсуждались в многочисленных публикациях [3, 4]. Ныне они широко применяются как рутинный прием при изучении сложных систем с целью получения несложных моделей описания в форме полинома. Можно лишь сказать, что одновременное исследование в эксперименте десятка «подозреваемых» во вредности факторов не вызывает никаких принципиальных затруднений и может быть легко практически осуществлено. Мой опыт и опыт моих коллег свидетельствует о высокой эффективности использования планирования эксперимента при решении разнообразных задач с многими переменными — от оптимизации состава питательных сред до постановки опытов *in situ* по изучению ожидаемых ситуаций в экосистемах в связи с загрязнением среды. Поэтому можно считать вопрос о способах и подходах к изучению совокупности независимых переменных  $(x_1, x_2, \dots, x_m)$  в уравнении (1) достаточно хорошо разработанным и апробированным на практике. (Ком. 3).

#### ЧТО И КАК СЛЕДУЕТ ИЗУЧАТЬ В КАЧЕСТВЕ ЗАВИСИМЫХ ПЕРЕМЕННЫХ?

Экосистема обладает множеством характеристик, которые определяют ее состав, структуру, функционирование, развитие, устойчивость, зрелость и т.п. В рамках нашей формализованной задачи они могут рассматриваться в качестве зависимых переменных. Поскольку число последних существенно превышает число воздействую-

щих начал ( $k \gg m$  в уравнении 1), то, естественно, возникает чисто практическая потребность ограничить число показателей, характеризующих состояние экосистемы. Независимо от того, ставим ли мы эксперимент или оперируем результатами наблюдений в природе, — нам приходится ограничивать число переменных, сознательно или бессознательно используя критерий их сравнительной важности для целей, предусмотренных программой исследования. В природе единственным критерием важности оказывается выживание вида в экосистеме. Поэтому «лицо экосистемы» всегда отражает в каждый момент времени некий итоговый результат воздействия окружающих условий на состав и структуру биоценоза.

Природа как бы непрерывно ставит эксперимент на выживание вида в условиях воздействия внешней среды. Поэтому определенный набор организмов характеризует состав экосистемы и тем самым оказывается индикатором условий, формирующих в течение длительного предшествующего времени облик экосистемы. Связь условий с обликом сообществ стимулировала в гидробиологии применение для оценки степени загрязненности водной среды разных модификаций метода индикаторных организмов. Наибольшее распространение в ряде европейских стран имеет система индикаторных организмов Колквитца и Марсона в модификациях Зелинки и Марвана, Кнопфа, Пантле и Букка, Следечека и др. Однако, вследствие того, что различия в фауне среднеевропейских и наших рек весьма существенны, использование списков индикаторных организмов, как утверждает Г.Г. Винберг с сотр., «всегда остается уделом специалистов высокой квалификации в области систематики и таксономии различных групп беспозвоночных животных» [2, стр. 130].

Можно полагать, что любые усовершенствования индикаторных систем будут иметь ограниченную ценность для целей контроля качества воды как в силу чисто практических трудностей, так и в силу соображений более общего характера. Набор организмов характеризует состав живого населения экосистемы, но отнюдь не определяет структуру, которая отражает способы связи между элементами (особями популяций) системы. Поэтому основными показателями структуры экосистемы оказываются оценки, относящиеся к процессам (связанным с разнообразием типов и силы взаимодействия между организмами) и к результатам этих процессов (выраженных в соотношениях численностей или биомасс популяций, образующих «лицо» биоценоза). Вместе с тем кажется вполне очевидной необходимость дополнения индикаторного подхода рядом новых принципов, характеризующих особенности структуры природных экосистем. В соответствии с тем, относятся различные показатели к оценкам скорости процессов или к их результатам, рассмотрим предпринятые в последнее время попытки, направленные на улучшение оценки степени загрязнения природных вод.

**Первую группу** оценок составляют показатели, которые могут быть выражены интегралом по времени, т.е. как некоторый итог действия (функций) к моменту их регистрации. Эту категорию образуют показатели, характеризующие количество биомассы, число видов, соотношение численностей и др., а также рассчитанные на их основе разнообразные индексы видового богатства, разнообразия и выравненности, относительного обилия, доминирования и др.

Одним из наиболее популярных и удачных способов оценки загрязнения вод по ряду показателей, относящихся к донной фауне, следует считать метод Вудивисса, разработанный для реки Трент [10]. Существенно сократив список индикаторных организмов, Вудивисс ввел понятие «группы» для обозначения, как правило, легко определяемых форм; в одних случаях — это виды, в других — даже семейства. При этом принцип индикаторного значения таких таксонов дополнен принципом уменьшения разнообразия фауны в загрязненной водной среде.

Г. Винберг с сотр. [2, с. 130], проведя сравнительную оценку разных систем гидробиологического анализа загрязненных вод, пришли к заключению, что оценки по методу Вудивисса «довольно объективно отражали реально сложившиеся ситуации в обследованных участках рек», и, что представляется особенно важным, сделали более общее заключение о «возможности его применения на водоемах Запада, Северо-запада и Центра европейской части СССР». Вместе с тем они дополнили метод Вудивисса новыми индексами, в том или ином виде отражающими соотношения индикаторных организмов — соотношение численностей подсемейств хирономид, соотношение подсемейств хирономид и отрядов нематод, долю олигохет в общей биомассе бентоса.

Подобного рода объединение принципа индикаторного значения ограниченного числа таксонов, принципа падения видового разнообразия по мере возрастания загрязнения водоемов и принципа изменения соотношения численностей (и биомасс) животных с разной степенью «фобии» к загрязнению — позволяет надеяться, что после изучения особенностей фауны различных регионов и уточнения индикаторного значения отдельных видов животных в разных условиях загрязненности вод подобный подход (неважно, будет ли он связан с именем Вудивисса или нет) найдет широкое применение на всей территории Советского Союза как один из научно обоснованных способов контроля качества вод.

**Вторую группу** оценок структуры экосистемы образуют показатели, которые могут быть выражены производной по времени, т.е. как скорость изменения некоторой функции. Эта категория охватывает показатели продуктивности, дыхания, ассимиляции веществ и прочих характеристик процессов, осуществляемых в экосистеме. Число

таких показателей достаточно велико, и для целей контроля или вынесения суждения о состоянии экосистемы следует произвести отбор небольшого числа с помощью какого-либо дискриминирующего критерия. Несколько ранее [9] были сформулированы основные требования дискриминации, предъявляемые к зависимым переменным, и перечислены некоторые спорные показатели, характеризующие состояние экосистемы. Рассматривалась возможная ситуация, при которой определенные сочетания «норм» и «патологий» отдельных показателей являются специфическими по отношению к различным загрязнителям, и, следовательно, особенности сочетаний могут рассматриваться как симптомы вполне определенной болезни экосистемы.

Можно рассмотреть противоположную ситуацию (также достаточно правдоподобную), предусматривающую отсутствие специфичности действия различных загрязнителей, по крайней мере, на показатели, характеризующие потоки вещества и энергии в экосистеме. В этом случае исследование закономерности поведения отдельных характеристик позволяет интерпретировать их в плане, насколько они «хороши» или «плохи» для функционирования и существования экосистемы. Таким образом, анализ кривых или совокупности данных, относящихся к оценкам интенсивности процесса, в сущности, оказывается единственной информацией о качестве показателя, который мы считаем убедительным при вынесении суждения — хорошо это или плохо для системы? При этом, разумеется, возникает потребность в способе объединения показателей, одни из которых говорят о хорошем качестве среды или состояния экосистемы, а другие — о плохом. Решение возникающей таким образом задачи подразумевает два последовательных этапа: первый требует введения оценки качества каждой зависимой переменной  $d_i$ , второй — оценки качества  $D$  по результатам оценок отобранных показателей  $d_i$ .

#### В КАКОМ ВИДЕ МОЖНО ПРЕДСТАВЛЯТЬ РЕЗУЛЬТАТЫ ДЛЯ ОЦЕНКИ ДЕЙСТВИЯ ЗАГРЯЗНИТЕЛЕЙ?

Приняв принцип ГОСТ при решении сформулированной задачи, можно соответственно установленным нормам качества приписать оценку «1», не соответствию — «0». Тогда наличие хотя бы одного «0» в наборе оценок качества свидетельствует о плохом состоянии системы. Дискретность оценок «0», «1», вероятно, оправдана в установлении качества промышленных продуктов. Однако, такой подход вряд ли плодотворен уже по той причине, что оценка качества должна быть функцией цели («хорошо» или «плохо» по отношению к цели). Так, например, вода, пригодная для полива теплиц, может быть одинаково хороша, независимо от того, пригодна она для питья или нет.

Применительно к экосистемам гораздо перспективнее вместо дискретных оценок качества «0–1» использовать непрерывную шкалу

оценок от «0» до «1». Тогда зависимая переменная  $d_i$  оказывается оценкой желательности какого-либо качества по исходному условию

$$0 \leq d_i \leq 1,$$

если  $x$  — независимая переменная, оценивающая какое-либо конкретное свойство (рис. 1). Особенности зависимости  $d_i = f(x)$  могут быть заданы «здравым смыслом», который решительно отвергает принятие линейности, так как область перехода желательности вблизи нормы предопределяет и существование области более крутого перехода функции.

Харрингтон ввел в непрерывную шкалу нелинейность формулой

$$d_i = 1 - e^{-z_i} \quad (2)$$

где  $z_i$  — кодированная переменная, которую можно легко связать линейной зависимостью с любыми реальными переменными  $x_i$ .

Общий вид функции (2), напоминающий логистическую кривую, изображен на рис. 2. Следует учесть, что желательность, равная 0,993 (т.е. весьма близкая к единице), соответствует значению  $z = 5$ ,  $d = 0,98$  при  $z = 4$ ;  $d = 0,80$  при  $z = 1,5$ ;  $d = 0,68$  при  $z = 1,0$ ;  $d = 0,37$  при  $z = 0$  и, наконец,  $d = 0$  при  $z = -2$ .

Для отыскания связи  $z$  с реальными независимыми переменными достаточно пределы нормальной изменчивости последних совместить с масштабом изменения  $z$  от  $-2$  до  $5$ .

Подробное обоснование подхода, использующего шкалу желательности Харрингтона для оценки качества биологических систем, дано в работе В.Н. Максимова [5].

Вместе с тем функция Харрингтона, задающая нелинейность, недостаточно хороша для оценки состояния природных систем по причине фактического признания характера связи между  $d_i$  и  $x$ , которую можно определить словами «больше  $x_i \rightarrow$  лучше  $d_i$ ».

В действительности в биологии вообще и в экологии в частности вид функции должен быть унимодальным, т.е. кривая зависимости должна иметь один максимум соответственно оптимуму желательности. Это означает, что «недостаточность»  $x$ , так же, как и «избыточность», менее желательна, чем область его значений вблизи оптимума.

Поскольку самый вид унимодальных кривых может быть весьма разнообразен (симметричный, с лево- и правосторонней асимметрией), то, по-видимому, не имеет смысла пытаться задать его какой-либо определенной формулой. Если в качестве опорного исходного положения (вместо «больше — лучше») принять утверждение «чаще — лучше», то «лицо» экосистем по выбранным параметрам контроля задается функцией распределения ее показателей.

Теоретически эти функции распределения каким-то образом должны быть связаны с понятием статистической нормы. Этот вопрос

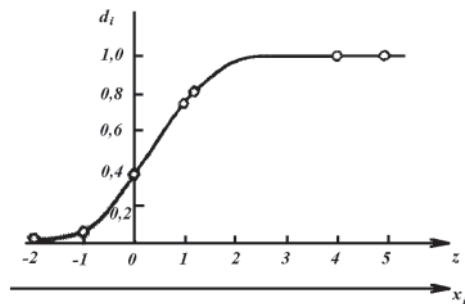


Рис. 2. Вид функции  $d_i = 1 - e^{-z^2}$

совершенно не изучен, так как понятие статистической нормы покоится на постулате и воспринимается лишь интуитивно. Тем не менее, независимо от характера распределения максимуму может всегда быть приписана желательность, равная «1», и в этом случае основная трудность сводится к принятию решения, как и по какому правилу следует расставить нули слева и справа от «1».

Если пределы нормальной изменчивости переменной нам хорошо известны, то открывается возможность совместить с любым «крайним» нормальным значением каждого показателя желательность, равную 0,63, что соответствует на шкале Харрингтона нижнему пределу понятия «хорошо».

Для отыскания «крайнего» значения можно использовать много разнообразных путей, два из которых показаны ниже.

Первый путь принятия решения заимствован из медицинской практики и основан на методе процентилей [6]. Любые значения отклика, находящиеся в границах от 0,25 до 0,75 процентиля, следует считать нормальными, и тогда сопоставления конкретных значений этих процентилей для каждого отклика с указанным значением желательности дадут своего рода калибровочную прямую для перехода от любого реального показателя к значению его желательности (рис. 3).

Второй путь принятия решения основан на знании закона распределения показателей отклика в неповрежденной системе и допущении, что мы способны корректно определить оценку средней ( $a$ ) и оценку уклонения от средней ( $\sigma$ ). Тогда принятие гипотезы нормальности (в случае необходимости для «нормализации» следует произвести логарифмирование результатов) позволяет выделить область значений «норма», расположенных в границах от  $(a - \sigma)$  до  $(a + \sigma)$ , соответствующих оценке «хорошо» и охватывающих примерно 2/3 значений оценок отклика (рис. 4).

Область значений переменных, заданных условием  $a \pm 2\sigma$ , будет включать также и «плохие» оценки, свидетельствующие о тревожном положении дел в экосистеме (см. рис.3).

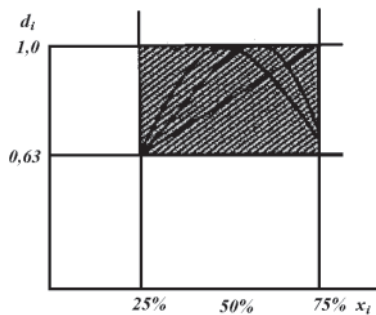


Рис. 3. Переход от перцентилей к величинам желательности в общем случае

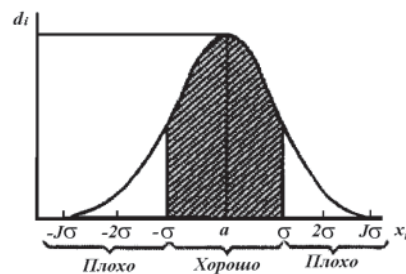


Рис. 4. Переход от перцентилей к величинам желательности для признака, распределенного по нормальному закону

Однако, чтобы вынести суждение о «плохом» или «хорошем» состоянии экосистемы в целом, следует обратиться к обобщенному показателю желательности, который можно рассчитать как

$$D = \sqrt[n]{d_1 \cdot d_2 \cdot d_3 \cdot \dots \cdot d_n}, \quad (3)$$

где  $d_i$  есть найденное одним из вышеназванных способов кодированное значение частных желательностей.

В заключение шкалу, заданную условием

$$0 \leq D \leq 1$$

следует прокалибровать с помощью здравого смысла относительно благополучия экосистемы, оцениваемого ее состоянием. В память подкупающей простоты так называемой балльной системы оценок в средней школе предлагается за такую основу принять следующее:

D	1,0 – 0,8	0,8 – 0,6	0,6 – 0,4	0,4 – 0,2	0,2 – 0
Состояние	отличное	хорошее	посредствен- ное	плохое	очень плохое
Баллы	5	4	3	2	1

При существующем произволе оценки нормы, установления «крайних» границ «хорошего» и т.п. — вряд ли целесообразно добиваться улучшения предлагаемой системы биологического мониторинга. Ее можно принять или отбросить на основании (опять-таки!) вполне субъективного мнения о том, чем оно хуже или лучше других систем биомониторинга. Возможно, оправданной была бы попытка интеркалибровать различные системы или, наоборот, позволить им существовать параллельно и независимо одна от другой, если

единственным критерием их бытия признать их логическую обоснованность и завершенность построения конструкции.

Вряд ли можно будет выработать какую-либо одну систему, которая будет лучше всех прочих, и которой поэтому будут отдавать предпочтение при анализе состояния экосистемы. В зависимости от целей, которые ставит человек, особенностей условий и экосистем, способы оценки, вероятно, будут разными в каждом случае. Но число принципов, положенных в основу способов оценки, не может быть большим. Из общих соображений кажется, что все они в большей или меньшей степени будут касаться особенностей функционально-пространственной структуры экосистем или их живой компоненты. Целостность таких образований, как экосистема, не может не покоиться на особенностях их организации. Скорее сами способы оценки будут слегка варьировать в зависимости от типа экосистем, их зрелости и «запаса прочности» (устойчивости) при эксплуатации их человеком. Что же касается токсикологических экспертиз оценки качества воды, то, несмотря на их подкупающий примитивизм и дешевизну, их роль в принятии экономически обоснованных решений не может быть определяющей. Токсикология, «оводненная» гидробиологической наукой, неизбежно должна со временем «обмельеть» и вернуться в исходное положение санитарно-гигиенического раздела медицины.

### Литература:

*Адлер Ю.П., Маркова Е.В., Грановский Ю.В.* Планирование эксперимента при поиске оптимальных условий. М., Наука, 1976.

*Винберг Г.Г., Алимов А.Ф., Балушкина Е.В., Николина В.Н., Финогенова Н.П., Цалолыхин С.Я.* Опыт применения разных систем биологической индикации загрязнения вод // Научные основы контроля качества поверхностных вод по гидробиологическим показателям. Труды советско-английского семинара. Л., Гидрометеиздат, 1977. С. 124–131.

*Максимов В.Н., Федоров В.Д.* Применение методов математического планирования эксперимента при отыскании оптимальных условий культивирования микроорганизмов. М., МГУ, 1969.

*Максимов В.Н., Федоров В.Д.* Математическое планирование биологических экспериментов // Математические методы в биологии, 1968. М., ВИНТИ, 1969. Сер. Итоги науки. С. 5–37.

*Максимов В.Н.* Специфические проблемы изучения комбинированного действия загрязнителей на биологические системы // Гидробиологический журнал, 1977. 13. Вып. 4.

*Сепетлиев Д.* Статистические методы в научных медицинских исследованиях. М., Медицина, 1968.

*Федоров В.Д.* К стратегии биологического мониторинга // Биологические науки, 1974. № 10. С. 7–17.

*Федоров В.Д.* Биологический мониторинг: обоснование и опыт организации // Гидробиологический журнал, 1975. 11. № 5. С. 5–11.

Федоров В.Д. Проблема оценки нормы и патологии состояния экосистем // Научные основы контроля качества поверхностных вод по гидробиологическим показателям. Л., Гидрометеиздат, 1977. С. 6–12.

Woodiwiss F.S. The biological system of stream classification used by the Trent River Board // Chem. and Ind., 1964. 7. P. 1–12.

### **В сб. Самоочищение и биоиндикация загрязненных вод, 1980.**

1. *«Интересы экосистемы» — это, конечно, чистой воды антропоморфизм. Такому любителю российской поэзии, как В.Д. Федоров, наверняка хорошо известно, что отсутствие каких бы то ни было интересов у «равнодушной природы» было отмечено еще 26 декабря 1829 г. А.С. Пушкиным. (См. «Сочинения», 8-е изд., т.2, стр.252).*

*Может показаться, что с концепцией ПДК разделились раз и навсегда, но не тут-то было! Еще через 15 лет такие авторитеты, как В.А. Абакумов и Л.М. Сушеня, еще раз подвергли эту концепцию столь же убийственной критике, используя практически те же аргументы, да еще на английском языке (V.A. Abakumov, L.M. Sushenya, Hydrobiological monitoring of the state of freshwater ecosystem and ways to its improvement. // Ecological Modifications and Criteria for Ecological Standardization. St.Petersburg, Gidrometeoizdat, 1992, p.33). Ну и что? Может быть, если бы эта статья была написана по-русски, те, «кому ведать надлежит», и восприняли бы эту критику!*

*Впрочем, я со своей стороны могу привести абсолютно ненаучный, но вполне прагматический довод в защиту ПДК. Эти «предельно допустимые» значения концентраций для очень многих ядовитых веществ, установленные по всем современным правилам водной токсикологии, в действительности намного ниже (иногда раз в 100), чем такое их содержание в воде водоемов, при котором можно обнаружить какие-либо нежелательные изменения в структуре водных сообществ.*

*2. Иными словами, на основе ПДК устанавливаются гораздо более жесткие нормативы сброса сточных вод в реки и озера, чем это необходимо из экологических соображений. Может быть в настоящее время, в период «дикого капитализма» это не так уж плохо?*

*3. См., однако, комментарий к статье «Проблема предельно допустимых воздействий антропогенного фактора с позиций эколога».*

## ОЦЕНКА ПАРЦИАЛЬНОЙ АКТИВНОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ В ПРИРОДНЫХ СООБЩЕСТВАХ

Предложен косвенный метод оценки парциальной активности популяций на основе анализа активности природных сообществ сходного видового состава и сходной структуры, но с измененным видовым соотношением особей. Различие в активностях сравниваемых проб с измененным соотношением численностей позволяет найти оценки парциальных активностей путем решения системы линейных уравнений. С помощью предлагаемого метода получены величины интенсивности дыхания для двух массовых форм зоопланктона Белого моря — *Microsetella norvegica* (Boeck) и *Acartia longiremis* (Lill).

Состояние экологических систем в общем случае определяется их составом (набором видов), структурой (разнообразием меж- и внутривидовых связей) и функционированием (изменением во времени основных характеристик биотической и абиотической составляющих биогеоценозов вследствие их взаимодействия). Для понимания механизма возникновения, развития и гибели природных экосистем необходимо иметь сведения о функциональной роли отдельных популяций, слагающих сообщество, о вкладе каждой из них в трансформацию органического вещества, консервирование и обесценивание энергии. Такой подход к установлению места отдельных популяций в функционировании систем позволяет ввести понятие о парциальной активности популяций [3], определяющей их долю в масштабе процессов, осуществляемых всеми партнерами сообщества (например, дыхание), или только группой функционально однотипных организмов (например, фотосинтез). При подобном подходе понятие парциальной активности оказывается чисто экологическим понятием, а различные подходы к ее оценке порождают одну из интереснейших задач современной экологии. Пригодные способы ее решения, несомненно, оказали бы влияние на развитие целого ряда разделов экологии, важных в теоретическом и практическом отношении. Так, возможность определять долю активности отдельных популяций, вероятно, возродила бы интерес к различным формальным способам оценки видового разнообразия и сходства (например, измерение дыхания отдельных популяций вместо определения их численности и биомассы); регистрация изменений активности отдельных популяций в естественных природных комплексах видов при воздействии антропогенных факторов, позволила бы судить о степени вредности исследуемых концентраций потенциально опасных веществ для конкретных экосистем.

Немногочисленные попытки оценить величины парциальной активности популяций относятся к так называемым прямым методам,

когда экспериментатор либо пытается разложить общую регистрируемую активность сообщества по отдельным видам пропорционально распределению меток среди организмов (например, при использовании радиоавтографического метода при работе с микроводорослями [4], либо руководствуется интуицией [2]. Чисто практические трудности, связанные с несовершенством радиоавтографического метода, и невозможность экспериментальной проверки результатов, полученных с помощью интуитивно-логического анализа, служат объективным препятствием к признанию перспективности указанных подходов.

Ниже излагается новый подход к оценке парциальной активности популяций в сообществе, который позволяет отнести различные способы оценки парциальной активности к категории так называемых косвенных методов (по аналогии с терминологией, сложившейся в теории обработки измерений). В основе этого подхода лежит анализ активности природных сообществ сходного видового состава и сходной структуры, но и с измененным соотношением особей [3]. Последнего можно достичь, осторожно изменяя в опыте соотношение численности: например, при работе с мелкими организмами планктона — механическим отбором из пробы выборок, содержащих микроскопления особей; или условиями осуществления самого эксперимента — так называемым методом планируемых добавок, или сравнением выборок, содержащих на момент их анализа разные соотношения численности. Тогда регистрируемые различия в активностях сообществ, связанные с функционированием в течение времени эксперимента совокупностей образующих сообщество особей, дадут возможность найти оценки парциальных активностей путем решения системы линейных уравнений. Это возможно, разумеется, лишь при допущении, что изменение активности происходит пропорционально изменению численности особей, т.е. в условиях, когда выбранные функциональные характеристики не зависят (или мало зависят) от их плотности, а следовательно, все наблюдаемые различия активностей в эксперименте должны быть отнесены только к изменению соотношения численностей в сравниваемых пробах.

Если это условие в опыте выполняется, то для всех сравниваемых образцов должна наблюдаться приблизительно прямая линейная зависимость между ростом суммарной активности проб ( $Y$ ) и суммарной численностью особей популяций, в них присутствующих ( $N$ ), т.е.

$$Y = k \cdot N, \quad (1)$$

а  $N = \sum_1^w n_i$ , где  $n_i$  — численность популяции  $i$ -го вида;  $w$  — число

видов. В этом случае можно написать уравнение вида

$$Y = a_1 \cdot n_1 + a_2 \cdot n_2 + \dots + a_w \cdot n_w \quad (2)$$

где  $n_1, n_2 \dots n_w$  — учтенные численности особей  $i$ -х популяций для всех  $w$ -видов, содержащихся в пробах,  $a_1, a_2 \dots a_w$  — средняя активность одной особи  $i$ -вида. Тогда теоретически достаточно сравнить  $w$  проб, содержащих различные соотношения численностей  $i$ -х видов, и решить полученную систему из  $w$  уравнений, получив оценки  $a_1, a_2 \dots a_w$ .

В практической работе, однако, такой схемой расчета пользоваться неудобно по целому ряду соображений. Так, все опорные величины в уравнении (2) —  $Y, n_1, n_2 \dots n_w$  — определяются с ошибками. Ошибка особенно велика при определении количества малочисленных видов, а постановка параллельных определений затруднена. Вопрос об ошибках величины  $Y$  осложняется по тем же причинам. Вопрос о точности косвенных измерений довольно сложен, так как точность решения системы уравнений зависит, грубо говоря, от того, насколько отличается от нуля ее определитель. Над преодолением трудностей, связанных с обработкой косвенных измерений, работают в настоящее время Е.Г. Угер и Т.В. Полякова. Наконец, решение многокомпонентной системы уравнений требует при использовании электронно-вычислительной машины (ЭВМ) относительно долгой предварительной подготовки материала.

Мы предлагаем другой прием анализа данных. Будем рассматривать все сообщество, состоящее из  $w$  видов и  $N$  особей, как двухкомпонентную систему, состоящую из численности какой-либо популяции  $n_1$  и численности  $(N - n_1)$  всех прочих видов  $(w - 1)$ . Тогда можно написать уравнение

$$Y = a_1 \cdot n_1 + a_{(w-1)} (N - n_1). \quad (3)$$

Очевидно, что решение системы уравнений относительно двух неизвестных гораздо проще, чем системы [2], и теоретически может быть сведено к необходимости анализа только двух проб. После получения оценки  $a_1$  значение  $a_{(w-1)}$  отбрасывается как промежуточное. Можно получить информацию о парциальной активности другой популяции (например, следующая в ранжированном по численности убывающем ряду —  $n_2$ ), согласно уравнению

$$Y = a_2 \cdot n_2 + b_{(w-1)} (N - n_2) \quad (4)$$

и т.д. Такой прием последовательного извлечения информации о парциальных активностях отдельных популяций имеет ряд преимуществ перед каноническим способом, описанным выше. Все оценки, полученные по первому способу, взаимозависимы, так что ошибка в определении численности ( $a$  следовательно, и величины  $a_k$ ) одного из видов ( $k$ ) автоматически приводит к неверным оценкам всех прочих величин парциальных активностей. Во втором случае ошибка в оценке одного из коэффициентов активности значительно меньше

влияет на величины остальных коэффициентов, поскольку сам способ последовательного расчета оценок активности дает менее зависимые и жестко связанные значения  $a_i$ . Можно рассчитывать величины  $a_i$  не для всех популяций, а только для массовых видов, различия в относительных численностях которых в пределах сравниваемых проб достаточно надежны. Количество анализируемых проб (вариантов соотношения численностей) при этом может быть существенно сокращено, надежность оценок  $a_i$  повышена за счет отбора для сопоставления (см. ниже) вариантов и т.д.

Для проверки эффективности предлагаемого метода были проведены опыты по определению потребления кислорода мелкими планктонными ракообразными в течение летнего времени 1978 г. на базе Беломорской станции кафедры общей экологии и гидробиологии Московского университета. Выбор в качестве функционального показателя потребления кислорода был продиктован возможностью проверки результатов косвенного расчета парциальных активностей этих организмов данными Л.М. Сущени [1], полученными с помощью прямых измерений интенсивности обмена различных представителей ракообразных.

Планктонные пробы, отобранные малой сетью Джудея, разбавляли 20-кратным количеством морской воды и доставляли в лабораторию. Для опыта животных отлавливали пипеткой и помещали в респирометры с профильтрованной морской водой. Такая процедура обеспечивала случайные колебания численности в различных вариантах опыта. Строго говоря, об ошибках величины потребления кислорода можно было бы судить по параллельным определениям, т.е. по определениям из нескольких проб одного объема с одинаковой плотностью планктона и сходным соотношением численностей видов, образующих сообщества. Последнее условие, как отмечалось выше, практически невыполнимо, так как сама процедура разделения пробы на серию подпроб привносит дополнительную (к определению численностей) ошибку вследствие того, что соотношение численностей в подпробах несколько смещается. Поэтому было признано целесообразным производить измерения величины  $Y$  манометрически для каждой пробы последовательно через 1 ч в течение нескольких часов. Очевидно, что это не настоящие параллельные определения, но об ошибке величины  $Y$  можно судить в какой-то мере и по этим данным.

После окончания эксперимента в пробах (после фиксации) производили учет численностей планктонных организмов. В таблице 1 приведены результаты одного из таких опытов, поставленного 11 августа 1978 г. Как видно из таблицы, массовыми формами в этот период были *Microsetella norvegica* (Boeck) и *Acartia longiremis* (Lill), численность которых составляла примерно 2/3 от суммарной численности планктонных животных. Поэтому для иллюстрации эффектив-

Таблица 1

ЧИСЛЕННОСТЬ ОСОБЕЙ И СКОРОСТЬ ПОТРЕБЛЕНИЯ  
КИСЛОРОДА (В МКЛ В 1 ЧАС) В ПРОБАХ С РАЗНЫМ  
СООТНОШЕНИЕМ ЧИСЛЕННОСТЕЙ ДОМИНИРУЮЩИХ ФОРМ  
ЗООПЛАНКТОНА

№ опыта	Microsetella norvegica ( $n_1$ )	Acartia longiremis ( $n_2$ )	Прочие виды ( $n^3$ )	N	$\frac{n_1}{N - n_1}$	$\frac{n_2}{N - n_2}$	Y
1	2650	2900	3650	9200	0,404	0,460	75
2	1350	1800	1500	4650	0,409	0,632	45
3	350	2050	1550	3950	0,097	1,079	40
4	300	1225	1125	2650	0,113	0,860	26
5	250	625	1125	2000	0,143	0,455	11
6	175	200	500	875	0,250	0,296	7
7	250	400	2275	925	0,370	0,762	8

ности предлагаемого метода было признано возможным ограничиться определением парциальных активностей названных форм.

Температуру в опыте поддерживали примерно равной температуре воды в момент отлова животных на соответствующем горизонте. В приведенном эксперименте поддерживали температуру 8°C при колебаниях ее в течение времени эксперимента 0,5°C.

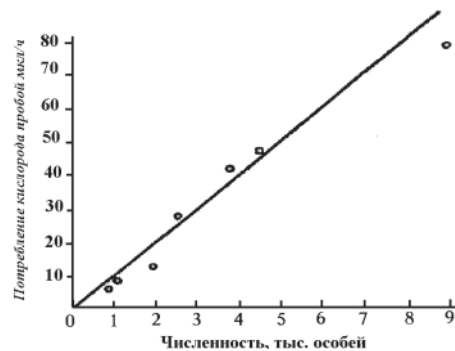


Рис. 1. Потребление кислорода в пробах зоопланктона в зависимости от суммарной численности особей N

Данные, представленные на рис. 1, свидетельствуют об отсутствии заметного влияния возрастания плотности особей в условиях данного опыта на потребление кислорода планктоном. Рис. 2 иллюстрирует изменение численности *Microsetella norvegica* и *Acartia longiremis*. На основании этих данных как будто следует, что «лучшими» для

определения величин  $a_m$  и  $a_a$  надо считать варианты опытов, в которых положительная скоррелированность между  $n_i$  и  $(N - n_i)$  минимальна. Так, хорошими а priori для расчета  $a_i$  должны считаться пары вариантов с различающимися соотношениями  $\frac{n_i}{N - n_i}$ .

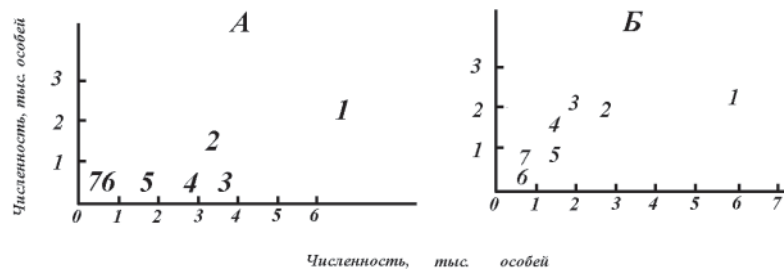


Рис. 2. Диаграмма отношений  $n_i$  и  $(N - n_i)$  для *Microsetella norvegica* (А) и для *Acartia longiremis* (Б). На оси абсцисс – численность прочих видов

Например, «хорошими» в таблице 1 кажутся пробы № 2 и 4, в которых соотношения *Microsetella norvegica* с прочими видами составляют 0,409 и 0,113 (рассчитанное на основе этой пары значение  $a_m = 8,60$ ). Несомненно «плохими» для сопоставления должны считаться пробы № 1 и 2 с соотношениями  $\frac{n_m}{N - n_m}$ , равными 0,404 и 0,

409. Неудивительно, что мы получаем при этом совершенно бессмысленную оценку  $a_m = 408,0$ . Возникает искушение отбросить «плохие» (т.е. скоррелированные) варианты опытов. Тогда возникает вопрос: а сколько проб окажется достаточным для корректного вычисления значений  $a_i$ ? И еще вопрос: а какие, собственно, величины  $a_i$  следует признать коррективными и почему? Для ответа на эти вопросы пришлось проделать громоздкую, хотя и не бесполезную работу. Из общей формулы:

$$C_n^m = \frac{n!}{m!(n-m)!} \quad (5)$$

определяющей число подмножеств из  $m$  элементов ( $m = 2, \dots, 7$ ), содержащихся в множестве из  $n$  элементов ( $n = 7$ ), становится ясным, что существует 21 вариант сочетаний по «двойкам» проб (сравниваются всевозможные комбинации двух проб из 7 существующих вариантов опытов), например, начало ряда 1,2–1,3, ... 35 сочетаний по «тройкам», 35 сочетаний по «четверкам», 21 – по «пятеркам», 7 – по «шестеркам» и один вариант для «семерки». Чтобы решить, какой результат в оценке  $a_i$  надежнее и, следовательно, действи-

тельно лучше, следует сопоставить оценки средних  $a_i$ , полученных при расчетах «двоек» проб, «троек» и т.д. на основании сравнения соответствующих им величин доверительных интервалов. Вероятность попадания в доверительный интервал искомой величины, равная 0,95, выглядит для наших целей вполне приемлемой, и нас интересует при этом порядок величины доверительных интервалов. Применяем метод наименьших квадратов с весами, отвечающими дисперсиям отдельных опытов, для каждого параметра  $a_i$  записываем найденный доверительный интервал.

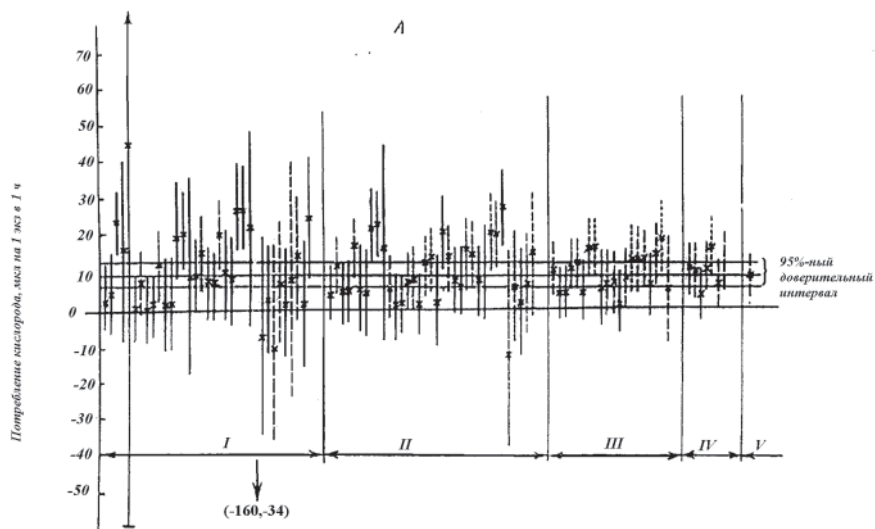


Рис. 3.

На рис. 3 показан характер изменений оценок  $a_m$  и  $a_a$ , а также соответствующих им величин интервалов при расчетах по «тройкам» (т.е. расчет по результатам, полученным во всех возможных комбинациях по 3 результата из 7, например, 1, 2, 3 — 1, 2, 4 —... и т.д., всего в 35 комбинациях), по «четверкам» и т.д. Результаты по «двойкам» настолько вариабельны, что их трудно чисто практически нанести на график в одном масштабе с другими результатами. Поэтому они приведены в соответствующей колонке наряду с другими оценками  $a_i$  и  $S_i$  лишь в итоговой таблице 2. В той же таблице приведены данные оценок  $a_i$  и  $S_i$ , произведенных по всем результатам с помощью ЭВМ с 95%-ным доверительным интервалом. Для сопоставления найденных оценок коэффициентов применительно к *Microsetella norvegica* и *Acartia longiremis* с оценками, полученными

ми другими способами, в последней колонке таблицы 2 приведены данные, рассчитанные по материалам Л.М. Суцzeni [1]. Рассмотрение данных, представленных на рисунке 3, а также итоговых результатов таблицы 2 позволяет сделать несколько важных в практическом отношении выводов.

1. При расчете  $a_i$  предлагаемым выше способом для получения достоверных оценок следует использовать результаты серии опытов, в которых исследуется не менее 5 вариаций соотношений видов, интересующих исследователя. Несмотря на довольно близкие величины оценок  $a_i$ , полученные по результатам обработки проб по «четверкам» и т.д. 95%-ные доверительные интервалы оценок перекрываются по всем без исключения вариантам только начиная с «пятерок», т.е. использования для оценок двух коэффициентов результатов опытов с 5 разными соотношениями численностей. Сужение коридора 95%-ных доверительных интервалов по мере перехода от «двоек» к «тройкам», от «троек» к «четверкам» и т.д. (см. табл. 2) также однозначно указывает на необходимость включения в расчет возможно большего числа результатов опытов с разными соотношениями численностей.

Таблица 2

ОЦЕНКИ ПАРЦИАЛЬНЫХ АКТИВНОСТЕЙ ОСОБЕЙ  
MICROSETELLA NORVEGICA И ACARTIA LONGIREMIS, ОПРЕДЕЛЕННЫХ РАЗЛИЧНЫМИ СПОСОБАМИ

Вид	Показатели	«Двойки»	«Тройки»	«Четверки»	«Пятерки»	«Шестерки»	«Семерки»	МНК (с весами)	По лит. данным
Microsetella norvegica	Средние по всевозможным комбинациям $\bar{x} \pm Sn$	11,47 131,20 21	7,71 18,62 35	9,75 10,69 35	9,89 8,53 21	10,19 7,39 7	9,33 3,20 1	$\frac{1}{4} \sum_{i=1}^4 \frac{1}{x_i} = 9,37$	7,55
	P=0,95 $\bar{x} \pm Sn$	2,78 30,65 17	2,27 21,59 9	10,76 11,07 16	11,33 8,52 14	11,19 7,40 6	$\frac{1}{4} \sum_{i=1}^4 \frac{1}{x_i} = 7,75$	9,3 3,21	
Acartia longiremis	Средние по всевозможным комбинациям $\bar{x} \pm Sn$	59,55 202,59 21	15,37 10,81 35	16,74 8,42 35	16,67 6,77 21	16,57 6,12 7	17,2 5,6 1	$\frac{1}{55} \sum_{i=1}^{55} \frac{1}{x_i} = 16,51$	
	P=0,95 $\bar{x} \pm Sn$	14,58 11,75 19	17,12 12,78 10	18,22 9,87 10	17,71 7,53 6	16,99 6,40 4	$\frac{1}{4} \sum_{i=1}^4 \frac{1}{x_i} = 17,51$	17,12 2,68	

2. При интерпретации результатов следует иметь в виду, что доверительные интервалы находятся довольно грубо. Постановка параллельных опытов с пробами одинакового количественного состава, по-видимому, не слишком преуменьшает дисперсию величины  $Y$ , найденную по наблюдениям в последовательные часы. Поскольку вклад дисперсии  $Y$  в общую дисперсию составляет примерно половину, а остальное дают ошибки в определении численностей, то некоторое улучшение (в смысле надежности получения оценок парциальных активностей) можно ожидать лишь при микроскопировании большого количества камер с животными.

3. Если нанести на условную шкалу отношений  $\frac{n_i}{N-n_i}$ , градуированную для *Microsetella norvegica* и *Acartia longiremis* от 0 до 1,1 (рис. 4), данные таблицы 1, то сразу обращает на себя внимание более равномерное распределение отношений  $\frac{n_2}{N-n_2}$  (для *Acartia longiremis* близкое отношение наблюдается только в одном случае – пробы № 1 и 5), чем распределение  $\frac{n_1}{N-n_1}$  (гораздо более высокая скоррелированность в вариантах опыта). Вследствие этого можно полагать, что оценки  $a_1$ , полученные для *Acartia longiremis*, несколько более надежны, чем оценки парциальной активности, полученные для *Microsetella norvegica*.



Рис. 4. Распределение отношений  $\frac{n_i}{N-n_i}$  на условной шкале для *Microsetella norvegica* и *Acartia longiremis*

4. Величины скорости потребления кислорода, полученные предлагаемым методом для *Microsetella norvegica* и *Acartia longiremis*, близки к оценкам, полученным другими авторами [1]. Окончательное уравнение, полученное после обработки на ЭВМ всех результатов, имеет вид

$$Y = 9,43 n_m + 17,12 n_a + 0,16 n_n \quad (6)$$

В заключение автор приносит глубокую благодарность за помощь и обсуждение настоящей работы В.И. Тутубалину, Е.Г. Угер и Т.В. Поляковой.

### Литература:

*Суценья Л.М.* Интенсивность дыхания ракообразных. Киев, 1972.

*Федоров В.Д.* Связь первичной продукции с содержанием биогенных элементов в водоеме и составом фитопланктона // Доклады МОИП (зоология и ботаника, 1967 и 1968 гг.). М., 1971.

*Федоров В.Д.* О методах изучения фитопланктона и его активности. М., 1978.

*Knoehel R., Kalf J.* The applicability of grain density autoradiography to the quantitative determination of algal species production: A critique // Limnology and Oceanography, 1976, vol. V, № 21 (4)

### Биол. науки, № 2, 1980.

*1) Конечно, если строго следовать принципам, провозглашенным автором за 5 лет до этого (см. статью «Концепция устойчивости экологических систем»), то, раз уж «целое есть нечто большее, чем сумма частей», то и не стоило бы пытаться описать какую-то функцию целого, как сумму функций его частей. Но одно дело — философские обобщения, а другое — психология естествоиспытателя с его неистребимой склонностью к редуccionизму. В каждом из нас живет детская потребность разобрать на части заводной автомобиль, чтобы понять, почему он ездит. И последующее огорчение по поводу того, что игрушка все-таки сломана, в немалой степени компенсируется ощущением удовлетворенного любопытства.*

## К СТРАТЕГИИ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО ПРОГНОЗА

### Постановка проблемы

Люди XX века стали свидетелями и участниками огромных социальных потрясений, всколыхнувших мир и породивших множество глобальных проблем, связанных с условиями существования жизни на нашей планете. Одна из них — сохранение человека на Земле как биологического вида — оказалась центральной и сегодня занимает умы не только специалистов. Каждый разумный человек, способный осмыслить существующее положение дел и ощутить страх и тревогу за будущее своих детей, своей родины и всей планеты, понимает остроту и насущность этой грандиозной проблемы и несет нравственную ответственность за попытку устраниться, выждать, предоставить другим отыскание путей ее решения.

Наше поколение увидело множество картин и свидетельств ярчайшего проявления человеческого разума и безудержного безумия — от раскрытия глубочайших тайн материи и природы до создания оружия массового уничтожения. Мы превратили науку в производительные силы общества, и масштаб наших деяний изменяет мир биосферы так, что производство пищи, сооружение жилищ и изготовление продукции могут отныне рассматриваться как биосферные процессы.

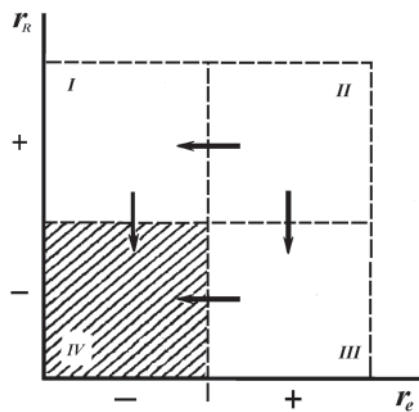
Множество разнообразных, чуждых жизни по своей химической природе, отходов сотнями путей, заметных и незаметных, прямых и косвенных, случайных и узаконенных, проникает в биосферу, преобразует ее лицо, накапливается в природных экосистемах, включается в трофические цепи и, в конечном счете, прямо или опосредованно воздействует на человека и его окружение. Эволюция жизни не выработала биохимических механизмов разложения этого невиданного разнообразия соединений, загрязняющих атмосферу, гидросферу и земную поверхность нашей планеты. Масштаб преобразования лица Земли, связанный с накоплением и воздействием загрязнителей, достиг такого размера, что мы вправе говорить о «производстве отходов» как биосферном процессе. На современном этапе развития научной мысли существуют научно-исследовательские работы и опытно-конструкторские разработки, дающие необходимые решения для рационального использования различных отходов и создания безотходных производств. Утилизация промышленных и бытовых отходов, а также вторичных материалов при использовании принципиально новых технологических процессов должна предотвратить дальнейшее загрязнение окружающей среды. Это дает человеку возможность приступить к выработке «обратной стратегии» — снижению уже существующих уровней содержания основных загрязнителей биосферы.

Все изменения биосферы в нашем столетии связаны с деятельностью человека (за немногими исключениями, вызванными внезапными стихийными бедствиями — наводнениями, извержением вулканов, пожарами, землетрясениями и др., которые, в сущности, оказываются локальными явлениями и редко достигают биосферных масштабов). Распространение загрязнителей становится повсеместным явлением, так что сегодня уже не существует природных экосистем, не испытывающих их воздействия.

Однако не меньший ущерб живой природе наносят и такие традиционные виды человеческой деятельности, как сельское хозяйство, рыболовство и рубка леса. По сведениям М. Толба (1980), каждый год происходит опустынивание более 6 млн. га пахотной земли. За период с 1960 по 1970 г. почти 12 млн. га земли в США стали непригодными для использования в сельском хозяйстве. Япония потеряла более 7.3% таких земель. В Индии ежегодно на четверти территории страны смывается 6 млрд. т почвы. Более двух третей всего мирового запаса рыбы, нерестилиц и литоралей уничтожены или разрушены. Более одной тысячи видов животных и 25 тысяч видов растений находятся под угрозой исчезновения. Почти половина влажных тропических лесов земного шара уже погибла. Земная атмосфера, почвы, реки и моря непрерывно загрязняются ядохимикатами, сельскохозяйственными отходами, свалками опасных отходов всевозможных производств, соединениями двуокиси углерода и кислотными осадками. Сам факт накопления в биосфере загрязнителей и включения их в круговорот веществ, в потоки превращений вещества и энергии, осуществляемых в пределах природных экосистем, и даже сам факт изменений, связанных с их присутствием и влиянием на экосистемные процессы, еще не достаточен для признания их вредного воздействия. Изменения не обязательно направлены на деградацию. Наоборот, можно сказать, что обычно наблюдаемые изменения в экосистемах, возникающие в естественных условиях (суточная, сезонная и годовая динамика количественных характеристик экосистем, сукцессионные и микроэволюционные изменения состава и структуры экосистем), направлены, на достижение устойчивого равновесного состояния между косными и живыми компонентами экосистемы, при котором активность каждой отдельной популяции уравнивается совокупной активностью прочих партнеров по биоценозу.

Применительно к загрязнению мы вправе ставить вопрос об адаптации организмов лишь к тем соединениям, которые, включаясь в биохимический круговорот, способны трансформироваться в безвредные соединения. Это относится, прежде всего, к веществам биологического происхождения (например, нефть), которые могут быть «атакованы» биохимическими механизмами. Но доля таких соединений, с которыми «жизнь» готова встретиться и выстоять, ничтожно

на по сравнению с великим разнообразием ежегодно синтезируемых человеком новых веществ, попадающих в окружающую среду. Действие этих «новых» для жизни соединений и состоит в нарушении ее биохимической организации, хода и скорости процессов, протекающих в живых организмах. Это сказывается прежде всего на процессах передачи информации потомству и реализации программ развития организма, что, в конечном итоге, ведет к падению биотического потенциала (точнее, как потенциала воспроизводства, так и потенциала выживания), т.е. снижению рождаемости и повышению смертности (рис. 1). При этом в популяции растет доля ослабленных особей, которых выбраковывает естественный и даже искусственный (например, охота, ловля рыбы) отбор. На рис. 1 стрелками показаны тенденции смещения в природе относительного обилия популяций вследствие воздействия «новых» загрязнителей на их биотический потенциал.



**Рис. 1. Классификация видов по биотическому потенциалу (по Л.Г. Раменскому):**

*I* – эксплеренты (виды-шкалы), хапуги; *II* – виоленты (виды-львы), силовики; *III* – пациенты (виды-верблюды), выносливцы; *IV* – абортанты (виды-выкидыши), обреченные;  $r_R$  – потенциал воспроизводства,  $r_e$  – потенциал выживания (биотический потенциал  $r = r_R + r_e$ ); + – высокий потенциал, – – низкий потенциал

Располагаем ли мы сегодня достоверными свидетельствами о повреждающем воздействии «новых» загрязнителей на организмы, популяции и сообщества? Безусловно да. Более того, мы накопили достаточно фактов для некоторых обобщений о закономерностях деградации природных экосистем. Так, можно полагать, что разрушение экосистем начинается с концов трофических цепей. Пирамида биомасс разрушается сверху, т.е. благодаря падению доли крупных животных. В водных экосистемах первыми страдают рыбы, в наземных – хищники.

Процесс деградации природных экосистем, связанный с обеднением их состава, приобрел повсеместный, глобальный характер. Свидетельством тому служат Красные книги, содержащие перечень видов растений и животных, которым грозит исчезновение с лица Земли.

Конечно, следует признать, что Красные книги животного мира отражают не столько воздействие загрязнителей на природу, сколько прямое уничтожение животных человеком (вследствие охоты или сокращения ареала отдельных популяций, связанного с хозяйственной деятельностью человека). Однако, Красные книги растений не могут рассматривать вымирание многих видов вне связи с изменением условий их существования в естественных природных условиях и, следовательно, вне связи с возможным влиянием ухудшения среды. Наконец, мы имеем неоспоримое свидетельство влияния локальных и глобальных загрязнителей на здоровье человека и его биотический потенциал. Загрязнение окружающей среды ведет к болезни Минамата, свинцовой апатии, импотенции при высоком содержании бора в питьевой воде и многим другим заболеваниям. Особенно страшным оказывается мутагенное действие некоторых глобальных загрязнителей.

В ходе биохимической эволюции был выработан такой тип превращений в живой клетке, при котором синтез каждого соединения, входящего в состав протоплазмы, осуществляется более чем одним путем. Подобного рода компенсационный механизм обеспечивает надежность образования внутриклеточных субстратов и, следовательно, надежность функционирования биохимических механизмов благодаря так называемому «биохимическому гомеостазу». Вполне понятно поэтому, что специфическое выключение «новым» загрязнителем каких-либо отдельных путей синтеза метаболитов может быть компенсировано альтернативными путями их образования. Однако надежность биосинтеза таких метаболитов и функционирования такой биохимической системы в целом падает. Мы еще не регистрируем нарушений в организме, так как внешне система функционирует нормально, но вероятность отказа «работы» ее отдельных звеньев заметно возрастает. Это невидимое снижение надежности благодаря «отключению» «новыми» загрязнителями альтернативных путей синтеза и распада метаболитов повышает хрупкость биохимической организации жизни и является первым этапом деградации биосистем. Понятно поэтому, что регистрируемое нарушение какой-либо конкретной функции или процесса свидетельствует о том, что компенсационные механизмы жизни уже «не сработали», уже отключены, вследствие чего образование каких-то метаболитов вряд ли возможно при сохранении прессы «нового» загрязнителя. Именно так следует понимать логические обоснования невозможности восстановления нарушенных функциональных показателей. В итоге специфичность воздействия «новых» загрязнителей способна нарушить какую-либо сходную общую функцию (например, дыхание) у всех организмов, входящих в сообщество, и тем самым поставить под угрозу существование экосистемы в целом.

В природе существуют также компенсационные механизмы, при которых функции каждой популяции в экосистеме выполняют дру-

гие партнеры, ведущие сходный или весьма близкий образ жизни (имеется в виду, прежде всего, отношение к пище и врагам). В этом случае экологи говорят о сходстве или перекрытии (полном или частичном) их экониш. При этом, как правило, фокусируют внимание на особенностях межпопуляционных взаимоотношений (рассматривают прежде всего различные формы конкуренции, предпочтения, вытеснения и др.), тогда как гораздо важнее с позиций «интересов» экосистемы рассматривать этот феномен, как компенсационный механизм поддержания надежности функционирования экосистемы в целом за счет возможности дублирования функции каждой популяции партнерами. В данном случае имеет место своего рода «экологический гомеостаз», когда постоянство функциональных характеристик достигается за счет структурных перестроек, связанных с изменением состава доминирующих форм (Федоров, 1970, 1979).

Как и в случае блокирования альтернативных путей биосинтеза, выпадение отдельных видов, снижает надежность функционирования трофических сетей, которые обнаруживают тенденцию превращения в трофические цепи. Разрыв звена трофической цепи изменяет облик, или «пейзажность», природных экосистем, особенно в связи с тем, что вероятность отказа работы звеньев трофической цепи по переносу энергии и вещества в биоценозе возрастает, как уже указывалось выше, от первичных продуцентов к хищникам. Можно полагать, что хроническое воздействие загрязнений на функционирование природных экосистем будет вызывать упрощение структуры биоценозов, характер которого будет связан с особенностями их организации. Это упрощение будет, естественно, различным в сложнейших многокомпонентных биоценозах тропического леса и в сравнительно простых биоценозах крайнего севера и крайнего юга (Арктики и Антарктики), в полночленных биоценозах предгорий и в значительно более простых биоценозах высокогорий. Ныне хорошо известна хрупкость конструкции биоценозов севера, и все экологи сходятся в оценке грозящей им опасности именно в связи с невозможностью их восстановления, если трофические цепи будут разорваны под воздействием загрязнений или других видов деятельности человека. Аналогичную, если и не полностью сходную, картину упрощения и, наконец, разрыва цепей переноса энергии и вещества мы наблюдаем и при воздействии отходов на полночленные биоценозы водных экосистем.

### **Логические основания экологического прогноза**

Многообразие внутренних и внешних связей человека с природными экосистемами неизбежно вносит социальный аспект в экологические исследования, а, значит, и в экологический прогноз, который сводится к задачам предвидения изменений состояния природных

экосистем по основным их параметрам и свойствам. К числу последних следует прежде всего отнести:

1) разнообразие элементов, образующих материальную основу природных экосистем, т.е. их состав, который, помимо популяций, сосуществующих в биоценозе, включает также и неживые компоненты (ресурсы), вовлекаемые в вещественно-энергетический круговорот в пределах экосистемы. Таким образом, видовой состав и запасы биогенных элементов прежде всего должны оказаться в поле зрения экологического прогноза;

2) всю совокупность разнообразия связей между элементами, входящими в состав экосистемы, т.е. структуру, образованную связями между организмами и окружающей средой, иными словами, все типы взаимодействий между образующими биоценоз организмами, которые в конечном итоге определяют облик, «пейзажность» экосистемы;

3) изменение во времени свойств элементов экосистемы и связанных с ними параметров в результате их взаимодействия друг с другом в пространстве биотопа на основе трансформации органического вещества и круговорота биогенных элементов (т.е. функционирования экосистемы). Динамика обилия совместно обитающих видов (выраженная в форме биомасс отдельных популяций) отражает изменения содержания органического вещества в экосистеме и, несомненно, служит отправным пунктом для принятия волевых решений человеком при изъятии части полезной продукции для его нужд;

4) надежность функционирования, как способность сохранять свои внутренние взаимосвязи (т.е. сохранение структуры) при возмущении системы, вызванном внесистемным воздействием. Как правило, последнее связано со случайными природными катастрофами (извержение, наводнение, пожары и т.д.) и деятельностью человека — его прямым или опосредованным вмешательством. В известном смысле речь идет об экологической упругости как способности природных экосистем противостоять внезапным экстремальным воздействиям, сохраняя благодаря функционированию основные особенности своей организации, заданной составом и сложившейся структурой.

Экологическая упругость, или «устойчивость к воздействию», которая имеет первостепенное значение для человека, не адекватна понятию «качественной устойчивости». Последний термин отражает свойство сообществ сохранять устойчивость структуры (в смысле сохранения типа или вида связи между элементами) независимо от количественных характеристик всего многообразия взаимодействий в экосистеме. При исследовании связи «качественной устойчивости» со сложностью систем была показана большая устойчивость простых систем, чего и следовало ожидать, так как вероятность разрыва отдельных связей должна расти одновременно с возрастанием их числа (Свиричев, Логофет, 1978, Мау, 1973).

Итак, экологический прогноз должны касаться прежде всего изменений природных экосистем, их состава и структуры, а также уровня функционирования и степени устойчивости к неблагоприятному воздействию извне. Как достичь максимума правдоподобия в предсказании? Какие предпосылки, критерии и постулаты должны быть положены в основу экологического прогноза?

В физике и в меньшей степени в химии (точнее, физической химии) существует много констант, отражающих фундаментальные свойства материи. Так, например, константами принято считать заряд электрона, постоянную Планка, скорость света, число Авогадро и т.д. Создается впечатление, что наличие констант есть одно из непрелюбимых условий существования законов, отражающих пространственные формы и количественные отношения действительного мира. Поэтому мы знаем большое число законов в физике и значительно меньшее число (пропорциональное соотношению констант в этих науках) законов в химии. А вот в биологии, по-видимому, констант нет. По крайней мере, нет постоянных такого ранга, как в физике и химии, ранга безусловной точности или некоего абсолюта. Возможно, особенности организации материи на этом уровне по самой сути своей не образуют форму организации, особенности которой опираются на константы, как постоянные характеристические величины. В некотором смысле жизнь, как временное консервирование свободной энергии в форме химических связей, при прохождении через живую систему потока энергии постоянно изменяющейся мощности поддерживает количественные соотношения слагающих ее элементов и других образований материи более высокого уровня, так сказать, «приблизительно», «в среднем». Могут ли в этом случае существовать точные количественные законы в биологии? Могут, но тоже «в среднем».

Матричный способ репликации макромолекул и механизм наследственной передачи генетической информации, по-видимому, — наиболее тонкий и точный механизм организации жизни, образующий наиболее прочную основу для постоянства ряда характеристик и возможности формулирования истин в ранге законов. Хотя по своему глубинному смыслу эти соотношения, строго говоря, не могут быть абсолютно постоянными, так как это сделало бы невозможным мутации, действие отбора и сам процесс эволюции. И здесь соотношения постоянны «в среднем», только разброс величин вокруг среднего меньше, чем у других биологических количественных закономерностей. По мере усложнения уровня организации жизни (гены → макромолекулы → органеллы → клетки → ткани → органы → организмы → сообщества и т.д.) разброс вокруг средних величин (оценок) параметров, связанных с особенностями организации, растет, вследствие чего количественная точность «биологических» законов должна падать. Возникает законный вопрос — существуют ли в действительности специфические законы экологии на уровне организации сообществ

и экосистем? Или, иными словами, какие реальные закономерности или законы отражают в природных экосистемах эмерджентные свойства, не вытекающие из свойств образующих их элементов, а, наоборот, возникающие вследствие их взаимодействия?





Кажется сомнительным существование таких законов, безусловно соотносящих в строгих количествах и пропорциях оценки целостных свойств и прочих отличительных признаков надорганизменной организации в экосистемах. Но реальность качественных или даже «в среднем» количественных закономерностей, характеризующих особенности поведения (функционирования, развития и устойчивости к воздействию) экосистем и их судьбу в пределах ландшафта, не вызывает сомнения. Эти особенности, соотносящие основные прогнозируемые параметры экосистем друг с другом, можно сформулировать в виде трех исходных постулатов.

**I постулат:** в ходе процессов деградации экосистем их структура разрушается относительно скорее, чем изменяется состав.

В этом легко убедиться на простейшем аналитическом примере (табл. 1). Так, для системы из пяти элементов максимально возможное число связей между ними, равно 10 (ситуация I). При выпадении одного элемента (т.е. изменении состава на 20%) для оставшихся четырех (ситуация II) возможно лишь 6 вариантов связи (т.е. упрощение структуры составляет 40% от первоначального исходного варианта). При последующем обеднении состава (ситуация III) для трех элементов (40% от исходного состава и 25% от ситуации II) возможно лишь 3 варианта связи (70% разрушения структуры от первоначаль-

Таблица 1

АНАЛИТИЧЕСКИЙ ПРИМЕР, СООТНОСЯЩИЙ СТЕПЕНЬ  
РАЗРУШЕНИЯ СОСТАВА И СТРЕКТУРЫ В ЭКОСИСТЕМАХ

Ситуация	Число элементов	Образное подобие	Возможное число связей между элементами
Ситуация I	5		10
Ситуация II	4 (20% от ситуации I)		6 (40% от ситуации I)
Ситуация III	3 (40% от ситуации I и 25% от ситуации II)		3 (70% от ситуации I и 50% от ситуации II)
Ситуация IV	2 (60% от ситуации I и 33% от ситуации III)		1 (90% от ситуации I и 66% от ситуации III)

ной и 50% — от ситуации II). Наконец, для системы из двух элементов (60% от исходного состава и 33% от ситуации III) возможна лишь одна единственная связь (90% разрушения исходной структуры и 66% — от предшествующей структуры, наблюдаемой при ситуации III). Таким образом, темп относительного (по отношению к составу) разрушения структуры возрастает (точнее, удваивается) при переходе от исходной ситуации к последующим, вследствие чего и выполняется требование постулата I. В действительности дело обстоит еще «хуже», чем в аналитическом примере, который предусматривает существование связей между всеми элементами системы (предельный случай). Более осторожно сформулированное выше положение о существовании альтернативных компенсационных путей в живых системах (более одного пути синтеза и трансформации образований и превращений) предусматривает возможность лишь частичной реализации из предельного числа возможных комбинаций связи. Это означает, что обеднение состава экосистем, имеющее место при падении видового богатства или исчерпании одного или нескольких ресурсов, способно вызвать лавинообразное разрушение структуры, даже если оно прямо не связано с прочими основными параметрами системы (см. последующие постулаты).

**II постулат:** *в ходе процессов деградации экосистем уровень функционирования экосистем падает относительно медленнее, чем изменение их состава и, соответственно, изменение структуры.*

Благодаря существованию компенсационных механизмов связи между элементами стабилизация показателей функционирования обеспечивается (достигается) за счет интенсификации каналов связей между элементами, оставшимися в составе системы. В природе это выражается в том, что доступные ресурсы экосистемы делятся среди меньшего числа видов, и последние в этих условиях полнее реализуют свой биотический потенциал благодаря возрастанию емкости среды  $K$ , определяемой, как предельная численность в логистическом уравнении Ферхюльста — Пирла:

$$\frac{dN}{dt} = r \cdot N \left( 1 - \frac{N}{K} \right),$$

где  $N$  — наблюдаемая,  $K$  — предельно возможная в данных конкретных условиях плотность популяции,  $r$  — максимальная удельная скорость роста (биотический потенциал).

**III постулат:** *в ходе процессов деградации экосистем надежность функционирования (экологическая упругость) следует за изменением структуры.*

Это важное положение, утверждающее нерасторжимость связи экологической упругости с существованием и действием компенсационных механизмов (т.е. с вероятностью отказа в осуществлении основных функций в живой системе), приобретает особое значение в

связи с тем, что, с одной стороны, мы не имеем еще достаточно разработанных формальных приемов анализа надежности функционирования, а с другой — сама степень разрушения структуры экосистемы устанавливается отнюдь не просто. Существующее разнообразие связей в экосистеме, их физическое многообразие обуславливает невозможность сопоставления их влияния на судьбы экосистемы в единых терминах. Тем более представляется невозможным измерение в одних и тех же единицах эффектов такого влияния. Общеизвестный прием экологов — сведение всех изменений в системе к динамике численности — вряд ли в данном случае может быть оправдан, ибо компенсационные механизмы экосистемы включают в себя все механизмы — от альтернативных путей превращений на клеточном уровне до компенсационных механизмов, переключающих потоки энергии и вещества, проходящих через трофические цепи и оказывающих влияние на уровень их функционирования.

Сформулированные постулаты касаются основных параметров экосистемы, которые важны и необходимы для экологического прогноза. При этом определение одной части параметров не представляет особых трудностей (установление состава и уровней функционирования), в то время как определение другой части (сложности структуры и надежности функционирования) вряд ли может быть произведено достаточно корректно. Для преодоления существующей неопределенности в оценках ряда основных параметров можно обосновать (на основе непротиворечивости выводов из сформулированных выше постулатов) некую концепцию, включающую все вышеназванные параметры экосистемы, но базирующуюся на сопоставлении друг с другом только тех из них, которые могут быть определены достаточно корректно. Иными словами, концепция, логически подразумевающая взаимосвязь между всеми четырьмя параметрами экосистемы (состав, структура, уровень функционирования, экологическая упругость), может сводиться к возможности суждения о них на основании сопоставления показателей, относящихся к их части (конкретно, к изменению состава и уровней функционирования). Путь рассуждения при этом может быть примерно таков.

Если обозначить состав через  $\chi$ , структуру —  $\Sigma$ , функционирование —  $F$ , а экологическую упругость —  $R$  (от «resilience»), то, согласно постулату I, изменение структуры зависит в решающей степени от изменения состава, т.е.

$$\Sigma = f(\chi).$$

Согласно постулату III, изменение экологической упругости в решающей степени зависит от изменения структуры, т.е.

$$R = f(\Sigma).$$

И, наконец, согласно постулату II, изменение уровня функционирования в решающей степени зависит от эффективности компенсационных механизмов, т.е.

$$F = f(R).$$

Если теперь учесть, что изменение состава связано с внезапным воздействием природных внесистемных факторов ( $V$ ) или деятельностью человека ( $M$ ), т.е.

$$\chi = f(V, M),$$

а роль  $V$  для судеб биосферы пренебрежимо мала по сравнению с  $M$ :

$$V \ll M \text{ и, следовательно, } \chi \approx f(M),$$

то полученная система равенств

$$1) \chi = f(M),$$

$$2) \sum = f(\chi),$$

$$3) R = f(\sum), \quad \text{и значит } F = f(M)$$

$$4) F = f(R)$$

позволяет сконцентрировать внимание на первой и четвертой зависимых переменных  $\chi$  и  $F$ , чтобы концепция могла связать особенности их изменения с особенностями состояния экосистем. Так, если изменение состава через изменение структуры влияет на упругость экосистемы, от которой в конечном счете зависит функционирование, то сопоставление величин только двух зависимых переменных позволяет выделить не более двух стадий деградации экосистем. Если для неповрежденной системы  $\chi_0 = const$ , то для первой стадии разрушения (назовем ее стадией ослабления), когда  $\chi_0 \rightarrow \chi_1$  и при этом  $\chi_0 > \chi_1$ ,  $F = F_1 = const$ , а для второй стадии разрушения (назовем ее стадией вырождения, или стадией деволюции)  $\chi_1 \rightarrow \chi_2$  при  $\chi_1 > \chi_2$ , должно наблюдаться изменение  $F_1 \rightarrow F_2$ , такое, что  $F_1 > F_2$ .

Если в качестве  $\chi$  рассмотреть число видов  $w$ , а в качестве  $F$  — показатель продуктивности, отражающий процесс накопления живого вещества в виде организмов, существующих в экосистеме (или организмов одного из трофических уровней), то описание деградации экосистем будет выглядеть следующим образом.

В период стадии ослабления в результате воздействия человека происходит выпадение ряда видов (зримый, отчетливо выраженный признак), но система в целом и на уровне трофических группировок организмов существенно не изменяет величин, характеризующих скорость новообразования органического вещества. Последующая трансформация этого вещества по трофической цепи также не претерпевает существенных изменений. Происходящее при этом разрушение структуры и падение экологической упругости не регистрируются (не-

значительное изменение пейзажности вызвано не столько выпадением ряда видов, сколько изменениями в относительном обилии оставшихся видов, связанных меньшим числом взаимодействий — топических, трофических, форических и др.).

Поэтому внешне система кажется малоизмененной, и постоянство динамических показателей, будто бы свидетельствующих о нормальном ходе процессов, лишь укрепляет это впечатление. Экосистема при этом как бы ослабляется изнутри, незаметно подтачивается ее сопротивляемость, снижается ее «иммунитет» к прессу загрязнителей и возрастает возможность «заболевания». Но внешне она выглядит вполне «здоровой».

В период стадии деволюции происходит дальнейшее выпадение видов, и нарушение структуры затрагивает компенсационные механизмы, которые оказываются неспособными обеспечить поддержание «нормального» уровня накопления и трансформации органического вещества в экосистеме. Вследствие этого наблюдается существенное изменение величин функциональных показателей, относящихся к различным трофическим группировкам. Как правило, они выходят за пределы нормы, выработанной человеком по тем или иным критериям. При этом существенно изменяется пейзажность системы, так как масштаб нарушений в трофических группировках возрастает вдоль цепи — от первичных продуцентов к конечным хищникам (о чем говорилось выше).

Выпадение крупных форм и заметное изменение биомассы в пределах конечных звеньев цепи не остаются незамеченными и свидетельствуют об ухудшении положения дел в таких экосистемах. Особенно информативным в период второй стадии оказывается не столько снижение суммарной биомассы сообщества в целом, сколько сопоставление суммарных величин биомасс организмов различных трофических уровней (или их продукции). В этом случае мы вправе ожидать и более заметных изменений названных показателей у организмов (или групп организмов) конечных звеньев трофической цепи. При этом, чем глубже зашел процесс деградации экосистем, тем больше затрагиваются интегральные показатели, характеризующие накопление органического вещества организмами, принадлежащими начальным звеньям пищевой цепи. Наконец, основные признаки различия стадий деградации экосистем можно проанализировать сопоставлением экологических пирамид — пирамиды числа видов, биомасс и продукции соответствующих трофических уровней.

В таблице 2 схематично рассматриваются изменения в экологических пирамидах при деградации экосистем для случая гипотетического биоценоза из четырех трофических уровней с числом видов 10, 7, 5 и 2 для первичных продуцентов, фитофагов, зоофагов и конечных хищников соответственно. В стадии релаксации имеет место

Таблица 2

ИЗМЕНЕНИЕ В ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ПИРАМИДАХ  
ПРИ ДЕГРАДАЦИИ ЭКОСИСТЕМ  
(для гипотетической системы из четырех трофических уровней, с числом видов 10, 7, 4, и 1 для продуцентов, консументов и хищников)

Состояние экосистем		Экологические пирамиды		
		Числа видов	Биомасса	Продуктивности
Н О Р М А	неповрежденная, нормально функционирующая $X_0 = \text{const}, F_0 = \text{const}$			
Д Е Г Р А Д А Ц И Я	I стадия релаксации $X_0 \rightarrow X_1$ , при $X_0 > X_1$ $F_1 = F_0 = \text{const}$			
	II стадия деволюции $X_1 \rightarrow X_2$ , при $X_1 > X_2$ $F_0 = F_2$ , при $F_0 > F_2$			

обеднение видами биоценоза конечных звеньев трофической цепи (50% – хищников, 40% – зоофагов и 15% – фитофагов) при общем сохранении уровня биомассы и продуктивности всех трофических уровней экосистемы. В стадии деволюции наблюдается обеднение видового богатства всех трофических уровней (доля «обеднения» возрастает от первичных продуцентов к хищникам: 100% – хищников, 60% – зоофагов, 30% – фитофагов и 10% – первичных продуцентов) при одновременном снижении уровня биомасс и продуктивности по трофической цепи, что изменяет пейзажность экосистемы.

### Средства экологического прогноза

Внутренняя логика развития любой естественно-научной дисциплины подразумевает закономерность перехода от качественного описания явления к количественной оценке каких-либо его сторон. Естественно поэтому, что и сам уровень развития той или иной дисциплины определяется степенью ее математизации. Зрелость каждой науки определяется существующим соотношением между эмпирическим и теоретическим уровнями исследования ее объекта и соотно-

шением формализуемого (специфическими методами) материала, соответствующего каждому из уровней. Так, если при эмпирических обобщениях языком количественного описания оказываются методы и приемы математической статистики, то при количественном описании механизмов исследуемых явлений и теоретических представлений используются модели. Модель есть некоторое абстрактное отражение моделируемого объекта, формальное упрощение реального мира, подменяющее изучение реального объекта изучением искусственной схемы, отражающей частично его реальные свойства. Поэтому модель всегда беднее той реальности, которую она описывает. В экологии построение моделей стало сегодня основным приемом исследования природных экосистем, поскольку возможности натурального эксперимента в этой области крайне ограничены из-за риска получения непредвиденных результатов, способных повлиять на судьбы экосистем. Принципиальная сложность и уникальность экосистем, фактическое отсутствие знаний о количественных законах, управляющих их развитием и функционированием, и, как следствие, малая надежность предсказаний их ответных реакций на экстремальные воздействия, строго говоря, лишают человека морального права на эксперимент с природой.

Именно поэтому математические методы и моделирование как специфический метод системной экологии так быстро, глубоко и прочно проникли в самые различные области теоретической и прикладной экологии, образовав фундамент для решения проблем взаимодействия человека и биосферы в плане управления судьбой экосистем, разработки условий их оптимальной эксплуатации и прогнозирования возможных последствий вмешательства в экологическое равновесие.

Следует считать экологическое прогнозирование конечным и обязательным этапом исследований в системной экологии, конструирование моделей — единственным доступным человеку средством его осуществления.

Все многообразие математических моделей, описывающих механизмы процессов в экологии можно разбить на две большие группы: аналитические и имитационные модели. Аналитические модели содержат основную информацию об общих свойствах объекта. При их конструировании отбрасывается вся второстепенная информация, чем достигается максимально возможная степень упрощения, чтобы рассмотреть с помощью избранной аналитической техники или приемов анализа основные свойства объекта по возможности в чистом виде. Чем меньше деталей, чем более огрубленно рассмотрены анализируемые свойства, тем выразительней и эстетичнее аналитическая модель (классический пример: аналитическая модель «хищник — жертва»).

«Разумное» осреднение характеристик и предельно допустимая автономность (вне связи с окружением, как некая изолированная

система) рассмотрения анализируемых свойств позволяет получить качественную информацию о поведении партнеров по биоценозу или даже целых экосистем. Вряд ли можно ожидать, что подобного рода упрощенные аналитические модели могут давать количественный прогноз поведения реальных, конкретных природных экосистем. Они скорее позволяют выяснить «связность поведения» отдельных характеристик или свойств системы.

Другое дело имитационные модели. При попытке воссоздать «портретный» образ экосистемы в этих моделях стараются использовать всю имеющуюся информацию, а если ее все же недостает (для получения «замкнутой» модели), на помощь привлекаются различного рода правдоподобные гипотезы, логические допущения и правомочные экстраполяции, имеющие конечной целью «дорисовать образ» и тем самым «замкнуть» модель. Таким образом, построение имитационных моделей реальных экосистем требует учета большого числа переменных, относящихся к биотическим и абиотическим компонентам экосистемы, а также учет разнообразия возможных связей элементов в пределах системы и влияния внешних воздействий на функционирование экосистемы. Иными словами, в отличие и в противовес конструированию аналитических моделей, в имитационной модели обычно стремятся учесть как можно больше деталей, и она должна по своему замыслу быть громоздкой и, следовательно, использовать возможности современной вычислительной техники. ЭВМ становится основным и принципиально необходимым аппаратом изучения таких сложных систем, создание банка данных — обязательным условием, определяющим качество имитационных моделей.

Именно модели этого типа дают возможность осуществлять количественный прогноз, и без их построения, увязывающего существующие факты в более или менее единую систему взаимозависимых параметров, вообще вряд ли возможно выработать оптимальную стратегию взаимодействия человека и природы в обозримом будущем. Без построения имитационных моделей и применения вычислительной машинной техники нельзя осуществить экологический прогноз на научной основе, все прочие приемы прогноза, использующие методы экстраполяции в сочетании с методами экспертных оценок, априорных и интуитивных догадок, должны занимать подчиненное положение и могут рассматриваться как дополнительные (желательные, но не заменяющие) приемы создания портретного образа реальных экосистем.

Из сказанного становятся ясными сильные и слабые стороны имитационного моделирования. Точнее, сильные стороны вполне очевидны, выражением «слабости» оказываются ухищрения по созданию замкнутости моделей для достижения, так сказать, возможного сходства изображения с оригиналом. Ю.М. Свиричев очень точно

отметил существование огромных лагун в наших позитивных знаниях о функционировании экосистем, о характере взаимоотношений между их компонентами и т.д., причем для заполнения этих лагун требуются такие объемы работ, что серьезно об этом говорить не приходится. Поэтому лагуны заполняются гипотезами, иногда правдоподобными и разумными, иногда остроумными, и только<sup>1</sup>.

Подобного рода неполнота информации, связанная с невозможностью корректно «замкнуть» модель, в конечном счете значительно снижает ее ценность. Точнее, она приводит к получению заведомо смещенных оценок параметров модели. Поскольку реальные природные экосистемы действительно объективно сложны и имитационные модели могут отобразить лишь принципиальные стороны реальности и не способны достичь полноты описания системы при «замыкании» модели по основным выбранным параметрам, не следует придавать особого значения величинам параметров модели при ее исследовании на ЭВМ.

Количественные оценки при этом могут быть правдоподобными, но не иметь особого биологического смысла, и вряд ли их можно использовать для получения жестких количественных зависимостей для оценок свойств элементов, образующих систему, скорее, они характеризуют не свойства самих элементов, а свойства их связности, относительную оценку пластичности взаимоотношений, предусмотренных схемой модели. И это гораздо важнее для понимания поведения экосистем в целом, чем попытка извлечения информации об истинной относительной роли образующих ее компонентов. Последнее проще изучить в эколого-физиологическом эксперименте.

Итак, в экологии есть прием формального изучения огрубленных схем отношений в объективно сложной системе, вследствие чего абсолютные величины коэффициентов в модели значат очень мало или вообще ничего не значат, если огрубление (т.е. выхватывание, выделение главного профессионалом — биологом) проведено недостаточно квалифицированно. И несмотря на это обстоятельство, моделирование, как средство изучения взаимодействия элементов, как некий способ интегрирования взаимозависимых явлений имеет вполне определенный смысл и, несомненно, полезно для понимания свойств и особенностей реальных экосистем.

Надо лишь отдавать себе отчет в том, что любой результат, полученный с помощью имитационного моделирования, в сущности является промежуточным на пути познания сложного методом индукции (реже дедукции), т.е. постепенного усложнения описания природы на основе все более детального выяснения истинного положения дел в экосистеме, которое осуществляют экологи-полевики и экологи-

<sup>1</sup> Свиричев Ю.М. Моделирование окружающей среды и проблема недостатка информации. — В кн.: Математические модели в экологии и генетике. М., 1981, с. 17.

гиэкспериментаторы, исследующие частности. Имитационное моделирование незаменимо при решении именно практических задач прогноза, когда не требуется обязательного знания точной природы «интимных» механизмов, но конечной задачей в итоге оказывается нахождение условий, в которых «интересные» человеку показатели должны достичь и «интересных» (нужных для него) соотношений.

Существует, однако, мнение, что интерес к имитационному моделированию растет в ущерб поискам новых направлений и методов моделирования природных экосистем. Некоторые авторы считают дифференциальные уравнения вообще неадекватными для моделирования экосистем (Casti e.a., 1979), другие видят ограниченность прогностических возможностей имитаций на ЭВМ (Ed. Holling, 1978), третьи полагают, что в экологии до моделирования дело по существу еще «даже не дошло» (Айзатуллин, Шамардин, 1980).

При использовании имитационного моделирования в экологии возникает противоречие, сущность которого заключается в том, что по мере усложнений имитационных моделей надежность их прогноза при описании физических явлений возрастает, при описании экологических систем, наоборот, падает. Действительно, у модельеров существует устойчивая тенденция увеличения числа свободных параметров для повышения портретного сходства модели с оригиналом (другими словами, повышение адекватности модели оригиналу). Это оказывается оправданным при описании физических явлений, часто оперирующих со многими десятками или даже сотнями уравнений и переменных.

Однако действительная точность решения системы уравнений, относящихся к описанию поведения экологических систем, при сходной операции (увеличения числа свободных параметров) оказывается не выше лежащих в основе модели биологических наблюдений. В. Вавилин и М. Циткин (1977) показали, что при отношении количества свободных параметров к количеству уравнений 4 (в их случае 20:5) ошибка достигает 100% и более. На этом основании как будто можно сделать вывод о том, что при экологическом прогнозировании «оптимальными» (в смысле надежности прогноза) являются имитационные модели средней сложности, т.е. не слишком громоздкие, но и не слишком простые. И дело здесь не в особом виде уравнений, а в свойствах поведения систем, описываемых с их помощью.

Имитация с помощью ЭВМ в экологии лишь отображает эту особенность, что, по сути, означает «нестационарность» функционирования природных экосистем в противовес «стационарности», присущей физическому миру. Одну из возможных причин «нестационарности» одних и «стационарности» других явлений, вероятно, можно искать в различии свойств элементов, образующих системы.

Так, в физике свойства элементов отражают фундаментальные свойства материи и по сути своей неизменны. Реальным выражением по-

стоянства этих свойств оказываются физические константы (фундаментальные постоянные), утверждающие их неизблемость. Физические законы соотносят эти свойства в строгих количественных пропорциях и поэтому легко формализуются тем или иным языком математики. Следовательно, уравнение в физике, как правило, — это формальное выражение закона (или его части), и, по этой же причине, все (или почти все) коэффициенты в таких уравнениях имеют реальный физический смысл или, по крайней мере, могут быть осмыслены.

Легко понять, что усложнение описания такой системы, связанное с процедурой увеличения числа свободных параметров (при добавлении нового уравнения), приводит лишь к уточнению свойств исследуемого физического явления, наложению дополнительных ограничений при установлении новых деталей в существующем порядке вещей. следовательно, в попытке достичь лучшего соответствия модели оригиналу (путем «натягивания модели» на физические константы, на которых «покоится» порядок в физическом мире, обеспечивающий «стационарность» процессов) «оптимальными» в смысле надежности прогноза должны быть имитационные модели высокой сложности. И по сути дела усложнение описания таких стационарных систем в пределе должно определяться возможностями вычислительной техники для выбранного класса конкретных задач.

Выражение порядка в биологии есть обобщение, касающееся последовательности изменения во времени и в результате взаимодействия свойств элементов, образующих систему. Обобщения создают контуры качественных закономерностей. Но их недостаточно для создания имитаций, требующих подчеркнута жесткого каркаса для выражения порядка, на который мы «натягиваем модель». И тогда мы создаем каркас сами, формулируя постулаты. В основе постулатов лежат эмпирические и интуитивные обобщения, которые мы сами возводим в ранг законов. На основе их мы строим имитационную модель, добиваясь приближения к портретному сходству не реального биологического мира, а некоторой конструкции, покоящейся на постулатах.

При этом информацию мы берем из реального мира. Усложнение его описания с помощью моделей лишь добавляет в имитационную модель некоторую порцию информации, но заведомо с порцией «ошибок». И тогда вполне очевидно вытекает «оптимальность» применения моделей средней сложности для экологического прогноза таких «плохо организованных» систем.

Их можно рассматривать как некий компромисс между возможностями формальных приемов изучения, адекватных сути порядка, существующего в «стационарном» мире, — с одной стороны, и неадекватного порядка в экологическом мире, закрепленного постулатами, которые, в сущности, являются квазизаконами, — с другой. Поэтому следует применять имитационные модели без излишних

требований точности, отыскивать условия и правила их оптимального (в доступных нам границах возможностей) использования для экологического прогноза.

### **Опыт прогноза и его перспективы**

Существуют две противоположные крайние точки зрения на экологический прогноз. Согласно одной, поддерживаемой, главным образом, экологами — специалистами по экологии различных таксономических групп, в прогнозе вообще не нужно никакого системного подхода. Такие специалисты, привлеченные к прогнозу, способны осуществить вполне квалифицированный и надежный экологический прогноз в пределах экосистемы при известных (обнаруженных или ожидаемых) тенденциях ее изменения.

Сторонники другой позиции утверждают, что поведение экосистемы невозможно свести к закономерностям поведения популяций. Они видят в применении имитационного моделирования отображение возможности учета эмерджентных свойств и считают конструирование и изучение на ЭВМ свойств таких больших, дорогостоящих и громоздких моделей — единственно приемлемой, подлинно научной основой экологического прогноза. Эти ученые, разумеется, хуже знают экологию отдельных групп животных и растений, чем их оппоненты, но зато они лучше представляют себе картину изменений экосистем в целом и способны грамотно произвести свертывание «излишней» информации и учесть возможности проявлений взаимодействий различного типа между элементами системы.

Существует, конечно, еще компромиссное мнение, когда экологи говорят о разумных началах каждого из подходов и возможностях их синтеза. Степень избыточной информации, которой располагают первые, наличие «лакун Свирежева» и невозможность их заполнения сегодня этой «избыточной» информацией (при необходимости замкнуть модели во втором случае) практически обесценивают возможности и перспективы такого теоретически допустимого альянса.

Можно попытаться склонить научное общественное мнение в пользу одного из подходов с помощью веских доводов, аргументируя правомочность исходных точек зрения. Однако, есть и другие возможности. В настоящее время уже накоплен опыт осуществления прогноза как одним, так и другим путем. Поэтому можно с помощью самого надежного из существующих критериев — практики — сопоставить эффективность предсказаний, сделанных тем или иным способом. С этой целью рассмотрим два примера, каждый из которых вполне представительен и может служить образцом соответствующего вида экологического прогноза по изменению состояний двух водных экосистем.

В качестве первого примера можно рассмотреть основные результаты экологического прогнозирования равнинных водохранилищ СССР по материалам работы И.Н. Николаева (1981). В отечественной науке первый период практики экологического прогнозирования связан с интенсивным гидростроительством в 1930–1950 гг., в результате чего была создана серия крупных водохранилищ на Волге, Днепре, Каме и ряде других рек. Прогнозы были составлены с участием крупнейших гидробиологов и ихтиологов страны по всем основным водохранилищам. Прогнозировали изменение состава водных биоценозов, уровень продуктивности (биомассы) основных пространственных и трофических группировок гидробионтов, а также сроки формирования сообществ. Ожидаемая продуктивность рыбы составляла конечную цель экологического прогноза. На всех больших водохранилищах с первых лет их существования были организованы регулярные гидробиологические исследования, что позволило, спустя примерно 20 лет существования того или иного водохранилища, оценить оправданность прогнозов.

Как и следовало ожидать, формирование фауны и флоры нового водоема происходило из фондов видового состава затопленных водоемов, русел рек и притоков. Однако расселение конкретных видов по существу оказалось непредсказуемым. Так, например, неожиданным был процесс интенсивного саморасселения элементов южной фауны (каспийского комплекса) на север (вверх по системе водохранилищ Волги и Камы) — значительное число новых видов каспийского комплекса расширило ареал в этом направлении (группа планктонных ракообразных, дрейссена, каспийская тюлька и др.). Непредвиденным оказался и встречный поток (вернее — его масштабы) расселения лимнофауны с севера на юг (особенно в фауне планктона) и ихтиофауны — снеток и белозерская ряпушка. В направлении же расселения фаунистических комплексов определилась также не предусмотренная прогнозами одна общая закономерность — расселение шло от многокомпонентных экосистем к малокомпонентным.

Ошибки в прогнозах по продуктивности были также весьма существенны. При этом оценки продуктивности фитопланктона в среднем оказались заниженными, а продуктивности зообентоса и промысловых рыб (по величинам уловов) — завышенными. Так, не предусматривалось тех катастрофических «цветений» воды цианобактериями (*Aphanizomenon*, *Microcystis*, *Anabaena*), которые наблюдаются практически во всех южных водохранилищах, особенно в днепровских, с первых лет их существования.

Биомасса зообентоса была в десятки раз ниже (в среднем — 2.4 г/кв. м), чем предусматривалось прогнозами (ожидали порядка 30–40 г/кв. м без крупных моллюсков, а при наличии последних до сотен г/кв.м). Максимальные уловы рыбы оказались меньше про-

гнозируемых — по Иваньковскому и Рыбинскому водохранилищам почти в 2 раза, по Камскому — в 4 раза, по Куйбышевскому — в 5, по Волгоградскому — в 6, по Горьковскому — в 7 и по Воткинскому — почти в 8 раз (Кудерский, 1976). Представляется вполне закономерным, что рыбная продуктивность водохранилищ была значительно ниже прогнозируемой, поскольку высокие значения уловов базировались на ожидаемой высокой биомассе зообентоса.

Наконец, предсказанные оценки скорости формирования сообществ и экосистем были в целом явно ниже, чем оказалось в действительности. В прогнозе не были учтены высокие темпы сукцессии фитопланктона и беспозвоночных животных (зоопланктон и зообентос). Так, основной состав фитопланктона успевает сформироваться уже на второй год существования водохранилища, зоопланктона — на второй—третий, а зообентоса — на третий—четвертый год, тогда как по прогнозам этот процесс должен был растянуться на 7—10 лет. Значительно медленнее идет формирование ихтиоценоза (от 6—7 до 13—14 лет в разных водохранилищах) и высшей водной растительности (от 5 до 10—12 лет), чем предсказывал прогноз. Отмеченные выше расхождения между ожидаемым и наблюдаемым положением дел позволили И.И. Николаеву (1981) сделать вывод о том, что первый опыт экологического прогнозирования искусственно создаваемых озеровидных водоемов (равнинных водохранилищ умеренной зоны) нельзя признать успешным. И, повидимому, трудно с этим выводом не согласиться.

В качестве второго примера можно рассмотреть результаты экологического прогноза для Азовского моря, осуществленного на основе имитационной модели, сконструированной группой ученых Ростовского университета под руководством Ю.А. Жданова. Азовское море — интереснейший водоем, испытавший на себе всю тяжесть пресса антропогенного воздействия. Совсем еще недавно Азовское море было самым продуктивным (по вылову рыбы) водоемом мира. Ныне уровень Азовского моря понизился на 2,5 м (вместо 40 см, обещанных проектировщиками) вследствие расхода воды на орошаемое земледелие, что привело к неблагоприятным изменениям (прежде всего кислородного режима) экосистемы этого водоема. В итоге уловы рыбы снизились (по сравнению с послевоенным уровнем вылова) и сейчас, в основном, это хамса и бычок.

Планируемые ныне крупные водохозяйственные мероприятия (плотина в Керченском проливе, переброска части стока северных рек и др.) поставили со всей остротой вопрос о восстановлении доброй славы Азовского моря и, как следствие, сделали очевидным необходимость экологического прогноза, способного предсказать ожидаемые в будущем изменения в экосистеме этого уникального водоема при осуществлении намеченных мероприятий. Такой про-

гноз стал возможным на основе большой имитационной модели при многократном проигрывании процесса ее функционирования на ЭВМ и последующего статистического анализа результатов этих операций. Построенная имитационная модель, представляющая собой комплекс программ на ЭВМ, реализует процесс функционирования отдельных модулей, которые воздействуют на вектор состояния системы. Размерность вектора состояния равна 150, и в него включены компоненты, указанные на схеме, приведенной на рис.2. Компоненты вектора состояния изменяются с течением времени, т.е.

$$x(t) = \{x_1(t), x_2(t), \dots, x_{150}(t)\}.$$

Задача прогноза будущих состояний экосистемы состоит в том, чтобы, зная вектор состояния  $x(t_0)$ , вычислить компоненты этого вектора в момент  $T$  ( $T > t_0$ ), т.е. вычислить  $x(T)$ . Состояние экосистемы определяется содержанием основных химических и биогенных элементов, биомассы ведущих популяций и пр. Модель оперирует следующими модулями:

- 1) перераспределение соли, биогенных элементов и загрязняющих веществ по районам моря;
- 2) обмен в системе вода – грунт;
- 3) самоочищение;
- 4) стратификация;
- 5) разложение органического вещества;
- 6) питание и рост фитопланктона;
- 7) питание и рост зоопланктона;
- 8) дыхание бентоса и рыб;
- 9) питание и рост бентоса;
- 10) миграции;
- 11) нерест;
- 12) питание мальков;
- 13) питание планктофагов;
- 14) питание бентофагов;
- 15) питание хищников;
- 16) накопление органического вещества;
- 17) промысловое воздействие.

Каждый модуль рассматривается для множества значений параметров, определяющих его функционирование (т.е. строятся «производственные функции» каждого модуля). Значение гидрометеорологических факторов вводится в модель в качестве параметров, характеризующих правила функционирования отдельных модулей. Вычислительные алгоритмы модели преобразуют 840 переменных с пятидневным шагом по времени. Это дает возможность осуществлять как краткосрочный (декадный, месячный, кварталный), так и долгосрочный прогноз (до 1985–2000г.). «При проверке адекватно-

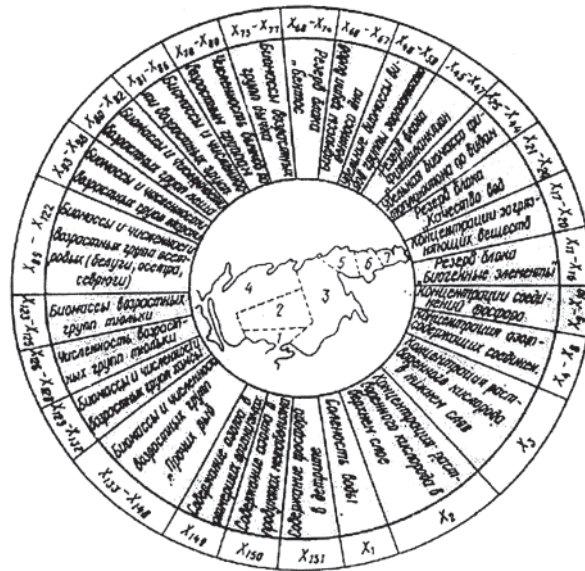


Рис. 2. Вектор состояния имитационной системы «Азовское море» (Горстко, 1979)

сти модели в качестве контрольных использовали ретроспективные данные как по аномальным, так и по ординарным годовым периодам. Относительные отклонения расчетных и фактических значений при этом не превосходили: по солености — 5%, биогенным элементам — 9%, кислороду — 14%, загрязняющим веществам — 11%, фито- и зоопланктону — 17% и по рыбам — 24%»<sup>1</sup>. Авторы имитационной модели делают вывод о том, что «достигнутая степень адекватности модели достаточна для ее практического использования и экспериментов естественнонаучного плана»<sup>2</sup>. С таким заключением, несомненно, следует согласиться.

Поразительно хорошее соответствие предсказаний действительному положению дел способно насторожить биологов, критически настроенных по отношению к использованию имитационных моделей. Действительно, точность количественной обработки собранных проб планктона (Федоров, 1980) соответствует отклонению расчетных и наблюдаемых значений их оценок, а что касается рыбы, то нам вообще неизвестны какие-либо методы, дающие столь малую погрешность в оценке их учета. Не без некоторых оснований можно полагать, что

<sup>1</sup> Жданов Ю.А. и др. Имитационная модель экосистемы Азовского моря как средство системного анализа, прогнозирования и управления природно-техническим комплексом. Ростов-на-Дону, 1979, с. 6.

<sup>2</sup> Там же.

точность экологического прогноза, осуществляемого с помощью данной модели, укладывается в пределы 100%-ной ошибки. Но даже такая погрешность предсказаний во много раз лучше, чем погрешности, наблюдавшиеся при рассмотрении первого примера. Поэтому вопрос о том, какие предсказания лучше, строго говоря, стоять не может. Можно лишь обсуждать, какие варианты имитационного моделирования лучше или хуже для прогноза, какой степени сложности модель эффективнее, какой точности должна она удовлетворять. Но сомневаться в правомерности и целесообразности их использования для экологического прогнозирования просто не имеет смысла.

Задача экологического прогнозирования является экстраполяционной — мы осуществляем предсказание на основании знания законов, вскрытых тенденций или регистрации изменений. Особенности экологической системы таковы, что будущее ее логически не выводится из прошлого и знаний настоящего. Содержательная часть предсказаний при этом опирается скорее на постулаты (как «квазизакон»), чем на знания законов. Выраженность тенденций изменений экосистем зависит не столько от состояния и функционирования системы, сколько от внесистемного воздействия (со стороны человека), а регистрация изменений в лучшем случае оказывается формой слежения за изменением некоего образа систем, причем чаще всего остается неизвестным, хорошо это или плохо для их будущего. В этой тревожной картине выясняется, что и достаточно адекватного языка для описания состояния и поведения экосистем не существует. Известно только, что сложность описания должна соответствовать сложности объекта, а способ описания — манере его поведения. Поэтому сложность описания должна быть большой, а способ — достаточно специфичным.

Но также хорошо известно, что эти условия не выполняются из-за объективных особенностей объекта. Вследствие этого человек прибегает к ухищрениям, вырабатывая «оптимальные» стратегии научного поиска, описания и прогноза. Оказывается, что имитационное моделирование сегодня, как средство прогноза, благодаря «оптимальной» стратегии тяготеет к моделям средней сложности. С его помощью можно сопоставлять предсказуемые моделью картины с некой довольно абстрактной схемой деградации природных систем и вовремя принимать волевые решения, направленные на их спасение. Возможна разработка иных путей прогноза, ибо то, чем мы располагаем сегодня в математике, принципиально мало пригодно для решения задач глобальной экологии. Поэтому задачи, стоящие сегодня перед учеными, в известном плане вполне научны, и решение их может и должно улучшить качество прогноза.

Улучшение качества экологического прогноза имеет какой-то смысл только тогда, когда параллельно будут ясно сформулированы, четко разработаны и научно обоснованы, по крайней мере, две экологические задачи, связанные с нашим будущим.

Первая задача связана с необходимостью решить, где и сколько может проживать людей на Земле в зависимости от климатических и других условий, чтобы влияние деятельности человека не приводило к деградации природных экосистем. Когда и благодаря каким механизмам человек сможет создать и длительно поддерживать равновесие между собой и окружающей его природой? Эту задачу, в сущности, можно было бы приближенно назвать задачей «экологической нормы человека», так как конечной целью она имеет возвращение человека в рамки паритетных отношений его с природой.

Для того чтобы выжить, человеку надо выполнить одно — единственное правило в экологии. Его можно сформулировать следующим образом: «Активность каждой популяции в экосистеме компенсируется активностью всех прочих партнеров по сообществу». Это означает, что все изменения, связанные с уменьшением ресурсов и «производством отходов» каждого партнера по сообществу, ликвидируются в конечном счете биотической компонентой экосистемы, что приводит к восстановлению необходимого ресурса и переработке «отходов» в этот ресурс благодаря расходованию в конечном счете энергии солнечного света. Человек должен вновь почувствовать себя партнером по сообществу природных популяций, вписать себя в функционирование экосистемы на правах биологического вида.

Социальные факторы, разумеется, не предписывают это делать, так сказать, буквально, и лозунг «назад к природе» также требует умного и правильного толкования. Просто место человека на Земле — не вне экосистемы, не над ней, а именно в ней, на основе знания своего «экологического места» и выполнения своей экологической функции. Это прекрасно понимал еще Ф. Энгельс, когда писал: «... на каждом шагу факты напоминают нам о том, что мы отнюдь не властвуем над природой так, как завоеватель властвует над чужим народом, не властвуем над ней так, как кто-либо находящийся вне природы; что мы, наоборот, нашей плотью, кровью и мозгом принадлежим ей и находимся внутри ее, что все наше господство над ней состоит в том, что мы, в отличие от всех других существ, умеем познавать ее законы и правильно их применять»<sup>1</sup>.

Вторая экологическая задача связана с эксплуатацией экосистем, с необходимостью научной разработки управления их развитием и функционированием. Как и где можно быстрее и больше получить пищи, чтобы прокормить растущее население земного шара? Вот так примерно звучит ее постановка сегодня. Споры нет — задача актуальна. Было бы неверно считать, что эта проблема не разрабатывается. Наоборот, интенсивно разрабатывается. Но стратегический ее решение тесно связано с решением первой задачи. Знание

<sup>1</sup> Энгельс Ф. Диалектика природы. — Маркс К., Энгельс Ф. Соч., 2-е изд., т. 20, с. 496.

экологической нормы человека и разработка проблемы экологии человека, как биологического вида, предопределяет и постановку задачи управления экосистемами. Необходим теоретический фундамент для вмешательства человека в жизнь экосистемы, чтобы любые акции человека, совершаемые в пределах природных экосистем, не снижали надежности ее функционирования, чтобы сиюминутная выгода человека не приносила в жертву интересы благосостояния экосистем в будущем.

Ее решение не должно нарушать условия сохранения «стационарного» состояния биосферной системы в целом. Понятно, что данная задача логически связана с первой, с одной стороны, и теорией экологического прогноза — с другой, ибо всякий раз мы получали бы возможность сопоставлять картину предсказания с результатом вмешательства. Вот почему решение задачи экологического прогноза так тесно связано с решением задач экологической нормы человека и управления развитием и функционированием природных экосистем. Управление — всегда вмешательство, результаты которого мы должны уметь предвидеть. Вмешательство — форма участия человека в жизни природных экосистем, масштаб вмешательства (меры и формы) в конечном счете должен определяться экологической нормой человека. В этой взаимосвязи важность решения поставленных задач приобретает осмысленный и программный характер. Вера в светлое и разумное будущее человека у современного человечества во многом зависит от решения этих задач, осознания их первоочередности, насущности и усилий, связанных с их решением и претворением решений в жизнь.

### Литература:

*Энгельс Ф.* Диалектика природы // Маркс К., Энгельс Ф. Сочинения, 2-е издание. Т. 20.

*Айзатуллин Т.А., Шамардина И.П.* Моделирование континентальных водоемов и водотоков // Итоги науки и техники. Общая экология, биоценология и гидробиология. М., 1980.

*Вавилин В.А., Циткин М.Ю.* Прогнозирование уровня эвтрофикации методами математического моделирования // Антропогенное эвтрофирование природных вод. Черноголовка, 1977.

*Горстко А.Б.* Математическое моделирование экосистем Азовского моря // Новое в жизни, науке, технике. Серия математика, кибернетика. М., Знание. 1979.

*Жданов Ю.А.* и др. Имитационная модель экосистемы Азовского моря как средство системного анализа, прогнозирования и управления природно-техническим комплексом. Ростов-на-Дону, 1979.

*Кудерский С.К.* О рыбных ресурсах водохранилищ Волжско-Камского каскада // Известия ГосНИОРХ, 1976. Т. 95

*Николаев И.И.* К теории экологического прогноза лимнических экосистем // Водные ресурсы, 1981. Т. 12.

*Свирижев Ю.М.* Моделирование окружающей среды и проблема недостатка информации // Математические модели в экологии и генетике. М., 1981.

*Толба М.* Критические ситуации, возникающие в окружающей среде // «Контакт». Бюллетень Юнеско-Юнеп по образованию в области окружающей среды. 1980.

*Федоров В.Д.* Особенности организации биологических систем и гипотеза «вспышки» вида в сообществе // Вестник МГУ. Серия биология. 1970. № 2.

*Федоров В.Д.* О методах изучения фитопланктона и его активности. М., изд. МГУ. 1979.

Adaptive environmental assesment and management // Ed. C. S. Holling. Chichester N. Y. Brishame – Toronto. John. Willey Sons, 1978.

*Casti J., Kempf I., Duchstein L., Fogel I.M.* Lake ecosystem: a polyedral dynamics representation // Ecol. Modell., 1979. ? 3.

*May R. M.* Stability and Complexity im Model Ecosystems // Princition (N. Y.). 1973.

#### **В сб. Человек и биосфера, вып. 8, 1983**

*1. Постулаты, как известно, не требуют доказательства, но приведенный гипотетический пример по крайней мере разъясняет, что имел в виду автор, формулируя свой постулат.*

## АКТУАЛЬНОЕ И НЕАКТУАЛЬНОЕ В ГИДРОБИОЛОГИИ

Рассмотрен ряд сложившихся в науке стратегий развития, обуславливающих актуальность отдельных научных направлений. В рамках стратегии нового «витка» познания рассматривается состояние исследований в планктологии, обсуждаются сильные и слабые стороны математического моделирования, методов получения первичной информации. Особое внимание уделяется нетрадиционным объектам планктона, обсуждаются возможности и перспективы экстраполяции (из геоботаники) учения о консорциях в гидробиологию (при анализе планктонных сообществ). Сформулированы постулаты относительно метаболических возможностей осмотрофных организмов (прежде всего микроводорослей), позволившие разбить по сезону продукционный процесс на три экологически значимых периода: первичного, смешанного и вторичного синтеза. Обсуждаются некоторые вопросы гидробиологии более общего характера.

A number of strategies of scientific development conditioning the urgent orientation of science is considered. The situation in planktology is considered taking into consideration a new stage of knowledge, strong and weak aspects of mathematical modelling, the methods of obtaining the primary information and others are discussed. Great attention is paid to the unusual objects of plankton as well the possibilities and prospects of extrapolation (from geobotany) the science of consortions into hydrobiology (analysing the plankton communities) are discussed. Postulates concerning the metabolic possibilities of osmotrophic organisms (first of all of microalgae) have been formulated. It allowed to divide the productive process according to the season into three periods important from the ecological point of view; primary, mixed and secondary synthesis. Some more common questions of hydrobiology are discussed.

\*\*\*

Что такое актуальность? Лишь то, что кажется действительно не и важным на сегодняшний день. Одному кажется, а другому — нет. Оттого и в самом определении актуальности, как правило, удается распознать субъективные и объективные тенденции. Задача ученого состоит в том, чтобы по возможности минимизировать первые и максимизировать вторые.

Иногда кажется, что актуальность в науке можно свести к задачам практики. Но это вовсе не так. Практические задачи могут выступать побудительной причиной стратегии научной активности отдельных коллективов (особенно в кризисных ситуациях), но первопричиной актуальности научного поиска они быть не могут. Тому есть разумное объяснение, опирающееся на логику развития науки. Упрощенная схема, отражающая некую общность в развитии разных дисциплин, просматривается без труда, она примерно отражает тенденцию «движения» в развитии науки: от описания и систематизации фактов к обобщениям, от вскрытия механизмов соподчинения явлений в объекте к отысканию правил поведения и изменения его свойств, от формализации законов к конструированию идей и концепций, которые завершаются созданием общей парадигмы как системы непротиворечивых представлений (подробнее см. [7]). И, наконец, заключительный этап «движения» — от предсказаний поведения объекта в новых, заданных или предсказуемых ситуациях (прогноз) к возможностям управления этими свойствами или по крайней мере рациональному их использованию в интересах человека. Легко видеть, что всюду конечным этапом выступает построение парадигмы, соответствующей реальным свойствам объекта или отображению реального мира системой господствующих в науке идей и знаний.

Совершенно очевидно, что только на достаточно высоком уровне познания наука способна овладеть предметом настолько, чтобы решать вопросы направленного изменения или предсказания свойств объекта изучения, т. е. иметь реальную возможность эффективно решать задачи практики. Под эффективностью решения в данном случае подразумевается отношение меры научной «отдачи» к мере вложенных в науку усилий, «затрат». На более низком уровне познания дисциплины такой возможности часто не имеется, тогда требования быстрого и эффективного решения задач практики могут принести, скорее, вред, нежели пользу. Постараемся аргументировать последнее утверждение.

Недостаточно зрелая парадигма допускает существование конкурирующих и даже неправильных идей и концепций. А факты в науке сами по себе значат очень мало, как это ни парадоксально. Факты искажают отображение действительности в нашем сознании, если идея, их группирующая, порочна. При этом не обязательно даже проявлять научную нечистоплотность и сознательно их подтасовывать. Достаточно их по какому-либо «правилу» честно отобразить и (или) сгруппировать вокруг неверной идеи, а фанатизм «созидателей» идеи и неуступчивость приверженцев докончат остальное. Т. Д. Лысенко и его последователи — тому пример, и убедительный.

Таким образом, только на достаточно высоком уровне познания наука способна стать производительной силой общества, открывая

возможность перехода от знания фундаментальных основ к решению проблем, диктуемых задачами практики.

Несомненно, подлинно научная идея в неявном виде всегда отражает принципы особенностей организации материального мира, существующего в пространстве и времени.

Устройство окружающего нас мира поражает однообразием принципов организации его основных структур. Все явления прямо или косвенно отражают гармонию природы, в которой торжествует простота как выражение немногих принципов организации многообразия наблюдаемых явлений. Следовательно, если причина гармонии в природе может быть выражена ограниченным числом принципов, то внешним отображением этого в многообразии проявлений картин действительности должны выступать черты некоторого сходства, параллелизма, однотипности свойств, механизмов действия, особенностей превращений и сопутствующих явлений основного феномена. Тогда отыскание некоторых аналогий в природных явлениях и экстраполяция подмеченных особенностей сходства в иные области познания могут оказаться полезным приемом вскрытия принципов организации. Примером может служить открытие А. А. Шубниковым ограниченного конечного числа принципов симметрии во всем разнообразии наблюдаемых явлений — от узоров текинских ковров до ... характера жилкования крыльев различных тропических бабочек.

Это обстоятельство дает как будто право обращаться к аналогиям как к методу познания. Но само понятие «метода аналогии» уже пре-окупировано математикой, а в устах нематематика оно кажется ненаучным или по крайней мере не вполне научным из-за недостаточной корректности. Пуристам от науки достаточно легко опорочить тезис, утверждающий, что природе свойственны глубокие аналогии в проявлении свойств. Между тем отыскание аналогий в арсеналах соседствующих дисциплин может оказаться действительно весьма эффективным приемом в открытии механизмов действия и формирования идей в новых областях познания. Аналогия не есть метод доказательства, но, несомненно, может служить инструментом познания и анализа. Поэтому в рассматриваемом контексте задач отысканию аналогий уделяется нетрадиционно большое внимание.

Завершая общие рассуждения, рассмотрим ряд сложившихся в науке стратегий, обуславливающих актуальность отдельных научных направлений.

Задачи поиска истины, которые включают внешне простые, «вечные» вопросы, на которые не удастся дать простые убедительные ответы. В большинстве случаев на такие вопросы не удастся получить однозначный ответ из-за невозможности поставить эксперимент в контролируемых условиях, что вынуждает прибегать к косвенным доводам, логическим построениям, аналогичным ситуа-

циям, способным добротнo «уложить» предлагаемые объяснения, ответы, решения в рамки господствующей парадигмы. При этом, между прочим, простые вопросы не теряют своего значения и не снимаются при развитии фундаментальных исследований, а часто возникают повторно и неоднократно, по мере того как господствующая парадигма становится все более зрелой. Поэтому к вопросам такого рода и приложимо добавление «вечные», и в разные времена они порождают разные ответы. Так, например, почему в живом господствует билатеральная симметрия, а не радиальная (как у некоторых иглокожих)? Или почему число видов одних систематических групп больше, а других меньше, если это — прямо не связано с различиями в средних размерах биомасс их особей и с эволюционным родством и уровнем морфофизиологической организации?

Задачи практики, решение которых улучшает условия пребывания человека на Земле, вследствие чего перспективными становятся любые исследования в науке в рамках развития стратегии достижения пользы (далее в тексте — стратегия «пользы»). Примеров торжества стратегии «пользы» множество (все решения об улучшении условий быта, увеличении количества и разнообразия пищи, совершенствовании средств транспорта и т. д.). Иными словами, решение задач практики было и останется мерилом наших научных достижений и критерием эффективности их использования для человека.

Вынужденные задачи, неотложность решения которых определяется возникшей в результате хозяйственной деятельности человека угрозы исчезновения жизни на Земле. О поощрении работ, выводящих человека из кризисного положения, много говорить не приходится. Поэтому перспективными оказываются любые научные исследования в рамках развития стратегии ликвидации или по крайней мере минимизации угрозы (далее — стратегия «угрозы»).

Задачи логики познания, вытекающие из достаточно общих закономерностей развития науки как парадигмы, согласующей наше мышление с атрибутами окружающего нас мира. Особенности развития науки на пути согласования опыта с развитием теоретических построений приводят к постоянной проверке жизнестойкости господствующей парадигмы, что порождает стратегию периодического пересмотра основных положений достигнутого уровня знаний и позволяет говорить о развитии науки по раскручивающейся спирали. Вот почему следует считать перспективными исследования, укладываемые в рамки развития стратегии нового витка спирали (стратегия «витка»).

По-видимому, полезно рассмотреть, какое отражение находит актуальность перечисленных стратегий развития в области одной дисциплины, одной науки. В качестве таковой выберем гидробиологию.

Гидробиология как часть экологии изучает состав, структуру и функционирование водных экосистем, фокусируя свое внимание в значительной мере на их биотической составляющей, т. е. водном биоценозе. Понятие «состав» шире понятия «видовой состав», так как включает в число взаимодействующих элементов системы помимо гидробионтов и расходуемые абиотические ресурсы, прежде всего биогенные элементы, все формы растворенного и взвешенного мертвого органического вещества, а также микроэлементы. Понятие «структура» рассматривает все виды взаимодействий (т. е. взаимоотношений) между элементами экосистемы независимо от физической природы связей. Результатом взаимодействия является «функционирование» системы, т. е. изменение свойств и количественных характеристик элементов во времени. Перечисленные понятия упрощают дальнейшее обсуждение вопросов и дают единую основу для оценки современных достижений, состояния исследований в гидробиологии, актуальности стоящих перед ней задач.

Не имея в мыслях умалить значение заслуг блестящей плеяды исследователей, целиком посвятивших свою жизнь служению нашей науке, отметим лишь вклад приоритетных работ С.А. Зернова в изучение состава водных биоценозов, пионерских исследований В.С. Ивлева в изучение их структуры, фундаментальных разработок Г.Г. Винберга<sup>1</sup> в изучение функционирования экосистем. Работы этих ученых и созданных ими школ не просто стали фундаментом современной гидробиологической науки, определившим ее современный облик, но в значительной мере обусловили сложившиеся тенденции в развитии существующих и господствующих ныне направлений. И что особенно важно для рассматриваемых в данной статье вопросов, они перевели ряд некогда актуальных проблем в разряд неактуальных, точнее, не первостепенной важности. Последнее требует разъяснений. Вот они. Любое актуальное направление можно уподобить разрабатываемому подземному (скрытому от глаз) пласту ценной породы. Благодаря усилиям гигантов шахта оказывается выработанной до такой степени, что дальнейшее вложение труда нецелесообразно с точки зрения размера добычи. Это соответствует такому положению в разрабатываемой области знаний, когда не просто накоплен достаточно большой материал, но он осмыслен и связан с уже известными и принятыми концепциями. Иными словами, достигнутая степень изученности материала нахо-

---

<sup>1</sup> Особняком стоят вопросы глобальной гидробиологии, которые в конечном счете определяют, с одной стороны, пространственные соотношения различных экосистем, с другой — место экосистем в экономике биосферы по отношению к явлениям, рассматриваемым столь же крупномасштабными дисциплинами — океанологией, геоморфологией, климатологией и т. д. Вклад Л. А. Зенкевича, В. Г. Богорова и М. Е. Виноградова оказывается решающим в наши представления о биологической структуре Мирового океана и его продуктивности.

дит свое место (т. е. соподчинение) в конструкциях господствующей парадигмы, существенно» повышая ее зрелость. Вот тогда проблема теряет свою актуальность,, ибо «новые» факты уже объединены правильной, вполне научной идеей, вписаны в концепции и, следовательно, ожидать неожиданных, невиданных по своей значимости открытий (увы!) уже нельзя. В принципе они возможны, но маловероятны. Остаются лишь уточнения...

Рискуя навлечь раздражение специалистов, осмелимся назвать некоторые из направлений, которые, на наш взгляд, потеряли или по крайней мере теряют былую (некогда огромную!) славу: 1) продуктивность водоемов разных типов; 2) широкое применение индексов сходства и разнообразия (своего рода индексомания); 3) связи интенсивности обмена с массой тела; 4) связь линейных размеров и биомассы; 5) цветение искусственных водоемов микроводорослями.

А что же тогда можно назвать сегодня наиболее актуальным в, гидробиологической науке?!

Следуя схеме, намеченной выше, начнем с «вечных» вопросов, которые, как уже говорилось, объективно трудны, поскольку предлагаемые на них ответы обычно эксплуатируют логику аналогий и дедукций, но редко опираются на эксперимент. Как правило, «вечные» вопросы касаются общих принципов организации жизни на надорганизменном уровне, относятся к составу, структуре и функционированию водных экосистем. Вот примеры таких вопросов. Почему при ограниченном числе планов организации (моллюски, раки, насекомые и т. д.) видовое богатство в пределах каждого типа различается столь существенно? Почему количество одних видов исчисляется миллионами, других — только десятками и даже единицами? Почему биоценоз — пространственная выраженность экосистемы — представлен сотнями и тысячами видов (а не десятками и сотнями тысяч) или только десятками видов? Чем объясняется в целом «средний» уровень видового разнообразия? Почему в одних трофических звеньях размеры организмов изменяются в пределах одного порядка, в других — на много порядков? Почему трофическая, пространственная и другие типы структур не совпадают друг с другом в биоценозе, а регуляция отношений между видами происходит на уровне механизмов разной физической природы? Почему не обрываются трофические цепи в результате того, что хищники (хотя бы одного трофического звена) не способны уничтожить свои жертвы даже в изолированных биоценозах? Почему вообще возможны такие вопросы, как, например, «парадокс планктона»? Почему существенно различны кривые температурной зависимости в интервале от 0 до 40 °С у бактерий и микроводорослей? Почему...? Да, разве мало этих простых «почему»! Надо обладать завидной смелостью и повышенным интеллектуальным потенциалом, чтобы

браться за отгадывание ответов кроссворда, составленного из вечных вопросов каждой научной дисциплины.

Обратимся к трем названным выше стратегиям развития, порожденным в науке задачами практики (стратегия «пользы»), складывающейся тревожной обстановкой (стратегия «угрозы») и логикой развития науки (стратегия «витка»), чтобы на их основе определить на ближайшее будущее и на перспективу актуальность в гидробиологии ряда уже существующих направлений.

Стратегия «пользы», получения выгоды не может оставить человека безучастным к развитию работ, диктуемых задачами практики. В безудержной претензии на руководство природой легко прослеживается отношение человека к окружающей его природной среде: получить максимальную выгоду сегодня, даже в ущерб интересам грядущего дня. Отсюда все эти переловы, переборы, расходование природных ресурсов без учета возможностей их восстановления естественным путем. Об этом можно говорить много и горько... Вместе с тем именно аналогии в отношениях человека с окружающей его природой убеждают нас в растущем смещении человеческого интереса от суши к морю. Человек знает, что всего 7% прилегающей к суше площади океана, его мелководной части (области шельфа), образует столько же первичного органического вещества, сколько 93% его удаленных просторов. Опыт использования суши подсказывает человеку целесообразность перехода от организации промысла (добыча изъятием готовой продукции в форме биомассы полезных человеку организмов) к организации хозяйств на базе разведения, выращивания и сбора урожая монокультур, относительная продуктивность которых выше, чем естественных природных сообществ на биотопе сходного размера. Таким образом, переход в наземных системах от охоты за растениями и животными к сельскохозяйственным культурам и животноводству подразумевает неизбежность перехода в водных системах от рыболовства и сбора (добычи) растений и животных к управляемому разведению полезных человеку видов с целью получения растительной и животной биомассы. Поэтому неизбежно время аквакультур, неизбежен переход к отысканию способов преодоления трудностей «общения» человека с водной средой. И столь же неизбежна актуальность любых вопросов, касающихся изучения биологии потенциально полезных видов, комплексных биотехнологических исследований, ломающих «внутриведомственные» барьеры в биологии (генетика, селекция, эмбриология, физиология и т. п.), где полезный вид в качестве центрального консорта, эдификатора оказывается в основе искусственно создаваемой человеком структуры, пригодной для организации хозяйства.

Стратегия «факта» («угрозы») вызвана к жизни одним-единственным, но крайне серьезным обстоятельством: человек ведет себя в

окружающем его природном мире как монокультура со всеми сопутствующими этому положению «атрибутами». Расходование ресурсов и необратимые изменения окружающей среды — вот результаты его жизнедеятельности. Человек противопоставил себя породившей его природе и поставил себя и свою деятельность вне экологии. И если у него не хватит разума и возможностей сделать спасительный шаг — «вписать» себя вновь в экологию, то нет нужды тогда страшиться атомной катастрофы и мгновенного уничтожения. Человеку как биологическому виду уготована более верная и неотвратимая, но менее зримая гибель вследствие отравления окружающей среды продуктами его жизнедеятельности, т. е. антропогенного глобального загрязнения биосферы, который был назван нами «медленным взрывом» [16]. Оснований для беспокойства более чем достаточно, если мы примем во внимание всего-навсего один факт: ежегодно 17 млн. тонн отходов, содержащих наиболее токсичные соединения, попадают с материковым стоком в Мировой океан! Существуют к тому же еще и другие пути распространения загрязнений — наземные и атмосферные. Не зараженных отходами экосистем более на Земле не существует, так что есть все основания утверждать, что «медленный взрыв» уже идет и некоторые системы под прессом антропогенного воздействия уже ослаблены. Первый шаг разрушения экосистем — стадия «релаксации» — свидетельствует об их ослаблении, о падении надежности функционирования и частичном разрушении структуры вследствие обеднения состава (см. подробнее [16]). Второй шаг разрушения — стадия «деволюции» — приведет к зримым изменениям, когда возникнет постоянный неустранимый градиент неблагоприятности, который выведет из равновесия глобальную экосистему в биосфере и станет побудительной силой «антисукцессии» — движения в обратном направлении, движения вспять, от сложного, вторичного к простому, первичному: от лесов — к кустарникам, травам, от трав — к лишайникам и мхам, от последних — к водорослево-бактериальному ценозу... Эксперименты демонстрируют именно такую картину превращений, обратную сукцессиям, в норме производящим закономерную смену форм в направлении ликвидации фактора неблагоприятности и достижения равновесия в системе между биоценозом и окружающей средой!

Великий ученый и друг людей В.И. Вернадский, создатель учения о биосфере, идеализировал человеческий разум, введя понятие «ноосферы» как области жизни, в которой торжествует человеческий разум. Его «грех» был с лихвой «искуплен» сегодняшним днем человечества, который представил неопровержимые доказательства современного превращения биосферы в «техносферу» (вместо ноосферы!). Вместе с тем стратегия «угрозы» настоятельно побуждает признать актуальным любые фундаментальные исследования закономерностей смены состава, изменений структуры и масштабов фун-

кционирования в ходе процессов сукцессии или антисукцессии. Актуальность этих задач подкрепляется еще и тем обстоятельством, что эти процессы в водных экосистемах идут значительно интенсивнее и завершаются скорее, нежели в наземных биоценозах.

По сходной причине — усилению градиента неблагоприятности — неизменно актуальными были, есть и будут задачи, связанные с проблемами чистой воды, а также многообразными прикладными задачами водной токсикологии и технической гидробиологии.

Стратегия «витка» подразумевает отыскание актуальных задач на новом витке познания, связанного с переходом парадигмы в новое, более зрелое состояние. Хорошее, непротиворечивое существование взглядов, идей, концепций и пр., господствующих в области с традиционными способами сбора и обработка нового материала, обычно не позволяет продвинуть парадигму вперед. Поэтому каждый новый «виток» подразумевает коррекцию парадигмы с помощью включения в сферу научного интереса гидробиологов нетрадиционных объектов, нетрадиционных методов сбора и обработки первичного материала (касается состава), нетрадиционных подходов и нетрадиционных отношений к «старым прописным истинам» (относительно структуры и функционирования экосистем), но (и это самое важное!) на традиционной основе — путях превращения органического вещества, связанного с жизнедеятельностью гидробионтов в водоеме. Таким образом, судьба органического вещества в водоеме есть и всегда будет стержнем гидробиологической науки, фундаментом ее парадигмы.

Многообразие объектов и структур в биоценозах водоема слишком велико, для того чтобы решиться рассмотреть по возможности нетрадиционно всю функционирующую в водоеме экосистему без риска впасть в упрощенчество и схематизм. Да и в рамках одной, пусть даже большой, статьи сделать это невозможно. По этой причине, по-видимому, целесообразно ограничить оценку перспектив стратегии «витка» рассмотрением проблем изучения планктона, перейти затем от планктона вообще к планктону с осмотрофным способом питания, сконцентрировав при этом внимание на пигментированных организмах, способных использовать энергию света для синтеза первичного органического вещества из неорганических соединений, присутствующих в толще воды.

### **Специальная часть**

Планктон водоема представлен совокупностью совместно обитающих организмов, населяющих водную толщу и недостаточно подвижных для того, чтобы противостоять перемещению водных масс. Организмы водной толщи можно поймать сеткой, батометром, точнее, любым орудием, движущимся относительно водных масс. Да

просто зачерпнем ведром воду из водоема и поинтересуемся, что присутствует в воде? Этим, собственно, и занимаются планктонологи, фиксируя кто попал в ведро, сколько этого «кто», откуда и когда зачерпнули воду. При этом альгологи заглядывают в одни (ботанические) определители, зоологи беспозвоночных — в другие, а иные исследователи вообще никуда не заглядывают, не потому что определителя нет, а нет специалистов, и еще потому, что не принято у гидробиологов анализировать весь состав организмов взятой выборки (бактерии, жгутиковые, инфузории, грибы и т. д.). Традиционно дело ограничивается делением на фито- и зоопланктон. В последнее время часто (но не всегда!) учитывают бактериопланктон.

Но почему все-таки так бесцеремонно обходятся с нетрадиционными объектами? Может быть, их так мало в планктоне, что их вкладом в суммарную биомассу планктона можно пренебречь? Может быть, их функциональное влияние на процессы, регистрируемые в толще воды, пренебрежимо мало? Может быть, наконец, их никто не ест, они никого не едят, и поэтому они мало на что влияют и просто являются «шумом», на фоне которого «разворачиваются» главные исполнители — микроводоросли и низшие раки?

Если бы! Существующие немногочисленные и в высшей степени достоверные сведения говорят об обратном. Так, блестящие исследования Ю.И. Сорокина, проведенные в 50–60-е годы, однозначно показали важнейшую роль микроорганизмов в пищевых цепях водоемов разных типов: биомасса бактерий сопоставима с биомассой фитопланктона, а в эвтрофных водоемах превышает ее, так что бактерии являются главной пищей для тонких фильтраторов, бесцветных жгутиковых и инфузорий. Наличие последних обеспечивает пищей грубых фильтраторов и т. д. Приоритетные исследования Н. Я. Артемчук [1] показали повсеместное распространение микроскопических грибов в водной толще. А присутствие в планктоне в летне-осеннее время огромной биомассы бесцветных жгутиковых, фиксирующих основное количество меченой углекислоты в продукционных склянках, разве не должно было заставить задуматься и подтолкнуть планктонологические исследования в этом направлении?

Что же происходит? Почему то, что уже (!) хорошо известно специалистам, не способно сдвинуть планктологов с «традиционной» позиции, заведомо искажающей наши представления о «Планктоне? Довольствуются привычным, малым, урезанным! Установив «что, где, когда и сколько», поступают с полученным первичным материалом «лучше» или «хуже» — в зависимости от обстоятельств и личных склонностей. В худшем случае спешат опубликовать «престижные» работы вроде «Распределение биомассы зоопланктона в юго-западной части такого-то океана, в трех верстах от такого-то места по материалам такой-то экспедиции», «Сезонные изменения биомассы фитопланктона

такого-то водохранилища в связи с аномально теплыми погодными условиями такого-то времени года». Далее продолжать не имеет смысла, полистайте «Реферативный журнал» за любой год и убедитесь, что доля подобного рода работ до обидного велика. Имеют ли такие данные научную ценность? Да, имеют! Небольшую, ограниченную, но все же имеют. Они добросовестны и «научны». Но эффективность таких исследований необычайно низка, «отдача», определяемая пользой добытых сведений, ничтожна по сравнению с затраченными на их получение усилиями. В лучшем случае фито- и зоопланктонологи начинают «взаимодействовать» в рамках отпущенных им возможностей. А возможностей на самом деле немного. Последователи одного из направлений (именуемого почему-то «трофологическим», по-видимому, вслед за Н.С. Гаевской и Г.В. Никольским) анализируют положение дел, так сказать, «изнутри»: потрошат под биноклем желудка зоопланктонов и устанавливают (по переваренным остаткам!) кто съеден. При этом рождается «классификация»: мирный планктон (фитофаги), хищный планктон (зоофаги), всеядный планктон («эврифаги»). Есть и другие возможности: избирательно потребляющий (стенофаги), питающийся мертвыми органическими остатками (детритофаги) и т.д. и т.п. В итоге — терминам несть числа!

Последователи другого направления анализируют положение в планктоне, так сказать, «снаружи», сопоставляя численности и биомассы во времени и пространстве на уровне анализа кривых обилия фито-и зоопланктонов, связывают их причинно-следственным отношением, решая (с привлечением сведений из «трофологии») кто кого ест или кто кого вытесняет. Возникают и обобщения, создаются модели («хищник — жертва», «принцип вытеснения Гаузе», «парадокс планктона»), все на векторных, жестких схемах, построенных на причинно-следственной основе!

Третье направление — так называемое «продукционное» — решает кто, в каких условиях, с какой скоростью и каким способом растет, за счет какой пищи и сколько от потребленной пищи усваивает, сколько тратит в зависимости от качества пищи, массы тела и температуры окружающей среды?

Множатся коэффициенты, количественно соотносящие ответы на поставленные вопросы. Ответы покоятся на экспериментальных исследованиях, проверяются на природных данных. И вот здесь возникает не слишком гидробиологическая и даже не биологическая потребность эти сведения сопоставить и объединить. Лучше других это делают «модельеры» — специалисты по моделированию. Конструируются эскизные модели на вещественно-энергетической основе как некоей завершающей картине превращения углерода. Рассчитываются коэффициенты модели, по большей части не имеющие биологического смысла, но надежно связывающие «вправлен-

ные» в модель параметры. Картина, постепенно усложняясь, все лучше описывает систему, все правдоподобнее предсказывает ситуации и вот уже грозит нам «адекватным описанием всего, что есть и что ожидается в нашей системе». Хорошо? Хорошо! Даже очень хорошо, ибо уже только эта особенность моделей открывает возможности их практического применения сегодня. Возникают лишь некоторые тревожащие вопросы: почему все-таки коэффициенты модели не имеют, как правило, биологического смысла, почему их трудно или невозможно интерпретировать, почему они расходятся с коэффициентами, полученными в контролируемых сравнительно простых экспериментах?

Это невольно бросает «тень» на моделирование как специфический прием изучения объективно сложных природных экосистем. Но поклонники моделей пояснят, что модель (исходно!) не способна вместить всю информацию об объекте: модель, в общем-то, эскизна! В исходной информации много на уровне исходных предпосылок — «лакун», пропусков, и, следовательно, коэффициенты модели отражают лишь принятое изначально упрощение и, образно выражаясь, являются коэффициентом нашего незнания. Ну и что? Ведь модель анализирует ситуацию в рамках своих возможностей и поэтому вскрывает не биологический смысл информации, а количественную меру связности биологической информации с помощью «добытых» в машинном эксперименте коэффициентов, часто вовсе лишенных биологического смысла. Разве так уж плохо верно подсказывать (даже без достаточных биологических знаний), если решаешь задачи практики? А заполнение «лакун» — дело ученых! Дело гидробиологов наполнять знанием «лакуны» незнания, а после их ликвидации добытую новую информацию нетрудно «вправить» в старую модель!

И вот здесь самое время сказать: «Стоп! Пора остановиться! Остановиться хотя бы на время, чтобы отдышаться от все ускоряющегося бега по «азам» нашей науки. Отдышаться и прокомментировать промежуточные итоги нашего путешествия».

1. Да, модельеры правы. Модель как способ установления количественной связности явлений в природных экосистемах, несомненно, полезна. Она объединяет воедино факты, соподчиненные нашими представлениями о сути процессов в водных биоценозах, осуществляемых гидробионтами; факты, накопленные десятилетиями тяжелого труда по первичной обработке проб; результаты, добытые в хитроумно спланированных и хорошо продуманных опытах; обобщения, потребовавшие «озарения» умнейших голов, и, разумеется, такие модели уже можно использовать для решения практических задач, что свидетельствует о достаточно высокой степени зрелости господствующей у нас парадигмы!

2. Да, мы кое-чем обязаны модельерам. «Лакуны» нашего незнания стали рельефнее, а коэффициенты связности, лишённые биологического смысла, убеждают в том, что эти лакуны должны быть заполнены. Возникновение «парадоксов» в нашей области также подсказывает, что сведение логических обобщений к причинно-следственной картине трофических отношений, мягко выражаясь, «упрощает» существующее истинное положение вещей, предопределяя потребность нового «витка» — пересмотра сложившихся традиционных представлений. И, может быть, поэтому пора, используя метод аналогий, попытаться отыскать сходную ситуацию в иной области в надежде, что это может пригодиться у нас, здесь?

3. Да, мы должны признать, что логика развития науки, исторически отразившая преемственность смещения интереса в гидробиологии от изучения состава биоценоза через исследование структуры к пониманию правил функционирования экосистемы как целостного образования, определила и тенденцию господствующих идей парадигмы — от систематики организмов через физиологию к экологическому осмысливанию их роли в экосистеме.

Действительно, на первых порах устанавливалась принадлежность объекта к той или иной таксономической группе. Затем стали уделять большое внимание экологической физиологии — как и что он способен сделать в зависимости от условий. Наконец, стали вписывать его в биоценоз, т.е. навязали ему партнерство, пытались осмыслить характер его отношений с другими видами. И только сравнительно недавно первичным объектом оказался биоценоз, который, взаимодействуя с элементами окружающей среды, образует экологическую систему, функционирующую как единое целое.

Только концентрируя внимание на водной экосистеме как главном объекте гидробиологии, оказалось возможным взглянуть на экосистему с другой стороны, в обратном направлении. При этом как будто достигаются лучшее понимание функционирования образующих ее элементов и возможность нетрадиционного рассмотрения устоявшихся взглядов на экологическую роль партнеров по биоценозу. Эта «новая» тенденция позволяет выявить в уже хорошо известных процессах «экологического метаболизма» (по К.М. Хайлову), скорости которых мы примерно способны оценить (не прибегая к изучению индивидуальных особенностей организма) прямыми измерениями, доминирующие формы и с учетом способа их питания, их парциальных активностей (интенсивность обмена как функция биомассы), оценив долю их вклада в общее превращение органического вещества в экосистеме, не придавая гиперболизированного значения их систематической принадлежности к тому или иному таксономическому рангу. В конце концов экологу более важно знать, что делает тот или иной хорошо распознаваемый организм

в биоценозе (какова его «профессия») и что с ним делают другие партнеры по сообществу, чем то, к какому царству и его отделам он относится. Для эколога систематика полезна лишь постольку, поскольку существует потребность распознавания организмов путем учета и сопоставления их свойств и признаков. Так, например, планктонная форма из динофлагеллят *Gymnodinium amphoga*, относящаяся к жгутиковым простейшим, и *Anacystis nidulans*, относящаяся к цианобактериям, при обсуждении их роли в планктоне будут в общей форме рассматриваться как микроводоросли. Для эколога гораздо важнее то обстоятельство, что они играют сходную роль в создании первичного органического вещества. При использовании традиционной радиоуглеродной техники они остаются на фильтре, и радиоактивная метка позволяет оценить скорость включения углекислоты в процессы органического синтеза.

Вместе с тем, оценивая роль редуцентов, мы вдруг открываем, что главным сапротрофным «компонентом» планктона оказываются организмы разной систематической принадлежности, которые независимо от способа питания (фильтрация, проглатывание, откусывание, отсасывание) и места в трофической цепи (фитофаги, зоофаги, эврифаги) участвуют в разложении оформленного органического вещества (попадающего в их желудки в виде пищи) и — что особенно важно! — в регенерации биогенных элементов, делая их вновь доступными для организмов с осмотрофным типом питания. Ранее традиционно приписываемая бактериопланктону главенствующая роль в этих процессах — не более как грубое приближение к истине. Основная роль бактериопланктона, по-видимому, состоит в окислении растворенного органического вещества, попадающего в окружающую среду с фекалиями после «желудка» — главного «котла», перерабатывающего оформленную органику. Вот уж, действительно, новый «пласт» в планктонологии, если говорить об актуальности исследования масштабов регенерации биогенных элементов, лимитирующих скорость оборота (синтеза, последующих превращений и распада) органического вещества в экосистеме.

Наконец, еще один аспект, касающийся планктона. Совместное пребывание видов в «ведре» не может быть простой случайностью: связи в планктонном сообществе разнообразны по природе и достаточно сложны. Поэтому сведение многообразия отношений между сосуществующими видами к трофодинамическим картинкам обедняет наши представления о планктонном сообществе заведомым свертыванием информации о структуре, которая определяется всем (известным и неизвестным нам) многообразием взаимоотношений совместно обитающих организмов.

Существует возможность, используя разнообразие статистических приемов для установления неслучайности нахождения тех или иных организмов в «ведре», выделить виды, как-то взаимозависи-

мые или по крайней мере предпочитающие находиться вместе в толще воды. Выделение видов, образующих своего рода пространственные комплексы (независимо от их систематической принадлежности!) способно дать исследователю информацию куда более интересную, нежели сопоставление «поведения» таксоценов. И так, формальные приемы устанавливают факт «связанности» судеб в планктоне, а мы а priori признаем невозможность сведения связей к единой структуре, одному типу отношений.

Строго говоря, подобная ситуация касается не только планктона, и этот вопрос с полным правом можно отнести к любому биоценозу вообще. А раз так, то не существует ли какого-либо особого подхода к биоценозу в одной из смежных с гидробиологией экологических дисциплин? Подхода, который решал бы вопрос о связях между совместно обитающими в биоценозе видами не на основе жесткого примата парадигмы, соотносящей организмы на энерговещественной основе, трофическом соподчинении, а, так сказать, более «мягко», многопланово, неоднозначно.

Оказывается, существует.

В 1952 г. геоботаник Л. Г. Раменский [11] писал, что помимо синузиев (совместное пребывание) и общеизвестных цепей питания целесообразно выделить в ценозах сочетание разнородных организмов, тесно связанных друг с другом в их жизнедеятельности извещной общностью их судьбы (консортивные группы, или консорции). Такова ель со свойственными ей паразитами, сапрофитами, эпифитами (лишайники, мхи), симбионтами (микориза), вредителями, переносчиками пыльцы и семян. По определению зоолога В.Н. Беклемишева [2], каждый организм входит в состав биоценоза не сам по себе, а в составе какой-либо консорции, состоящей из одной особи вида-эдификатора и целого ряда особей, поселяющихся на теле (эпибионта) или в теле (эндобионта) эдификатора.

Четверть века спустя, когда учение о консорции как основной, пространственно выраженной структурной части биоценоза было значительно продвинуто вперед работами школы советских геоботаников Т.А. Работнова [9, 10], В.В. Мазинга [8] и др., И.А. Селиванов, [12] дал обстоятельное определение консорции как эволюционно сложившейся системы разнородных организмов, которые в течение всей жизни, или хотя бы на некоторых фазах жизненного цикла, находятся в тесных контактных отношениях и через эндобионтную, эпибионтную и экзобионтную формы жизни взаимно (или односторонне) зависят друг от друга. Другими словами, консорция выделяет в пространстве эволюционно сложившуюся совокупность взаимозависимых, контактирующих организмов, связанных общностью судьбы.

Невольно напрашивается вопрос: «А что, разве смысловая нагрузка определения наземной консорции так уж не соответствует ситуации, которая складывается между организмами планктона?»

Используем идею центрального вида-эдификатора, вида-доминанта, вокруг которого группируются связанные с ним условиями сосуществования ведомые виды-консорты, образующие в зависимости от удаления от эдификатора первый, второй и т. д. концентры. И раз! вид-эдификатор обеспечивает их местопребыванием, питанием и возможностью взаимодействовать друг с другом, то представим, что в планктоне таким исходным, глобальным эдификатором оказывается... водная толща фотической зоны, в которой распылена органическая взвесь, складировано растворенное органическое вещество и создается первичная биомасса микроводорослей.

В этом случае водную массу вместе с населяющими ее организмами, находящуюся ниже фотического горизонта, можно уподобить вторичной неполночленной консорции, ибо там «доминант» существует за счет ранее созданного органического вещества, которое служит источником энергии и субстратом для вторичного синтеза органического вещества. Как видим, аналогия спорная, но отнюдь не абсурдная и в точности соответствует смысловой нагрузке определений, принятых геоботаникой. Поэтому назовем водную толщу биокосным телом, содержащим необходимые для жизни биогенные элементы и являющимся биотопом для парящих в нем организмов, — своего рода эфемерным доминантой, а всю водную консорцию «эфемерной».

Тогда, сочтя идею эфемерной консорции в планктонологии нетрадиционной, но вполне научной, мы окажемся перед возможностью выделить из всего числа обитающих в водной толще организмов только виды-консорты. Это становится возможным благодаря статистическим приемам выделения комплекса видов, группирующихся вокруг понятия «концентра», в пределах которого их взаимоотношения рассматриваются с позиций анализа возможных структур (трофических, топических, размерных и т. д.). При таком подходе способ питания, размеры организмов, размерная структура их популяций, а также ассоциаций (в пределах рассматриваемых таксоценов) кажутся главными опорами консорции. В соответствии с традиционной основой в центре внимания оказывается снова органическое вещество. Пути образования органического вещества важны для прослеживания дальнейших путей его трансформации, из которых первейшее значение имеют способы вовлечения углекислоты в цикл углерода. Этот способ — осмотрофное питание, т.е. всасывание растворенных соединений через клеточную поверхность. Остальные способы питания организмов-планктеров — фильтрация, глотание, откусывание с последующим всасыванием — обнаруживают столько «плавных», постепенных переходов, что классификация типов питания, основанная на качестве пищи, позволяющая якобы делить организмы на «мирных», «хищных» и т. д., оказывается условной. Го-

раздо плодотворнее приписывать им эврифагию, так как они потребляют все то, что способны переправить ,в свой «желудок».

Все они деструкторы, принимающие участие в регенерации биогенных элементов, которые с фекалиями — неперевавленными остатками — вновь возвращаются в толщу воды в виде детрита, растворенных органических и неорганических соединений азота, фосфора, серы и т.д. Поэтому «размерность», точнее, «соразмерность» пищи и размеров организма могла бы здесь дать много пищи... для размышления.

Ограничим рассмотрение организмов планктона группой видов, способных к осмотрофному питанию, и попутно поясним, отчего наше внимание занимают именно осмотрофные организмы. Смело можно утверждать, что осмотрофам в планктоне принадлежит особое, можно даже утверждать выдающееся место в цепи превращений органического вещества. При этом приходится признать, что нигде мы так далеко не отступили от истины и нигде так не канонизировали штамп во взглядах, как в бытующих повсеместно наших представлениях о роли осмотрофных организмов в экосистеме. Выше указывались причины создавшейся ситуации: трудности сохранения, распознавания, определения и культивирования (а следовательно, и знание физиологии), и как следствие — крайне скудные результаты и отсутствие необходимого числа достаточно опытных специалистов.

В итоге мы сузили наши интересы в планктонологии до фитопланктона, немного в последние годы воздав должное бактериопланктону. Но при этом традиционно закрепили в нашей парадигме весьма одностороннюю оценку их действительной роли ,в экосистеме. Поэтому можно смело утверждать, что экологов ожидает много сюрпризов, которые, несомненно, будут наградой за проявленное внимание к этим недооцененным, трудным, ускользающим от внимания компонентам планктона, выполняющим титаническую функцию в экосистемах. А если принять во внимание, что количество растворенного органического вещества в водоеме во много раз превышает суммарную биомассу населяющих его организмов и единственный путь мобилизации этого вещества на исходных этапах связан именно с осмотрофным типом питания (так же, как и единственным оказывается путь обеднения толщи воды биогенными элементами), то роль осмотрофных организмов как «посредников» между неживой природой и всем прочим животным населением водоема оказывается решающей. Возникает любопытная «необычная» картина, неявно отражающая эволюционный аспект и структуру функционирования пищевых цепей в планктоне.

Первый способ питания — осмотрофия, всасывание всех растворенных соединений, присутствующих в водной среде, приводит к созданию лервопищи — оформленного органического вещества в виде взвеси биомасс осмотрофных микроорганизмов. Второй способ пита-

ния — фильтрация — тоже подразумевает поголовное пропускание всех взвешенной частиц определенного размера через желудок (переваривающий их котел) более крупных организмов, которых полезно назвать «гастротрофа-ми». Третий способ питания — проглатывание — помимо возрастания размеров организмов вдоль трофической цепи предполагает избирательность выбора, которая касается и качества пищи. Наконец, четвертый способ — откусывание и всасывание — усиливает специализацию питания, но без обязательного возрастания размеров из-за многообразия видов хищничества и паразитизма.

Вернемся снова к осмотрофному типу питания, чтобы подчеркнуть две особенности, существенные для введения физиологической классификации этих организмов: 1) несмотря на то, что все органическое вещество водной толщи способно проникать через мембрану осмотрофных организмов, не все подвластно биохимической атаке ферментов, и некоторые соединения либо накапливаются неизменными в биомассе (ДДТ и его производные, полихлорбифенилы, металлоорганические соединения), вызывая в конечном счете нарушения в функционировании, либо вновь могут быть отторгнуты наружу как метаболиты, регулирующие отношения с партнерами по биотопу (многие вещества, обладающие антибиотическими свойствами); 2) существует биохимическая избирательность, выражающаяся в предпочтительности использования одних органических субстратов перед другими, вследствие чего можно говорить при одном способе питания о разных его типах.

Традиционно в гидробиологии, интересующейся созданием органического вещества из минеральных солей и углекислоты и дальнейшей трансформацией созданного органического вещества в экосистеме, вопрос о разных типах питания сводится к разделению гидробионтов на авто- и гетеротрофные организмы. Применительно к планктону — это разделение на фотосинтезирующих продуцентов и питающихся готовым продуктом, уже созданным органическим веществом консументов.

Если мы ограничим рассмотрение планктона составом осмотрофных организмов, то появляется возможность выделить в зависимости от способа использования энергии (свет, химическое окисление неорганических и органических соединений) и разнообразия источников углерода на нужды синтеза биомассы следующие основные типы питания: 1) фотоавтотрофный (энергетический источник — свет, источник углерода —  $\text{CO}_2$ ); 2) фотоорганотрофный (энергетический источник — свет, источник углерода — органическое вещество); 3) хемоавтотрофный (энергетический источник — окисление неорганического соединения, источник углерода —  $\text{CO}_2$ ); 4) хемогетеротрофный (энергетический источник — окисление неорганического соединения, источник углерода — органические соединения); 5) органоавтотрофный (энергетический источник — окисляемое орга-

ническое вещество, источник углерода —  $\text{CO}_2$ ); 6) органогетеротрофный (энергетический источник, а также источник углерода — органические соединения).

Отдавая дань известной логической стройности в классификации типов питания осмотрофных организмов, нельзя не отметить некоторой ее условности. Да, действительно, такие типы питания существуют и на элективных средах можно их исследовать в условиях эксперимента. Но это лишь свидетельствует о способности осуществлять тип питания в условиях лабораторного эксперимента, но ничего не говорит о том, что делают на самом деле осмотрофы в природных условиях. Способность переключения с одного типа на другой, способность смешивать их в различных комбинациях (по крайней мере типы 1, 2 и 5, 3 и 4) в зависимости от изменения внешних факторов в толще воды (пространственно-временных) вынуждает нас говорить о «преимущественном питании в условиях, определяемых концентрациями и доступностью органического вещества, а также обеспеченностью «скрепляющим углерод материалом» — биогенными элементами — в зависимости от внешних источников энергии (света и неорганических окисляемых соединений), температуры и т. д.

При такой постановке вопроса гораздо плодотворнее не устанавливать тип питания тех или иных осмотрофных организмов, а обратиться к постулатам, отражающим коллективный опыт работы с осмотрофами в разных областях физиологии таксоценов — объектов микробиологии, альгологии, микологии и т.д. В этом случае число постулатов может быть невелико, и они утверждают, что: 1) все осмотрофные организмы в различной степени способны усваивать  $\text{CO}_2$ ; 2) все осмотрофные организмы в различной степени способны к органоотрофному питанию; 3) все осмотрофные организмы в различной степени способны усваивать азот, фосфор и другие биогенные элементы из неорганических и органических соединений; 4) все осмотрофные организмы, в различной степени способны к прижизненному выделению органических веществ; 5) все окрашенные осмотрофные организмы, содержащие фотосенсибилизирующие пигменты, способны в различной степени к фотоорганоотрофному питанию; 6) по аналогии с животным миром масса, размеры осмотрофных организмов связаны с интенсивностью обмена параболической зависимостью, которая аппроксимируется степенной функцией  $y = aB^c$ , где  $y$  — функция;  $B$  — биомасса;  $a$ ,  $c$  — нормировочные коэффициенты; 7) эффективность мобилизации растворенных соединений возрастает с увеличением удельной поверхности осмотрофных организмов.

Возникают вопросы: что сформулированные в виде постулатов положения дают для лучшего понимания состояния и значения планктона и где с их помощью можно обнаружить «горящие», перспективные направления в планктонологии?

Попробуем, опираясь на постулаты, проанализировать, как мы обращаемся с данными, получаемыми традиционными методами. Начнем с судьбы органического вещества. Разумеется, осмотрофы как преобразователи растворенной организации (веществ) в оформленную, взвешенную, удерживаемую в водной толще должны быть привлечены к судьбе органического вещества на всех этапах его превращения начиная с оценки процессов первичного продуцирования.

В гидробиологии существует общепринятый скляночный метод в двух модификациях (радиоуглеродный и кислородный), реже продукцию рассчитывают по содержанию в пробах фотосинтетически активных пигментов (хлорофилльный метод). С помощью радиоуглеродного метода, оценивая активность организмов, задержанных фильтром, мы измеряем в соответствии с постулатами (первым и пятым) фиксацию  $\text{CO}_2$  в процессах а) фотосинтеза, б) хемосинтеза, в) гетеротрофной ассимиляции, т. е. все то количество  $\text{CO}_2$ , которое вновь включается в процессы синтеза органического вещества (не первичного, а «приращиваемого» за счет ассимилируемой углекислоты).

Для обитателей экосистемы важно, какое именно количество  $\text{CO}_2$  — конечного продукта окисления углерода — вернулось вновь в систему и обратилось в количество приращенной биомассы осмотрофных организмов, биомассы, которая попадет в «желудок» фильтраторов и глотателей, которые потом станут пищей хищников. В этом смысле техника с использованием меченого углерода весьма эффективна для учета вновь создаваемого приращения биомассы за счет минерального углерода. Но... (Опять эти «но»!) Рекомендованная процедура, во-первых, не гарантирует 100%-ного задержания организмов на фильтрах (что-то и сколько-то из нанопланктонных форм проходит), и, во-вторых, все меченное  $^{14}\text{C}$  растворенное органическое вещество (в соответствии с постулатом четыре) оказывается неучтенным. Этот факт давно известен! И соответствующая техника давно разработана и применена Ю.И. Сорокиным. Результаты получаются ошеломляющие: чуть ли не половина (от задержанного фильтром) меченого углерода оказывается в фильтрате. Однако не принято, не традиционно, хлопотно производить учет метки в фильтрах. Других доводов нет! Да и быть не может. Все-таки пора сдвинуть дело с мертвой точки и растворенное вновь образованное органическое вещество учитывать в процессах создания новой биомассы из углекислоты всем комплексом осмотрофных организмов!

Кислородный метод имеет свои ограничения, его не всегда можно применить, спорны и останутся спорными логические обоснования времени экспозиции склянок при том, что  $\text{O}_2$  по-разному потребляется в ходе экспозиции населением склянок и его прирост на свету заметно влияет на их физиологию, часто искажая ход процессов (например, деструкцию) при длительных экспозициях проб. И неудиви-

тельно, что при этом кислородный метод часто не дает сопоставимых результатов с радиоуглеродным методом. И не должен давать! Скорее, с его помощью можно получить представление о вкладе фотоавтотрофной составляющей в синтезируемую биомассу, ибо количество выделившегося кислорода на свету эквивалентно количеству углекислоты, поглощенной в процессе фотоавтотрофного питания в ходе фотосинтеза. Если бы мы сумели учесть стимулирующий эффект прироста количества  $O_2$  в склянках на дыхание нефотосинтезирующих гидробионтов, а также процессы деструкции, осуществляемые бактериями в продукционной склянке, и приплюсовать эти траты к фиксируемой разнице кислорода в светлой и темной склянках, кислородному методу не было бы цены. А в существующем виде расчета продукции мы не вправе полагаться на корректность полученных с его помощью оценок продукции. Строго говоря, сегодня неясно, стоит ли эту модификацию скляночного метода использовать вообще.

Хлорофилльный метод из-за трудностей определения ассимиляционного числа, которое объективно варьирует в пределах математического порядка в зависимости не только от внешних условий (свет, температура) и обеспеченности биогенными элементами, но и от соотношения биомасс организмов различных таксонов, особенностей онтогенеза отдельных популяций, изменений в соотношении агрегированных и прочих форм хлорофилла (даже при постоянстве его суммарной концентрации) и т.д., в принципе не способен дать точную оценку фотосинтеза в анализируемых образцах природной воды. Впрочем, содержание хлорофилла хорошо коррелирует с трофностью водоема, вследствие чего при глобальных съемках акваторий, при возможности использования спутниковой информации, данные о хлорофилле могут быть полезны при пространственных сопоставлениях регионов с существенно различающимися масштабами продукционного процесса.

Сегодня актуальными оказываются сами методы традиционного учета вновь образуемой биомассы осмотрфов из-за недоверия к полученным с их помощью результатам. Осмысливание последних определенно толкает гидробиологов к ревизии процедур и выработке новой техники измерения и расчетов оценок активностей. Отсюда логически вытекает задача определения парциальных активностей отдельных популяций как индивидуальных вкладов осмотрфовных организмов в тот или иной процесс. Попытки связать удельную активность биомассы отдельных особей с их морфометрическими особенностями, и прежде всего с размерами особей, уже сегодня позволяют рассмотреть изменения в планктоне с позиций смены комплексов доминирующих видов, выполняющих различную функцию в различные периоды сезона и на различных горизонтах при стратификации параметров живой и неживой компонент экосистемы.

В пользу сказанного свидетельствует следующий пример. В начале 30-х годов Е.Е. Успенский, исследовавший влияние в лабораторных условиях различных концентраций азота на физиологию и морфологию ряда пресноводных водорослей, свел результаты наблюдений в таблицу, одна из граф которой указывает минимальные концентрации азота в среде, ниже которых испытываемые водоросли не растут. Если цифры графы минимальных концентраций (как обозначения начального участка зоны толерантности по азоту у различных форм водорослей) попытаться связать с индивидуальными размерами особей и построить график, отложив по оси ординат их биомассы, а по оси абсцисс — минимальные концентрации, то получим прямую! Экологу это говорит о том, что крупные водоросли в сравнении с мелкими растут при более высоких концентрациях азота (см. седьмой постулат). Мелкие водоросли способны использовать азот при таких малых концентрациях, которые недоступны крупным. А раз так, то за счет использования мелкими формами «недоиспользованных» крупными формами дополнительных концентраций азота должна накапливаться и дополнительная биомасса мелких форм, для которых емкость той же природной среды будет выше. Иными словами, в условиях тождественной среды при совместном присутствии мелких и крупных форм планктона при исчерпании дефицитного ресурса (азота) суммарная биомасса мелких форм должна превышать таковую крупных!

В опубликованной в 1969 г. работе [15], посвященной доминирующим формам фитопланктона Белого моря, нами были представлены доказательства того, что максимально возможная биомасса вида тем больше, чем меньше размер его клеток, и может быть связана количественной зависимостью

$$K_i = 2,51 \times 10^9 / V_i \sqrt[4]{V_i}$$

где  $K_j$  — емкость среды, определяемая предельной численностью (кл/л);  $V_j$  — средний объем клеток ( $\text{мкм}^3$ ). Из этой зависимости следует, что биомасса мелких форм в несколько раз (2–4 раза) может превышать таковую крупных. Например, для *Skeletonema costatum* она равна  $552 \text{ мг/м}^3$ , а для *Dinophysis norwegica* — только  $210 \text{ мг/м}^3$  (на изученных участках Белого моря).

Из перечисленных фактов следует также и другой важный в экологическом отношении вывод: в условиях обострения конкуренции за дефицитный ресурс должны преобладать в планктоне мелкие формы и, следовательно, соотношение крупных и мелких форм характеризует условия, оказывающие влияние на рост фитопланктонных организмов. По этой причине (учитывая, что размеры особей фитопланктонного сообщества варьируют в пределах 5 порядков!) размерная структура фитопланктона оказывается важной характе-

ристикой отношений между водорослевыми популяциями. Для планктологов же остается «сухой остаток», который может пригодиться при анализе консорциев: сходное количество биомассы микроводорослей обладает разной удельной активностью в зависимости от размерной структуры организмов, образующих однотипное сообщество. Можно надеяться, что методы определения «работающей» биомассы привлекут к себе достаточно пристальное внимание фитопланктологов.

В еще недавно активно дискутировавшемся вопросе о взаимоотношениях водорослей и бактерий в водоемах, опираясь на данные о динамике численностей этих организмов в природе, привычно схватывались сторонники прямо противоположных мнений: одни приводили доводы за «больше — меньше» (сравниваемых таксоценов), другие — за «больше — больше». Учитывая данные выше постулаты, можно с уверенностью сказать, что отношения между водорослями и бактериями в водоеме не конкурентны, скорее, можно говорить о симбиозе и комменсализме.

Наконец, «парадокс планктона» — знаменитый в планктологии вопрос, породивший много весьма остроумных и недоказуемых объяснений: почему водоросли не могут вытесниться до конца бактериями, конкурирующими за биогенные элементы, имеющими явное размерное преимущество? А применительно к фитопланктону этот вопрос звучит еще острее: почему мелкие формы в период обострения конкуренции не способны до конца вытеснить крупные формы?

Вообще-то, используя, как уже говорилось, метод спасительной аналогии, все эти вопросы можно поставить в плоскость объяснения причин автоколебания в системе «теснящих» и «теснимых» (сравните «хищник» и «жертва», а в однотипных ассоциациях — те же «хищник» и «жертва» в борьбе за дефицитный ресурс) организмов и применять к таким видам хорошо разработанный математический аппарат для данной аналитической модели. Но можно пойти и по более простому пути. Не будем упускать из виду, что во всех формулировках «парадокса» речь идет о видах с неполностью совпадающей фундаментальной нишей, о видах с заведомо существующими чертами «несходства» отношений к качеству пищи и ее количеству, с метаболическими возможностями, предусмотренными постулатами; о видах, пребывающих в условиях постоянно изменяемой среды обитания, и т. д. Тогда «парадокс планктона» оказывается схоластической чепухой, вытекающей из условий постановки эксперимента, выхвативших мимоходом возникающую в природе ситуацию, а не имитирующих положение дел в природе и даже не в «ведре» (посадите в зоопарке в одну клетку тигра и шакала и попробуйте не добавить тигру мяса, а ведь в природе тигр и шакал уживаются вполне «мирно»). Дело в том, что, как правило, в природе «мяса» хвата-

ет, сбалансированность процессов в равновесной системе такова, что активность каждой отдельно взятой популяции компенсируется совокупностью всех активностей совместно обитающих видов. Поэтому эпизодически возникающая «разбалансировка» приводит к кратковременному обострению конкуренции, с которой организмы справляются изменением нормы реакции всеми отпущенными им способами: разбегаются, переходят на иной тип питания, адаптируются к новым условиям, используя особенности своей биологии (образование спор, колоний или газовых вакуолей, перемещающих их в иные слои «в поисках лучшего»), и т. д.

Таким образом, условия экспериментов, породившие «принцип Гаузе», не имитируют природную ситуацию, а наоборот, исследуют поведение и судьбу популяций в экстремальных, спровоцированных условиями эксперимента ситуациях, которых нет в природе, — нет «изолированного» пространства, безвыходно «сталкивающихся» партнеров, есть сложность окружения, подразумевающая способ «минимизации» конфликтной ситуации благодаря генетической я, следовательно, аутоэкологической «несхожести» сосуществующих партнеров.

В заключение остановимся на рассмотрении общих закономерностей продукционного процесса в водных экосистемах, тех закономерностей, которые традиционно осмыслены в рамках представлений о биологических сезонах в досистемный период анализа ситуаций.

Традиционно живая часть экосистем изучается на уровне таксоценов — совокупностей организмов, объединяемых по принадлежности к некоторому таксономическому рангу (царство, тип, класс и т. д.). В общем случае возникает задача правильного распределения обилия (численности, биомассы и др.) таксоцена по функциональным группировкам. Принято считать, что отождествление функциональных группировок планктонного сообщества — продуцентов, консументов и редуцентов — с таксоценоми водорослей, животных и бактерий адекватно отражает сущность продукционного процесса в водоемах различного типа. Эта схема прочно укоренилась в сознании гидробиологов и традиционно излагается в учебниках и монографиях без малого пятьдесят лет. Математическое моделирование позволяет сопоставить эту схему (и проверить ее реальность) с представлениями о целостности водоема как единой функционирующей системы, которые после работ Форбса [19] составляют теоретический фундамент гидробиологии. Сегодня эта проверка основана на идеях сбалансированности круговорота веществ и потоков энергии в экосистемах. В планктонологии издавна изучаются два таксоцена — фито- и зоопланктон, причем первый полностью относят к трофическому звену первичных продуцентов. В последние десятилетия установлена первостепенная роль ранее не учитывавшихся (полностью или частично) таксоценов с осмотрофным типом пита-

ния (бактерий, грибов, простейших и др.), что привело к многочисленным «попыткам усложнения трофической структуры при балансовых расчетах потоков энергии и органического вещества в природных экосистемах. Однако накопленные данные показывают, что при независимой оценке вкладов таксоценов, слагающих сообщество, баланс энергии часто не сходится. Его «замыкание» (при сохранении за фитопланктоном роли первичного продуцента) требует «подгонки параметров функционирования других компонент экосистемы, что приводит к искажению их роли, установленной экспериментально. На пути преодоления возникших трудностей помимо дальнейшего расширения набора таксоценов перспективно выяснение истинной функциональной роли традиционных таксоценов на основе современных представлений об их физиологии.

Существуют многочисленные материалы, обобщающие накопленный опыт исследования особенностей метаболизма микроводорослей. Специальное рассмотрение их потребовало бы составления объемных сводок, что выходит за рамки задач настоящей статьи. В частности, в Московском университете начиная с работ Е. Е. Успенского и в итоге исследований сотрудников нашей лаборатории (которая, кстати, изначально именовалась «Физиология и биохимия водорослей») установлена формоорганоτροφность многих водорослевых популяций и целых таксоценов. Успехи изучения физиологии чистых и смешанных культур микроводорослей (Л. Д. Гапочка, Г. А. Карауш, Н. Г. Кустенко, Т. А. Игнатъевская, Л. Кафар-Заде, Л. В. Ильяш), а также анализ ситуаций в природном планктоне (Т. И. Кольцова, Т. В. Полякова, А. А. Каниковская, Н. О. Имнадзе, Н. А. Смирнов, В. В. Федоров) позволили сформулировать в рамках приведенных выше постулатов ряд важных положений относительно особенностей метаболизма микроводорослей.

1. Растительная клетка в той или иной степени способна к гетеротрофному метаболизму, доля которого зависит как от ее физиологического состояния, так и от внешних условий.

2. Субстратами и источниками для гетеротрофного метаболизма микроводорослей могут служить их собственные метаболиты.

3. Для любой стратегии (по Л. Г. Раменскому) в фитопланктоне «есть популяции, «выбирающие» ее при смешанном культивировании (лабораторные условия) или совместном существовании в природе.

4. Выбранная стратегия может меняться в ходе их жизнедеятельности, а также в зависимости от изменений в абиотической и биотической компонентах экосистемы.

5. Механизмом осуществления стратегии, ее функциональным выражением (отображением?) оказываются изменения преиму-

ществленного типа питания, связанные в смещениях отношения долей авто- и органотрофного синтеза.

Об истинной экологической значимости перечисленных особенностей физиологии микроводорослей в метаболизме природного фитопланктона свидетельствуют результаты экспериментальных исследований в водоемах разного типа [6, 17] и математический анализ данных [14]. Значимость гетеротрофной составляющей метаболизма водорослей убеждает, что в рамках традиционной модели трофической цепи фитопланктон не может быть адекватно представлен единственным трофическим уровнем первичных продуцентов [18]. Растворенное органическое вещество в водной экосистеме играет роль резервуара субстратов и источников энергии, доступных всем осмотротрофным организмам. Игнорирование, в частности, этого факта делает традиционное описание природного фитопланктона в моделях водных экосистем неадекватным. Отмеченные выше трудности балансовых расчетов связаны, вероятно, не столько с несовершенством экспериментальных методов планктонологии, сколько с функциональной неоднородностью природного фитопланктона. Сказанное подтверждается проведенными расчетами баланса органического вещества в ходе сезонного развития планктона морей Белого [4] и Баренцева (Ю.А. Бобров, личное сообщение). Это вынуждает изменить существующие представления о сезонных особенностях продукционного процесса в водоемах и разбить продукционный процесс на экологически значимые фазы, для каждой из которых характерно определенное соотношение разных типов синтеза органического вещества. Вычленение отдельных фаз удобно провести на основе понятия вегетационного сезона, который соответствует периоду проникновения в водную толщу солнечной радиации такой интенсивности, что фотоавтотрофный синтез возможен и превышает траты на обмен.

Первая фаза соответствует интервалу, начало которого совпадает с началом сезона вегетации, а завершение характеризуется практически полным исчезновением из состава планктона облигатно фотоавтотрофных форм. Эта фаза функционально связана с первичным синтезом органического вещества и поэтому может быть названа фазой первичного синтеза. В описании продукционного процесса фаза первичного синтеза должна считаться инициальной. Ей присущи избыток элементов минерального питания при высокой освещенности и низкой температуре воды.

Последующее развитие фитопланктона функционально определяется смешанным метаболизмом, в котором существенное значение наряду с фотоавтотрофным приобретает гетеротрофный (в определенном выше смысле) синтез органического вещества. Этот период мы предлагаем называть фазой смешанного синтеза. Ее окончание соответствует завершению сезона вегетации. Фаза смешанного син-

теза характеризуется исчерпанием в фотическом слое запаса элементов минерального питания, относительно высокими температурой воды, освещенностью и концентрациями растворенного органического вещества, регенерацией биогенных элементов зоопланктоном.

Продукционный процесс логически завершается фазой, связанной с органогетеротрофным метаболизмом фитопланктонного сообщества. Эту фазу предлагается называть фазой вторичного синтеза. Она связывает два последовательных вегетационных сезона и характеризуется низкой температурой воды и нулевой освещенностью, преобладанием биологических процессов минерализации органического вещества и регенерации биогенных элементов.

В высоких широтах смена фаз продукционного процесса имеет место в ходе сезонного развития. Для Белого моря фаза первичного синтеза охватывает двух-трехмесячный период, когда наблюдается весенняя «вспышка» фитопланктона; фазе смешанного синтеза соответствует период, начинающийся летней «вспышкой» диатомового планктона и включающий несколько комплексов видов; фазе вторичного синтеза отвечает зимнее (примерно пять месяцев) развитие фитопланктона.

В низких широтах пространственные изменения в планктоне гомологичны сезонному развитию планктона умеренных вод [3], что позволяет распространить предлагаемую схему продукционного процесса и на тропические воды. При этом фаза первичного синтеза вычленяется в зоне апвеллинга, постепенно уступая место фазе смешанного синтеза. Фаза вторичного синтеза, возможно, соответствует зоне конвергенции.

Каждой фазе продукционного процесса свойственны особые отношения популяций, вследствие чего на фоне изменений состава сообщества некоторые виды эврибионтов в ходе сезонного развития переключаются с одного типа синтеза на другой, как это было отмечено в экспериментах с культурами водорослей [5, 13]. При этом корреляция функциональных изменений с изменениями таксономического состава не прослеживается. Сказанное позволяет считать актуальным построение функциональной экологической классификации фитопланктона, непосредственно не связанной с систематическим «положением особей». Возможный путь решения этой задачи основан на представлении вида вектором долей каждого типа синтеза в его метаболизме. Разработка и совершенствование методов оценки этих долей — одна из актуальнейших задач гидробиологии.

Автор приносит благодарность И.И. Дедю и В.Н. Максиму за энергичное и дружеское обсуждение статьи. Их советы и критика во многом определили ее окончательный облик и способствовали утверждению положений, не обретших еще права гражданства в гидробиологической науке.

## Литература:

- Артемчук Н. Я.* Микрофлора морей СССР. М.: Наука, 1981. 12.
- Беклемишев В. Н.* О классификации биоценологических (симфизиологических) связей. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1951, вып. 5, с. 3.
- Виноградов М. Е.* Пространственно-динамический аспект существования сообществ пелагиали. — В кн.: Океанология. Биология океана. М.: Наука, 1977, т. 2. Биологическая продуктивность, с. 14.
- Гайденок Н. Д.* Исследование функционирования фитопланктонного сообщества Кандалакшского залива Белого моря методом математического моделирования. Автореф. канд. дис. М., 1985.
- Ильяш Л. В., Федоров В. Д.* Динамика численности трех видов черноморских динофлагеллят в смешанных культурах. — Биол. науки, 1985, № 2, с. 67.
- Каниковская А. А.; Федоров В. Д.* Изучение сезонных изменений взаимоотношений фито- и бактериопланктона Можайского водохранилища. III. Влияние фитопланктона на потребление бактериями различных органических источников азота и углерода. — Биол. науки, 1987, № 1, с. 66.
- Кун Т.* Структура научных революций. М.: Прогресс, 1975.
- Мазинг В. В.* Консорции как элементы функциональной структуры биоценозов. — Тр. МОИП, 1966, т. 27, с. 117.
- Работнов Т. А.* О консорциях. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1969, т. 34, вып. 4, с. 109.
- Работнов Т. А.* Консорция как структурная единица биогеоценоза. — Природа, 1974, № 2, с. 26.
- Раменский Л. Г.* О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники. — Ботан. журн., 1952, т. 37, № 2, с. 181.
- Селиванов А. И.* Консорция в системе биотических взаимоотношений в биогеоценологии. — Уч. зап. Пермск. гос. пед. ин-та, 1976, вып. 150, с. 11.
- Смирнов Н. А., Федоров В. Д., Ильяш Л. В.* Относительный вклад трехвидов динофлагеллят в первичную продукцию при их смешанном культивировании. — Изв. АН СССР, сер. биол., 1986, № 3, с. 377.
- Смирнов Н. А., Федоров В. В., Федоров В. Д.* Функциональное экологическое описание сезонного развития фитопланктона Белого моря. — Журн. общ. биологии, в печати.
- Федоров В. Д.* Доминирующие формы фитопланктона Белого моря. — Докл. АН СССР, 1969, т. 188, № 4, с. 913.
- Федоров В. Д.* К стратегии экологического прогноза. — В сб.: Человек и биосфера. М., 1983, вып. 8, с. 4.
- Федоров В. Д., Каниковская А. А.* Изучение сезонных изменений взаимоотношений фито- и бактериопланктона Можайского водохранилища. II. Потребление фито- и бактериопланктоном различных источников углерода. — Биол. науки, 1986, № 7, с. 70.
- Федоров В. Д., Смирнов Н. А., Федоров В. В.* Некоторые закономерности продуцирования органического вещества фитопланктоном. — Докл. АН СССР, в печати.
- Forbes S. A.* The lake as a microcosm. — Bul. Peoria Sci. Ass., 1887.

Биологические науки № 8, 1987.



