

БИОФИЗИКА СООБЩЕСТВ ЖИВЫХ ОРГАНИЗМОВ*В. В. Алексеев***СОДЕРЖАНИЕ**

Введение	647
1. Вольтерровские и другие нелинейные модели биологических сообществ . . .	650
а) Лагранжев и гамильтонов формализм для описания многовидовых систем (650). б) Лимитирующие факторы. Принцип Либиха (652). в) Учет временного запаздывания (655). г) Поведение экосистем в пространстве (657).	
2. Кинетика биогеоценозов с фиксированной массой лимитирующего биогенного элемента	659
а) Теорема Вольтерры — Гаузе (659). б) Устойчивость экосистем и видовое разнообразие (665). в) Устойчивость экосистем к вселению новых видов (665).	
3. Статистическая механика экосистем	667
а) Теория Кернера. Неэргодичность вольтерровских систем (667). б) Выбор макропараметров и уравнения для трофических уровней (670). в) Уравнения Фоккера — Планка для описания популяций (673).	
Заключение	674
Цитированная литература	675

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время в связи с интенсивным воздействием производственной деятельности людей на окружающую среду растет интерес к фундаментальным проблемам экологии, которые могут быть решены лишь совместными усилиями ученых разных специальностей: физиков, биологов, химиков и т. д.

О необходимости участия физиков в решении проблем, связанных с охраной среды, говорит совершенно определенно известный американский физик-теоретик Ф. Дайсон в своей статье «Будущее физики»¹. Академик П. Л. Капица называет экологические задачи одними из важнейших среди глобальных проблем ближайшего будущего².

Уже очевиден глобальный характер нарушений существующих в природе равновесий. Количество энергии, которое ежегодно производится людьми в виде тепла за счет сжигания различного вида топлив, уже составляет 0,01 % всей лучшей энергии, падающей на Землю от Солнца³. Центральным вопросом климатологии становится определение предельно допустимого количества тепла, которое может быть произведено на Земле. Этот предел, по-видимому, составляет несколько процентов от энергии, приходящей от Солнца, и может быть достигнут в первую половину XXI века.

Загрязнение среды промышленными, сельскохозяйственными и бытовыми стоками также приобретает глобальный характер. В силу того, что имеется резкая диспропорция между химическим составом живых организмов (которые преимущественно состоят из легких химических элементов, расположенных в начале таблицы Менделеева, — это Н, О, N, S, P, C),

и производством (в котором используются прежде всего элементы, расположенные в середине и в конце периодической таблицы), происходит загрязнение биосферы тяжелыми металлами, т. е. нарушается естественное соотношение химических элементов в биосфере.

За последние годы были синтезированы десятки тысяч новых химических соединений, которые в огромных количествах в виде фунгицидов, инсектицидов, промышленных и бытовых отходов поступают в биосферу. Многие из них, как например ДДТ, концентрируются в организмах, следуя по цепям питания.

Развитие ядерной энергетики ставит свои проблемы, связанные с охраной окружающей среды. В результате работы предприятий ядерной индустрии, аварий судов с двигателями на ядерном горючем происходит загрязнение воды, почвы и воздуха радиоактивными элементами. Известно, что многие химические элементы, включая радиоактивные изотопы, концентрируются организмами с коэффициентом накопления, достигающим десятков и сотен тысяч⁴. Это приводит к угрозе радиоактивного заражения людей через продукты питания.

Самыми чувствительными по отношению к антропогенным факторам являются сообщества живых организмов или биоценозы. Биоценозы совместно с окружающим и используемым ими неживым веществом составляют экосистемы или биогеоценозы. Изучение структур биогеоценозов, сформировавшихся в течение миллиардов лет эволюции, показывает, что в природе проблема очистки среды от отходов живых организмов успешно решается благодаря почти замкнутому круговороту вещества.

На рис. 1 изображена схема циркуляции вещества в биогеоценозе⁵. Можно выделить два важнейших пути возвращения питательных веществ в круговорот: 1) первичная экскреция животными, 2) разложение детрита микроорганизмами. Первый способ преобладает в планктонных сообществах, а второй в степях и лесах умеренной зоны. Наконец, возможны третий и четвертый пути: прямая передача вещества от растения к растению симбиотическими микроорганизмами и автолиз.

Антропогенное нарушение равновесий в биосфере изменяет характер естественной биологической эволюции как на молекулярном, так и на более высоких уровнях. Между тем проблема физического истолкования процесса эволюции, несмотря на то, что к ней было привлечено внимание многих крупных физиков⁶⁻⁸, до сих пор остается загадкой. «Основное явление, которое требует физического истолкования, — естественный отбор. Возникает задача его интерпретации в точных молекулярных терминах, т. е. в конечном счете на языке квантовой механики»⁹.

Здесь важно отметить, что молекулярные процессы, протекающие в отдельной клетке, в естественных условиях являются частью круговорота веществ в биогеоценозе и потому процессы отбора, диктуемые этим круговоротом, определяют химическую структуру биологических молекул и их эволюцию. Поэтому понимание биофизики клетки и ее составляющих, вообще говоря, может быть достигнуто лишь при условии понимания экологических процессов.

В биогеоценозе отдельные особи взаимодействуют как с представителями своего вида, так и с особями других видов. Передача вещества между элементами системы, приведенной на рис. 1, осуществляется за счет питания одних организмов другими организмами. Это так называемые трофические связи или взаимодействие типа хищник — жертва. Первые модели такого взаимодействия были построены в работах Лотки¹⁰ и Вольтерры¹¹.

Пусть имеется система, состоящая из двух видов, из которых один поедает другой. Пусть рост популяции жертвы, если отсутствуют хищни-

ки, ничто не ограничивает. Тогда скорость увеличения численности особей жертвы dN_1/dt будет пропорциональна общей численности жертв N_1 . Если коэффициент прироста численности жертв ε_1 считать постоянным, то численность жертв будет со временем возрастать экспоненциально.

Полагая скорость вымирания хищников dN_2/dt в отсутствие жертв пропорциональной численности хищников N_2 с некоторым постоянным

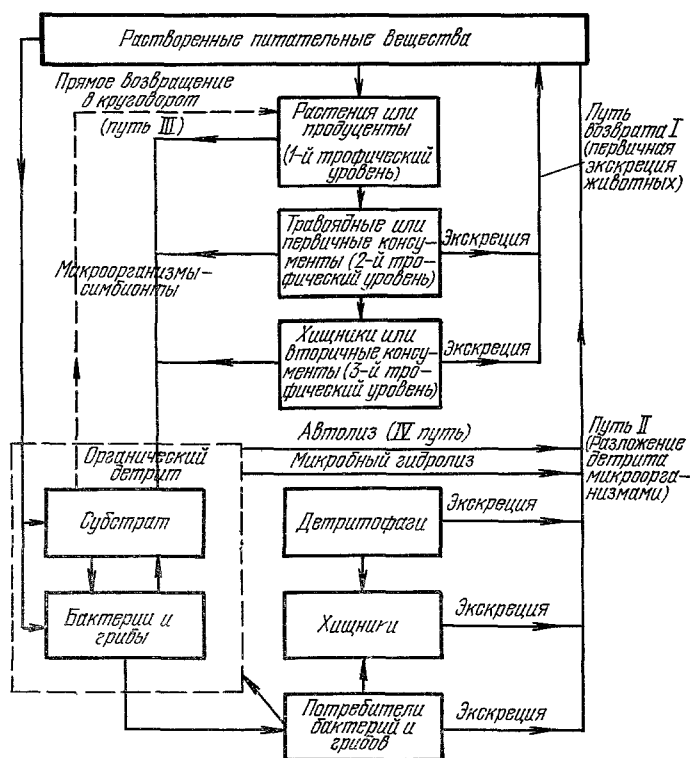


Рис. 1. Основные пути возврата питательных веществ в круговорот.

коэффициентом смертности ε_2 , получаем экспоненциальное убывание численности хищников со временем $N_2(t) = N_2(0) \exp(-\varepsilon_2 t)$, где $N_2(0)$ — численность хищников в начальный момент времени.

Когда обе популяции находятся вместе, то динамика их численностей резко меняется. В первом приближении можно считать скорость выедания хищниками жертв пропорциональной числу встреч жертв и хищников с некоторым постоянным коэффициентом γ_1 , т. е. $\gamma_1 N_1 N_2$. Прирост численности хищников также пропорционален величине $N_1 N_2$, но с меньшим коэффициентом γ_2 . Таким образом получаем систему уравнений ¹¹:

$$\begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= \varepsilon_1 N_1 - \gamma_1 N_1 N_2, \\ \frac{dN_2}{dt} &= -\varepsilon_2 N_2 + \gamma_2 N_1 N_2. \end{aligned} \quad (1)$$

Интересно отметить, что характер нелинейности роднит эти уравнения с уравнениями динамической метеорологии ¹².

Выведенная из состояния равновесия система хищник — жертва, описываемая уравнениями (1), совершает периодические колебания,

причем колебания численности хищников отстают по фазе от колебаний численности жертв.

Фазовые траектории системы (1) имеют вид замкнутых кривых, удовлетворяющих уравнениям

$$\gamma_2 N_1 - \varepsilon_2 \ln N_1 + \gamma_1 N_2 - \varepsilon_1 \ln N_2 = \text{const} = G,$$

и концентрически расположены вокруг стационарной точки типа центр ($N_1 = \varepsilon_2/\gamma_2$, $N_2 = \varepsilon_1/\gamma_1$). Вблизи стационарной точки решения системы (1) представляют собой гармонические колебания с периодом, не зависящим от амплитуды и равным $2\pi/\sqrt{\varepsilon_1\varepsilon_2}$. С удалением от точки (ε_2/γ_2 ,

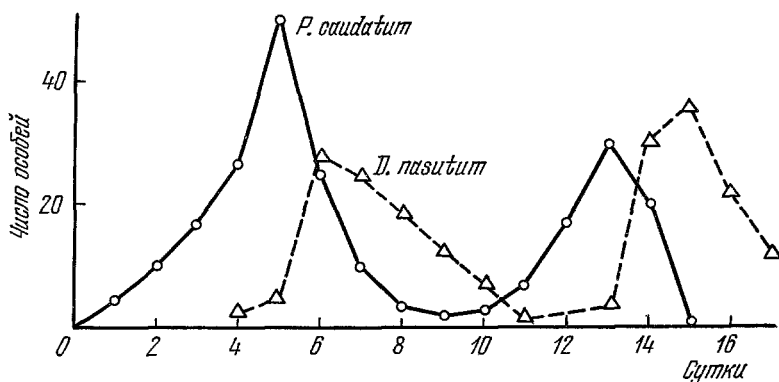


Рис. 2. Циклические колебания типа хищник — жертва на примере двух типов инфузорий.

ε_1/γ_1) в силу нелинейности уравнений начинает сказываться зависимость периода колебаний от амплитуды, а форма колебаний заметно отличается от синусоидальной.

Г. Ф. Гаузе первым экспериментально исследовал систему типа хищник — жертва. Оказалось, что реальные системы ведут себя значительно сложнее. Например, жертва может отравлять своими метаболитами хищников, и потому колебания оказываются неустойчивыми. Однако, если осуществлять вселение хищника через равные интервалы в среду, содержащую жертвы на питательном субстрате, то в системе наблюдаются периодические колебания. На рис. 2 приведены результаты экспериментов Г. Ф. Гаузе с двумя типами инфузорий *Paramecium caudatum* (жертва) и *Didinium nasutum* (хищник). В качестве питательной среды для жертвы использовался питательный отвар, количество которого систему не лимитировало¹³.

1. ВОЛЬТЕРРОВСКИЕ И ДРУГИЕ НЕЛИНЕЙНЫЕ МОДЕЛИ БИОЛОГИЧЕСКИХ СООБЩЕСТВ

а) Лагранжев и гамильтонов формализм для описания многовидовых систем

Выше была рассмотрена самая простая система, состоящая только из двух видов, в то время как естественные биоценозы состоят многими сотнями и тысячами видов. В. Вольтерра удалось обобщить уравнения (0.1) на случай n биологических видов, взаимодействующих между

собой ¹⁴:

$$\frac{dN_r}{dt} = \varepsilon_r N_r + \frac{1}{\beta_r} \sum_{s=1}^n \alpha_{sr} N_s N_r; \quad (1.1)$$

здесь N_r — численность r -го вида. Коэффициенты ε_r определяют поведение численности организмов в отсутствие других видов, они могут быть положительными и отрицательными. Однако все ε_r не могут быть одного знака в реально существующих системах, так как в этом случае все виды либо исчезают с течением времени (отрицательный знак перед ε), либо происходит бесконечное нарастание численностей (положительный знак у ε). Сумма в правой части уравнения (2) отражает взаимодействие r -го вида с остальными видами. Вольтерра предположил, что $\alpha_{sr} = -\alpha_{rs}$. Если бы $\beta_r = 1$, то убывание биомассы одного вида компенсировалось бы точно таким же возрастанием биомассы другого вида. Положительное число $1/\beta_r$ является вольтерровским числом эквивалентности, так что в случае парных встреч между видами отношение количества особей потерянных (или приобретенных) за единицу времени s -м видом к количеству приобретенных (или потерянных) r -м видом в то же время равно $\beta_s^{-1}/\beta_r^{-1}$. Для случая двух видов система уравнений (1.1) превращается в (1).

Еще В. Вольтерра обратил внимание на аналогию уравнений (1.1) с уравнениями классической механики ¹⁵. Однако в том виде, как они записаны, эта аналогия не прослеживается достаточно четко, так как физически осмысленные значения переменных N_r могут быть только положительными. В то же время в механике как координаты, так и скорости принимают и положительные, и отрицательные значения. В. Вольтерра пытался исправить этот недостаток уравнений (1.1), вводя вместо численностей видов N_r новые фазовые переменные X_r , связанные с прежними соотношениями

$$N_r = \frac{dX_r}{dt}. \quad (1.2)$$

Но в этом случае положение осложняется благодаря появлению нефизических интегралов движения. Э. Кернер нашел остроумный выход из этой ситуации, введя переменные ¹⁶

$$v_r = \ln \frac{N_r}{q_r}, \quad (1.3)$$

где q_r — решения стационарных уравнений (1.1). v_r в физической области изменяется от $-\infty$ до $+\infty$.

В новых переменных уравнения (1.1) переписутся в виде

$$\beta_r \dot{v}_r = \sum_{s=1}^n \alpha_{sr} q_s (e^{v_s} - 1). \quad (1.4)$$

Умножая (1.4) на $q_r (e^{v_r} - 1)$ и суммируя по r от 1 до n , получим в силу антисимметрии α_{sr}

$$\sum_{s=1}^n \beta_r q_r \dot{v}_r (e^{v_r} - 1) = 0 \quad (1.5)$$

или после интегрирования:

$$G = \sum_{r=1}^n \tau_r (e^{v_r} - v_r) = \text{const}, \quad (1.6)$$

где $\tau_r = \beta_r q_r$.

Величина G аналогична функции Гамильтона в механике. Поэтому уравнения (1.4) могут быть переписаны в виде, аналогичном уравнениям

Гамильтона:

$$\frac{dv_r}{dt} = \sum_{s=1}^n \frac{\alpha_{sr}}{\beta_s \beta_r} \frac{\partial G}{\partial v_s}. \quad (1.7)$$

По аналогии с механикой оказывается возможным ввести и лагранжиан:

$$\Lambda = \frac{1}{2} \sum_{s, r} \left(\frac{\alpha_{sr}}{\beta_s \beta_r} \right)^{-1} v_r \dot{v}_s - G. \quad (1.8)$$

Следует отметить ограниченность теории, построенной по аналогии с механикой, так как при этом существенную роль играет антисимметрия матрицы α_{sr} , которая несингулярна, если она четного порядка. Отсюда следует, что в стационарном состоянии должно быть только четное число видов в системе, что противоречит наблюдениям.

б) Л и м и т и р у ю щ и е ф а к т о р ы. П р и н ц и п Л и б и х а

На начальной стадии заселения новой среды скорость роста численности популяции зависит только от самой численности в данный момент времени. При этом, если N — число особей в популяции, t — время, b — рождаемость, а d — смертность, уравнение роста популяции имеет вид

$$\frac{dN}{dt} = (b - d) N. \quad 128 \quad (1.9)$$

Если $b > d$, то по истечении некоторого времени, проведенного популяцией в новой среде, ее плотность достигает достаточно высокого уровня и обострившаяся борьба за выживание приведет к снижению скорости роста. Ферхюльст предположил, что если K — максимальная численность, которой может достигнуть популяция в данной среде, то скорость роста популяции убывает по закону $(b - d)(K - N)$ и уравнение роста популяции можно записать в виде:

$$\frac{dN}{dt} = (b - d) N (K - N). \quad (1.10)$$

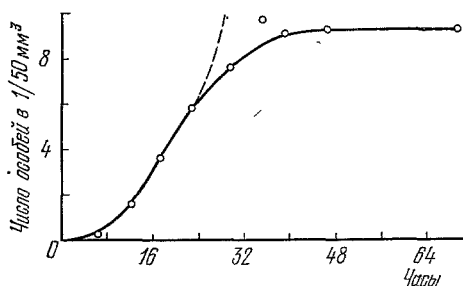


Рис. 3. Кривая роста биомассы дрожжей.

Интегрируя это уравнение, получим выражение для S-образной логистической кривой. К настоящему времени имеется много экспериментальных данных, подтверждающих эту зависимость.

Г. Ф. Гаузе одним из первых показал справедливость логистического закона для популяций дрожжевых клеток¹⁷. На рис. 3 приведена кривая роста массы дрожжей *Saccharomyces cerevisial*. Если через короткие промежутки времени производить обновление среды, то размножение происходит экспоненциально (пунктирная кривая). Если же дрожжевые клетки предоставить самим себе, то через некоторое время начинают сказываться факторы плотности, и экспоненциальная кривая переходит в логистическую (сплошная линия). Точки на кривой соответствуют результатам экспериментов.

Описание замедления скорости роста в зависимости от концентрации лимитирующего рост бактерий субстрата было дано Моно¹⁸. Для удельной скорости роста $(1/N) dN/dt$ он использовал известное в энзимологии

уравнение

$$b = \frac{b_{\max} S}{K_s + S}, \quad (1.11)$$

где S — концентрация субстрата, K_s — постоянная, численно равная концентрации субстрата, при которой скорость роста достигает половины максимальной. Величина $b_{\max}$ соответствует значению удельной скорости роста популяции в экспоненциальной фазе. На рис. 4 приведена зависимость удельной скорости роста популяции дрожжей *Candida tropicalis* от концентрации субстрата — парафина¹⁹. Сплошная кривая соответствует уравнению (1.11).

Модель Вольтерры, построенная для описания изменения численности популяций в системе хищник — жертва, оказывается справедливой лишь при достаточно низких концентрациях взаимодействующих популяций, так как в этой модели потребление хищников жертв принимается пропорциональным плотности популяции жертв при любых, сколь угодно высоких концентрациях жертв, что нельзя считать физиологически оправданным. На этот недостаток теории впервые серьезное внимание обратил Ивлев²⁰ в работах по питанию рыб. Н. Рапешевский²¹ построил теорию для объяснения закона Ивлева, который определяет зависимость скорости потребления пищевых частиц от их концентрации при стационарном режиме питания. Совсем недавно В. С. Теном были получены уточненные уравнения динамики питания²².

В 1840 г. Либихом был установлен «закон минимума», согласно которому рост растений ограничивается биогенным элементом, концентрация которого минимальна. В почвах такими лимитирующими элементами очень часто являются азот или калий. В морской воде обилие планктона определяется содержанием фосфатов. Лимитирующими могут быть и так называемые микроэлементы, которые требуются живым организмам в малых количествах, однако запасы которых в среде малы и их не хватает. Например, малое содержание меди в торфяных почвах вызывает ломкость стеблей пшеницы и препятствует ее вызреванию.

Экологический фактор играет роль лимитирующего и в том случае, когда он превосходит максимально допустимый уровень. Например, хорошо известно, что соединения меди в больших количествах токсичны для организмов.

Если какой-либо лимитирующий биогенный элемент находится в недостатке и он ограничивает процессы, происходящие в биологической системе на протяжении всего периода измерений, то удобно вместо численностей популяций или их биомасс пользоваться значениями биомасс, нормированными на соответствующий биогенный элемент.

Простейший биогеоценоз, в котором разложение органического вещества идет в результате автолиза или экскреции, должен состоять по крайней мере из одного вида водорослей и одного вида животных, ими питающегося. Если система замкнута по веществу, то выполняется равенство

$$M_1 + M_2 + M_0 = \text{const} \equiv M, \quad (1.12)$$

где M_1 , M_2 — соответственно биомасса растений и биомасса животных, нормированные на массу биогена, находящегося в экологическом мини-

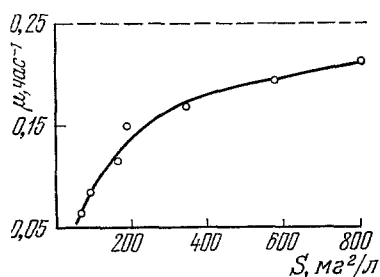


Рис. 4. Зависимость удельной скорости роста дрожжей от концентрации лимитирующего рост субстрата — парафина.

муме. Величину массы этого биогена в среде обозначим через M_0 . Если учесть закон Ивлева, то система уравнений типа хищник — жертва для такой простой системы запишется в виде ²³

$$\frac{dM_1}{dt} = -d_1 M_1 - \mu \frac{b_{2\max} M_1 M_2}{K_2 + M_1} + \frac{b_{1\max} M_1 M_0}{K_1 + M_0}, \quad (1.13)$$

$$\frac{dM_2}{dt} = -d_2 M_2 + \frac{b_{2\max} M_1 M_2}{K_2 + M_1}; \quad (1.14)$$

здесь d_1 и d_2 — соответственно коэффициенты смертности растений и животных. $b_{1\max}$ и $b_{2\max}$ — значения удельных скоростей роста соответственно растений и животных в экспоненциальной фазе. K_1 и K_2 — постоянные, равные концентрациям M_0 и M_1 , при которых скорость роста достигает

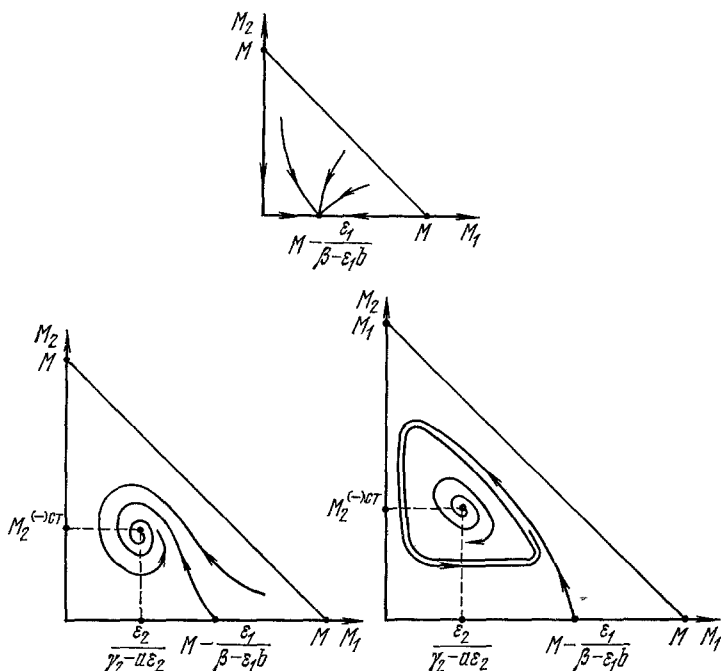


Рис. 5. Характер изменения фазовых кривых в системе хищник — жертва с ростом концентрации лимитирующего биогенного элемента.

половины максимальной. μ — постоянная, большая 1. На рис. 5 на плоскости (M_1, M_2) изображено изменение фазовых кривых уравнений (1.13), (1.14) с ростом M . Исключительно важным является то обстоятельство, что с увеличением M предельный цикл все ближе проходит к осям координат. При достаточно малых M_1 или M_2 детерминированные уравнения (1.13), (1.14) перестают быть справедливыми, так как начинает играть роль дискретное строение популяций, резко возрастает вероятность их вымирания.

Отметим, что уравнения (1.13), (1.14) для больших K_1 оказываются частным случаем уравнений, исследованных Колмогоровым ²⁴, Вальтманом ²⁵.

Интересно здесь отметить цикл работ, выполненных И. А. Полетаевым для модели хищник — жертва, когда в процессе эволюции системы лимитирующий фактор меняется ^{25, 26}.

В многовидовых системах типа (1.4) учет лимитирующего фактора также приводит к некоторым новым свойствам. Здесь мы рассмотрим ферхюльстовский лимитирующий фактор, а другие случаи — в следующей главе. С учетом ферхюльстовского члена система уравнений (1.1) примет вид ²⁷

$$\frac{dN_j}{dt} = \varepsilon_j \frac{K_j - (1/2)(1 + \operatorname{sgn} \varepsilon_j) N_j}{K_j} N_j + \frac{1}{\beta_j} \sum_{i=1}^n \alpha_{ij} N_j N_i. \quad (1.15)$$

В переменных v_j уравнения (1.15) запишутся следующим образом:

$$\beta_j \dot{v}_j = -\frac{1}{2} \varepsilon_j (1 + \operatorname{sgn} \varepsilon_j) \frac{q_j}{K_j} (e^{v_j} - 1) \beta_j + \sum_{i=1}^n \alpha_{ji} q_i (e^{v_i} - 1). \quad (1.16)$$

В отличие от (1.5) для $\frac{dG}{dt}$ получим

$$\frac{dG}{dt} = -\frac{1}{2} \sum_{j=1}^n \beta_j \varepsilon_j (1 + \operatorname{sgn} \varepsilon_j) \frac{q_j^2}{K_j} (e^{v_j} - 1)^2 < 0, \quad (1.17)$$

где

$$\frac{1}{2} \varepsilon_j (1 + \operatorname{sgn} \varepsilon_j) = \begin{cases} 0 & \text{при } \varepsilon_j < 0, \\ \varepsilon_j & \text{при } \varepsilon_j > 0. \end{cases}$$

Нетрудно видеть, что $dG/dt = 0$, когда все $N_i = q_i$. Таким образом из (17) следует устойчивость стационарных состояний во всем положительном квадранте.

Вольтерра ¹⁴ в общем случае билинейных и квадратичных взаимодействий между видами выяснил те условия, когда стационарные состояния являются устойчивыми во всем положительном квадранте.

Пусть имеется система уравнений

$$\frac{dN_r}{dt} = \left(\varepsilon_r - \sum_{s=1}^n p_{rs} N_s \right) N_r, \quad (1.18)$$

где ε_r , p_{rs} — постоянные коэффициенты. Здесь предполагается, что хотя бы один из $\varepsilon_r > 0$, так как в этом случае все виды не могут исчезнуть с течением времени. Тогда, если найдутся положительные постоянные α_i , такие, что квадратичная форма

$$\sum_{r=1}^n \sum_{s=1}^n \alpha_r p_{rs} N_r N_s$$

является положительно определенной, то если все q_i — положительны, стационарное состояние является устойчивым и система стремится перейти в это состояние из любой точки фазового пространства.

в) Учет временного запаздывания

До сих пор рассматриваемые модели предполагали, что потребляемая пища немедленно расходуется на производство потомства. Однако эти процессы в ряде случаев разделены временным интервалом, т. е. существует временное запаздывание одного процесса относительно другого.

Такое явление особенно легко наблюдать на популяциях насекомых. Они имеют высокую скорость размножения, а разрыв во времени между

размножением и включением зависящей от плотности регуляции определяется многоступенчатостью процесса развития: яйцо — личинка — куколка — взрослая особь (имаго).

Конкуренция за пищу между имаго и личинками была впервые описана Хитчинсоном²⁹. В уравнении для логистической кривой он считает множитель $K - N$ регулирующим фактором. В силу того, что существует разрыв во времени, равный циклу развития T между увеличением плотности и соответствующей реакцией, вместо уравнения логистической кривой получим

$$\frac{dN(t)}{dt} = (b - d) N(t) [K - N(t - T)]. \quad (1.19)$$

При достаточно малых T решение этого уравнения осциллирует около уровня, соответствующего емкости среды K , причем с течением времени амплитуда колебаний убывает (рис. 6).

Никольсон (см.³⁰) наблюдал циклические колебания численности, обусловленные фактором запаздывания в экспериментах с зеленой падающей мухой *Lucilia cuprina*. В серии опытов, когда имаго получали пищу

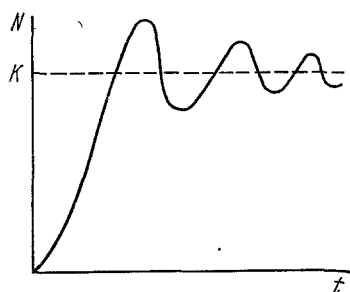


Рис. 6. Динамика популяции при учете временного запаздывания.

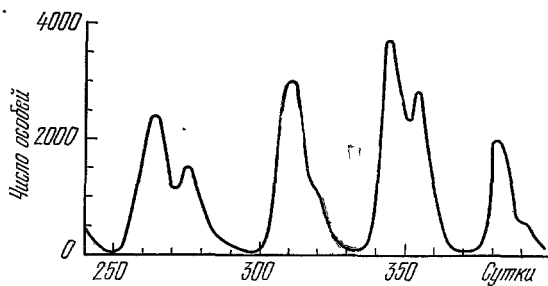


Рис. 7. Колебания численности популяции мухи, плотность которой регулируется количеством пищи, даваемой личинкам.

в неограниченном количестве, а пища личинок была ограничена, наблюдались периодические колебания численности популяций. Когда личинок становилось слишком много, они интенсивно конкурировали друг с другом, смертность возрастала и плотность популяции падала до уровня, когда восстанавливался нормальный рост личинок. Затем численность популяции снова увеличивалась (рис. 7). Аналогичная картина наблюдалась и в случае, когда личинки имели избыток пищи, а имаго получали пищу в неограниченном количестве.

Вольтерра исследовал фактор запаздывания на примере системы хищник — жертва¹⁴. Он показал, что если виды не находятся в стационарных состояниях и запаздывание ограничено, то численности популяций неограниченное число раз осциллируют около стационарных состояний.

В недавнее время в целой серии работ был получен ряд новых интересных результатов для популяционных уравнений с запаздыванием³¹⁻³⁵.

Мей³⁶ исследовал влияние запаздывания на устойчивость экосистемы. На примере моделей сообщества с двумя трофическими уровнями им сделан вывод, что включение в систему, стабилизированную механизмом ограниченности ресурсов, временного запаздывания, большего характерного времени системы, приводит к нарушению ее устойчивости. Однако добавлением еще одного трофического уровня можно увеличить характерное время всей системы и сделать ее вновь устойчивой.

г) Поведение экосистем в пространстве

Одной из первых работ, где было проведено исследование поведения популяций в пространстве, была статья Колмогорова, Петровского и Пискунова³⁷, где рассматривалось вытеснение одного генотипа другим. В задаче предполагалось, что особи, обладающие некоторым признаком, имеют преимущество в борьбе за существование над особями, его не имеющим. Если ρ — концентрация особей, обладающих полезным доминантным признаком, то уравнение, описывающее изменение этой концентрации в пространстве, будет иметь вид

$$\frac{\partial \rho}{\partial t} = D \Delta \rho + \alpha \rho (1 - \rho)^2 \quad (1.20)$$

(считается, что в промежутках между процессами рождения и смерти каждая особь перемещается в случайном направлении); здесь D — коэффициент диффузии полезного гена. Считается, что отношение вероятности выживания особи, обладающей полезным признаком, к такой же вероятности для особи, им не обладающей, равно $1 + \alpha$, где $0 < \alpha \ll 1$.

Естественно ожидать, что если в начальный момент времени при $x < x_0$ имеются особи с плотностью вероятности 1, обладающие полезным признаком, а в области $x > x_0$ с плотностью вероятности, равной 1, им не обладающие, то с возрастанием времени слева направо будет распространяться область плотностей с $\rho = 1$. Со временем будет также устанавливаться асимптотический профиль плотности. Развитие этой работы позволило исследовать целый ряд химических реакций с диффузией, в частности реакций горения³⁸.

Аналогично строится с учетом диффузии уравнения для взаимодействия друг с другом различных видов. Пусть $\rho_i(x, t)$ — плотность i -го вида, $j_i(x, t)$ — плотность потока i -го вида, тогда в случае справедливости предположений Вольтерры для системы хищник — жертва можно записать

$$\begin{aligned} \frac{\partial \rho_1(x, t)}{\partial t} + \operatorname{div} j_1(x, t) &= \varepsilon_1 \rho_1(x, t) - \gamma_1 \rho_1(x, t) \rho_2(x, t), \\ \frac{\partial \rho_2(x, t)}{\partial t} + \operatorname{div} j_2(x, t) &= \varepsilon_2 \rho_2(x, t) + \gamma_2 \rho_1(x, t) \rho_2(x, t). \end{aligned} \quad (1.21)$$

Что касается потоков j_1 и j_2 , то по аналогии со случаем многокомпонентной диффузии их можно записать в виде⁵⁶

$$\begin{aligned} j_1 &= -D_1 \nabla \rho_1 - d_1 \nabla \rho_2, \\ j_2 &= -D_2 \nabla \rho_2 + d_2 \nabla \rho_1, \end{aligned} \quad (1.22)$$

где D_1 и D_2 — коэффициенты самодиффузии жертвы ρ_1 и хищника ρ_2 , d_1 — скорость убегания жертв от хищников, d_2 — скорость погони хищников за жертвами.

Вблизи стационарного состояния ε_2/γ_2 , ε_1/γ_1 уравнение для малых возмущений Q_1 и Q_2 ($\rho_1 = (\varepsilon_2/\gamma_2) + Q_1$, $\rho_2 = (\varepsilon_1/\gamma_1) + Q_2$) удовлетворяют уравнениям

$$\frac{\partial^2 Q}{\partial t^2} - (D_1 + D_2) \Delta \frac{\partial Q}{\partial t} + (D_1 D_2 + d_1 d_2) \Delta \Delta Q - (\lambda_1 d_2 + \lambda_2 d_1) Q = 0. \quad (1.23)$$

Если пренебречь самодиффузией, когда движущей силой миграции является погоня и убегание хищников и жертв, то решением уравнения (1.23) является суперпозиция незатухающих плоских волн. Когда же самодиффузия отлична от нуля, то волны затухают с коэффициентом

$$\beta = \frac{1}{2} (D_1 + D_2) k^2,$$

где k — волновое число, т. е. быстрее всего затухают колебания с малыми длинами волн.

В (1.22) предполагалось, что потоки убегания и преследования с точностью до постоянного множителя равны градиентам плотности соответственно хищника или жертвы. При таком подходе может происходить самопроизвольное зарождение хищников и жертв даже в случае равенства нулю плотности соответствующей популяции во всем пространстве в начальный момент. Поэтому более естественной оказывается запись потоков в виде ³⁹

$$j_1(x, t) = -d_1 \rho_1 \frac{\partial \rho_2}{\partial x} - D_1 \frac{\partial \rho_1}{\partial x},$$

$$j_2(x, t) = d_2 \rho_2 \frac{\partial \rho_1}{\partial x} - D_2 \frac{\partial \rho_2}{\partial x}.$$

Дальнейшее усложнение исследуемых систем позволяет перейти к математическому моделированию биогеоценозов. А. А. Ляпуновым в серии работ построена математическая модель биогеоценоза пелагиали тропических вод океана ⁴⁰⁻⁴².

В этой системе первичная продукция фитопланктона лимитируется освещенностью, концентрацией биогенных элементов (азот и фосфор) и максимальной скоростью размножения фитопланктона. Фитопланктон используется в пищу зоопланктоном. Органические остатки, которые образуются при отмирании фито- и зоопланктона, а также экскременты животных подвергаются гравитационному оседанию. В силу этого в океане постоянно происходит обеднение зоны активного фотосинтеза биогенными элементами. Поэтому продуктивность открытых районов океана крайне низка (меньше продуктивности пустынь).

Пополнение биогенными элементами верхней 200-метровой фотосинтетической зоны происходит в районах так называемых апвеллингов — зонах подъема глубинных вод, богатых питательными солями.

На основе модифицированных уравнений А. А. Ляпунова, в которых был учтен закон В. С. Ивлева о предельных рационах, сотрудниками института океанологии была построена численная модель экосистемы пелагиали в области подъема глубинных вод в западной части экваториальной зоны Тихого океана ⁴³. Коэффициенты были получены на основании методики, предложенной Ляпуновым ⁴¹ по данным наблюдений 50-го рейса научно-исследовательского судна «Витязь».

В этой модели ⁴³ зоопланктон был разбит на ряд групп: фильтраторов, мелких хищников — циклопид, средних хищников — каланоид и крупных хищников — хетогнад и полихет. Более крупные виды питаются более мелкими.

По мере удаления от апвеллинга по течению происходит изменение биомасс слагающих биоценоз видов. Эти изменения определяются как обеднением фотосинтетического слоя биогенами, так и межвидовыми взаимодействиями. На 5—10 сутки, если плыть со скоростью течения от зоны апвеллинга, наблюдается максимум фитопланктона. Фильтраторы достигают максимума на 30-е сутки, а хищные виды на 35—50-е сутки.

Также наблюдается изменение во времени вертикальных профилей концентраций биомасс фито- и зоопланктона (рис. 8). На десятые сутки запас биогенов в верхнем слое почти полностью исчерпывается, но все же на глубине 10—20 м, где в тропических районах имеется оптимальная для фотосинтеза интенсивность света, сохраняется максимум биомассы фитопланктона. В то же время за счет биогенов, поступивших из верхнего слоя, и притока биогенов через термоклин начинает формироваться нижний максимум фитопланктона. По мере обеднения верхнего слоя все

большую роль начинает играть вертикальный перенос биогенных элементов из-под термоклина за счет турбулентного обмена. Верхний максимум фитопланктона вообще исчезает.

Динамика биологической продуктивности от интенсивности турбулентного обмена в фотосинтетическом слое моря была исследована в работе ⁴⁴. Рассматривалась система, состоящая из фито- и зоопланктона. Развитие фитопланктона лимитировалось освещенностью и концентрацией азота. Биологические коэффициенты модели были рассчитаны на

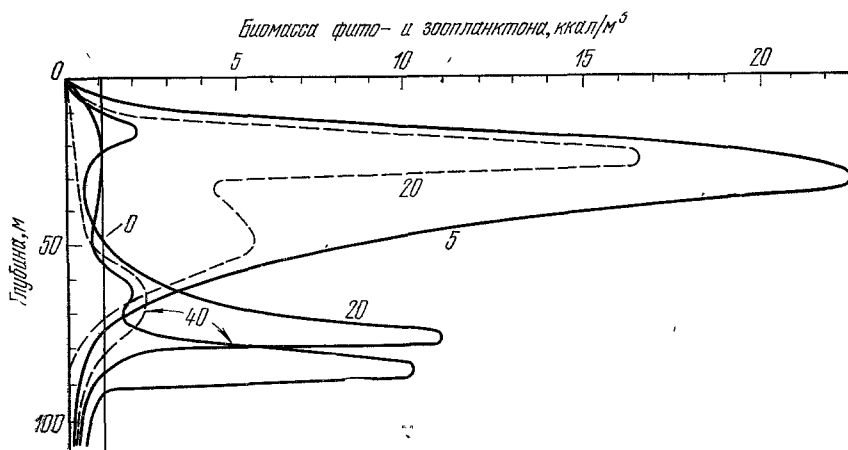


Рис. 8. Расчет динамики распределения фито- и зоопланктона по глубине в зоне апвеллинга.

основании данных по динамике биомасс для пелагиали Белого моря, полученных на кафедре гидробиологии МГУ в апреле — октябре 1971 г. На рис. 9 сплошными линиями показана динамика биомассы фитопланктона для коэффициента турбулентного обмена $5 \text{ м}^2/\text{сутки}$, вычисленного на основании хода температуры с глубиной в Белом море в 1971 г. Кружками даны результаты наблюдений. Штриховая линия представляет собой расчет по модели при отсутствии обмена.

Нетрудно видеть, что наличие коэффициента турбулентного обмена приводит к синхронизации максимумов по глубине. Общая биопроductивность, благодаря турбулентной диффузии фитопланктона в нижние горизонты, уменьшается.

2. КИНЕТИКА БИОГЕОЦЕНОЗОВ С ФИКСИРОВАННОЙ МАССОЙ ЛИМИТИРУЮЩЕГО БИОГЕННОГО ЭЛЕМЕНТА

а) Теорема Вольтерры — Гаузе

Если виды принадлежат к одному и тому же трофическому уровню, то между ними возникают конкурентные взаимоотношения в силу ограниченности используемых ими веществ, энергии, пространства и отравления метаболитами. Впервые конкурентные отношения между видами были исследованы теоретически Вольтеррой ¹⁴. Пусть M_i — биомасса i -го вида изучаемого нами сообщества. Когда имеется неограниченное количество пищи, коэффициенты естественного прироста ε_i — положительные постоянные величины. В реальном случае коэффициенты прироста будут монотонно убывать по мере использования пищи:

$$\varepsilon_i - \gamma_i F(M_1, M_2, \dots, M_n),$$

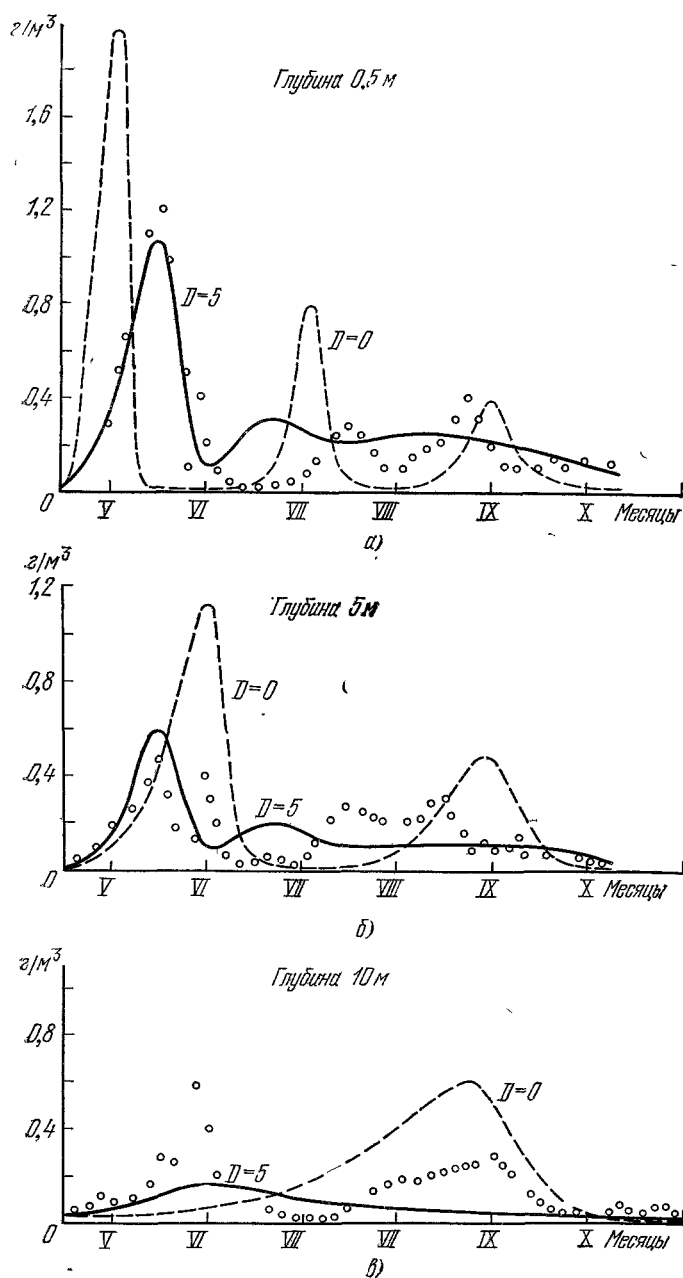


Рис. 9. Динамика биомассы фитопланктона в зависимости от глубины и коэффициента турбулентного обмена.

где F — симметричная, монотонно возрастающая с ростом M_i положительная функция, которая характеризует истощение пищевого ресурса, $\gamma_i > 0$. В простейшем случае замкнутого круговорота, когда лимитирование определяется все время одним и тем же биогеном, в единицах массы этого биогена функция F имеет вид $\sum_{i=1}^n M_i$, а $\varepsilon_i = M\gamma_i - \tilde{\varepsilon}_i$, где $\tilde{\varepsilon}_i$ — коэффициенты смертности, а M — суммарная концентрация лимитирующего биогена в системе.

Когда все M_i равны нулю, то конкуренции нет и $F = 0$. Таким образом, система дифференциальных уравнений, описывающая конкуренцию между видами, имеет вид

$$\left. \begin{aligned} \frac{dM_1}{dt} &= M_1 [\varepsilon_1 - \gamma_1 F(M_1, M_2, \dots, M_n)], \\ &\vdots \\ \frac{dM_n}{dt} &= M_n [\varepsilon_n - \gamma_n F(M_1, M_2, \dots, M_n)]. \end{aligned} \right\} \quad (2.1)$$

Нетрудно убедиться в том, что положительные решения этой системы уравнений всегда остаются ограниченными. В самом деле, если F оказывается большей какого-либо из ε_i/γ_i , то соответствующее dM_i/dt становится отрицательным, и данное M_i , в силу монотонного возрастания функции F с ростом M_i , не может далее возрасть.

Исключив функцию $F(M_1, M_2, \dots, M_n)$ из r -го и s -го уравнений (2.1) и интегрируя полученное уравнение, будем иметь

$$\frac{M_r^{1/\gamma_r}}{M_s^{1/\gamma_s}} = \frac{(M_r^0)^{1/\gamma_r}}{(M_s^0)^{1/\gamma_s}} \exp \left(\frac{\varepsilon_r}{\gamma_r} - \frac{\varepsilon_s}{\gamma_s} \right) t, \quad (2.2)$$

где M_r^0 и M_s^0 — начальные значения биомасс r -го и s -го видов.

Пусть $\varepsilon_1/\gamma_1 > \varepsilon_2/\gamma_2 > \dots > \varepsilon_n/\gamma_n$, тогда будем иметь

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{M_1^{1/\gamma_1}}{M_i^{1/\gamma_i}} = \infty \quad (i > 1).$$

Отсюда следует, что все M_i ($i \geq 2$) $\rightarrow 0$. Итак, мы получили знаменитую теорему Вольтерры: Если виды живут в одной экологической нише, то всегда один из них вытесняет остальные.

Первая экспериментальная проверка теоремы Вольтерры была проведена Гаузе ⁴⁵. Он культивировал два близких вида инфузорий: *Paramecium caudatum* и *P. aurelia* в замкнутом объеме, куда в качестве пищи регулярно вносились бактерии *Bacillus pyocyaneus*, которые в одной культуре вместе с инфузориями не размножаются. На рис. 10 показаны результаты эксперимента. При культивировании отдельно численность каждой из популяций инфузорий дает типичную логистическую кривую, асимптота которой определяется количеством вносимой пищи. Когда же оба вида культивируются совместно, то они интенсивно конкурируют друг с другом и через две недели *P. aurelia* полностью вытесняет *P. caudatum*, т. е. выживает вид, который более интенсивно потребляет пищу и имеет меньшую смертность.

Аналогичная картина отбора наблюдается и на более низких уровнях при каталитическом воспроизведении белковых молекул. Понятно, почему в процессе эволюции возникли ферменты, — они во многие тысячи раз ускоряют реакции биосинтеза ⁴⁶.

В дополнение к сказанному заметим, что теорема Вольтерры — Гаузе также выполняется и в том случае, когда регенерация питания конкурирующих видов происходит внутри изучаемой системы⁴⁷. На рис. 11 приведена схема циркуляции вещества в системе, состоящей из растений

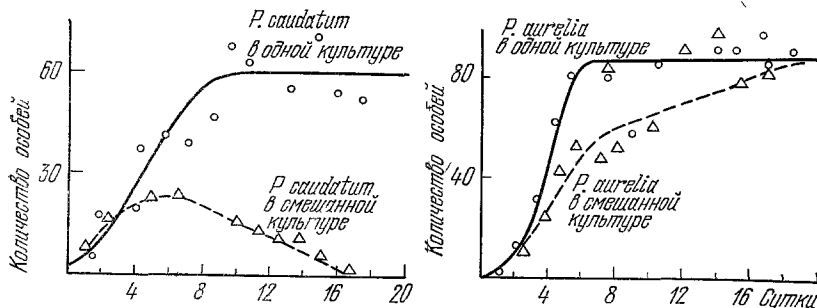


Рис. 10. Конкуренция между двумя близкими видами, имеющими общую экологическую нишу.

(продуцентов), опада, редуцентов, минерализующих опад и неживого питательного вещества, которое используется растениями. Перечеркнутыми стрелками обозначены потоки вещества, определяемые процессами

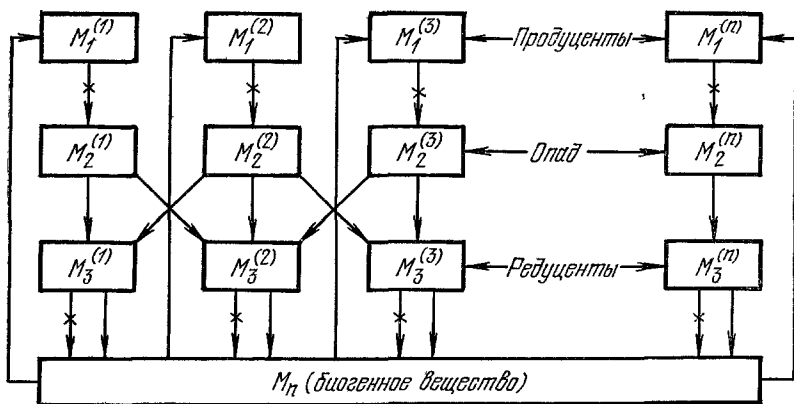


Рис. 11. Схема циркуляции вещества в экосистеме: продуценты, опад, редуценты, биогенное вещество.

отмирания живых организмов. Скорость этих процессов естественно считать пропорциональными биомассам соответствующих популяций. Простыми стрелками обозначены потоки вещества, вызванные активными взаимодействиями живых организмов друг с другом и с неживой природой. Если считать, что в процессе взаимодействия лимитирующий фактор не меняется, то уравнения для динамики биомассы отдельных видов растений имеют вид

$$\frac{dM_1^{(i)}}{dt} = -\varepsilon_1^{(i)} M_1^{(i)} + \gamma_1^{(i)} \frac{M_1^{(i)} M_n}{K_1^{(i)} + M_n}.$$

У данной системы уравнений отсутствуют стационарные состояния, когда более чем одно $M_1^{(i)}$ отлично от нуля. Несложно убедиться в том, что среди них единственным устойчивым состоянием оказывается стационарное состояние того вида, для которого величина $K_1^{(i)}/[(\gamma_1^{(i)}/\varepsilon_1^{(i)}) - 1]$ наименьшая.

б) Устойчивость экосистем и видовое разнообразие

Экологические ниши могут создаваться самыми разнообразными способами. Прежде всего они могут быть получены при пространственном разделении конкурирующих видов. Если культивировать совместно *Paramecium caudatum* и *P. bursaria*, то оба вида могут жить совместно, достигая равновесия¹⁷, несмотря на то, что источник пищи у этих видов один, так как *P. bursaria* концентрируется на дне и стенках пробирки, а *P. caudatum* держится в свободном пространстве. В этом случае экологические ниши оказываются столь различными, что позволяют организмам избежать конкуренции. В естественных условиях пространственное разделение также позволяет многим видам избежать пищевой конкуренции. В лесу, например, разделяют древесный, кустарниковый и травянистый ярусы, которые населены различными видами организмов.

Аналогичная зональность существует и в водных экосистемах. Важная вертикальная зональность определяется проникновением света в толщу воды, кроме того, водные организмы по месту своего обитания различаются на донные (бентос) и пелагические или населяющие водную толщу.

Интересно в этой связи отметить, что сложный химический состав питательной смеси, на которой могут культивироваться различные виды растений, и связанное с этим попеременное лимитирование различными биогенами в процессе роста не могут приводить к образованию нескольких устойчивых экологических ниш⁴⁸.

Помимо разделения в пространстве, физиологическая активность различных организмов может быть разделена во времени. Этому способствуют так называемые сезонные биологические ритмы, которые обеспечивают, например, совпадение периода размножения с благоприятным сезоном. Таким образом, возможности образования экологических ниш за счет физических факторов среды, как показывает теорема Г. Ф. Гаузе, очень ограничены.

Однако, если каждый из видов продуцентов, питающихся единым субстратом, будет иметь своего специализированного им питающегося консумента, т. е. схема круговорота вещества будет иметь вид, изображенный на рис. 12, то в такой системе устойчиво существует столько пар продуцент — консумент, сколько позволяет наличие биогенных элементов⁴⁷. Почему это так, нетрудно понять. Консументы регулируют биомассу продуцентов, не давая ни одному из них увеличиться настолько, чтобы вытеснить остальных.

Во втором параграфе предыдущей главы мы видели, что с увеличением суммарной концентрации биогенов в системе увеличиваются размеры предельного цикла в плоскости биомасс «продуцент — консумент» и система становится менее устойчивой к дискретным возмущениям. Однако, если число пар продуцент — консумент растет, то соответственно возрастает и устойчивость системы, так как каждая из пар видов отбирает для себя часть общей массы биогенов и соответственно уменьшает таким образом массу биогенов, которая может быть использована другими видами. Таким образом, можно выдвинуть предположение, что при постоянных внешних условиях виды возникают парами.

Все эти выводы теории интересно проанализировать на примере биогеоценозов, расположенных в тех районах земного шара, где климатические колебания малы. Таким биогеоценозом можно, например, считать тропический дождевой лес, флора и фауна которого безгранично богата видами. Так, на $\approx 15 \text{ км}^2$ в зоне Панамского канала насчитывается 20 000 видов насекомых, в то время как на территории всей Франции их всего несколько сот⁵. В этом лесу широко распространен симбиоз между насекомыми и эпифитами (воздушные растения, не имеющие корней в почве), что может свидетельствовать об общности их происхождения.

Многие ученые полагают, что для тропического леса характерна высокая скорость эволюции и видообразования, возможно, поэтому

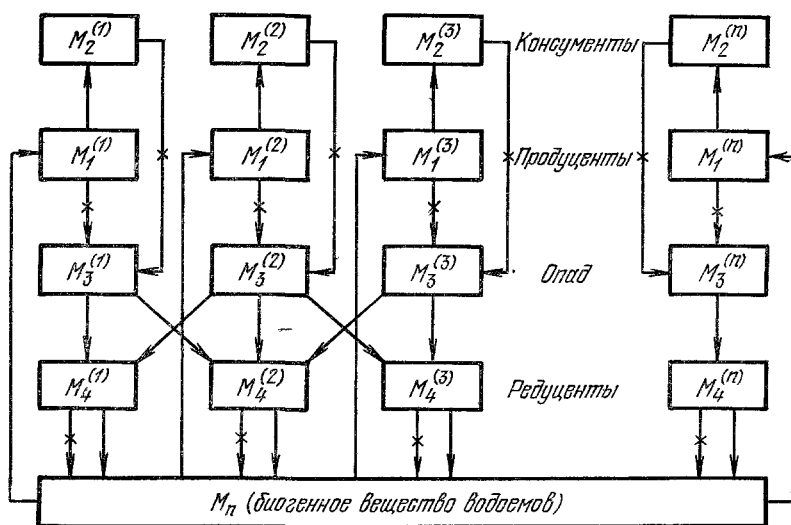


Рис. 12. Схема циркуляции вещества в экосистеме со специализированными консументами.

именно эти районы послужили местом возникновения новых видов, вошедших в состав сообществ умеренных и полярных зон. Так, один из крупных советских ботаников А. А. Федоров утверждает, что путь развития тропического дождевого леса «был строго автохтонным и явился фитоценотическим выражением, а также и фоном грандиозного процесса формирования основного ядра флоры покрыто-семенных растений, родина которых, конечно, находится в тропиках. Голарктическая и антарктическая флоры по отношению к тропической представляют собой вторичное явление, возникшее в результате приспособления к менее благоприятным условиям в процессе вычленения и миграции из флоры тропиков»⁴⁹.

В водных биогеоценозах, в частности, в океанических качественное разнообразие биоты с продвижением из полярной области в тропическую также возрастает⁵⁰. Точно так же, как и на суше, видообразование в океане в основном идет в областях, где условия благоприятны для видообразования за счет биологических факторов, т. е. в тропиках в прибрежной зоне, богатой светом и биогенными элементами, откуда происходит миграция видов в менее благоприятные для жизни районы. На рис. 13 показан возраст фауны океана для разных вертикальных зон океанического дна. Формирование донной фауны шельфовых морей следует относить к далеким докембрийским временам. Формирование основной абиссальной фауны

ны, вероятно следует относить к кембрию и мезозою, а ультраабиссальной — к кайнозою⁵⁰.

На первый взгляд может показаться, что повышение видового разнообразия приводит к повышению устойчивости экосистемы. На самом деле связь более сложная — это можно увидеть из следующего примера. Если в приведенную на рис. 12 систему добавить третий уровень специализированных видов, то биогеоценоз будет неустойчив, так как эти виды ослабят регулирующее действие видов, находящихся на втором уровне. В результате будет происходить вытеснение видов, т. е. система с большим числом видов в этом случае менее устойчива.

в) Устойчивость
экосистем
к вселению новых
видов

Во всех тех местах, где физическая среда одинакова, развиваются сходные экосистемы. Эквивалентные функциональные ниши оказываются занятыми биологическими группами, которые имеются во флоре и фауне данной области. Причем экологические эквивалентные виды могут быть не родственными таксономически. Так, например, кактусы, широко распространенные в Америке, полностью отсутствуют в Старом Свете, но молочаи африканских пустынь выглядят точно так же, как кактусы⁵.

Человеквольно или невольно изменяет географическое распространение растений, животных и микроорганизмов. Он постоянно экспериментирует с интродукциями, несмотря на то, что многие из них оказываются безуспешными; он несет большие потери от вредителей, которыми часто оказываются перемещенные виды. На отдаленных островах и континентах произошла почти полная смена местных видов вселенцами. Так, большинство певчих птиц, которые встречаются на Гавайских островах, интродуцированы⁵¹.

Чтобы дать прогноз развития флоры и фауны в данном районе, необходимо учитывать не только его климатические характеристики и не только населяющие его виды, но также возможность интродукции видов из других биогеоценозов, даже отдаленных. Как правило, достаточно хорошо известен список видов, которые могут мигрировать в данный конкретный биогеоценоз. Если к тому же мы знаем характер трофических связей между видами, то можно составить схему циркуляции вещества в некоторой абстрактной предельной экосистеме, содержащей эти виды.

Для простоты предположим, что наша предельная экосистема состоит всего из трех видов: одного консумента и двух продуцентов. Схема круговорота вещества в такой системе приведена на рис. 14, в.

Естественно ожидать, что количество видов, которое может существовать в том или ином биогеоценозе, сильно зависит от суммарной концентрации биогенных элементов, т. е. от

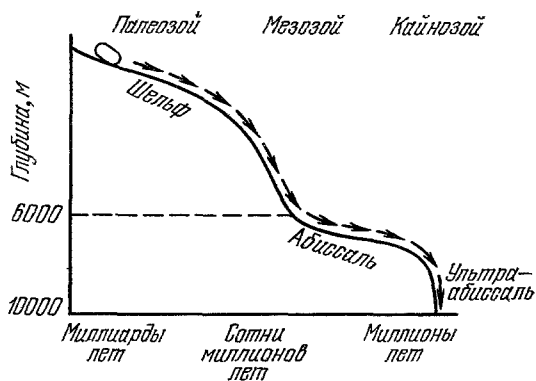


Рис. 13. Относительный возраст глубоководной фауны разных вертикальных зон океанического дна.

$$M = M_0 + M_1 + N_1 + N_2.$$

Система уравнений, соответствующая рис. 14, имеет вид

$$\left. \begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= -\varepsilon_1 N_1 - \gamma_1 N_1 M_1 + \beta_1 N_1 (M - N_1 - N_2 - M_1), \\ \frac{dN_2}{dt} &= -\varepsilon_2 N_2 - \gamma_2 N_2 M_1 + \beta_2 N_2 (M - N_1 - N_2 - M_1), \\ \frac{dM_1}{dt} &= -\varepsilon M_1 + \tilde{\gamma}_1 M_1 N_1 + \tilde{\gamma}_2 M_1 N_2. \end{aligned} \right\} \quad (2.3)$$

Все коэффициенты ε , γ , $\tilde{\gamma}$ и β считаются постоянными.

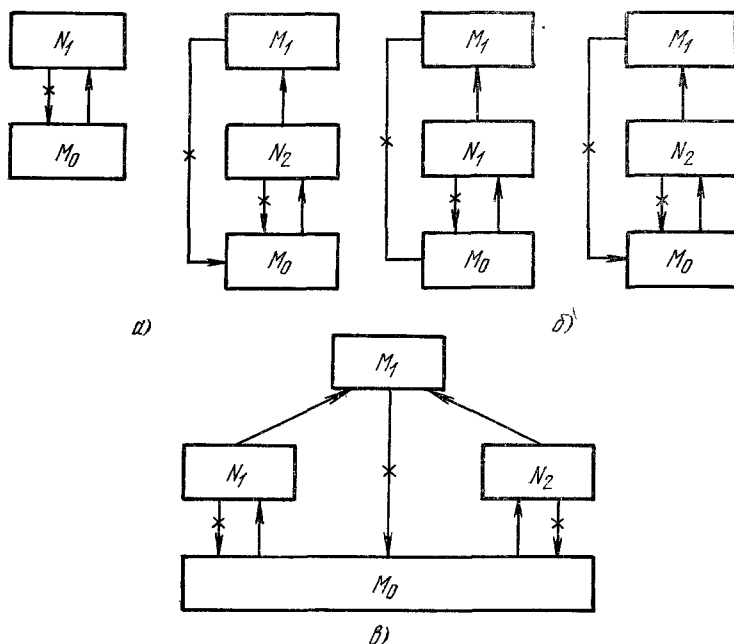


Рис. 14. Примеры триггерных и автоколебательных состояний в биогеоценозе.

Пусть $\varepsilon_2/\beta_2 > \varepsilon_1/\beta_1$, тогда из условия устойчивости стационарных состояний легко найти, что при $M < \varepsilon_1/\beta_1$ в системе не может быть ни одного вида.

Для существования устойчивого стационарного состояния системы с одним видом необходимо и достаточно выполнение неравенства

$$\frac{\varepsilon_1}{\beta_1} < M < \frac{\varepsilon_1}{\beta_1} + \frac{\varepsilon}{\tilde{\gamma}_1}.$$

Дальнейший процесс заполнения биогеоценоза видами с ростом M в сильной степени определяется из того, каково соотношение между величинами γ_2/β_2 и γ_1/β_1 . Когда $\gamma_2/\beta_2 > \gamma_1/\beta_1$, то необходимое и достаточное условие для существования стационарного состояния из двух видов (M_1 и N_1) имеет вид

$$M > \frac{\varepsilon_1}{\beta_1} + \frac{\varepsilon}{\tilde{\gamma}_1}. \quad (2.4)$$

Если же $\gamma_1/\beta_1 > \gamma_2/\beta_2$, то при одном и том же значении может быть два устойчивых стационарных состояния (вариант триггера). При соотношении

лимитирующей массы и коэффициентов, имеющем вид

$$\frac{\varepsilon_1}{\beta_1} < \frac{\varepsilon_2}{\beta_2} + \frac{\varepsilon}{\gamma_2} + \left(1 + \frac{\gamma_2}{\beta_2}\right) \frac{(\varepsilon_2/\beta_2) - (\varepsilon_1/\beta_1)}{(\gamma_1/\beta_1) - (\gamma_2/\beta_2)} < M,$$

$$M < \frac{\varepsilon_1}{\beta_1} + \frac{\varepsilon}{\gamma_1},$$

реализуется вариант с двумя устойчивыми стационарными состояниями, изображенный на рис. 14, а. Когда же выполняются неравенства вида

$$\frac{\varepsilon_1}{\beta_1} + \frac{\varepsilon}{\gamma_1} < \frac{\varepsilon_2}{\beta_2} + \frac{\varepsilon}{\gamma_2} + \left(1 + \frac{\gamma_2}{\beta_2}\right) \frac{(\varepsilon_2/\beta_2) - (\varepsilon_1/\beta_1)}{(\gamma_1/\beta_1) - (\gamma_2/\beta_2)} < M,$$

$$M < \frac{\varepsilon_1}{\beta_1} + \frac{\varepsilon}{\gamma_1} + \left(1 + \frac{\gamma_1}{\beta_1}\right) \frac{(\varepsilon_2/\beta_2) - (\varepsilon_1/\beta_1)}{(\gamma_1/\beta_1) - (\gamma_2/\beta_2)},$$

то реализуется вариант, изображенный на рис. 14, б. Для этого достаточно, чтобы $\gamma_1 < \gamma_2$.

Из рассмотренных вариантов следует, что если интродуцируется вид N_2 , для которого $\gamma_2/\beta_2 > \gamma_1/\beta_1$, то интродукция в систему (M_0, N_1, M_1) будет безуспешной, если же, наоборот, в систему (M_0, N_2, M_1) будет интродуцирован вид N_1 , то эта интродукция будет успешной всегда. В результате произойдет полное вытеснение аборигена N_2 . Если же выполняется условие $\gamma_1/\beta_1 > \gamma_2/\beta_2$, т. е. в системе могут быть триггерные состояния, то результат интродукции в сильной степени зависит от начального состояния исследуемого биогеоценоза и количества особей вселяющегося вида.

Когда масса M становится больше величины

$$\frac{\varepsilon_1}{\beta_1} + \frac{\varepsilon}{\gamma_1} + \left(1 + \frac{\gamma_1}{\beta_1}\right) \frac{(\varepsilon_2/\beta_2) - (\varepsilon_1/\beta_1)}{(\gamma_1/\beta_1) - (\gamma_2/\beta_2)}$$

и при этом выполняется условие $\gamma_1/\beta_1 > \gamma_2/\beta_2$, то биогеоценозы с двумя видами оказываются неустойчивыми, и единственным возможным вариантом оказывается автоколебательный с тремя видами (рис. 14, в).

Естественно ожидать, что в более сложных системах с перекрестными связями между продуцентами и консументами могут образовываться и более сложные триггеры. Триггерное поведение биогеоценозов накладывает ограничения на антропогенные воздействия, так как в случае достаточно сильных воздействий система уже не вернется в прежнее состояние.

3. СТАТИСТИЧЕСКАЯ МЕХАНИКА ЭКОСИСТЕМ

а) Теория Кернера.

Неэргодичность вольтерровских систем

Вопрос о возможности применения методов статистической физики и термодинамики к биологическим системам интенсивно обсуждается в физической литературе, так как биологические системы не являются равновесными⁵²⁻⁵⁴. В состав биоценозов, как правило, входит большое число видов — многие сотни и даже тысячи. Поэтому еще Лоткой¹⁰ было предложено использовать для описания экосистем аппарат статистической физики. Статистическая теория, использующая аппарат В. Гиббса для биологических ассоциаций, описываемых уравнениями В. Вольтерры (уравнения (1.4)), была построена Э. Кернером^{55, 56}.

В фазовом пространстве v_i состояние каждой из биологических ассоциаций представляет собой точку, а состояние ансамбля — ансамбль

точек. Если взять достаточное число биологических ассоциаций, то на фазовой плоскости, следуя Гиббсу, можно ввести жидкость с плотностью ρ ($v_1, v_2, \dots, v_n$), которая описывает поведение ансамбля. Так как число точек в ансамбле не изменяется — жидкость нигде не порождается и не уничтожается, то можно записать уравнение неразрывности:

$$\frac{\partial \rho}{\partial t} + \sum_{r=1}^n \dot{v}_r \frac{\partial \rho}{\partial v_r} + \sum_{r=1}^n \rho \frac{\partial \dot{v}_r}{\partial v_r} = 0. \quad (3.1)$$

Последняя сумма в (3.1) исчезает в силу антисимметрии α_{ij} , поэтому теорема Лиувилля выполняется автоматически.

По аналогии со статистической механикой Э. Кернер ввел микроканонический и канонический ансамбли. Для микроканонического ансамбля имеем функцию распределения:

$$\rho = \rho_0 \delta (G - G_0).$$

Среднее по микроканоническому ансамблю от функции

$$\frac{\partial G}{\partial v_r} = \tau_r \left(\frac{N_r}{q_r} - 1 \right)$$

равно нулю. Отсюда следует, что среднее по ансамблю от N_r есть q_r .

Для средних по времени имеем

$$\lim_{T \rightarrow \infty} \frac{1}{T} \int_0^T \frac{d \ln N_r}{dt} dz \rightarrow 0,$$

поэтому

$$\varepsilon_r + \frac{1}{\beta_r} \sum_{s=1}^n \alpha_{sr} \frac{1}{T} \int_0^T N_s dt \rightarrow 0,$$

откуда следует, что

$$\lim_{T \rightarrow \infty} \frac{1}{T} \int_0^T N_s dt = q_s,$$

т. е. средние по ансамблю и по времени от величины N_k равны между собой. Однако, как будет показано ниже, эргодичности все же нет, так как для более высоких моментов равенство средних по ансамблю и средних по времени не выполняется.

Исходя из фазового интеграла Гиббса, могут быть получены все основные термодинамические соотношения. Э. Кернер нашел аналог закона Дюлонга — Пти, общее правило «термодинамического» смещения биологических ассоциаций с разными «температурами». Э. Кернером были построены также кривые изменения аналогов энтропии и свободной энергии с ростом «температуры». Гудвин⁵⁷ использовал идею, аналогичную идее Э. Кернера, для построения статистической механики биохимических систем.

Были предложены также и другие статистические характеристики для описания биологических сообществ. Причем при введении этих характеристик считалось, что более сложные по структуре сообщества и более устойчивы (как мы видели выше, это, вообще говоря, не так). Например, Маргалеф^{58, 59} предложил использовать для описания сообщества величину, называемую разнообразием:

$$D = -N \sum_{i=1}^n p_i \ln p_i, \quad (3.2)$$

где $p_i = N_i/N$, $N = \sum_{i=1}^n N_i$, N_i — численность i -го вида в сообществе, n — число видов. Нетрудно видеть, что разнообразие отличается от информационной энтропии только множителем N .

Мера, аналогичная (3.2), где под p_i понималась вероятность переноса энергии по определенному пути, была предложена Мак-Артуром ^{60, 61}. Критический обзор этих теорий был дан Свирежевым ⁶².

Вопрос обоснования теории Э. Кернера так же, как и в статистической механике, упирается в доказательство свойств размешивания и эргодичности решений уравнений В. Вольтерры.

Крыловым ⁶³ было показано, что если динамические траектории в фазовом пространстве неустойчивы в каждой точке, а именно — две траектории, проходящие через близко расположенные точки, сильно расходятся друг от друга, то система является размешивающей. В этом случае начальный элемент фазового объема будет растягиваться в очень длинную и тонкую нить, которая будет все более и более виться по всей гиперповерхности $G = \text{const}$. В этом случае можно применять статистическую механику. К сожалению, уравнения (1.4) не являются таковыми ⁶⁴. Из (1.4) нетрудно получить уравнение для расстояния Δv_r между фазовыми точками на двух разных траекториях v_r и v'_r , которые выходили из близких друг к другу точек в начальный момент времени:

$$\beta_r \frac{d}{dt} \Delta v_r = \sum_{s=1}^n \alpha_{sr} q_s (e^{v_s} - e^{v'_s}).$$

Умножив левую и правую части этого выражения на $q_r (e^{v_r} - e^{v'_r})$ и просуммировав по r при малых Δv_r , получим

$$\sum_{r=1}^n \beta_r q_r \frac{\Delta v_r^2}{2} = \text{const}.$$

С другой стороны, вблизи стационарных состояний для самих траекторий будем иметь $G = \sum_{r=1}^n \beta_r q_r [1 + (v_r^2/2)] = \text{const}$. Если начальные значения $|\Delta v_r|$ малы по сравнению с v_r , то, как мы видим, траектории никогда не разойдутся достаточно далеко, т. е. размешивания нет.

Как показано в работе ²⁷, вблизи стационарного состояния система уравнений (1.1) также оказывается и неэргодичной. В самом деле, пусть решения (1.1) имеют вид

$$N_i = q_i [1 + \delta_i(t)],$$

где δ_i малы. Тогда, вводя новые переменные $x_i = \delta_i \sqrt{q_i \beta_i}$ и пренебрегая малыми второго порядка, получим

$$\dot{x}_i = \sum_{j=1}^n C_{ij} x_j, \quad (3.3)$$

где

$$C_{ij} = \sqrt{\frac{q_i}{\beta_i}} a_{ij} \sqrt{\frac{q_j}{\beta_j}} = -C_{ji}.$$

Пусть A_{kl} — k -й элемент l -го собственного вектора, матрицы C_{ij}

$$\sum_{k=1}^n C_{ik} A_{kl} = \lambda_l A_{il}.$$

В силу антисимметрии матрицы C_{ik} будем иметь $\lambda_i^* = -\lambda_i$. Пусть $A_{il}^+ = A_{li}^*$. Условие нормировки матрицы A мы выбираем в виде

$$\sum_{l=1}^n A_{li}^* A_{lj} = \delta_{ij},$$

т. е. A^+ — эрмитовски сопряженная матрица к A . Общее решение уравнения (3.3) можно записать в виде

$$x_i(t) = \sum_{l=1}^n \alpha_l A_{il} e^{\lambda_l t}, \quad \text{где} \quad \alpha_m = \sum_{i=1}^n x_i(0) A_{im}^*.$$

В силу того, что среднее по каноническому ансамблю от N_r равно q_r , и в силу аддитивности функции

$$G_v = \sum_{i=1}^v \tau_i (e^{v_i} - v_i)$$

нетрудно убедиться в том, что среднее по ансамблю от $x_i x_j$ равно нулю. В то же время среднее по времени равняется

$$\begin{aligned} \lim_{T \rightarrow \infty} \frac{1}{T} \int_0^T x_i x_j dt &= \lim_{T \rightarrow \infty} \frac{1}{T} \int_0^T x_i x_j^* dt = \\ &= \sum_{mqkl} A_{il} A_{kl}^* A_{jm}^* A_{qm} \lim_{T \rightarrow \infty} \frac{1}{T} \int_0^T e^{(\lambda_l + \lambda_m^*)t} dt x_k(0) x_q(0) = \\ &= \sum_{klq} A_{il} A_{kl}^* A_{jl}^* A_{ql} x_k(0) x_q(0) = \sum_l A_{il} A_{jl}^* \left| \sum_k A_{kl} x_k(0) \right|^2 \neq 0. \end{aligned}$$

Таким образом, теорема эргодичности не выполняется. Данный пример является поучительным, так как системы уравнений, аналогичные системам Вольтерры, например, описывающие поведение связанных цепочек гармонических и негармонических осцилляторов, широко используются в физике.

б) Выбор макропараметров и уравнения для трофических уровней

Несмотря на то что прямое перенесение методов статистической физики на исследование биоценозов встречается с трудностями, можно построить некоторую теорию макровеличин, описывающих поведение системы в целом, например, построить уравнения для трофических уровней, используя уравнения для видов.

Это важно для оценки использования уравнений для видов для описания динамики трофических уровней. Такое использование уравнений типа хищник — жертва широко распространено при построении портретных моделей экосистем.

Пусть система уравнений, описывающая динамику биомасс отдельных видов организмов, имеет форму⁶⁵

$$\begin{aligned} \frac{dM_{jk}^i}{dt} &= \epsilon_{jk}^i M_{jk}^i - \sum_{j=1}^n \gamma_{jk}^{ij} M_{jk}^i M_x^j, \\ \frac{dM_x^i}{dt} &= -\epsilon_x^i M_x^i + \sum_{j=1}^n \gamma_x^{ij} M_x^i M_{jk}^j; \end{aligned} \quad (3.4)$$

здесь $M_{ж}^i$ — биомасса i -го вида жертв, а M_x^i — биомасса i -го вида хищников, $\varepsilon_{ж}^i$ и ε_x^i соответственно коэффициенты рождаемости жертв и смертности хищников. $\gamma_{ж}^{ij}$ — коэффициенты потребления хищниками жертв, γ_x^{ij} — коэффициенты перехода биомасс жертв в биомассу хищников. Все коэффициенты считаются постоянными, большими нуля. Положим, что

$$\begin{aligned}\varepsilon_{ж}^i &= \varepsilon_{ж} + \Delta\varepsilon_{ж}^i, \quad \varepsilon_x^i = \varepsilon_x + \Delta\varepsilon_x^i, \\ \gamma_{ж}^{ij} &= \gamma_{ж} + \Delta\gamma_{ж}^{ij}, \quad \gamma_x^{ij} = \gamma_x + \Delta\gamma_x^{ij},\end{aligned}\quad (3.5)$$

где $\varepsilon_{ж}$, ε_x представляют собой средние значения для величин $\varepsilon_{ж}^i$, ε_x^i , а $\gamma_{ж}$ и γ_x — средние для величин $\gamma_{ж}^{ij}$ и γ_x^{ij} . Кроме того, $\Delta\varepsilon_{ж}^i$, $\Delta\varepsilon_x^i$, $\Delta\gamma_{ж}^{ij}$, $\Delta\gamma_x^{ij}$ много меньше соответственно $\varepsilon_{ж}$, ε_x , $\gamma_{ж}$, γ_x .

Продифференцируем (3.4) по времени и в правых частях полученных уравнений заменим производные $dM_{ж}^i/dt$ и dM_x^i/dt их выражениями из (3.4). Далее просуммируем каждое из полученных уравнений по i и в результате, после пренебрежения малыми второго порядка по $\Delta\varepsilon$ и γ , будем иметь

$$\begin{aligned}L_{ж} &= - \sum_{i=1}^n \Delta\varepsilon_{ж}^i M_{ж}^i \bar{M}_{ж}, \\ L_x &= \sum_{i=1}^n \Delta\varepsilon_x^i M_x^i \bar{M}_x,\end{aligned}\quad (3.6)$$

где $M_{ж} = \sum_{i=1}^n M_{ж}^i$, $M_x = \sum_{i=1}^n M_x^i$ — биомассы трофических уровней, а

$$\begin{aligned}\bar{M}_{ж} &= -\varepsilon_x + \gamma_x M_{ж}, \quad \bar{M}_x = \varepsilon_{ж} - \gamma_{ж} M_x, \\ L_{ж} &= \ddot{M}_{ж} - \left[\frac{d}{dt} (M_{ж} \bar{M}_x) + (\dot{M}_{ж} - M_{ж} \bar{M}_x) (\bar{M}_x + \bar{M}_{ж}) \right], \\ L_x &= \ddot{M}_x - \left[\frac{d}{dt} (M_x \bar{M}_{ж}) + (\dot{M}_x - M_x \bar{M}_{ж}) (\bar{M}_x + \bar{M}_{ж}) \right].\end{aligned}$$

(В уравнениях (3.6) также заменены члены типа $\sum_{i,j=1}^n \Delta\gamma_{ж}^{ij} M_{ж}^i M_{ж}^j$ и $\sum_{i,j=1}^n \Delta\gamma_x^{ij} M_x^i M_x^j$ выражениями, получающимися из (3.4) при суммировании последних по i .)

Дифференцируя (3.6) по времени и заменяя в правых частях полученных соотношений выражения $\sum_{i=1}^n \Delta\varepsilon_{ж}^i M_{ж}^i$ и $\sum_{i=1}^n \Delta\varepsilon_x^i M_x^i$ на их значения из (3.6), получим уравнения для биомасс трофических уровней:

$$\begin{aligned}\dot{L}_{ж} &= \frac{\dot{\bar{M}}_{ж}}{\bar{M}_{ж}} L_{ж} + \bar{M}_x L_{ж}, \\ \dot{L}_x &= \frac{\dot{\bar{M}}_x}{\bar{M}_x} L_x + \bar{M}_{ж} L_x.\end{aligned}\quad (3.7)$$

Мы видим, что данная система уравнений не является системой уравнений Вольтерры типа хищник — жертва и, как будет показано ниже, обладает качественно новыми свойствами.

В общем случае, чтобы получить уравнения для макроскопических величин, т. е. для биомасс трофических уровней, из уравнений для микро-

скопических величин, т. е. из уравнений для видов, необходимо произвести последовательную замену одних функций времени $M_{\text{ж}}^i(t)$ и $M_{\text{х}}^i(t)$ на другие функции времени, соответственно на

$$M_{\text{ж}}, \dot{M}_{\text{ж}}, \ddot{M}_{\text{ж}}, \dots, \frac{d^{n-1}M_{\text{ж}}}{dt^{n-1}};$$

$$M_{\text{х}}, \dot{M}_{\text{х}}, \ddot{M}_{\text{х}}, \dots, \frac{d^{n-1}M_{\text{х}}}{dt^{n-1}}.$$

Исследуем решения уравнений (3.7) вблизи стационарных состояний

$$M_{\text{х}} = \frac{\varepsilon_{\text{ж}}}{\gamma_{\text{ж}}} + \nu, \quad M_{\text{ж}} = \frac{\varepsilon_{\text{х}}}{\gamma_{\text{х}}} + \mu, \quad (3.8)$$

где μ и ν — малые добавки.

Так как $\dot{M}_{\text{х}}/\bar{M}_{\text{х}}$ и $\dot{M}_{\text{ж}}/\bar{M}_{\text{ж}}$ имеют нулевой порядок малости по μ и ν , а $L_{\text{х}}$ и $L_{\text{ж}}$ — первый порядок малости, то вторыми членами в правой стороне (3.8) вблизи равновесия можно пренебречь. (Вдали от равновесия

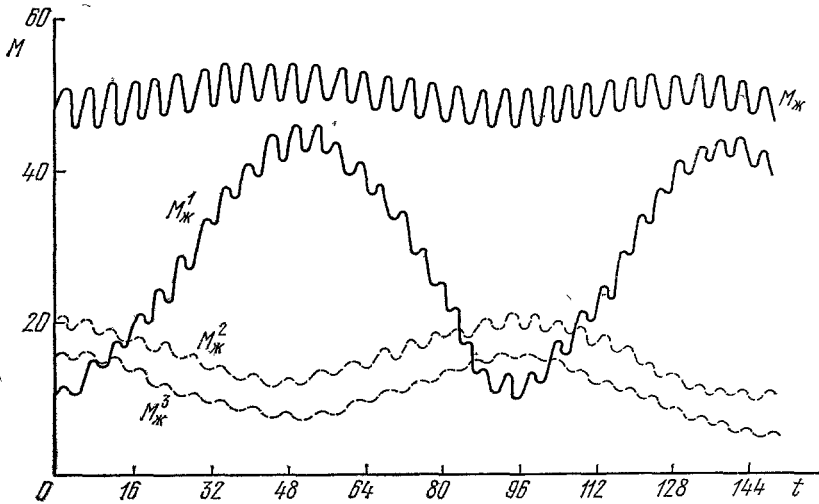


Рис. 15. Изменение численности жертв для двухуровневой трофической системы для случая слабого рассогласования коэффициентов (три вида на уровне).

Значения коэффициентов: $\varepsilon_{\text{ж}}^i = 3 \pm 0,3$, $\varepsilon_{\text{х}}^i = 1 \pm 0,1$; $\gamma_{\text{ж}}^{ij} = 0,11 \pm 0,02$, $\gamma_{\text{х}}^{ij} = 0,02 \pm 0,004$.

$$\text{Стационарные значения: } M_{\text{ж}}^1 = 10, M_{\text{ж}}^2 = 20,8, M_{\text{ж}}^3 = 16, M_{\text{ж}}^* = \sum_{i=1}^3 M_{\text{ж}}^i.$$

эффективным оказывается применение метода Крылова — Боголюбова⁶⁶⁾ Тогда (3.7) легко интегрируется, и мы будем иметь

$$L_{\text{ж}} = A\bar{M}_{\text{ж}}, \quad L_{\text{х}} = B\bar{M}_{\text{х}}, \quad (3.9)$$

где A и B — постоянные интегрирования. Сравнение (3.9) и (3.6) показывает, что

$$A = - \sum_{i=1}^n \Delta \varepsilon_{\text{ж}}^i M_{\text{ж}}^i, \quad B = \sum_{i=1}^n \Delta \varepsilon_{\text{х}}^i M_{\text{х}}^i,$$

которые можно определить, исходя из начальных условий.

Используя (3.8) и (3.9), получим уравнения для μ и v :

$$\begin{aligned}\ddot{\mu} + \varepsilon_x \frac{\gamma_{ж}}{\gamma_x} \dot{v} &= A\gamma_x \mu, \\ \ddot{v} - \varepsilon_{ж} \frac{\gamma_x}{\gamma_{ж}} \dot{\mu} &= -B\gamma_{ж} v.\end{aligned}\quad (3.10)$$

Характеристические корни этой системы с учетом малости $B\gamma_{ж}$ и $A\gamma_{ж}$ по сравнению с $\varepsilon_{ж}\varepsilon_x$ можно записать в виде

$$k_{1,2} \approx \pm \sqrt{\varepsilon_x \varepsilon_{ж}}, \quad k_{3,4} \approx \pm \sqrt{\frac{1}{2} AB\gamma_x \gamma_{ж}}. \quad (3.11)$$

Таким образом, динамика биомассы трофических уровней может быть описана суммой двух колебаний — быстрого и медленного.

На рис. 15 для случая двухуровневой модельной системы с тремя видами на каждом из уровней даны результаты расчетов на ЭВМ динамики биомасс отдельных видов и всего нижнего трофического уровня. Четко видны быстрые и медленные колебания. Отсутствие размешивания проявляется в том, что разности фаз быстрых и медленных колебаний почти не меняются, а лишь слабо осциллируют около некоторых средних значений. В случае близости экологических коэффициентов, как это хорошо видно из рисунка, быстрые колебания для видов, принадлежащих к одному трофическому уровню, имеют совпадающие фазы. В этой связи интересной представляется картина сезонных изменений биомасс различных планктонных водорослей Иваньковского водохранилища (рис. 16) ⁷¹. Колебания, приведенные на рисунке, соответствуют быстрым колебаниям, видным на рис. 15. Нетрудно видеть, что максимумы биомасс для различных видов одноклеточных водорослей оказываются синхронными, что подтверждает гипотезу о близости экологических коэффициентов.

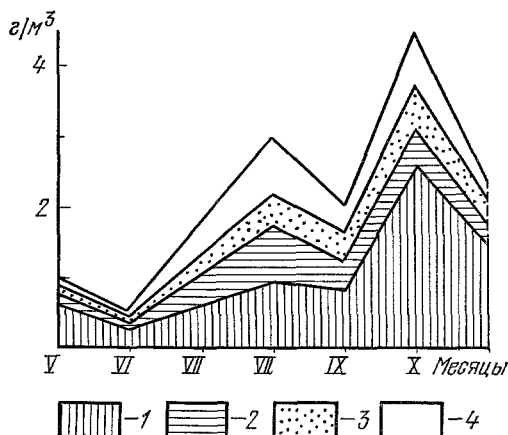


Рис. 16. Изменение биомассы фитопланктона в поверхностном слое воды Иваньковского водохранилища в течение вегетативного сезона 1969 г.

1 — диатомовые, 2 — зеленые, 3 — пиррофитовые, 4 — прочие.

в) Уравнения Фоккера — Планка для описания популяций

Серьезный недостаток детерминистских моделей заключается в том, что в них игнорируется естественная биологическая изменчивость под влиянием случайных факторов среды. Преодолеть этот недостаток можно, заменяя постоянные параметры рассмотренных нами детерминистских уравнений зависящими от времени случайными функциями.

С другой стороны, наряду с популяционными взаимодействиями внутри системы изменения динамики биомасс входящих в экосистему видов могут происходить за счет случайных миграций и иммиграций.

Чтобы учесть эти факторы, изучения поведения траекторий в фазовом пространстве или исследования устойчивости стационарных состояний или предельных циклов по отношению к воздействию единичного бесконечно малого возмущения оказывается совершенно недостаточно. Гораздо более адекватно устойчивость системы может быть оценена с помощью параметра, называемого временем жизни экосистемы, т. е. среднего времени, в течение которого видовой состав системы не меняется, несмотря на воздействие случайных возмущений.

При этом экосистемы вольтерровского типа, т. е. описываемые уравнениями (1.1), в силу негрубого их характера неустойчивы. Это нетрудно увидеть на примере системы хищник — жертва (уравнения (1)). На фазовой плоскости (N_1, N_2) решения уравнений (1) имеют вид концентрически расположенных замкнутых траекторий. Если, например, жертва может случайно мигрировать в экосистему или иммигрировать из нее, то на фазовой плоскости (N_1, N_2) этот процесс будет представляться как случайный переход с траектории, определяемой одним значением параметра G , на траекторию с другим (близким) значением G . Нахождение системы в данный момент времени на той или иной траектории $G_1, \dots, G_k$ будет определяться в этом случае вероятностно.

Так как нахождение системы на той или иной траектории определяется только случайностью, то с течением времени вероятность найти систему распределяется по все большему числу траекторий. Вероятность найти систему на траектории с большим значением, таким образом, растет. Однако эти траектории проходят вблизи координатных осей. Когда фазовая точка оказывается от координатной оси на расстоянии, меньшем 1, то система вырождается, так как вид не может существовать в количестве меньшем, чем одна особь. В работе ⁶⁸ показано, что время жизни системы типа хищник — жертва гиперболически убывает с ростом дисперсии возмущающего фактора.

Для грубых систем, например для тех, фазовые портреты которых приведены на рис. 5, время жизни будет определяться соотношением между скоростью диффузии фазовой точки от устойчивой особой точки или устойчивого предельного цикла под действием случайных возмущений и величиной возвращающего фактора.

Если случайные возмущения малы, то для исследования вероятности нахождения экосистемы в том или ином состоянии удобно использовать аппарат уравнений Фоккера — Планка. В работе ²⁷ подробно исследовано уравнение Фоккера — Планка, построенное на основе детерминистского уравнения Ферхюльста. Интересно отметить, что по своему виду оно совпадает с широко известным в физике твердого тела уравнением Блоха.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Биофизика экосистем поставила перед физикой целый ряд новых вопросов. Прежде всего это исследование правил отбора в живых системах. Эти правила отбора действуют, начиная с молекулярного уровня и до уровня экосистем, и связаны с характером круговорота вещества. Поэтому понимание биофизических свойств организмов и их свойств может быть достигнуто только на основе глубокого понимания этих правил отбора. Воздействие человека на окружающую среду меняет характер круговорота химических элементов в биосфере, а потому ранее устойчивые системы уже таковыми не являются в новых условиях. Здесь особенно большую роль, по-видимому, играют триггерные свойства живых систем.

Важность применения методов неравновесной статистической механики для понимания теории эволюции биологических систем неоднократно

обсуждалась в физической литературе⁵². Изучение экосистем также открывает большой класс объектов, которые занимают промежуточное положение между изучаемыми чистой динамикой и статистической физикой. Для таких систем не выполняется теорема эргодичности, и они не обладают свойствами размешивания, однако для их описания можно вводить макропараметры и применять метод уравнений типа Фоккера — Планка.

Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. Ф. Дайсон, УФН **103**, 529 (1971).
2. П. Л. Капица, в кн. Методологические аспекты исследования биосферы, М., «Наука», 1975, с. 47.
3. М. И. Будыко, Влияние человека на климат, Л., Гидрометиздат, 1972.
4. Г. Г. Поликарпов, Радиоэкология морских организмов, М., Атомиздат, 1964.
5. Ю. Одум, Основы экологии, М., «Мир», 1975.
6. Н. Бор, УФН **76**, 21 (1962).
7. Э. Шредингер, Что такое жизнь с точки зрения физики, М., ИЛ, 1947.
8. Е. Вигнер, Этюды о симметрии, М., «Мир», 1971.
9. М. В. Волькенштейн, УФН **109**, 449 (1973).
10. A. J. Lotka, Elements of Mathematical Biology, N.Y., Dover Publ., 1956.
11. В. Вольтерра, УФН **8**, 13 (1928).
12. Ф. В. Должанский, В. И. Кляцкин, А. М. Обухов, М. А. Чусов, Нелинейные системы гидродинамического типа, М., «Наука», 1974.
13. Г. Ф. Гаузе, Зоол. ж. **13**, 363 (1934).
14. V. Volterra, Leçons sur la theorie mathematique de la lutte pour la vie, Paris, Gauthier-Villars, 1931.
15. V. Volterra, Acta biotheoretica **3**, 1 (1937).
16. Е. Н. Кэрнер, Gibbs Ensemble, Biological Ensemble, N.Y., 1971.
17. Г. Ф. Гаузе, Бюлл. Моск. об-ва испытателей природы, сер. биол. **43**, 69 (1934).
18. J. Monod, Ann. Rev. Microbiol. **11**, 371 (1949).
19. Н. С. Печуркин, И. А. Терсков, Анализ кинетики роста и эволюции микробных популяций, Новосибирск, «Наука», 1973.
20. В. С. Ивлев, Зоол. ж. **23**, 139 (1944).
21. N. Rashevsky, Some Remarks on the Mathematical Theorie of Nutrition of Fishes, Committee on Mathematical Biology, The University of Chicago, 1959.
22. В. С. Тен, в кн. Структура и динамика водных сообществ и популяций. Киев, «Наукова думка», 1967, с. 16.
23. В. В. Алексеев, Биофизика **18**, 922 (1973).
24. А. Н. Колмогоров, Проблемы кибернетики, вып. 25, 101 (1972).
25. И. А. Полетаев, *ibid.*, вып. 16, 171 (1966).
26. И. А. Полетаев, Ж. общ. биол. **34**, 43 (1973).
27. N. S. Goel, S. C. Maitra, E. W. Montroll, Rev. Mod. Phys. **43**, 231 (1971).
28. P. E. Waltman, Bull. Math. Biophys. **26**, 39 (1964).
29. G. E. Hutchinson, Ann. N.Y. Ac. Sci. **50**, 221 (1948).
30. Р. Дажо, Основы экологии, М., «Прогресс», 1975.
31. W. J. Cunningham, Bull. of Math. Biophys. **17**, 101 (1955).
32. G. S. Jones, Proc. Nat. Ac. Sci. USA **47**, 879 (1961).
33. J. J. Levin, J. Diff. Equations **5**, 369 (1969).
34. J. J. Levin, Proc. Am. Math. Soc. **16**, 711 (1965).
35. P. J. Wangersky, W. J. Cunningham, Ecology **38**, 136 (1957).
36. R. M. May, Stability and Complexity in Model Ecosystems, Princeton. Princeton Univ. Press, 1973.
37. А. Н. Колмогоров, И. Г. Петровский, Н. С. Пискунов, Бюлл. МГУ, сер. А (Математика и механика) **1** (6), 1 (1936).
38. Д. А. Франк-Каменецкий, Диффузия и теплопередача в химической кинетике, М., «Наука», 1967.
39. В. В. Алексеев, Вестн. МГУ, сер. III (Физика. Астрономия), № 6, 649 (1974).
40. А. А. Ляпунов, Ж. общ. биол. **29**, 629 (1968).
41. А. А. Ляпунов, в кн. Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана, М., «Наука», 1971, с. 5.
42. А. А. Ляпунов, Проблемы кибернетики, вып. 25, 5 (1972).

43. М. Е. Виноградов, В. Ф. Крапивин, В. В. Меншуткин, Б. С. Флейшман, Э. А. Шушкина, *Океанология* 13, 5 (1973).
44. В. В. Алексеев, И. И. Крышев, М. С. Полякова, *Водные ресурсы*, № 5, 106 (1975).
45. Г. Ф. Гаузе, *Зоол. ж.* 13, 1 (1934).
46. М. Эйген, Самоорганизация материи и эволюция биологических макромолекул, М., «Мир», 1973.
47. В. В. Алексеев, *Ж. общ. биол.* 34, 451 (1973).
48. В. В. Алексеев, *Ж. общ. биол.* 36, 914 (1975).
49. Ан. А. Федоров, Предисловие к переводу книги П. У. Ричардса «Тропический дождевой лес», М., ИЛ, 1961.
50. Л. А. Зенкевич, в кн. Программа и методика изучения биогеоценозов водной среды, М., «Наука», 1970, с. 213.
51. Ч. Элтон, *Экология нашествий животных и растений*, М., ИЛ, 1960.
52. Ю. М. Романовский, Н. В. Степанова, Д. С. Чернавский, Математическое моделирование в биофизике, М., «Наука», 1975.
53. А. М. Молчанов, в кн. Колебательные процессы в биологических и химических системах, М., «Наука», 1967, с. 292.
54. Л. А. Блюменфельд, *Проблемы биологической физики*, М., «Наука», 1974.
55. Е. Н. Кернер, *Bull. Math. Biophys.* 19 (2), 121 (1957).
56. Е. Н. Кернер, *ibid.* 29, 217 (1959).
57. Б. Гудвин, *Временная организация клетки*, М., «Мир», 1966.
58. R. Margalef, *Gen. Syst.* 3, 36 (1958).
59. R. Margalef, *Perspectives in Ecological Theory*, Chicago, Univ. of Chicago Press, 1968.
60. R. M. MacArthur, *Am. Nat.* 25 (1960).
61. R. M. MacArthur, *Ecology* 36, 533 (1955).
62. Ю. М. Свирижев, в кн. Математическое моделирование в биологии, М., «Наука», 1975, с. 30.
63. Н. С. Крылов, *Работы по обоснованию статистической физики*, М., Изд-во АН СССР, 1950.
64. В. В. Алексеев, *Биофизика* 20, 1133 (1975).
65. В. В. Алексеев, И. Ц. Крышев, *Биофизика* 19, 754 (1974).
66. Н. Н. Боголюбов, Ю. А. Митропольский, А. М. Самойленко, Метод ускоренной сходимости в нелинейной механике, Киев, «Наукова думка», 1969.
67. В. Г. Девяткин, в кн. *Экология организмов водохранилищ-охладителей*, Л., «Наука», 1975, с. 143.
68. В. В. Алексеев, В. А. Светлосанов, *Экология*, № 1, 91 (1974).