

1р.20к.



ЭКОЛОГИЯ

В.Д. ФЕДОРОВ

В.Д. ФЕДОРОВ
Т.Г. ГИЛЬМАНОВ

ЭКОЛОГИЯ

МЭМ

В. Д. ФЕДОРОВ
Т. Г. ГИЛЬМАНОВ

ЭКОЛОГИЯ

Допущено Министерством высшего и среднего специального образования СССР в качестве учебника для студентов биологических специальностей университетов

ИЗДАТЕЛЬСТВО
МОСКОВСКОГО
УНИВЕРСИТЕТА
1980

УДК 577.4

Рецензенты:

кафедра гидробиологии
Иркутского госуниверситета
(зав. каф. проф. *О. М. Кожова*);
акад. АН СССР *В. Е. Соколов*

ВАДИМ ДМИТРИЕВИЧ ФЕДОРОВ,
ГИЛЬМАНОВ ТАГИР ГАБДУЛНУРОВИЧ

ЭКОЛОГИЯ

Заведующая редакцией *Н. М. Глазкова*
Редактор *Г. Г. Есакова*
Художник *М. М. Попков*
Художественный редактор *Б. С. Вехтер*
Технический редактор *З. С. Кондрашова*
Корректоры *М. И. Эльмус, С. Ф. Будаева,*
М. С. Клочкова, Л. А. Айдарбекова

Тематический план 1980 № 133. ИБ № 945. Сдано в набор 29.05.80. Подписано к печати 10.12.80. Л-23633. Формат 60×90^{1/16}. Бумага тип. № 1. Усл. печ. л. 29,0. Уч.-изд. л. 32,83. Тираж 21 400 экз. Зак. 406. Цена в пер. № 7—1 р. 40 к., в пер. № 5—1 р. 20 к. Изд. № 795. Издательство Московского университета. Москва, К-9, ул. Герцена, 5/7. Типография Изд-ва МГУ. Москва, Ленинские горы

Федоров В. Д., Гильманов Т. Г.
Экология. Изд-во МГУ, 1980, 464 с.
с ил.

Книга представляет собой первый в СССР фундаментальный учебник по курсу общей экологии, соответствующий новой программе по данному предмету для биологических специальностей университетов. Рассмотрение разных уровней организации жизни проводится на единой методологической основе системного подхода. Обобщен обширный теоретический и экспериментальный материал классиков отечественной и зарубежной экологии, приведены новейшие концепции и методы современного учения об экосистемах.

Ф 21001—172
077(02)—80 133—80 2001050000

© Издательство Московского университета 1980 г.

«Никогда в истории человеческой мысли идея и чувство единого целого, причинной связи всех научно наблюдаемых явлений не имели той глубины, остроты и ясности, какой они достигли сейчас, в XX столетии»

В. И. Вернадский
(«Биосфера», 1967, с. 24—25)

«Экология — приятная наука. Занимающиеся ею проводят свое время в попытках понять функции мира природы, которые столь же таинственны, как и любое явление в физике, но которые в то же время затрагивают живые струны в душе человека. Эколог может наслаждаться образом жизни натуралиста, используя методы химии или философию математики»

П. Колинво (1973 г.)

ПРЕДИСЛОВИЕ

Общепризнано, что в настоящее время экология, так же как популярная биология, относится к наиболее бурно развивающимся разделам биологической науки. Поэтому неудивительно, что их границы размыты несколько больше, чем границы других биологических дисциплин, и необходимо время, чтобы процесс систематизации и упорядочения фактов вокруг общих идей и концепций смог бы завершиться до конца. Обязательным этапом развития любой науки является выделение ее общей части, т. е. отделение того общего, что объединяет накопленные факты и понятия (класс определяющих явлений), от того частного, что их разобщает (позволяет увидеть специфику). «Когда отдельные явления представлены и частные наблюдения описаны, то можно возвыситься до общих идей: бесплодное накапливание данных препятствовало бы успеху науки, а это было бы свидетельством непризнания значения человеческого ума», — писал Александр Гумбольдт, великий естествоиспытатель прошлого и один из основоположников современной экологии (Гумбольдт, 1936б, с. 208). Потребовалось примерно 100 лет, чтобы в экологии, «возвысившейся до общих идей», оформилась общая часть в виде учения об экосистемах, благодаря чему появилась возможность создания общих курсов, знакомящих студентов с основными принципами их организации и функционирования. Общие курсы экологии стали появляться в последние 10—15 лет. Одним из первых и наиболее популярных был изданный в 1971 г. и переведенный на русский язык в 1975 г. учебник Е. Одума «Основы экологии». Успеху книги во многом способствовали большой фактический материал и оригинальная форма его изложения. Однако в ней не всегда последовательно проводится общая системно-экологическая концепция, сквозь призму которой преломлялись бы все разнообразные явления экологии. Изданные в 1975 г. на русском языке «Основы экологии» Р. Дажо, а также недавно опубликованные учебники Г. А. Нови-

кова (1979) и Р. Риклекфса (1979) при всех их известных достоинствах также страдают этим недостатком. Главная причина, побудившая нас к написанию этой книги, заключалась в необходимости обеспечить студентов биологических специальностей университетов курсом, систематизирующим и упорядочивающим изложение вопросов экологии вокруг глобальной концепции, пронизывающей современное содержание этой науки, — концепции экосистемы.

Учебник написан на основе курса лекций по «Общей экологии», читаемого В. Д. Фёдоровым в течение осеннего семестра для студентов III курса биологического факультета МГУ, и спецкурса по «Системной экологии», читаемого (параллельно общему курсу) Т. Г. Гильмановым для студентов кафедры общей экологии и гидробиологии. Предполагается, что студенты уже прослушали лекции по ботанике и зоологии, химии и физике, а также по математике в объеме программ, обязательных для биологических специальностей университетов страны.

Решая задачу изложения курса экологии с позиций системного подхода, авторам пришлось уделить особое внимание вопросу о роли математики в современной экологии и в связи с этим о необходимой степени математизации курса, а также о характере используемого математического аппарата. При этом они исходили из глубокого убеждения в том, что воспитание способности формулировать проблемы экологии на количественном языке математики и умелое использование доступного математического аппарата для их самостоятельного решения не только весьма желательны, но и, безусловно, необходимы для подготовки специалистов-экологов 80-х гг. Для решения сложных, многомерных динамических задач описания, прогнозирования, оптимального использования и рационального конструирования разнообразных экологических систем необходим количественный и системный подход, осуществление которого немалосмыслимо без широкого использования математических моделей и ЭВМ.

Как подчеркивал Дж. Хатчинсон в своем оригинальном «Введении в популяционную экологию» (Hutchinson, 1978), невозможно писать об экологии популяций без применения математики. Аналогичное утверждение справедливо и применительно к описанию абиотических компонентов экосистемы, в чем можно убедиться на примере книг В. Р. Ван-Вийка (ред., 1969), Дж. Монтеиса (Monteith, 1973), Дж. Кемпбелла (Campbell, 1978). Однако с наибольшей очевидностью необходимость применения языка математики для сопоставимого описания различных (биотических и абиотических) компонентов проявляется при попытках синтетического описания экосистемы как целого (Ляпунов, 1970; Patten (ed.), 1971, 1972, 1975, 1976; Гильманов, 1978а). В то же время имеющиеся к настоящему времени на русском языке учебники и учебные пособия по экологии для биологов не дают студентам даже элементарных сведений, необходимых хотя бы для понимания современных статей по экологическому моделированию

в журналах, таких как «Экология», «Журнал общей биологии», «Ecology», «Journal of Ecology», «Journal of Theoretical Biology», «American Naturalist», и др., а тем более, для активного применения методов системного анализа в собственных научных исследованиях. С другой стороны, целый ряд крупных работ по различным проблемам экологического моделирования, опубликованных в нашей стране за последние годы (Полетаев, 1966; Меншуткин, 1971; Полуэктов (ред.), 1974; Алексеев, 1975; Свирижев, Логофет, 1978; и др.), написаны на современном математическом уровне специалистами физико-математического профиля и практически недоступны широкому кругу биологов. Публикация переводов книг К. Уатта («Экология и управление природными ресурсами», 1971) и Дж. Смита («Модели в экологии», 1976) весьма способствовала улучшению сложившегося положения дел в экологии, однако окончательное устранение указанного разрыва остается важнейшей задачей вузовской подготовки специалистов-экологов современного уровня.

Между тем за годы обучения на первых курсах студенты-биологи получают достаточно высокую подготовку по физико-математическим наукам, что создает надежную основу для математизации изложения специальных биологических и других естественнонаучных дисциплин. В свете сказанного в настоящем курсе математические понятия и аппарат используются при рассмотрении практически всех вопросов экологии. Как правило, применяемые при этом понятия и алгоритмы из аналитической геометрии, линейной алгебры, дифференциального исчисления или теории обыкновенных дифференциальных уравнений не выходят за рамки курса высшей математики для биологических факультетов университетов (Гильдерман, 1974; Кудрявцев, Демидович, 1975). В тех случаях, когда рассматриваются вопросы, менее известные студенту-биологу (например, решение уравнений в частных производных при разных способах задания краевых условий), они обязательно сопровождаются необходимыми пояснениями и ссылками на дополнительную литературу.

Настоящее издание представляет собой первую половину курса общей экологии, охватывающую общие вопросы этой науки (предмет, история, методы) и основные принципы организации экосистем как целостных биокосных образований (факториальная экология, популяции, биоценоз, абиотические компоненты, экосистема как целое). Проблемы продуктивности и энергетики, круговорота элементов, динамики экосистемы, экологической сукцессии, эволюции экосистем, их классификации, ряд наиболее актуальных вопросов под рубрикой «Человек и биосфера», а также применение методов системного анализа и моделирования при их исследовании и решении рассматриваются во второй части настоящего курса, которая подготовлена к публикации под названием «Динамическая экология» (Федоров, Гильманов, в печати).

При работе над книгой усилия авторов распределялись следующим образом: главы I, III, VI, VIII, XI, а также гл. IV (кроме п. «Моделирование»), п. «Экологические факторы и ресурсы» гл. V и п. «Абиотические компоненты водных экосистем» гл. X написаны проф. В. Д. Федоровым; гл. II написана авторами совместно; остальные подразделы глав IV, V, X, а также VII и IX принадлежат перу канд. биол. наук Т. Г. Гильманова.

Авторы приносят глубокую благодарность Т. В. Поляковой за большую и плодотворную помощь на всех этапах работы над книгой, К. К. Сарухан-Бек и Э. М. Певницкой за неустанное содействие при подготовке рукописи к печати. Глубокая признательность выражается коллегам по кафедре общей экологии и гидробиологии и многочисленным товарищам из других научных коллективов, которые тем или иным путем способствовали подготовке настоящего учебника.

**ЭКОЛОГИЯ. ПРЕДМЕТ, СОДЕРЖАНИЕ,
МЕСТО В СИСТЕМЕ БИОЛОГИЧЕСКИХ
ДИСЦИПЛИН**

Основной принцип выделения фундаментальных подразделений в биологии базируется на концепции уровней организации, которая позволяет выделить биологический спектр уровней — ген, органелла, клетка, ткань, орган, организм, популяция, сообщество. Эти образования взаимодействуют с внешней (по отношению к ним!) средой, обеспечивающей их веществом и энергией, образуя соответствующие системы — генетические, клеточные и пр. Эти системы соответствуют основным объектам подразделений динамической (функциональной) биологии, изучающей общие принципы организации жизни — молекулярной генетики, цитологии, гистологии, физиологии и т. д. Приложение фундаментальных дисциплин к различным группам организмов, находящихся на разных уровнях эволюционного родства (определяемого особенностями морфофизиологической организации, т. е. царств классов, отрядов и т. д.), составляет трибу таксономических дисциплин и служит основой для выделения таких наук, как ботаника и зоология, микробиология и микология и т. д., в пределах которых обособляются (путем проекции фундаментальных дисциплин на таксономические ранги) такие разделы, как, например, генетика простейших, цитология растений, эмбриология животных и пр.

Экология относится к числу фундаментальных подразделений биологии, исследующей фундаментальные свойства жизни надорганизменного уровня организации. Иными словами, экология изучает совокупность живых организмов, взаимодействующих друг с другом и образующих с окружающей средой обитания некое единство (т. е. систему), в пределах которого осуществляется процесс трансформации энергии и органического вещества. Таким образом, экология относится к трибе наук функциональной биологии, а проекция основных принципов функционирования экологических систем на эволюционно близкие группы организма

различного таксономического ранга служит основой для выделения специальных подразделений этой науки, например экологии растений, экологии водорослей, экологии диатомовых водорослей, экологии диатомей рода *Ceratium*. Это безусловно верно толкование экологии остается все еще достаточно широким, вследствие чего возникает необходимость уточнения объекта современной экологии даже в пределах надорганизменного уровня организации биологических систем. Так, И. И. Шмальгаузен (1961) выделяет следующие надорганизменные уровни: организменный, популяционный и биоценотический. Е. М. Лавренко (1964) именуется популяционный уровень «видовым» и добавляет четвертый — «уровень живого вещества», т. е. биосферный. Для уточнения «ведомства экологии» (т. е. какими уровнями занимается современная экология) следует осуществить небольшой экскурс в область теории систем.

Назовем системой любой реальный или мыслимый объект, целостные свойства которого могут быть представлены как результат взаимодействия образующих его частей. В таком определении системы в неявном виде отражается признание платоновского положения о том, что целое есть нечто большее, чем сумма частей. Будем именовать части «элементами» системы, а способ связи между ними — определяющим ее структуру. Таким образом, элементы образуют систему, но не входят в ее структуру. (Свидерский, 1962). Это очень важное утверждение для последующего определения содержания экологии. Структуру определяет только способ взаимодействия элементов, и в этом плане система согласно В. Василевичу и В. И. Потапову (1969) как бы включает структуру в себя, а само разнообразие элементов, т. е. их состав, рассматривается как внешний признак системы. В экологии понятие «состава», как чисто качественного признака, относится либо к видовому составу образующих сообщество организмов, либо к популяционному составу, если популяция достаточно гетерогенна и образующие ее особи выполняют в сообществе различную функцию. В последнем случае говорят о трофическом, возрастном, размерном и пр. составе популяции.

Вместе с тем структура системы отражает не просто разнообразие и интенсивность связей между элементами. Взаимодействие элементов рождает новые свойства системы, и эти свойства складываются в новые целостные характеристики. Последние невозможно понять только на основании свойств образующих систему элементов. Поэтому системный подход не конкретизирует понятие элементов, рассматривая его в виде некоего наименьшего знаменателя, некой элементарной единицы, влиянием особенностей внутренней организации которой на изучаемое поведение (свойство, целостную характеристику) системы можно пренебречь. В конечном счете природа элемента отражает лишь сложность изучаемой системы. Поэтому по природе своих элементов системы могут быть бесконечно разнообразны, и их соподчиненность

приводит к одной из особенностей, присущей всем без исключения системам — иерархичности соподчинения элементов. Так, например, различные органеллы суть элементы клетки, различные клетки суть элементы ткани, ткани — органов, органы — организмов, организмы — популяции, популяции — сообществ. Тогда клетки (органеллы) образуют подсистему в пределах более крупной системы — системы тканей. Элементы тканей (клетки) образуют подсистему по отношению к организмам и т. д. Возникает вопрос: что следует считать элементарной единицей экологии? Существуют два возможных варианта — признать такой единицей либо популяцию, либо ее особь. Если принять, что элементарной единицей следует признать популяцию, то при строгом соблюдении концепций системного анализа следует пренебречь возможным влиянием структуры популяции на особенности взаимодействия прочих популяций в рамках природного сообщества. Естественно, ни один эколог не согласится с этим, так как в действительности трудно сказать, отчего больше зависит судьба популяции: от ее внутреннего порядка, образованного внутрипопуляционными отношениями особей, или от характера их отношений с особями других популяций. Поэтому элементарной единицей в экологии следует считать особь популяции, так как выделение подсистем производится на базе структуры, т. е. характера связи между особями. Тогда совокупность особей популяции образует низшую, или элементарную, подсистему в пределах экологической системы. Совокупность популяций, выполняющих сходную функциональную роль в системе (т. е. принадлежащих к единой трофической группировке), образует следующую, промежуточную, подсистему (ассоциация, однотипное сообщество). Наконец, совокупность организмов разных трофических группировок завершает структурный ансамбль полной экологической системы. В соответствии с наличием перечисленных подсистем различают: экологию популяций, экологию ассоциаций (или однотипного, простого сообщества) и экологию биоценозов (или большого сложного сообщества).

На рис. 1.1 приведена схема строения природных экологических систем (в дальнейшем по тексту будем называть их вслед за А. Тенсли «экосистемами»). В подписи к рисунку даны некоторые определения экологических понятий, которые следует принять во внимание при чтении последующего текста вплоть до разделов учебника, раскрывающих их содержание более подробно. Это обусловлено еще и тем, что некоторые из них (например, «сообщество», «ассоциация») используются с общего согласия во многих значениях (см. Макфедьен, 1965, с. 209), а разработка универсальной терминологии в экологии, к сожалению, еще не завершена.

Итак, глобальной концепцией, пронизывающей структуру современной экологии, несомненно, оказывается концепция систем. Поэтому для понимания целостных свойств экосистем изучение

связей образующих ее элементов представляет для эколога больший интерес, чем изучение свойств самих элементов.

Эколог концентрирует внимание на исследовании связей, изменении их интенсивности во времени, т. е. на функционировании целого. Поэтому экология сегодня есть функциональная дисциплина, а функциональный подход есть главный подход в решении разнообразных задач. Георг Кларк (Clarke, 1966) назвал современную экологию «физиологией экологического комплекса в том

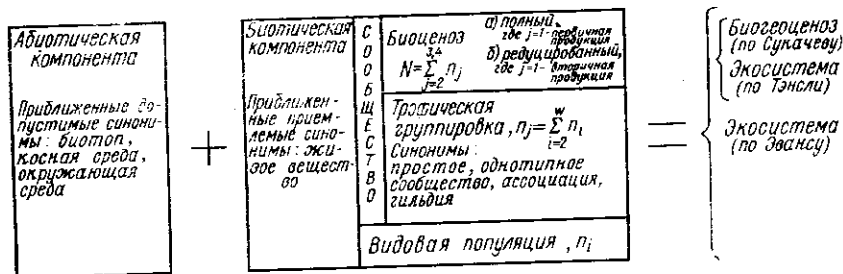


Рис. 1.1. Схема строения экосистемы и различные уровни агрегирования при описании состава ее биотической подсистемы

смысле, что она имеет дело с функциональными аспектами взаимодействий, изменений и регулирования членов сообщества и их условий обитания». Этим, в частности, подчеркивается большое внимание, которое уделяет современная экология протекающим в экосистемах процессам, общим для весьма разнородных организмов — от бактерий до млекопитающих (например, дыханию). Действительно, описательной экологии часто бывает трудно найти то общее, что объединяет организмы, относящиеся к различным систематическим группам. Описательная экология накопила огромный фактический материал, касающийся в основном состава и качественных особенностей структуры (разнообразия связей) природных сообществ. Важный шаг на пути становления современной экологии был связан с попыткой объединить внешне разнородные признаки и свойства сообществ вокруг весьма однородных функций, осуществляемых в экосистемах всех типов. Мы имеем в виду прежде всего развитие в экологии трофического и энергетического подходов, постепенно превращающих ее в науку о процессах в надорганизменных системах. При этом экологическая классификация постепенно превратилась из классификации объектов в классификацию функций и понятие функциональной (трофической) группировки (цепочечки, по Ипатову, 1966) стало казаться более важным для понимания целостных свойств экосистемы, чем понятие популяции, которая может быть и достаточно гетерогенной, так что ее трудно безоговорочно причислить к одной из таких группировок. Главным критерием принадлежно-

сти к современной экологии становится положение: считать экологическим любое исследование надорганизменного уровня, если оно имеет конечной целью осмыслить место исследуемого явления в экосистеме. Близкие исследования (сходный класс задач, идентичная аппаратура), предпринятые с любыми другими целями, будут относиться к другой научной дисциплине (например, популяционной тематике, экологической физиологии и т. д.). Таким образом, концепцию экосистемы следует считать основой конструкции экологической парадигмы¹ (Федоров, 1977), а саму экосистему — главным объектом общей экологии (Работнов, 1979).

Важно подчеркнуть также, что именно экосистема, а не сообщество является объектом экологии. Организмы, образующие простые и сложные сообщества, взаимодействуют друг с другом не вообще, а в реальном пространстве биотопа. При этом биоценоз не образует самостоятельной системы, поскольку во взаимодействие популяций включается и среда (часть биотопа), которая выступает как элемент материальной системы. Все особи сообщества, будучи в целом связаны с окружающей средой функциональной связью, извлекают из нее материальные вещества и обогащают среду продуктами жизнедеятельности. Этим самым биотоп и населяющие его организмы образуют некое функциональное единство, названное А. Тэнсли экосистемой (по В. Н. Сукачеву биогеоценоз). На этом уровне живое объединяется с неживым, но все вместе следует рассматривать, по В. Н. Беклемишеву (1964), как образование живого, ибо неживые компоненты входят во все уровни организации живого.

Косвенным доказательством того, что биоценоз (сообщество) не является самостоятельной системой, служит опыт моделирования отношений в биогеоценозе. Было показано, что устойчивая система может быть смоделирована только в том случае, если в рассмотрение вводятся и косные элементы биогеоценоза (Полетаев, 1966; Эман, 1966; Ляпунов, 1968).

Вместе с тем в аспекте общей теории систем, в кибернетическом или термодинамическом смысле, сообщество особой степени сложности с позиций его организации может рассматриваться как система, пусть даже не вполне автономная. Удобнее, однако, именовать сообщества «живыми системами», как это рекомендует делать В. Е. Заика (1967) во избежание путаницы с понятием

¹ В широком смысле слова парадигмой можно считать господствующий способ научного мышления, выраженный в некоторой законченности и относительной согласованности взглядов на окружающие явления и вещи, принадлежащие к компетенции какого-либо подразделения науки. В более узком смысле парадигмой следует считать совокупность общепризнанных предположений, видимая согласованность которых удовлетворительно объясняет подавляющее число достоверно известных фактов в области какой-либо науки. Таким образом, согласованность конструкций, образующих парадигму, позволяет рассматривать ее как систему господствующих научных убеждений, принятых (разделяемых) авторитетной частью научной общественности.

экосистема, объединяющим совокупности организмов большого сообщества (биоценоза) с их местообитанием (Tansley, 1935). Несколько позднее Ф. Эванс (Evans, 1956) предпринял попытку расширить понятие экосистемы, предложив использовать этот термин для обозначения *любой части жизни*, взаимодействующей с окружением. Согласно Ф. Эвансу, начиная от особи и кончая биосферой Земли («пленкой жизни» В. И. Вернадского), все формы жизни любого уровня сложности могут рассматриваться в качестве «живой компоненты» экосистемы. В этом случае экосистема А. Тэнсли должна быть частным случаем экосистемы Ф. Эванса, у которой живая компонента представлена биоценозом. Следует отметить, однако, что понятие экосистемы Ф. Эванса, несомненно, более широкое, чем экосистемы А. Тэнсли, вместе с тем оказывается и более неопределенным и субъективным. Так, экосистему Ф. Эванса не всегда можно назвать пространственно выраженной отдельностью, в пределах которой биотоп обнаруживает единообразие (однородность) окружающих условий. Границы между экосистемами Эванса теоретически могут быть весьма условны или даже вовсе отсутствовать, так как любая совокупность особей (или даже одна особь) в пределах биотопа (вполне ясно различимой единицы местообитания) и в пределах биоценоза, населяющего этот биотоп, рассматривается как экосистема. Гораздо удобнее для обозначения пространственно выраженной отдельности, образованной вполне автономным сообществом и взаимодействующим с ним биотопом (автономия уже подразумевает наличие границ для этого целостного образования), употреблять термин «биогеоценоз», поскольку для последнего (несмотря на тождество его с экосистемой А. Тэнсли) всегда подчеркивается признак пространственной однородности биотопа, через который не проходит, согласно Н. В. Тимофееву-Ресовскому с соавторами (1966), ни одной существенной биоценотической, почвенно-геохимической, геоморфологической и микроклиматической границы. Между тем определение экосистемы, данное А. Тэнсли (1935), не подчеркивает пространственную выраженность этого образования, хотя, возможно, и подразумевает ее. Поэтому экосистему А. Тэнсли следует считать более конкретным понятием, чем экосистему Ф. Эванса. В свою очередь биогеоценоз В. Н. Сукачева в некотором роде более конкретен, чем экосистема А. Тэнсли, несмотря на синонимичность и смысловую адекватность последних двух терминов.

Таким образом, экология как фундаментальная биологическая дисциплина изучает целостные комплексы (экосистемы), образованные сообществами различной сложности вместе с взаимодействующим с ними биотопом. Экосистемы могут рассматриваться как биокосные образования живого (в отличие от почвы, которая является неживым биокосным телом, образованным в итоге длительного функционирования экосистем в прошлом), целостные свойства которого поддерживаются благодаря функционированию

экосистем. Как функциональная дисциплина, экология изучает популяции (образованные однородными и разнокачественными особями) и их совокупности (образующие сообщества, простые и сложные), вследствие чего следует ограничить сферу этой науки популяционным и биоценотическим уровнями организации жизни. Более высокие уровни организации, связанные с изучением ландшафтов, биомов и биосферы (рис. 1.2), являются ведомством биологии лишь отчасти и не могут рассматриваться в отрыве от географических дисциплин.

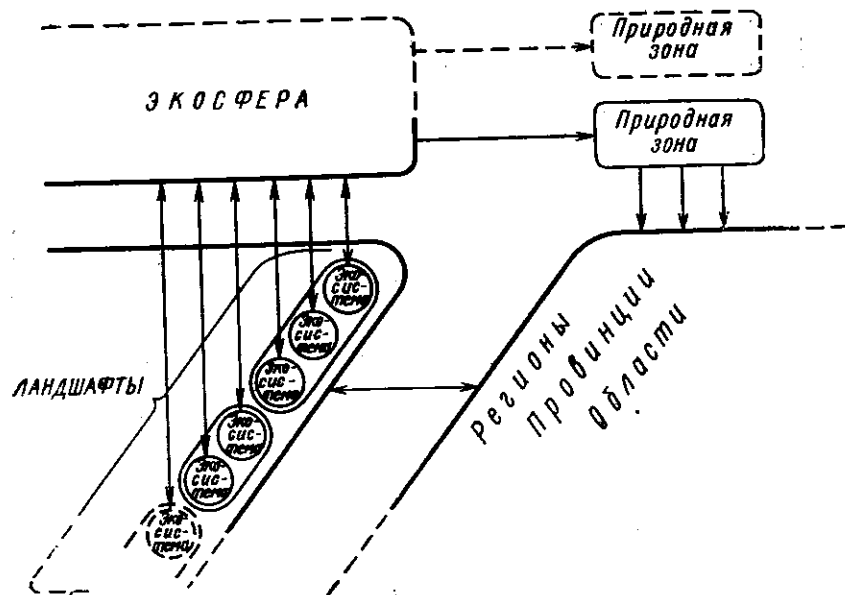


Рис. 1.2. Экосистемы как элементарные единицы, слагающие экосферу, и их последовательное объединение в геосистемы высокого уровня — ландшафты, регионы (провинции, области), природные зоны (биомы)

Существует необходимость еще одного уточнения. Несмотря на то что биогеоценоз есть частный случай экосистемы, биотической компонентой которой является сложное сообщество (биоценоз), эпизодически предпринимаются попытки противопоставить биоценологию и экологию². Такое деление не соответствует фактическому состоянию дел в современной экологии, так как противопоставление одного из разделов дисциплины ее полному содержанию лишено смысла. Можно полагать, что попытка обособления «биогеоценологии» есть следствие старого традиционного представления экологии как экологии особи (т. е. аутэкология,

² Даже программа курса по экологической специальности, утвержденная Минвузом СССР, именуется «Программой по экологии, биоценологии и охране окружающей среды».

которая более относится к экологической физиологии, исследующей организменный уровень жизни), экологии популяций (дем-экологии), которая может быть соотнесена и с популяционной биологией и экологии сообществ (синэкологии). Такое разбиение науки на разделы, соответствующие уровням организации живого, соответствует выделению подсистем в пределах более сложной системы и, видимо, может быть приемлемым. Однако оно плохо гармонирует с современной парадигмой экологии, которая сосредоточивает внимание на функционировании биокосного образования живого, между тем как составу, отражающему уровни системной организации, в ней отводится второстепенная роль. Гораздо перспективнее поэтому во всякой фундаментальной дисциплине вообще и в экологии в частности выделить общую часть, охватывающую совокупность основных теоретических положений, имеющих значение для всех входящих или обособившихся в ней направлений. Общая экология поэтому исследует законы формирования структуры, функционирования, развития и гибели природных экосистем, концентрируя внимание на связанных с этими состояниями характеристиках целостных свойств экосистем, таких как устойчивость, продуктивность, надежность функционирования, круговороте веществ и балансе энергии. Иными словами, общая экология изучает экосистему как нечто целое, стремясь определить влияние отдельных элементов или образованных ими подсистем на целостные свойства биокосного образования.

Как и в любой фундаментальной дисциплине, в экологии существует ряд частных положений, справедливых в пределах одного из направлений и, следовательно, обуславливающих специфику (особенности) функционирования образований (например, отдельных подсистем), входящих в структуру экосистемы. Частная экология поэтому исследует приложение законов общей экологии к отдельным таксономическим рангам организмов (от царства до вида), различным типам местообитаний и биогеоценозам различных биоклиматических поясов. Иными словами, частная экология изучает в экосистеме место отдельных подсистем с учетом природы и функциональных особенностей образующих их элементов, а также специфики среды (водной, наземной и воздушной) — биотопа, играющего роль косного компонента в экосистемах.

Таким образом, объектом экологии оказывается эволюционно сложившееся целостное образование, изучение которого связано с необходимостью преодоления специфических трудностей и разработкой специфической методологии эксперимента в рамках этой дисциплины. Из признания концепции системного подхода следует, что анализ, которому предшествует нарушение связей в системе, не всегда позволяет исследовать ее целостные свойства (поскольку они возникают как результат взаимодействия образующих систему элементов). Это вынуждает к разработке и применению в экологии ряда специфических приемов исследований, пригодных для изучения объективно сложного образования без

нарушения его целостности. «Изучение сообщества по самому существу не может быть ни ботаническим, ни зоологическим, а должно быть экологическим, т. е. рассматривать всех членов его в их взаимоотношениях», — писал, предвосхищая требования методологии системного подхода, Д. Н. Кашкаров (1933, с. 100), один из блестящих отечественных экологов, автор классического труда «Среда и сообщество» (1933) и первого в СССР курса по экологии животных (1949).

Разработкам в экологии специальных методов в немалой степени способствовала потребность преодоления ряда чисто практических трудностей, связанных с осуществлением экспериментов при проведении экологических исследований. Экология изучает природные экосистемы, а любой эксперимент с природой (судьбой которой человек в силу понятных обстоятельств дорожит) осложняется из-за огромного числа привходящих и трудно (а иногда и вовсе не) контролируемых факторов. Поэтому прямой эксперимент если и возможен (в этом плане более удобны водные экосистемы как относительно изолированные), то результат его трудно предсказуем. Это одно из решающих обстоятельств, почему эколог использует моделирование как специфический метод экологии, который дает возможность исследовать не сами экосистемы, а их модели, т. е. искусственные схемы с основными свойствами реальных природных систем. Однако при создании разнообразных эскизных и поисковых моделей экологу часто приходится обращаться к результатам, полученным в сфере других биологических дисциплин (прежде всего физиологии и биохимии организмов, реже — ландшафтоведению, биогеографии), что вынуждает его использовать экстраполяцию как ординарный прием для конструирования моделей. Это обстоятельство приводит к снижению эффективности использования моделей из-за снижения адекватности описания и прогностических свойств, поскольку между правомочными и правдоподобными экстраполяциями лежит дистанция огромного размера. В результате такого вынужденного заимствования происходит «засорение» экологии сопутствующими и необходимыми для построения моделей фактами из смежных научных дисциплин, что приводит в итоге к неопределенному расширению самого содержания экологии, которая из строгой научной дисциплины об экосистемах постепенно превращается в так называемую биологию окружающей среды (environmental biology), охватывающую все стороны существования и развития биосферы (рис. 1.3). Это хороший пример того, как тактическая уступка, вызванная попыткой облегчить положение дел при использовании моделирования в качестве стандартного приема получения имитационных моделей сложного целостного образования, оказывается стратегическим просчетом, приводящим к «размыванию» границ изначально четко очерченной научной дисциплины. Разумеется, моделированием не исчерпывается арсенал методов, используемых в экологических исследованиях. Подходы и

приемы изучения экосистем могут быть весьма разнообразны и существенно зависят от класса задач и целей конкретного исследования. Следует лишь подчеркнуть, что они менее специфичны, чем математическое моделирование для изучения экосистем как

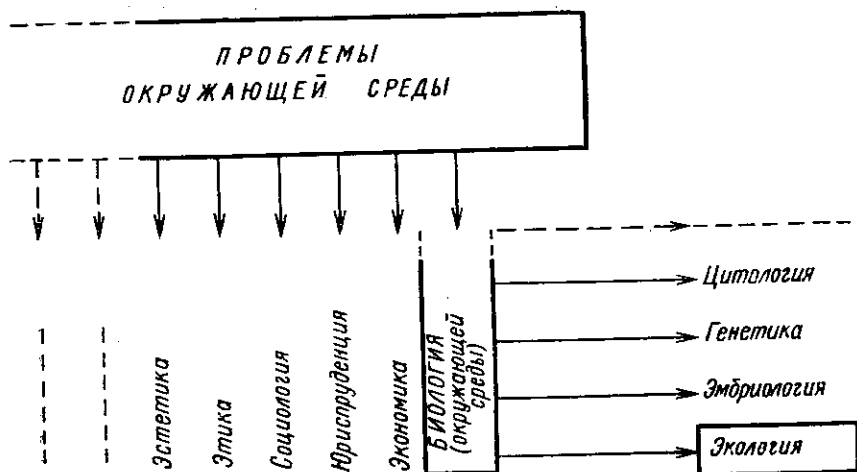


Рис. 1.3. Место экологии в системе наук

целостного биокосного образования надорганизменного уровня организации жизни. Поэтому в экологических исследованиях построение модели часто предшествует осуществлению эксперимента и направленному сбору информации из области смежных дисциплин, что подчеркивает ведущее место этого специфического приема изучения в экологии (см. гл. IV).

ГЛАВА II

СТАНОВЛЕНИЕ И РАЗВИТИЕ СИСТЕМНЫХ ИДЕЙ В ЭКОЛОГИИ¹

Возникновение термина «экология» следует, вероятно, отнести к середине прошлого столетия. Как отмечает П. Оксер (Ochser, 1959), он встречается в частном письме Г. Д. Торо, датированном 1858 г., в следующем контексте: «М-р Гоар... занимается ботаникой и экологией, намереваясь поселиться в наиболее подходящей для него части страны». Однако заслуга введения этого термина в большую науку, безусловно, принадлежит известному немецкому биологу Эрнсту Геккелю после выхода в 1866 г. его труда «Всеобщая морфология организмов». «Экологией» Э. Геккель назвал «общую науку об отношениях организмов к окружающей среде», к которой он отнес все условия существования в широком смысле слова. Согласно Э. Геккелю, эти условия частично органической, частично неорганической природы. К неорганическим условиям существования, к которым должны приспосабливаться все организмы, относятся в первую очередь физические и химические особенности местообитания (неорганическая пища, состав воды, почвы и т. д.) и климат (свет, тепло, влажность и др.).

Под органическими условиями существования Э. Геккель понимал общее отношение организма к другим организмам, с которыми он вступает в контакт и среди которых большинство способствует его пользе или вредит (см. подробнее: Ушман, 1970, с. 15—16).

В другой наиболее известной своей книге «Естественная история миротворения» Э. Геккель писал, что к сфере экологии относятся «крайне сложные и запутанные явления, которые определяются отношениями организмов к окружающей среде, к органическим и неорганическим условиям жизни; это так называемая «экономия природы», взаимоотношение между всеми организмами, которые живут совместно на одном и том же месте. Механическое объяснение этих экологических явлений дает учение о

¹ Подробное изложение истории экологии дано в следующих публикациях: Allee et al. (1949); «Очерки по истории экологии» (1970).

приспособлении организмов к окружающей их среде, их изменении в борьбе за существование, при паразитизме и т. п.» (Геккель, 1909, с. 66).

Такое понимание предмета экологии получило широкое распространение и принимается рядом ученых и в настоящее время. Вместе с тем, как при жизни Э. Геккеля, так и на протяжении всего последующего развития экологии, вокруг вопроса о предмете и статусе этой науки среди биологических дисциплин велась оживленная, а порой даже весьма острая полемика (Новиков, 1970; Дементьев, 1970). И действительно, изучение отношений организмов с окружающей средой — слишком общая формулировка, не позволяющая выделить специфику экологии как самостоятельной дисциплины в обширном семействе биологических наук.

Э. Макфедьен выразил эту проблему в следующем полемическом заключении: «Приходится признать, что эколог — это некто вроде дипломированного вольнодумца. Он самовольно бродит по законным владениям ботаника и зоолога, систематика, зоопсихолога, метеоролога, геолога, физика, химика и даже социолога; он браконьерствует во всех названных и во многих других уже сложившихся и почтенных дисциплинах. Ограничить сферу деятельности эколога — действительно важная проблема, и в ее разрешении заинтересованы прежде всего сами экологи» (Макфедьен, 1965, с. 15).

Некоторые исследователи видели решение проблемы в провозглашении популяции специфическим предметом экологии. Так, по Э. Макфедьену, популяция организмов служит естественным и наиболее перспективным объектом изучения эколога. Присоединяясь к этой точке зрения, С. С. Шварц (1970) писал, что современная экология есть наука о взаимоотношении организмов и среды на популяционном уровне. Как оказалось впоследствии, основной путь развития экологии лежал в ином направлении, хотя эта ветвь и привела к формированию популяционной биологии как особой биологической дисциплины, изучающей видовой популяционный уровень организации жизни.

Р. Маргалейф (Margalef, 1968) писал: «Я утверждаю, что экология является исследованием систем на таком уровне, когда особи могут рассматриваться как элементы взаимодействия друг с другом, или со свободно организованной матрицей окружающей среды. Системы на этом уровне рассмотрения называются экосистемами, и экология несомненно является биологией экосистем».

С другой стороны, в современной науке широко распространены эклектичные по своей сути попытки чрезмерного расширения рамок экологии даже по сравнению с первоначальной трактовкой Э. Геккеля. В качестве характерного примера приведем точку зрения видного американского эколога Ю. Одума, согласно которому экология имеет дело специально с биологией групп организмов и функциональными процессами на земле, в океане и пресных водах, вследствие чего лучше рассматривать ее как нау-

ку о структуре и функциях природы (Odum, 1963, p. 3). Классическим образом широкого толкования экологии служит книга У. Олли с соавторами «Принципы экологии животных» (Allee et al., 1949), которая представляет собой замечательную сводку теоретических представлений и фактического материала более чем за 50 лет развития этой дисциплины. Тенденция к эклектическому расширению предмета экологии получила широкое распространение среди небиологов нашего времени в 60—70-х гг. в условиях обострения «экологического кризиса». Примером безмерного расширения толкования экологии может служить мнение О. С. Колбасова (автора книги «Экология: политика — право», 1976), согласно которому совокупность всех проблем взаимодействия общества и природы, взятая в их научном отражении, и составляет содержание науки экологии... В рамках экологической науки, по О. С. Колбасову, исследуются все явления и взаимосвязи, свойственные взаимодействию общества и природы. Этот единый комплекс отражает все возможные аспекты научного понимания действительности — естественный, технический, гуманитарный и т. д. Любопытно отметить, что С. С. Шварц (1973) также признавал, что экология, возникшая более 100 лет назад как учение о взаимосвязи «организм — среда... на наших глазах становится теоретической основой поведения человека индустриального общества в природе».

Экология — биологическая дисциплина. В наше время бурного развития человеческого общества наметилась тенденция (главным образом среди небиологов) к отождествлению экологии с наукой об окружающей среде (environmental science). Вероятно, такой науки в действительности нет, но легко можно представить, насколько упростилась бы задача определения места экологии в системе естественных и социальных дисциплин, если бы наука об окружающей среде получила права гражданства. Междисциплинарный комплекс проблем, относящийся к различным отраслям науки, связан с одним тревожащим человечество фактом — возрастающим влиянием человеческой деятельности на судьбу окружающей нас природы. На рис. 1.3 представлен ряд научных дисциплин, интересы которых затрагивают разнообразные аспекты прогноза последствий этого процесса для будущего человечества. Среди них определенное место занимает и биология окружающей среды (environmental biology). На долю экологии, изучающей организмы в их естественном природном окружении, т. е. в сообществах больших и малых, которые развиваются, занимают новые территории, растут и умирают, приходится серия биологических задач, касающихся воздействия на эти процессы человеческой деятельности. Вряд ли целесообразно выделять в рамках экологии какую-либо специальную область, связанную с изучением влияния на жизнь организмов изменяемой человеком среды. Действительно, говорить об «экологии окружающей среды» (environmental ecology) не имеет смысла по той простой причине, что

окружающая среда (в широком обобщенном значении этого понятия) не просто влияет на судьбу населяющих ее организмов, но оказывается материальной составной частью процессов, осуществляемых организмами в естественной, природной, обстановке.

Из числа других проблем прикладного характера, в решении которых экология играет важнейшую роль, назовем охрану окружающей среды. Экология, отвечая в конечном счете на вопрос: «сколько организмов населяет данную местность, где и когда их можно встретить, и почему» — оказывается биологическим фундаментом, на который опирается человек в принятии превентивных мер, направленных на сохранение окружающей его природы. Таким образом, решение проблем, связанных с защитой окружающей среды, выходит за рамки компетенции эколога, но не может быть осуществлено без его участия.

Участие экологов в решении целого ряда междисциплинарных проблем и прикладных задач не дает никаких оснований ни для отождествления экологии с биологией окружающей среды, ни для выделения ее из спектра биологических наук и обособления в некую естественнонаучную дисциплину, в компетенцию которой входит вся биосфера.

Подробному обсуждению положения экологии в системе других дисциплин посвящен целый ряд специальных работ, среди которых отметим книги Е. К. Федорова (1972, 1977) и Б. Коммонера (1974, 1976).

Развитие экологии в 60—70-х гг. нашего века продемонстрировало несостоятельность как ограничения экологии «популяционными» рамками, так и беспредельного расширения ее предмета. Ошибочность первого из этих путей состоит в отсутствии целостного, синтетического подхода, в преувеличенном внимании к исследованию отдельных биотических элементов (популяции) в ущерб раскрытию взаимосвязей между элементами всего природного комплекса, включая и абиотические составляющие.

Второй путь, дающий расширенную трактовку предмета экологии, оказывается новым вариантом старого взгляда на экологию прежде всего как на естественную историю Земли со всеми вытекающими из этого «натурфилософскими грехами» (например, попытка провозгласить экологию «теоретической основой поведения человека индустриального общества в природе»).

Поэтому не случайно, что уже на ранних этапах развития экологии возникло, быстро прогрессировало и в настоящее время заняло положение господствующей парадигмы третье направление в толковании содержания экологии. Его отличительной чертой выступает синтетический подход к изучению природных комплексов и признание основным объектом исследования в экологии экосистемы в целом как устойчивого комплекса популяций растений, животных и микроорганизмов и населяемой ими территории или акватории, включая прилегающий слой атмосферы, а также (в случае наземных или донных экосистем) подстилающий почву

грунт и грунтовые воды, если они активно взаимодействуют с почвой, водной массой или с организмами.

Одним из первых естествоиспытателей, кто ощутил необходимость синтеза наук при изучении природного комплекса, включающего живые и неживые элементы, был великий немецкий естествоиспытатель Александр Гумбольдт. Выдвигая задачу целостного изучения природы, он писал:

«Я буду собирать растения и минералы, производить астрономические наблюдения при помощи превосходных инструментов, исследовать химический состав воздуха... Но все это не составляет главной цели моего путешествия. Мое внимание будет устремлено на взаимодействие сил, влияние неодушевленной природы на растительный и животный мир, их гармонию.

Природа, рассматриваемая в целом, созерцание полей и лесов дает наслаждение, которое значительно отличается от того, которое вызывает анатомирование какого-либо организма или изучение его достойной удивления структуры. Здесь детали вызывают любознательность, там же целое оказывает действие на фантазию» (Гумбольдт, 1936а, с. 66).

Стремление А. Гумбольдта рассмотреть целостный облик природы там, где его современники воспринимали гармонию природы во взаимном приспособлении образующих ее частей, послужило толчком к постепенному развитию в науке XIX и первой трети XX вв. понятия о целостных надорганизменных природных комплексах из живых и неживых компонентов, ведущего свое происхождение прежде всего из геоботаники и гидробиологии, а также из почвоведения, ландшафтоведения и ряда других естественных наук.

Одновременно с А. Гумбольдтом на существующее в природе единство организации указывал в своей знаменитой работе «Жизнь животных по отношению ко внешним условиям» русский зоолог Карл Францевич Рулье. В своем труде он обращает внимание не просто на влияние внешних условий на проявление жизни, а впервые в отечественной литературе подчеркивает мысль о взаимовлиянии живой и неживой природы, о «непрестанно перекрещивающихся отношениях организации и образа жизни». Его перу принадлежат страстные строки любви к окружающей природе, свидетельствующие о глубоком проникновении в ее суть и понимании внутренних законов ее развития в повсеместно наблюдаемых картинах ее проявления. «Вместо путешествия в отдаленные страны, на что так жадно кидаются многие, приляг к лужице, изучи подробно существа — растения и животных, ее населяющих, в постепенном развитии и взаимно непрестанно перекрещивающихся отношениях организации и образа жизни.

...Полагаем задачей, достойной первого из первых ученых обществ, назначить следующую тему для ученого труда первейших ученых: «Исследовать три вершка ближайшего к исследователю болота относительно растений и животных, и исследовать их в

постепенном взаимном развитии организации и образа жизни посреди определенных условий» (Рулье, 1954, с. 228—229).

Сегодня мы вправе считать К. Ф. Рулье наряду с А. Гумбольдтом предтечами системного изучения природы, провозвестниками идей целостного восприятия ее организации, т. е. именно концепции экосистемы, разработанной в 30-е гг. нашего столетия, но широко распространенной, только в настоящее время.

Если Э. Геккеля можно считать основателем экологии как особой дисциплины, то Ч. Дарвин — создатель ее биологического фундамента. Действительно, взгляд Ч. Дарвина на борьбу за существование не только как на борьбу организмов друг с другом, но и с окружающей абиотической средой послужил тем научным фундаментом, на котором Э. Геккель возвел здание своей науки об «экономии природы».

Общее положение о необходимости целостного синтетического подхода к изучению природы и взаимодействия с ней человеческого общества было сформулировано Ф. Энгельсом как обобщение достижений естествознания XIX в. (Энгельс, 1967, т. 20, с. 496).

Важным шагом на пути экологии к адекватному описанию целостных природных комплексов следует считать введение К. Мебиусом понятия о биоценозе. Характеризуя сообщество организмов устричной банки, он назвал биоценозом «объединение живых организмов, соответствующее по своему составу, числу видов и особой некоторым средним условиям среды, объединение, в котором организмы связаны взаимной зависимостью и сохраняются благодаря постоянному размножению в определенных местах...». Если бы одно из условий, согласно К. Мебиусу, отклонилось на некоторое время от обычной средней величины, изменился бы весь биоценоз... «Биоценоз также претерпел бы изменения, если бы число особей увеличивалось или уменьшалось благодаря деятельности человека или же один вид полностью исчез из сообщества, или, наконец, в его состав вошел новый...» (Möbius, 1877). Таким образом, К. Мебиус признавал значение абиотических условий среды, совокупность которых позднее была названа Ф. Далем (Dahl, 1903) биотопом. Однако в качестве целостной системы К. Мебиус рассматривал только биоценоз как сообщество, в котором сумма видов и особей, постоянно ограничиваемая и подвергающаяся отбору под влиянием условий жизни, благодаря размножению, непрерывно владеет определенной территорией.

По-видимому, первым, кто рассмотрел природный комплекс живых организмов и их абиотического окружения в качестве целостной системы и предложил для его обозначения специальный термин — «микрокосм», был С. А. Форбс (Forbes, 1887), который назвал микрокосмом озеро вместе с населяющими его организмами. Он подчеркивал, что воздействие на отдельные компоненты неминуемо влечет и изменение всего целого; в то же время анализ целого является необходимым условием удовлетворительного понимания любой его части.

В условиях водоемов целостное взаимодействие биотических и абиотических факторов проявляется особенно отчетливо. Поэтому не случайно именно в гидробиологии в конце XIX — начале XX в. начали успешно разрабатываться проблемы взаимодействия биоценоза и биотопа как компонентов некоторого единого целого (Hensen, 1887; Джонстон, 1919). В отличие от гидробиологии, в наземной экологии с ее рано возникшим делением на «экологию растений» и «экологию животных» абиотические компоненты долгое время рассматривались только как внешние факторы. Весьма знаменательно, что необходимость синтетического подхода к изучению наземных экосистем была впервые осознана и сформулирована в виде основополагающей концепции не представителями вышеназванных разделов экологии, а ученым, работавшим над изучением почвы — природного тела, в образовании которого в неразрывном единстве сплелись биотические (растения, животные, микроорганизмы) и абиотические (метеорологические, литологические, гидрологические) факторы. Это произошло в самом конце XIX в., когда с призывом развернуть междисциплинарные комплексные исследования целостных природных систем выступил выдающийся русский ученый-естествоиспытатель, основатель научного почвоведения, В. В. Докучаев. Он пришел к этим идеям в ходе своих почвенных, геологических и ботанических исследований в различных областях европейской части России и Кавказа. Признавая и высоко оценивая достижения аналитического естествознания XIX в., В. В. Докучаев в качестве существенного недостатка отмечает присущее этому периоду увлечение частностями.

«Изучались, главным образом, отдельные тела, — минералы, горные породы, растения и животные, — и явления, отдельные стихии, огонь (вулканизм), вода, земля, воздух, в чем, повторяем, наука и достигла, можно сказать, удивительных результатов, но не их соотношения, не та генетическая, вековая, и всегда закономерная, связь, какая существует между силами, телами и явлениями, между мертвой и живой природой, между растительными, животными и минеральными царствами, с одной стороны, человеком, его бытом и даже духовным миром — с другой. Именно эти соотношения, эти закономерные взаимодействия и составляют сущность познания естества, ядро истинной натурфилософии, — лучшую и высшую прелесть естествознания» (Докучаев, 1949, с. 317).

Начало практического осуществления этой широкой программы применительно к наземным природным комплексам связано с именем Г. Ф. Морозова (1867—1920 гг.) — создателя учения о лесе. Завершая свой знаменитый труд, он подчеркивал, что лес и его территория должны сливаться для нас в единое целое, в географический индивидум или ландшафт. Необходимо меньше сразу смотреть и на лес, и на занятую им среду. Сложный почво-образовательный процесс протекает под влиянием определенного климата строго закономерно во всех своих особенностях и частях.

Климат, точно в зеркале, находит свое отражение в характере почвообразовательного процесса, который обуславливается еще местным рельефом и составом материнской породы. В связи с всеми этими условиями находится и группировка растений и лесных пород, в частности, их взаимные отношения друг к другу и т. д. Лес, подобно рельефу, увеличивает поверхность, на которой может развиваться жизнь, и делает ее более разнообразной в разных своих частях, видоизменяя занятую им среду. Многим формам леса свойственна определенная фауна, в зависимости от которой протекают многие явления в жизни лесного ландшафта. Лес в наших представлениях поэтому вырастает в понятие очень широкое, биогеографического характера. Как писал Г. Ф. Морозов (1925): «Это целое обобщение не только растительных, но и животных форм, существующее под властью внешней географической среды и в связи с нею. Такое целостное представление о лесе создает необходимость изучать как сам лес, как таковой, так и разные стороны его жизни с условиями, их порождающими» (Морозов, 1925, с. 319—320, 322—323).

К сходным идеям пришел Р. И. Аболин (1914) на основании изучения болот. Он считал, что поверхностная оболочка Земли, названная им «эпигемой» (что примерно соответствует понятию об экосфере или биогеоценотической оболочке), слагается из отдельных участков, называемых «эпиморфами» (примерно соответствует понятию о биогеоценозах). В пределах эпиморфы рельеф, грунт, почва и растительность сочетаются и взаимодействуют между собой, причем внутри ее характер взаимодействий сохраняется относительно однородным.

В середине 20-х гг. нынешнего столетия А. Тинеман (Thienemann, 1925) рассматривал озеро вслед за С. А. Форбсом как «микрокосм», в котором биоценоз и биотоп образуют органическое единство. Е. Маркус (Markus, 1925) выделял подобные единства, называя их «природными комплексами». К. Фридерикс ввел понятие «голоцен», под которым понималось целостное единство биоценоза и биотопа, включая и приземный слой атмосферы. Примерами голоценов К. Фридерикс считает лес, озеро, болото.

Представления о целостности природных комплексов, объединяющих сообщества живых организмов и абиотические условия их обитания, сформулированные в основном трудами одиночек (европейских исследователей), не стали системой господствующих взглядов в научных кругах того времени. Опережая свое время и горячо пропагандируемые их сторонниками, эти идеи наряду с пониманием встретили и резкую критику. Одна из причин состояла, по-видимому, в том, что защитники идеи целостности природных комплексов, в особенности К. Фридерикс, формулировали свои идеи довольно туманно, часто связывая их с философскими представлениями, казавшимися неприемлемыми большинству западных и американских естествоиспытателей, настроенных преимущественно в позитивистском духе.

Главная же причина заключалась в том, что в этот период развития экологии как самостоятельной дисциплины внимание ученых было привлечено к изучению биоценозов как наиболее динамичной, активной части природных комплексов.

В ходе биоценотических исследований, проведенных как отечественными учеными (Зернов, 1908, 1912; Сукачев, 1918, 1925, 1931; Беклемишев, 1923, 1928, 1931; Верещагин, 1923; Резвой, 1924; Кашкаров, 1933; Павловский, 1937; и др.), так и зарубежными исследователями (Dahl, 1908; Petersen, 1911—1913, 1915, 1918; Schelford, 1913; Clements, 1916; Hesse, 1924; Grinnell, Storer, 1924; Thienemann, 1926; Elton, 1927, 1933; Bodenheimer, 1938; Clements, Shelford, 1939), были получены первые систематические описания состава биоценозов и их приуроченности к тому или иному местообитанию.

Трудности правильного понимания роли абиотических факторов в функционировании всего природного комплекса усугублялись еще и тем, что многие экологи разделяли концепцию Ф. Кlementsа (Clements, 1916), согласно которой биотическое сообщество (биоценоз) есть своего рода сверхорганизм, очередная ступень в организации живой протоплазмы по иерархии: клетка... организм... сообщество (сверхорганизм). Из этой позиции неизбежно следовало противопоставление биоценоза биотопу так же, как организма — окружающей его неживой среде.

Довольно неожиданно внимание научного мира к проблеме взаимодействия живых организмов с неживой (косной) природой было привлечено трудами русского геохимика В. И. Вернадского (1926). В созданном им учении о биосфере не только рассматривались основные свойства живого вещества и влияние на него косной природы, но впервые было раскрыто грандиозное обратное влияние жизни на абиотическую среду (атмосферу, гидросферу, литосферу) и формирование в результате этого исторического процесса особых биокосных природных тел, таких как почва. Из учения В. И. Вернадского вытекала необходимость комплексного изучения живых, косных и биокосных компонентов биосферы в их динамическом единстве. Таким образом, учение В. И. Вернадского о биосфере сыграло важную роль в подготовке экологов к целостному восприятию природных комплексов.

Однако окончательные предпосылки для утверждения системной концепции созрели в ходе интенсивного развития экспериментальной и теоретической экологии в 20—30-е гг. Опыт широкого и углубленного изучения состава, структуры, функционирования и эволюции важнейших типов сухопутных и водных биоценозов в ряде стран (Великобритания, СССР, США и др.) с неизбежностью приводил к выводам о необходимости комплексного изучения биоценоза и биотопа. Только охватив весь этот целостный комплекс, можно понять его развитие и управлять им.

С особой убедительностью эти выводы были сформулированы английским геоботаником А. Тэнсли, которому принадлежит честь

введения в экологию термина «экосистема». Критикуя теорию Ф. Клементса о биотическом сообществе как сверхорганизме и особенно неудачные попытки ее применения Дж. Филипсом к различным проблемам экологии растений, А. Тэнсли *противопоставил концепции сверхорганизма концепцию экосистемы*. В ставшей теперь классической статье «Правильное и неправильное использование концепций и терминов в экологии растений» А. Тэнсли последовательно развивает взгляд на экосистему как целостное образование, включающее не только организмы, но и весь комплекс физических факторов местообитания в самом широком смысле. Соглашаясь с тем, что организмы могут претендовать на то, чтобы им уделяли основное внимание в экологических исследованиях, А. Тэнсли вместе с тем обратил внимание на невозможность отделения организмов от непосредственно окружающей их среды, вместе с которой они образуют одну физическую систему.

Утверждая, что именно так образованные системы оказываются, с точки зрения эколога, основными единицами природы на земной поверхности, А. Тэнсли подчеркнул, что именно «внутри каждой такой системы происходит взаимообмен самого различного рода, не только между организмами, но и между органическими и неорганическими компонентами. Эти «экосистемы», как мы можем их называть, бывают самых разных типов и размеров. Они образуют одну категорию среди многообразия физических систем вселенной, простирающегося от вселенной в целом вниз до атома» (Tansley, 1935, p. 299).

Анализируя это определение, подчеркнем, что А. Тэнсли понимал под экосистемами целостные подсистемы природы, в которых «как организмы, так и неорганические факторы выступают компонентами, находящимися в относительно устойчивом состоянии» (Ibid, p. 306), причем ведущим компонентом выступает растительность. Развивая эту идею, А. Тэнсли отмечал в другой своей работе, что растительная группировка, рассматриваемая как система, включающая не только растения, которые ее образуют, но и животных, существование которых связано с наличием этих растений, а также все физические и химические компоненты непосредственного окружения или обитания, образует в совокупности четко выраженную замкнутую (самостоятельную) целостность. Такая система, по мнению А. Тэнсли, «может быть названа экосистемой (ecosystem), поскольку она ограничена определенным участком территории, который можно назвать экотопом (ecotope, ср. греч. topos — место) природной среды, своего рода жилищем (ойкос, ср. греч. oikos — дом) для населяющих его организмов» (Tansley, 1939, p. 228). Таким образом, экосистемами А. Тэнсли называл только системы одного уровня иерархии (с точки зрения геоботаники отвечающего уровню конкретных фитоценозов), в отличие от нижележащего уровня компонентов экосистемы (т. е. популяций растений, животных и микроорганизмов, почвы, локальной атмосферы и др.) и вышележащего уровня ландшафтов

(т. е. комплексов геоморфологически сопряженных экосистем).

В отечественной литературе по экологии осознание недостаточности биоценотического подхода при решении задач изучения и управления (биокосными) природными комплексами проявилось в разработке В. Н. Сукачевым в начале 40-х гг. учения о биогеоценозе. Последний рассматривается как совокупность на известном протяжении земной поверхности однородных природных явлений (атмосферы, горной породы, растительности, животного мира и мира микроорганизмов, почвы и гидрологических условий), имеющая специфику взаимодействий слагающих ее компонентов и определенный тип обмена веществом и энергией между собой и с другими явлениями природы.

40—50-е гг. были отмечены расширением исследований экосистем (биогеоценозов), рассматриваемых как целостные образования (Patten, 1959; Ovington, 1960, 1962; Duvigneaud, 1962 и др.). Особенное развитие получило трофодинамическое направление изучения экосистем (Lindemann, 1942; Odum, 1957; Ивлев, 1955). Замечательный итог этого периода развития комплексных экологических исследований — книга «Основы лесной биогеоценологии», опубликованная в 1964 г. коллективом авторов под руководством В. Н. Сукачева. В ней предпринята попытка с единых биогеоценотических позиций, во-первых, дать характеристику всех основных компонентов леса, во-вторых, описать их взаимосвязи друг с другом и с внешней средой и, в-третьих, путем синтеза этой информации представить лесной биогеоценоз как сложную целостную динамическую систему, раскрыть количественные закономерности ее функционирования и эволюции.

Если в решении первых двух задач был достигнут несомненный успех, то о третьей задаче этого нельзя сказать. Синтетическое количественное описание лесного биогеоценоза было намечено в статье В. Д. Александровой (1964), помещенной в заключительной части «Основ лесной биогеоценологии». Однако направление исследований, которое представлялось тогда центральным при изучении структуры и функций биогеоценоза, «выяснение потоков информации, поступающей в систему, и установление способов переработки, а также выявление методами теории информации и кибернетики решающей роли обратных связей в достижении эффекта регулирования» (Александрова, 1964, с. 503—506), в действительности оказалось не столь эффективным.

Гораздо более плодотворным стало направление, основанное на количественном описании процессов вещественно-энергетического обмена в экосистемах, т. е. «системный подход». При этом информационные связи служат лишь подчиненным, хотя и весьма полезным средством описания динамики обменных процессов внутри экосистемы, а также между экосистемой и ее внешней средой (другими экосистемами, макроклиматом и др.). Эффективное осуществление методологии системного подхода стало возможным только в середине 60-х гг., когда в распоряжение эколо-

тов поступили мощные ЭВМ и были разработаны методы моделирования сложных динамических систем, главным образом в аэрокосмических и технических исследованиях, которые в совокупности получили название системного анализа.

Именно к этому периоду относится появление первых публикаций по математическому моделированию динамики экосистем (биогеоценозов) в нашей стране (Ляпунов, 1966, 1968; Поletaев, 1966; Винберг, Анисимов, 1966; Эман, 1966) и за рубежом (Olson, 1963; Watt (ed.), 1966; Van Dyne, 1966, 1969; Davidson, Clymer, 1966; Holling, 1966; Levins, 1966; King, Paulik, 1967; Odum, 1967). Начиная с этого времени применение в экологии системного анализа все более расширялось, что сопровождалось не только усовершенствованием модели и приемов моделирования, но и чрезвычайно плодотворным обратным влиянием моделирования на стратегию и тактику экологических исследований и даже методологические установки экологов.

Успехи в изучении и моделировании экосистем, особенно результаты проектов экологического моделирования в рамках Международной биологической программы (Timin, Collier, 1972; Van Dyne, 1972; Park, 1974; Randel, Moore, 1974; Goodall, 1975; O'Neill, 1975; Overton, 1975; Anway, 1976), способствовали окончательному утверждению системной парадигмы, опирающейся на концепцию экосистемы как основы современной экологии (Dale, 1970; Odum, 1971; Watt, 1973; Reichle, 1975; Reichle, O'Neill, Hargis, 1975; O'Neill, 1976; Федоров, 1977; Гильманов, 1978а).

Современная экология представляет собой учение об экосистемах, раскрывающее закономерности их состава, структуры, функционирования и эволюции. Однако такая трактовка содержания экологии все еще не стала общепризнанной, все еще существуют как открытые, так и молчаливые противники концепции экосистемы. Например, в известных курсах Ч. Кребса (Krebs, 1972) и Р. Риклефса (Ricklefs, 1973) концепция экосистемы практически игнорируется; в ряде других курсов (Kormondy, 1969; Pielou, 1969; Kühnelt, 1970; Kershaw, 1973; Poole, 1974; Дажо, 1975; Stuggen, 1978) это понятие вводится и достаточно подробно разбирается, однако оно не выполняет приличествующей ему роли основной концепции современной экологии, определяющей ее содержание и основы методологии. По этой причине употребление термина «системная экология» все еще имеет смысл. Присоединяясь к Ю. Одуму (1975, с. 15), можно сказать, что задача системной экологии состоит в описании принципов, упрощений и абстракций, к которым необходимо научиться сводить многообразие реального мира природы, прежде чем приступить к построению его математических моделей. В этом случае моделирование следует считать специфическим методом системной экологии, с помощью которого исследуются законы функционирования и развития экосистем во времени и пространстве.

ГЛАВА III

ПОНЯТИЕ ОБ ЭКОСИСТЕМАХ И ИХ МЕСТО В ОРГАНИЗАЦИИ БИОСФЕРЫ

Активная протоплазма чрезвычайно широко распространена на нашей планете. Организмы с большей или меньшей плотностью населяют подавляющую часть поверхности суши и всю толщину пресных и соленых вод. На карте распределения биомассы на Земле (рис. III.1) хорошо видна высокая неоднородность распределения живого вещества. Оболочка Земли, в которой в настоящее время поддерживается жизнедеятельность активной биомассы, называется *современной биосферой*, или *экоферой*.

Исторически для обозначения области современной жизни на Земле различными учеными предлагался целый ряд терминов. Впервые, по мнению В. И. Вернадского, к идее биосферы пришел Ж.-Б. Ламарк, хотя он и не ввел для ее обозначения специального термина. А. Гумбольдт в своих трудах поэтично писал о растительном покрове Земли, подобном разнообразно сотканному ковру, которым богатая цветами флора покрывает обнаженное тело Земли.

Термин «биосфера» для обозначения области земной поверхности, населенной жизнью, был впервые введен австрийским геологом Эдвардом Зюссом (Suess, 1873). Небольшая книжка Э. Зюсса, посвященная геологии Альп, в которой понятие «биосфера» вошло как бы мимоходом, не была замечена естественными исследователями своего времени и не оказала сколько-нибудь заметного влияния на развитие биологической мысли. Кроме того, содержание термина «биосфера» в ней не было определено достаточно строго, так что оставалось не вполне ясным, относится ли оно к области проявлений современной жизни или охватывает также и геологические слои, образованные в предшествующие геологические эпохи, в которых существовала жизнь.

Несколько десятилетий спустя В. И. Вернадский (1919, 1926) фактически переоткрыл термин «биосфера», наполнив его содер-

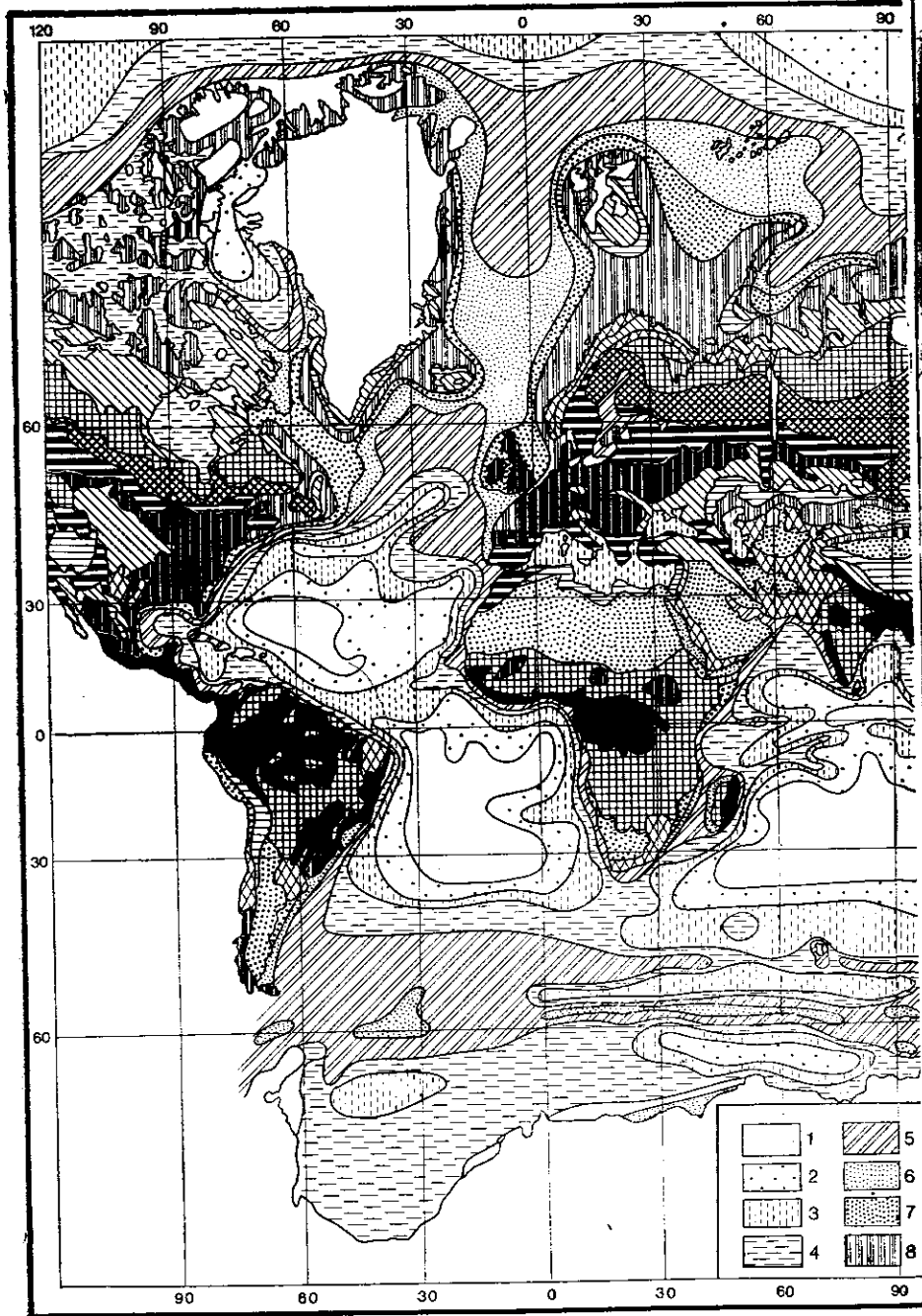
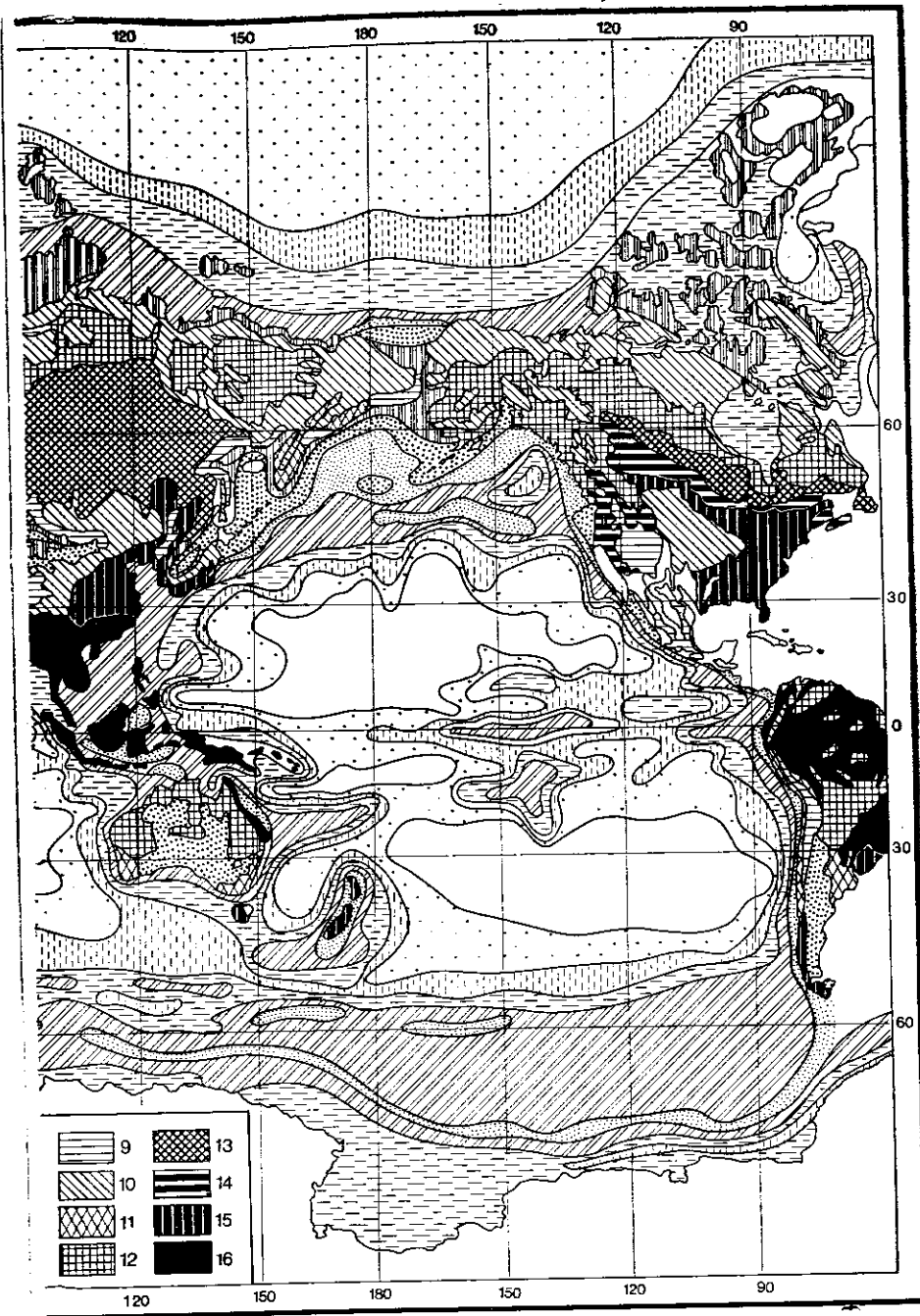


Рис. III.1. Картограмма распределения биомассы на земле (по Суевой, 1973).
 2 — 0.01—0.02; 3 — 0.02—0.03; 4 — 0.03—0.05; 5 — 0.05—0.1; 6 — 0.1—0.2.
 0.6—1.25 (суша); 9 — 1.0—2.0 (океан), 1.25—3.12 (суша); 10 — более 2.0
 37.5—75; 14 — 75.0—100.0; 15 — 100.0—125.0; 16 — более 125.0



Условные обозначения биомассы в сыром весе, кг/м². Океан: 1 — менее 0.01;
 Океан, суша: 7 — 0.2—0.5 (океан), менее 0.6 (суша); 8 — 0.5—1.0 (океан),
 (океан), 3.12—6.25 (суша). Суша: 11 — 6.25—12.5; 12 — 12.5—37.5; 13 —

жанием и развил представление о биосфере как общепланетарной оболочке, охватывающей толщу тропосферы, гидросферы, осадочных (и, возможно, гранитных) пород литосферы в ходе всей геологической истории Земли. В. И. Вернадский впервые указал на активную преобразующую деятельность древних и современных организмов в изменении «лика Земли». Грандиозные масштабы этого процесса позволили В. И. Вернадскому развить учение о космической роли жизни в геологической истории Земли, что, несомненно, дает право считать его основателем учения о биосфере.

Несмотря на широкую известность идей и работ В. И. Вернадского, для обозначения *современного слоя активной жизни*, «пленки жизни» (по В. И. Вернадскому), «приюта всего, что населяет нашу Землю» (Wagner, 1923), неоднократно предпринимались попытки введения новых терминов. Еще в 1914 г. для характеристики поверхностной оболочки нашей планеты, в пределах которой растительный покров взаимодействует с почвой, грунтом, рельефом и другими факторами, Р. И. Аболин предложил термин «эпигенема». Из понятный аналогичного содержания, принадлежащих более поздним авторам, упомянем следующие: «фитосфера» В. С. Говорухина (1949), «биогеосфера» Ю. К. Ефремова (1959), «ландшафтная сфера» Ф. Н. Милькова (1959), «биогеоценотический покров» В. Н. Сукачева (1964), «фитогеосфера» Е. М. Лавренко (1964), «витасфера» А. Н. Тюрюканова и В. Д. Александровой (1969). Мы отдаем предпочтение термину «экосфера», предложенному Л. Колом (Cole, 1958) для обозначения совокупности всего живого на Земле вместе с его непосредственным окружением и ресурсами. Уточняя это понятие, мы рассматриваем экосферу как глобальную систему, объединяющую все современные экосистемы Земли.

Верхняя граница экосферы проходит на высоте нескольких (не более 30) метров над поверхностью растительного покрова на суше или над уровнем океана. Нижняя граница в наземных условиях определяется глубиной первого водоупорного горизонта в подстилающей почве грунтовой толще, на котором удерживается первый от поверхности горизонт вод, называемых *грунтовыми водами* (если они залегают достаточно близко от поверхности и активно взаимодействуют с почвой и растительностью), или максимальной глубиной проникновения корней растений и ходов роющих животных. В водной среде нижняя граница экосферы соответствует максимальной глубине сохранения биологической активности в донных осадках.

Таким образом, экосфера непрерывной оболочкой одевает земной шар, а ее протяженность по вертикали меняется от долей метра — в областях чрезвычайной скудности жизни (арктические и антарктические пустыни, наскальные пленки микроорганизмов или лишайников и т. д.) до десятков и сотен метров — в лесах на суше (например, леса из секвойи или эвкалипта) и от единиц до тысяч метров — в морях и океанах.

Хотя процессы жизнедеятельности современных организмов сосредоточены только в экосфере, влияние живого вещества (современного или существовавшего в прошлом) ощущается далеко за ее пределами. Именно поэтому биосфера В. И. Вернадского (как область существования всех былых экосфер) простирается далеко за пределы современной экосферы, охватывая по вертикали слой толщиной в несколько километров (рис. III.2).

Покрывающая Землю непрерывной «пленкой жизни» экосфера отнюдь не похожа на однородную оболочку, мощность которой постепенно изменяется. Она напоминает скорее кружевную ткань, замысловатые узоры которой отражают все многообразие условий на поверхности планеты. Эта гетерогенность пространственного строения экосферы наглядно иллюстрируется картой плотности распределения биомассы на Земле (см. рис. III.1). Среди причин, обусловивших эту картину, следует прежде всего выделить широтную зональность климатических условий, разнообразие геологического строения суши и океана, влияние атмосферы и океанических течений и др. При более крупном (в сравнении с общепланетарным) масштабе проявляются детали, связанные с разнообразием геоморфологического строения, пестротой состава почвообразующих пород, местными особенностями климата, гидрологического режима и т. п.

Изменение биомассы (ее количества и видового состава) отражает прежде всего гетерогенность абиотических условий, существующих в пределах нашей планеты. А поскольку, строго говоря, конstellация экологических условий не остается абсолютно неизменной при переходе от одного участка экосферы к другому, пусть даже достаточно близкому, то не остаются абсолютно идентичными биомасса и состав живого вещества на этих участках. Другими словами, экосфера представляет собой континуум, характеристики которого непрерывно изменяются. Однако из этого вовсе не следует, что в экосфере вообще невозможно выделить участки, внутри которых абиотические факторы, количество и состав организмов варьируют значительно меньше, чем между этими участками. Если пренебречь внутренними вариациями свойств, такие фрагменты экосферы можно было бы считать однородными

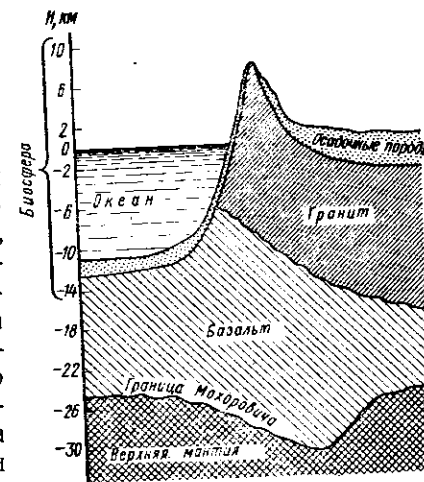


Рис. III.2. Биосфера (по В. И. Вернадскому) на обобщенной схеме строения земной коры

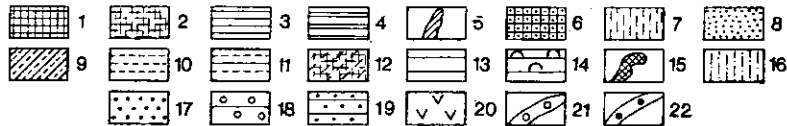
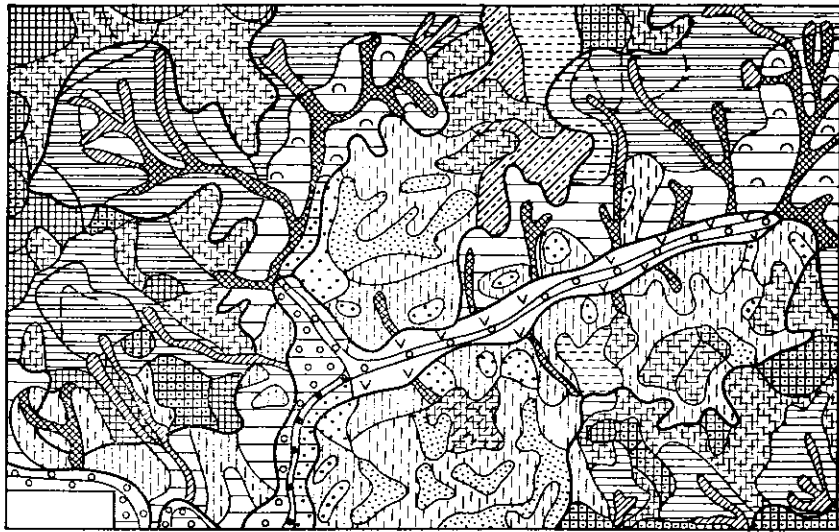


Рис. III.3. Карта экосистем (фаций) таежного ключевого участка в пределах Нижнеангарского ландшафта (Крауцлис, 1979) как иллюстрация концепции относительной дискретности пространственного строения экосферы. Всего выделено 22 типа экосистем; границы выделов проведены приблизительно через каждые 200—300 м; средняя величина выдела — 0,06 км².

1 — пихтачи осочково-мелкотравные со средне- и сильноподзолистыми суглинистыми почвами на водораздельных равнинах; 2 — пихтачи аконитово-разнотравные с дерново-среднеподзолистыми суглинистыми почвами на склонах водосборных понижений; 3 — пихтачи аконитовые с дерново-подзолистыми суглинистыми почвами на днищах водосборных понижений; 4 — пихтачи влажнотравные с темноцветно-подзолистыми суглинистыми почвами в вершинах ложины; 5 — черемухово-смородиновые заросли влажнотравные на темноцветно- и дерново-подзолистых глееватых почвах перемываемых суглинков по временным водотокам; 6 — светлохвойно-темнохвойные прусо-разнотравные леса с дерново-среднеподзолистыми (со щепнем) почвами на вогнутых склонах трапповых холмов; 7 — светлохвойно-темнохвойные бруснично-разнотравные леса с дерново-подзолистыми и бурыми дерново-лесными суглинисто-щепнистыми почвами на выпуклых склонах трапповых холмов; 8 — светлохвойно-темнохвойные ирисово-брусничные леса с бурыми дерново-подзолистыми скелетными почвами на вершинах трапповых холмов; 9 — светлохвойно-темнохвойные плауново-мелкотравные зеленомошные леса со среднеподзолистыми опесчаненно-суглинистыми почвами на пологих приводораздельных склонах; 10 — смешанные хвойные мелкотравно-плауновые с черникой зеленомошные леса со среднеподзолистыми песчанисто-щепнистыми суглинистыми почвами на выпуклых приводораздельных склонах; 11 — пихтовые плауново-мелкотравные с влажнотравьем леса с дерново-среднеподзолистыми суглинистыми (со щепнем) почвами по окраинам водосборных понижений; 12 — светлохвойно-темнохвойные аконито-плауново-мелкотравные леса с дерново-среднеподзолистыми поч-

и вместо континуальной рассматривать дискретную модель экосферы. Сущность такой модели схематически иллюстрируется рис. III.3. Очевидно, не представляет особого труда расчленение экосферы на крупные области или зоны, как это сделано, к примеру, на рис. III.1. Однако эти большие подразделения отнюдь не являются элементарными. Например, в таежной зоне наряду с лесными массивами встречаются обширные участки болот, дуга в поймах рек и т. п. Элементарные фрагменты экосферы должны обладать двумя признаками: 1) относительной устойчивостью и автономностью, способностью к самоподдержанию и отпавлению основных жизненных процессов¹ и 2) невозможностью присоединения соседних фрагментов или их частей без нарушения качественной однородности данного фрагмента.

Как известно, именно такие элементарные единицы природы на земной поверхности А. Тэнсли (Tansley, 1935) назвал экосистемами, а В. Н. Сукачев (1942, 1964) — биогеоценозами. Аналогичное содержание вкладывал создатель геохимии ландшафта Б. Б. Польшин (1956) в понятие «элементарный ландшафт», который представляет собой «определенный элемент рельефа, сложенный одной породой или наносом и покрытый в каждый отдельный момент своего существования определенным растительным сообществом». Все эти условия создают, согласно Б. По-

¹ Здесь имеются в виду прежде всего автономные экосистемы, в которых весь цикл синтеза и разложения органического вещества осуществляется на основе солнечной энергии. Естественно, что для энергетически или геохимически зависимых (неполноценных) экосистем (наподобие глубоководных, пещерных или дельтовых) вместо солнечной энергии должен осуществляться необходимый приток химически связанной энергии (в виде органического вещества) и биогенных элементов.

вами по мелким водосборным понижениям; 13 — темнохвойно-мелкотравно-хвошевые зеленомошные леса с дерново-подзолистыми суглинистыми почвами по придолинным склонам водосборных понижений; 14 — темнохвойные влажнотравные зеленомошные леса с темноцветно-подзолистыми суглинистыми почвами в вершинах ложины по придолинным склонам водосборных понижений; 15 — темнохвойные мохово-травяные редколесья, хвошево-влажнотравно-вейниковые луговины, калужницевые и травяно-хвошевые заросли на перегнойно-глеевых и подзолисто-глеевых почвах по ложбинам в нижних частях склонов; 16 — светлохвойно-темнохвойные мелкотравно-хвошево-плауново-зеленомошные леса со среднеподзолистыми щепнисто-суглинистыми почвами по выпуклым нижним частям склонов; 17 — темнохвойно-светлохвойные мелкотравно-плауново-брусничные леса с маломощными щепнистыми подзолистыми и дерново-лесными скелетными почвами по придонным склонам водосборных понижений; 18 — пихтово-еловые с кедром и лиственницей зеленомошно-долгомошные леса со среднеподзолистыми пылевато-суглинистыми почвами по террасированному подножью склонов; 19 — елово-лиственнично-кедровые с пихтой, сосной зеленомошно-долгомошные леса со среднешепнистыми почвами по подножью трапповых склонов; 20 — кедрово-еловые долгомошные леса с глеево-подзолистыми суглинистыми почвами по днищам местных долин; 21 — прирусловые ельники, редкостойные ольховниковые осоково-вейниковые хвошевые и черемухово-ольховниковые влажнотравно-осоковые заросли на перегнойно-глеевых аллювиальных почвах; 22 — прирусловые кедрово-пихтово-еловые ольховниковые влажнотравно-папоротниковые редкостойные леса на каменистых аллювиальных почвах

льно, определенную почву и свидетельствуют о сходном развитии взаимодействия между горными породами и организмами на всем протяжении элементарного ландшафта (экосистемы).

При выделении экосистем в природе А. Тэнсли придавал решающее значение однородности растительного покрова. Сходной точки зрения придерживался В. Н. Сукачев (1964), который считал, что фитоценозу (растительному сообществу) принадлежит наибольшая биогеоценозообразующая роль, хотя в отдельных случаях важное значение могут иметь особенности рельефа и почвы. Уточняя вопрос о пространственной выраженности биогеоценоза, Н. В. Тимофеев-Ресовский с соавторами (1973) определяют его как «участок биогеоценотической оболочки Земли (территории или акватории), через который не проходит ни одна установившаяся существенная биогеоценотическая, микроклиматическая, гидрологическая, почвенная, геоморфологическая и геохимическая границы». В то же время, вполне очевидно, что внутри экосистемы могут встречаться неоднородности того или иного рода. Для решения вопроса о степени разграничения отдельных экосистем используется ряд критериев. Один из них, предложенный А. И. Перельманом (1962, 1975), основан на том, что в экосистеме как элементарном ландшафте отсутствуют внутренние причины, ограничивающие его размеры. Поэтому при определении границ некоторой экосистемы целесообразно рассматривать возможность (хотя бы мысленно) распространить ее на значительно большую территорию. Например, пятно солончака размером всего 10 кв. м следует считать отдельной экосистемой, так как существуют солончаки размером в сотни раз больше. Самостоятельными экосистемами следует также считать и ельник-зеленомошник на валунном суглинке, и луговую степь на лессе, и т. п. В то же время некоторые образования, встречающиеся на поверхности земли и, казалось бы, напоминающие экосистемы, имеют размеры, узко ограниченные самой природой, так что они в принципе не могут занимать более обширные территории. Например, кочка на болоте, пеня в лесу, муравейник или нора суслика не могут увеличиваться в сотни раз и распространяться на соседние территории. Поэтому их не следует считать самостоятельными экосистемами.

Наряду с пространственным критерием в некоторых случаях можно применять временной критерий выделения экосистем. Например, рассматривая вопрос о том, следует ли считать самостоятельной экосистемой разлагающийся пеня или зарастающее после ветровального выворота пятно в лесу (например, хвойном), можно заметить, что продолжительность существования этих образований строго ограничена их внутренними свойствами, в то время как для существования самой экосистемы хвойного леса таких четко очерченных временных границ не существует².

² Говоря более строго, это имеет место только применительно к зрелым, кли-

В пределах той или иной территории экосистемы образуют не беспорядочную мозаику, а закономерное сочетание, которое мы, следуя Б. Б. Полынову, будем называть ландшафтом. Экосистемы, образующие ландшафт, связаны между собой прежде всего поверхностным и грунтовым стоком, с которым происходит основной перенос веществ от автономных (водораздельных, плакорных) через переходные (транзитные) к аккумулятивным (подчи-

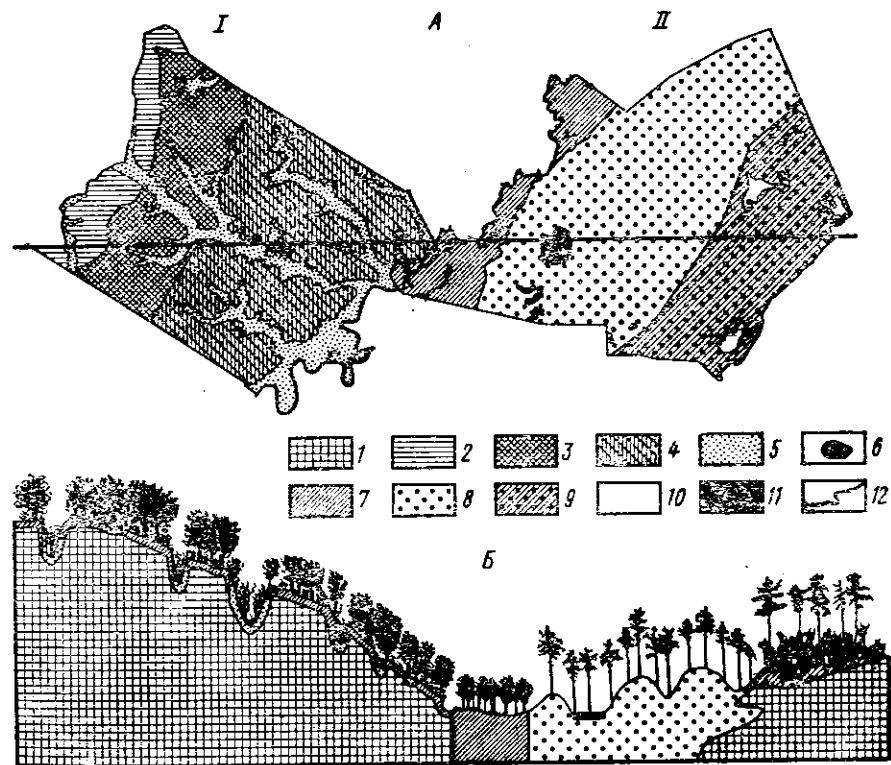


Рис. 11.4. Схема пространственного распределения (А) и геоморфологический профиль (Б) экосистем моренно-балочного (I) и донно-террасового (II) ландшафтов на территории Воронежской обл. (Морозов, 1925)

1 — моренный суглинок; 2 — дубравы на черноземе; 3 — дубравы на темно-серых суглинках; 4 — дубравы на светло-серых суглинках; 5 — дубравы на аллювии; 6 — дубравы на солонцеватых суглинках; 7 — лиственный лес на аллювиальных пойменных отложениях; 8 — боры по высоким и низким песчаным донным всхолмлениям; 9 — боры на черноземных супесях, подстилаемых суглинками; 10 — боровая дубрава (временный тип) на супесях, подстилаемых суглинками; 11 — низинный бор на торфянике; 12 — река

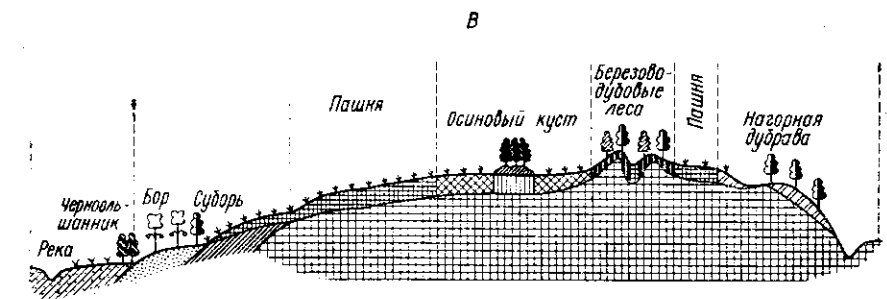
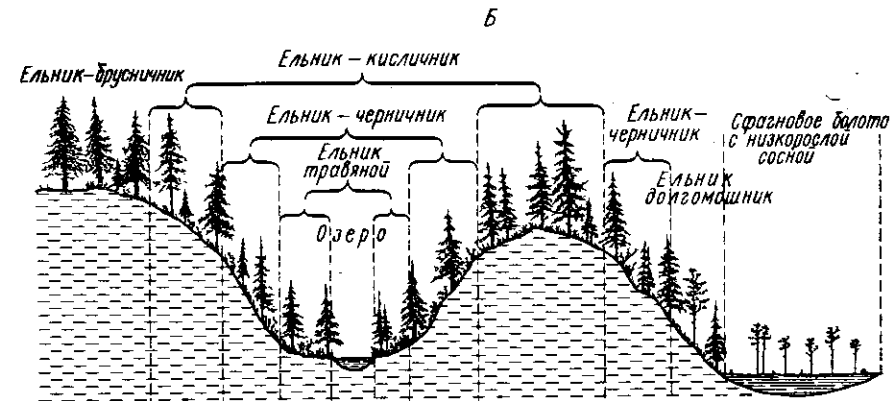
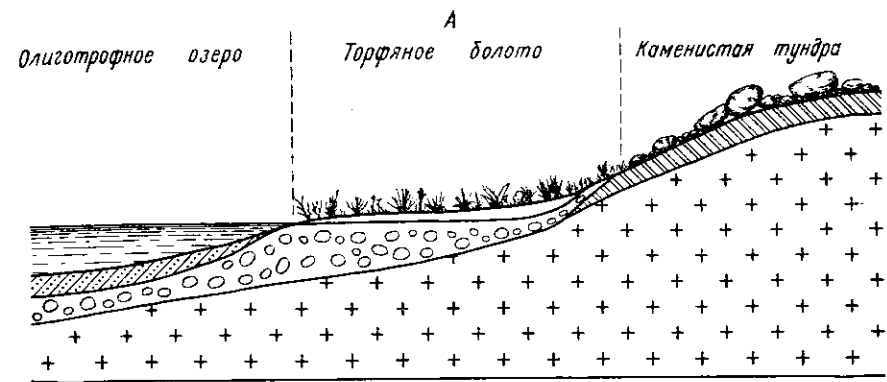
максы экосистемам; сериальные (переходные) экосистемы также имеют имманентно присущую им ограниченность времени существования, по истечении которого они с необходимостью превращаются в другие экосистемы.

ненным) экосистемам, эоловым (ветровым) транспортом, а также активной миграцией животных. Примеры ландшафтов рассмотрим на рис. III.4, где представлен план и профиль облесенной местности в пределах Воронежской области. Слева мы видим моренно-балочный ландшафт на моренном суглинке, состоящий из дубравы на черно-серых суглинках, занимающий вершины водораздела: дубравы на темно-серых суглинках на пологих склонах; дубравы на светло-серых суглинках на более крутых склонах и дубравы на аллювиальных отложениях по днищам балок. В этом ландшафте поверхностный сток идет от водораздела по склонам в балки, которые открываются в речную долину, проходящую в средней части участка и занятую пойменным лиственным лесом. Правый склон представлен дюнно-террасовым ландшафтом с сосновым бором на черноземных супесях, подстилаемых суглинками, который ниже по склону сменяется бором на высоких и низких песчаных дюнах с островками низинных оторфованных боров. Здесь ввиду высокой влагопроницаемости песков и супесей геохимическая миграция элементов идет преимущественно с грунтовым потоком.

В каждой географической зоне выделяется один или небольшое число типов экосистем, занимающих ровные водораздельные пространства с почвами суглинистого механического состава. Как правило, это зрелые устойчивые экосистемы, которые в средних условиях данной зоны достигли стационарного режима, т. е. пришли в состояние *зонального климакса*. В зависимости от особенностей рельефа, состава пород и гидрологии местности зональные экосистемы комбинируются в ландшафте с различными типами подчиненных экосистем. Примеры ландшафтов, характерных для основных географических зон на равнинах материков, представлены на рис. III.5А—3.

Несмотря на то что первоначально концепция экосистемы (биогеоценоза) была разработана применительно к наземным и пресноводным объектам, она оказалась весьма полезной также при изучении океанов и морей (Зенкевич, 1967; Заика, 1967; Odum, 1967; Богоров, 1970; Виноградов, 1970, 1971, 1977; McGowan, 1971, 1974; Виноградов и др., 1973, 1975; Одум, 1978).

Как и в сухопутных условиях, в континууме водной среды можно выделить относительно внутреннеоднородные водные массы и донные территории, разделенные слоями (полосами) с более резкими градиентами экологических факторов (рис. III.6). Эти морские биотопы заселяются специфическими биоценозами водных организмов, вследствие чего океаническая часть экосферы также может быть представлена в виде мозаики из «клеток» разной формы и размера. Такие клетки, представляющие собой отдельные экосистемы, связаны друг с другом процессами водообмена, гравитационного транспорта и активной миграции организмов через переходные «межклеточные» зоны (экотоны). Однако обменные процессы внутри таких клеток отличаются значитель-



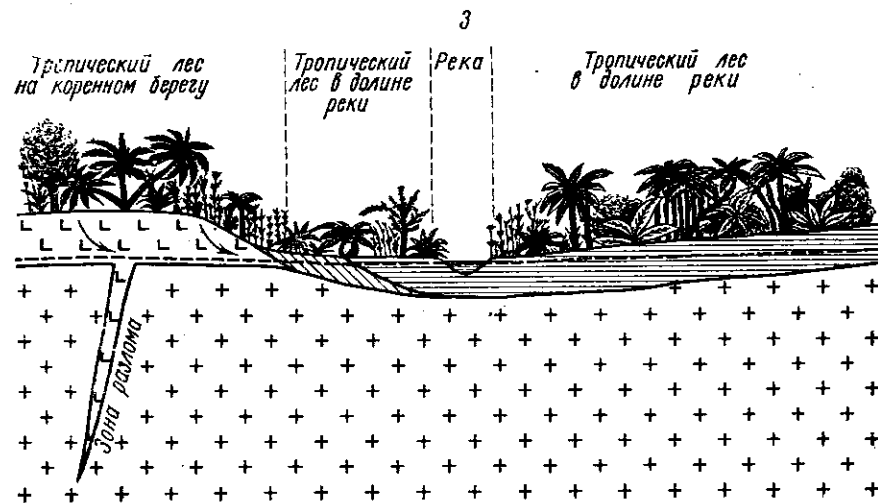
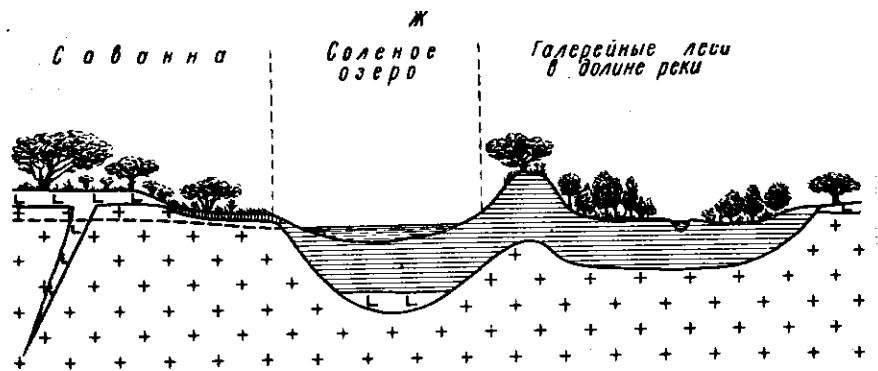
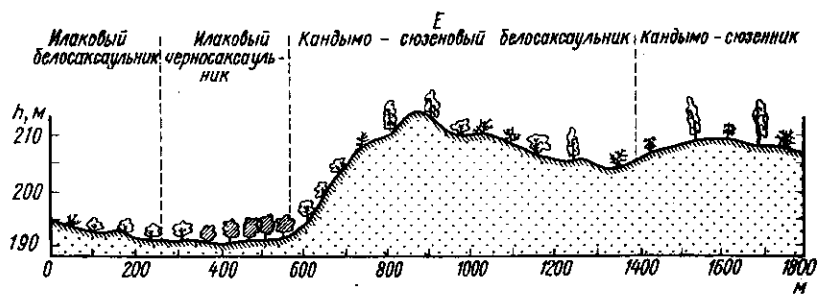
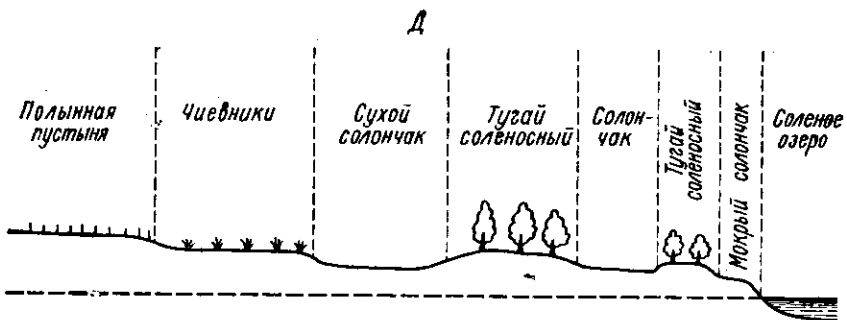
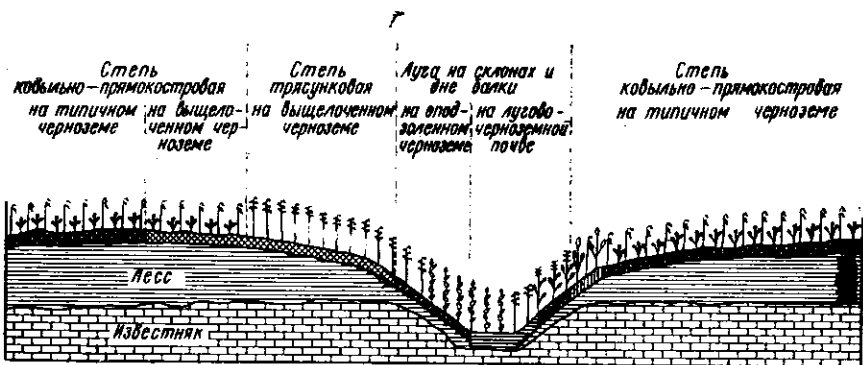


Рис. III.5. Примеры пространственного сопряжения экосистем в ландшафтах тундры (А), тайги (Б), лесостепи (В), степи (Г), полупустыни (Д), пустыни (Е), саванны (Ж) и влажных тропических лесов (З). А, Д, Ж даны по Перельману (1975); Б — по Алехину (1950); В — по Милькову (1959); Г — по Арманду (1975)

ной замкнутостью и устойчивостью. Вместе с тем, как и в некоторых сухопутных ландшафтах, пространственная смена морских экосистем иногда может происходить также и на фоне постепенного изменения условий обитания, в результате чисто биотических взаимодействий между видами.

Все многообразие морских биотопов делится на две крупные группы: 1) экосистемы шельфа — литорали и мелководий (до глубины 200 м) и 2) экосистемы открытых вод. Закономерные сочетания экосистем в пределах этих групп образуют соответственно прибрежные и пелагические морские ландшафты.

Прибрежные морские ландшафты в большинстве случаев четко подразделяются на отдельные экосистемы, которые на литорали имеют форму поясов или полос, параллельных береговой линии, через сравнительно узкие экотоны сменяющих друг друга по

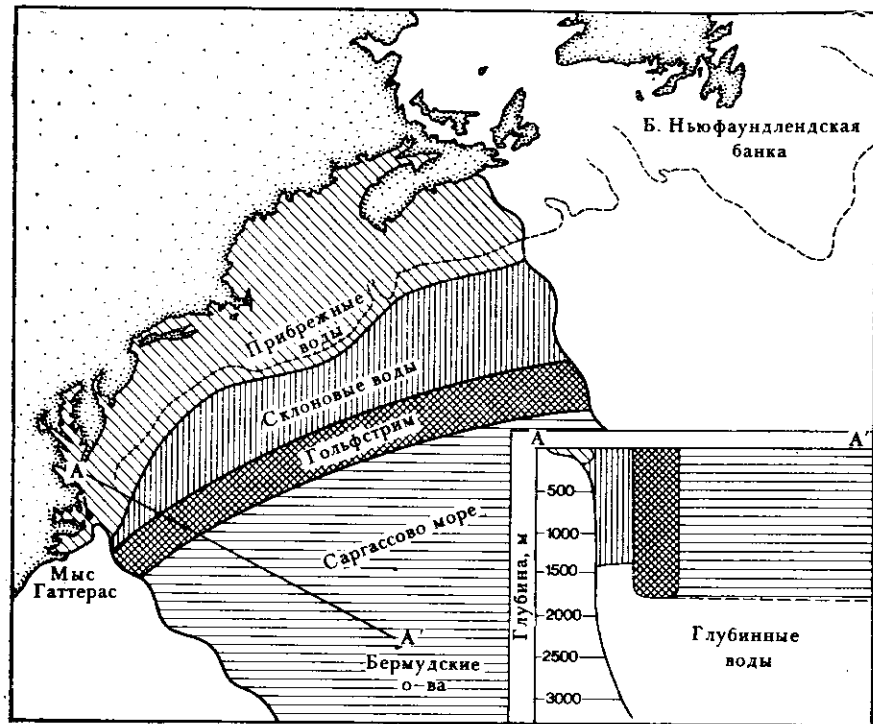


Рис. III.6. Схема разделения водных масс вдоль восточного побережья Северной Америки (по Мооге, 1958)

мере удаления от берега и возрастания глубины (рис. III.7). Ландшафты мелководий характеризуются пятнистым или мозаичным распределением экосистем, отражающим в первую очередь изменения механического состава донных отложений (песчаных, каменистых, илистых и др.) (рис. III.8).

В пелагической части океана пространственное распределение экосистем, которые имеют размеры порядка тысячи километров (Беклемишев, 1969), может приобретать тот или иной характер в зависимости от режима течений и свойств водных масс, составляющих океаническую толщу от поверхности до самого дна. При наличии в пределах некоторого объема океана сильных связей между поверхностными и придонными слоями вследствие гидродинамического переноса и (или) активной вертикальной миграции

организмов этот участок акватории, включая дно с населяющими его животными, представляет собой полноценную экосистему, вполне способную к автономному существованию (рис. III.9, А). Вместе с тем при наличии контрастных водных масс и сложной

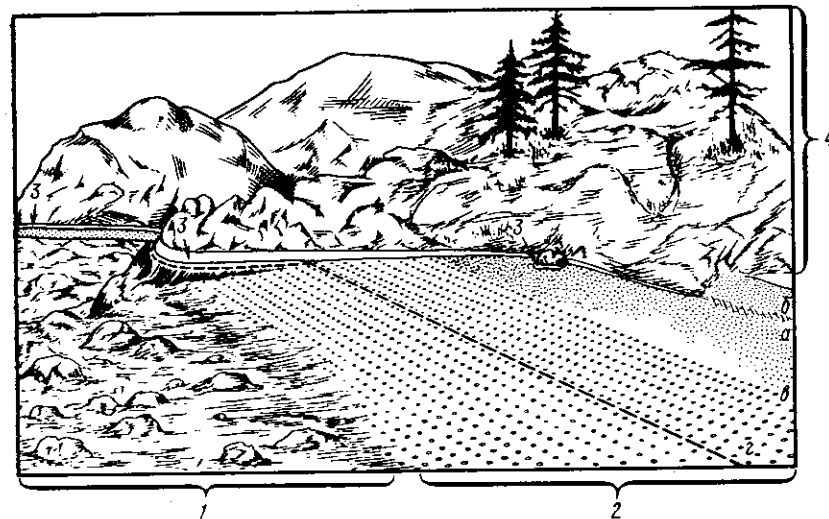


Рис. III.7. Ландшафт тихоокеанского побережья США в районе пролива Джуан де Фуко.

1 — экосистема верхней сублиторали с преобладанием брюхоногих моллюсков и иглокожих (*Strongulocentrotus Argobiccinum*) сверху ограничивается уровнем самого низкого прилива (а); 2 — экосистема приливной полосы песчаного пляжа, где доминируют двусторчатые моллюски и нерисы (*Macoma — Paphia*); она начинается под уровнем низкого отлива экотоном с экосистемой верхней сублиторали (1) и оканчивается сверху на линии б на полпути между уровнями низкого отлива и высокого прилива; 3 — экосистема скалистой литорали с преобладанием баянусов и брюхоногих моллюсков (*Balanus — Littorina*); 4 — экосистема прибрежных скал с редким покровом водорослей, лишайников и отдельными деревьями (по Clements, Shelford, 1939, p. 324)

системы течений возможны ситуации, когда обмен между слоями затруднен, связь поверхностных организмов с населением и минеральными ресурсами более глубоких слоев и дна практически отсутствует (рис. III.9,Б). Если первые существуют за счет биогенных элементов, приносимых из одних экосистем, то вторые питаются органическим веществом, созданным в других экосистемах. В таком случае более целесообразно рассматривать указанные водные массы с их специфическими биоценозами как отдельные экосистемы (рис. III.9,Б). При этом экосистемы слоев, залегающих ниже поверхностного, оказываются неполночленными, так как в этих условиях из-за недостатка света не осуществляется фотосинтез и населяющие их организмы должны получать

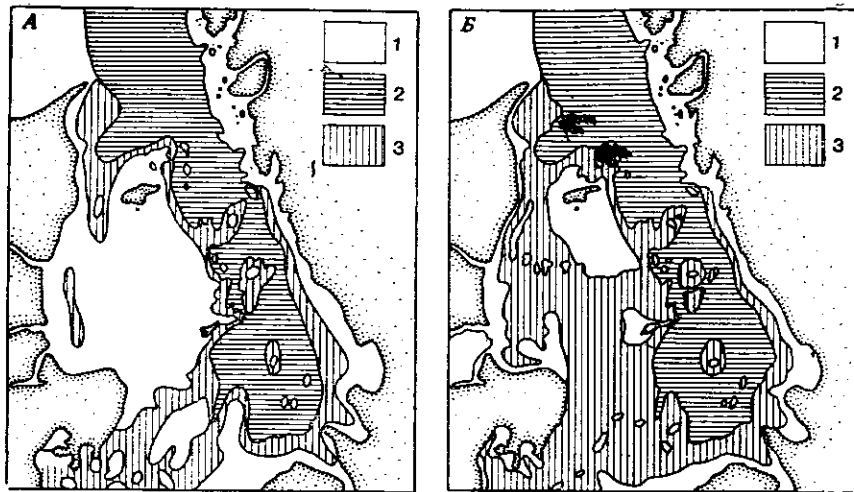


Рис. III.8. Распространенность донных отложений разного механического состава (А) и распределение двух главных типов бентосных сообществ (Б) в проливе Каттегат.

На А: 1 — песок, гравий, камни; 2 — голубые глины и черные грязи; 3 — отложения смешанного состава. На Б: 2 — сообщество *Brissopsis Lyrifera*; 3 — сообщество *Echinocardium cordatum* (по Moore, 1958)

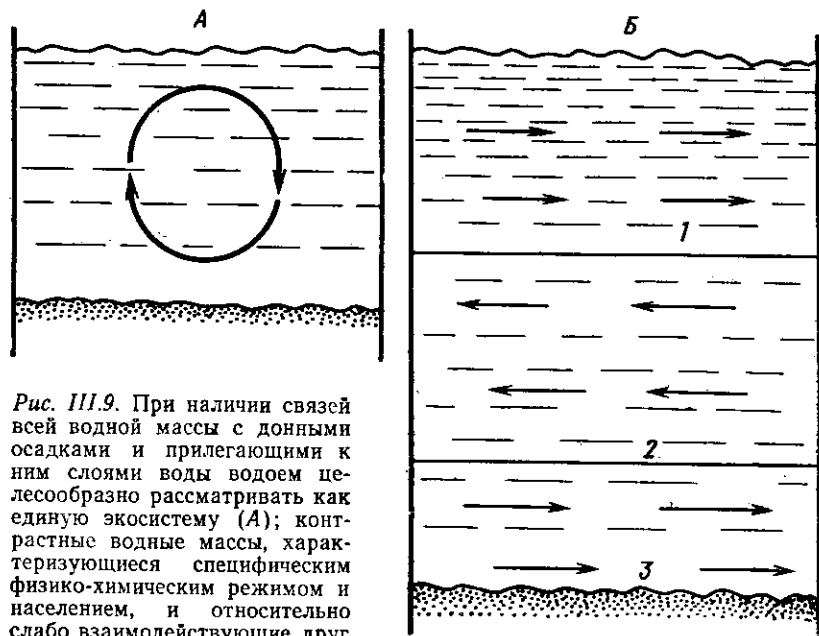


Рис. III.9. При наличии связей всей водной массы с донными осадками и прилегающими к ним слоями воды водоем целесообразно рассматривать как единую экосистему (А); контрастные водные массы, характеризующиеся специфическим физико-химическим режимом и населением, и относительно слабо взаимодействующие друг с другом (Б), представляют собой отдельные экосистемы (1—3)

готовое органическое вещество от каких-то других полночленных экосистем. Примером неполночленных экосистем могут служить биоценозы дна на глубине более 200 м.

Среди особенностей экосистем открытого океана можно выделить следующие (McGowan, 1974): 1) большие размеры (рис. III.10); 2) наличие достаточно сильных связей между экосистемами и размытость границ между ними; 3) относительную

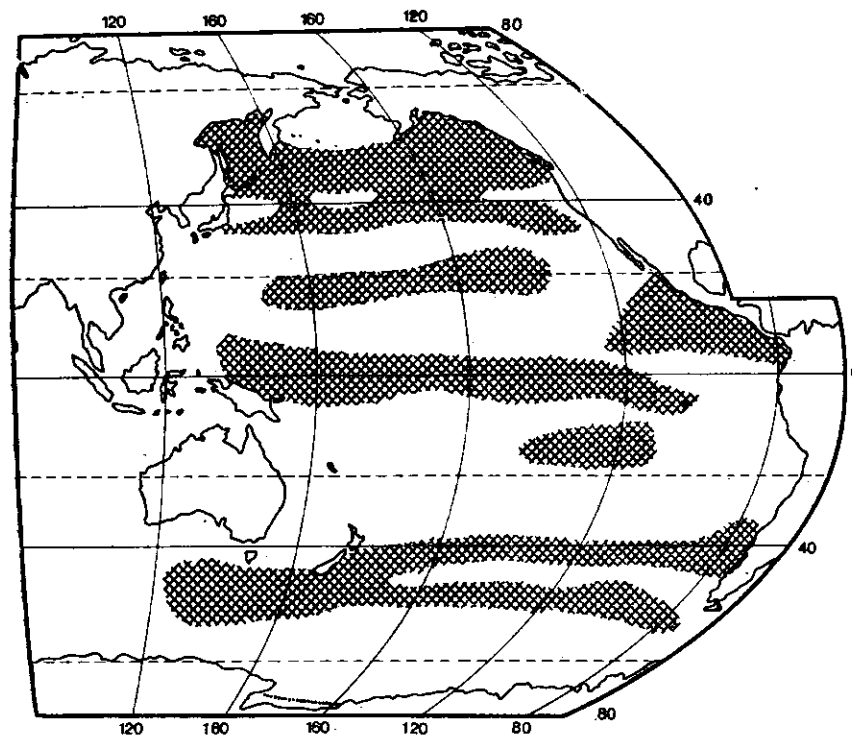


Рис. III.10. Наиболее стабильные океанические экосистемы в Тихом океане (по McGowan, 1974)

устойчивость коренных экосистем в геологическом масштабе времени, их эволюционную древность, что обусловлено относительно медленными изменениями общего характера атмосферной и океанической циркуляции и геологического строения океана.

Итак, рассматривая процессы поглощения и трансформации энергии и круговорота веществ в экосфере, активнейшим компонентом которой выступает живое вещество, ее можно подразделить на элементарные ячейки — отдельные экосистемы, в которых на основе солнечной энергии осуществляется законченный цикл биогеохимических процессов. Закономерные сочетания эко-

систем, связанных потоками косного вещества и миграцией живых организмов, образуют в пределах экосферы подсистемы более высокого порядка — ландшафты (см. рис. 1.2). Из них путем последовательных иерархических группировок формируются экологические макросистемы еще более высоких уровней, регионы, провинции, области, зоны жизни континентов и океанов, из которых в конечном счете складывается вся экосфера (см. рис. 1.2).

Если изучение ландшафтов и более крупных подсистем экосферы относится к компетенции географических дисциплин (ландшафтоведение, биогеография и др.), то экосистемы как таковые выступают специфическим объектом исследования именно в экологии. При этом, естественно, ландшафтовед не может обойтись без рассмотрения отдельных экосистем (элементарных ландшафтов), так же как эколог должен принимать во внимание взаимодействие между экосистемами, и влияние на них внешних факторов (метеорологических, гео- и гидрологических и т. д.). С другой стороны, поведение экосистемы определяется не только (а подчас и не столько!) действием внешних сил, но и закономерностями взаимодействия ее внутренних элементов. Таким образом, для эколога становится неизбежным также и обращение к внутренним компонентам экосистемы — популяциям или их группировкам, приземному слою воздуха, почве и т. д. Но если для представителей соответствующих специальных естественных дисциплин (популяционной биологии, метеорологии, почвоведения и др.) эти компоненты имеют самостоятельный интерес, то эколог изучает прежде всего их свойства и взаимодействия, которые наиболее существенны с точки зрения поведения экосистемы как целого. Естественно, что для суждения о существенности того или иного свойства или процесса необходимо понимание как структурно-функциональных особенностей экосистем, так и ее места в ландшафте.

ВВЕДЕНИЕ

Признание экосистемы специфическим предметом экологии с необходимостью приводит к тому, что методологической основой этой науки становится *системный подход* как особое направление исследования, ориентированное на изучение специфических характеристик сложноорганизованных объектов, многообразие связей между элементами, их разнокачественность и соподчинение. Специфика системного исследования определяется не усложнением методов анализа, а выдвижением новых принципов подхода к объекту изучения. В самом общем виде этот новый подход выражается в стремлении построить целостную картину объекта.

Формированию на естественнонаучной базе системного подхода, получившего различные конкретные воплощения в работах В. И. Вернадского, Л. Бергаланфи, У. Росс Эшби, Н. А. Бернштейна и др., в немалой степени способствовало проникновение в биологию идей кибернетики. Однако статус особой и внутренней единой исследовательской позиции системный подход завоевывает только во второй половине XX столетия, что объясняется прежде всего развитием вычислительной техники, обеспечившей возможность осуществления комплексных системных исследований в экологии. Любопытно, что многие важные положения системного подхода можно найти в произведениях ряда философов и естествоиспытателей уже в XVIII и XIX вв. Полностью созвучными современным идеям системного подхода были, в частности, представления Юстуса Либиха, сформулированные им в 40-х гг. XIX в. Ю. Либих подчеркивал, что между всеми явлениями в минеральном, растительном и животном царствах, которые обуславливают существование жизни на поверхности земли, имеется закономерная связь, благодаря чему ни одно явление не существует само по себе, в отдельности, но всегда в связи с одним или несколькими другими явлениями, которые, в свою очередь, находятся в цепи еще других явлений, и т. д. «Все явления, — писал Ю. Либих, — связаны друг с другом без начала и конца; после-

довательная смена одних явлений другими, их возникновение и исчезновение подобны движению волн в круговороте. Мы рассматриваем природу как одно целое, и все явления представляются нам взаимно связанными, как узлы в сети. Исследовать явления — это значит отыскивать те нити, посредством которых данный узел в сети связан с двумя или тремя другими; если два явления постоянно возникают вместе или постоянно следуют одно за другим, мы отыскиваем ту связь, которая их соединяет. Так как всякое явление природы сложно, то есть состоит из частей, то первая и важнейшая задача естествоиспытателя заключается в том, чтобы распознать эти части и определить их природу и свойства (то есть их качества) и установить соотношения, существующие между ними» (Либих, 1936, с. 72).

Изложению общих положений системного подхода посвящены многие труды (Эшби, 1959; Берталанфи, 1969; Ляпунов, 1970; Форрестер, 1971; и др.). В ряде работ рассматривались проблемы системного подхода при изучении экосистем (Watt (ed.), 1966; Ляпунов, 1968, 1971; Куркин, 1970; Меншуткин, 1971; Patten (ed.), 1971, 1973, 1975, 1976; Dale, 1970; Smith, 1970; Гильманов, 1978a).

Различные вопросы системного подхода будут рассматриваться во многих последующих главах настоящей книги. В данной главе мы остановимся только на некоторых фундаментальных понятиях системного подхода, чтобы иметь возможность познакомиться со знаковой символикой, позволяющей формализовать понятия системы, образующих ее элементов и внешней (по отношению к ней) среды.

Если элементы, образующие некоторую систему \mathcal{S} , обозначить символами X_1, X_2, \dots, X_n , где n — число элементов, то множество

$$\mathcal{X} = \{X_1, X_2, \dots, X_n\}, \quad (IV.1)$$

состоящее из всех внутренних элементов, естественно назвать *составом* системы \mathcal{S} .

Элементы X_1, \dots, X_n связаны между собой различными связями и отношениями, которые называются *системообразующими*, так как именно их наличие превращает набор элементов в целостную систему. Однако, кроме того, что эти элементы связаны между собой, они испытывают воздействие со стороны внешних относительно системы \mathcal{S} объектов, а также, возможно, сами влияют на последние. Особи популяции, например, взаимодействуют не только друг с другом, но и с особями других популяций (при хищничестве, конкуренции и т. д.), а также с метеорологическими, гидрологическими и другими внешними факторами. Это подсказывает необходимость ввести наряду с понятием состава системы понятие об окружающей ее внешней среде.

Рассуждая формально, каждая система \mathcal{S} воздействует сама и испытывает воздействие со стороны бесчисленного множества

внешних по отношению к ней систем $S_1, S_2, \dots, S_m, S_{m+1}, \dots$ (рис. IV.1, А), однако, избрав определенную меру интенсивности воздействия, можно установить конечное число внешних систем S_1, \dots, S_m , находящихся с данной системой \mathcal{S} во взаимодействии, с интенсивностью не менее некоторого заданного уровня (рис. IV.1, Б). Например, рассматривая трофические связи некоторой популяции, мы можем пренебречь связями с интенсивностью менее $1 \cdot 10^{-4}$ гС/м²/год.

Множество, состоящее из всех внешних систем, находящихся в существенной (в указанном смысле) связи с данной системой \mathcal{S} , назовем ее непосредственной окружающей средой системы \mathcal{S} и обозначим

$$\mathcal{V} = \{S_1, S_2, \dots, S_k\}. \quad (IV.2)$$

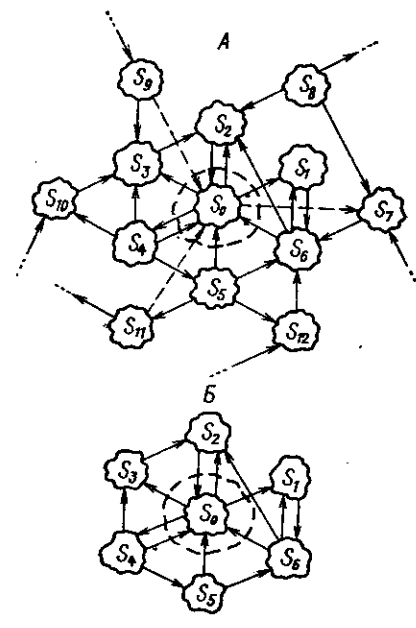


Рис. IV.1. Система \mathcal{S}^0 и окружающая ее среда \mathcal{V}^0 .

А — внешняя среда системы \mathcal{S}^0 , состоящая из неограниченного множества других систем: $S_1, S_2, \dots, S_{12}, \dots$

Б — непосредственная окружающая среда $\mathcal{V}^0 = \{S_1, \dots, S_6\}$ системы \mathcal{S}^0 , состоящая из тех внешних по отношению к ней систем, с которыми она имеет связи (отношения) достаточной интенсивности (показаны сплошными стрелками, в отличие от несущественных связей, изображенных на А штриховыми линиями)

Множество связей (отношений) элементов системы между собой, а также элементов системы с внешней средой назовем *структурой* системы \mathcal{S} и обозначим так:

$$\Sigma = \{\sigma_1, \dots, \sigma_r\}, \quad (IV.3)$$

где r — число всех рассматриваемых связей, образующих *структуру* системы \mathcal{S} .

Внешняя среда, состав и структура системы могут изменяться с течением времени, что можно выразить записью:

$$\begin{aligned} \mathcal{V} &= \mathcal{V}(t) = \{S_1(t), \dots, S_k(t)\}, \\ \mathcal{X} &= \mathcal{X}(t) = \{X_1(t), \dots, X_n(t)\}, \\ \Sigma &= \Sigma(t) = \{\sigma_1(t), \dots, \sigma_r(t)\}. \end{aligned} \quad (IV.4)$$

Функцией системы \mathcal{S} назовем закон (совокупность правил) \mathcal{F} , по которому в зависимости от внешних факторов $\mathcal{V}(t)$ проис-

ходит изменение во времени внутренних элементов $\mathcal{X}(t)$ и структуры $\Sigma(t)$ системы \mathcal{S} .

Суммируя вышесказанное, можно дать следующее определение понятия системы:

Системой $\mathcal{S}(t)$, функционирующей в окружающей среде $\mathcal{V}(t) = \{S_1(t), \dots, S_k(t)\}$, называется объект

$$\mathcal{S}(t) = \mathcal{S}(\mathcal{V}(t), \mathcal{X}(t), \Sigma(t), \mathcal{F}), \quad (\text{IV.5})$$

образованный элементами множества $\mathcal{X}(t) = \{X_1(t), \dots, X_n(t)\}$, которые связаны между собой и с окружающей средой определенными связями (отношениями). Совокупность связей образует структуру $\Sigma(t) = \{\sigma_1(t), \dots, \sigma_r(t)\}$. И состав $\mathcal{X}(t)$, и структура $\Sigma(t)$ изменяются во времени в соответствии с функцией \mathcal{F} .

Системный подход к изучению любого объекта, например экосистемы, состоит, во-первых, в определении образующих ее составных частей — X_1, \dots, X_n и взаимодействующих с ней объектов окружающей среды — S_1, \dots, S_k , во-вторых, в установлении структуры экосистемы, т. е. совокупности внутренних связей и отношений $\sigma_1, \dots, \sigma_r$, а также связей между экосистемой и окружающей средой и, в-третьих, в нахождении функции (закона функционирования) экосистемы \mathcal{F} , определяющей характер изменения компонентов экосистемы и связей между ними под действием внешних объектов

$$S_1(t), \dots, S_k(t).$$

Для решения этих трех основных задач в арсенале современной экологии имеются разнообразные методы исследования, среди которых выделяются три основные группы методов: 1) полевые наблюдения; 2) эксперименты в поле и в лаборатории; 3) моделирование. Каждый из них имеет свою историю развития, отражающую последовательные этапы углубления знаний об экосистемах, и соответствует вполне определенной стадии единого процесса системного экологического исследования.

Остановимся на каждом из этих методов в отдельности, а затем рассмотрим, как они интегрируются в рамках системного подхода к изучению экосистем.

ПОЛЕВЫЕ НАБЛЮДЕНИЯ

Метод непосредственного наблюдения изучаемой экосистемы или ее определенных компонентов в естественных условиях подразумевает невмешательство (или минимально возможное вмешательство) наблюдателя и представляет собой наиболее важный, исторически первый прием экологического исследования (в так называемом «интактном» режиме). Известный так же как сравнительный эколого-географический метод (Кашкаров, 1938), он прошел длительный путь развития от красочных, порой роман-

тических, описаний картин природы, вышедших из-под пера выдающихся натуралистов своего времени, таких как А. Гумбольдт, Ч. Дарвин, А. Уоллес, Н. А. Северцов и др., до современных комплексных программ экологических наблюдений и измерений с помощью новейшей электронной, акустической, фотографической и прочей аппаратуры, при осуществлении стационарных исследований экосистем.

Полевые исследования экосистем некоторого ландшафта призваны разрешить следующие задачи.

1. Выделение основных типов экосистем и их взаимосвязей в изучаемом ландшафте.

2. Определение видового состава организмов, населяющих каждую из экосистем, установление соответствующего ей микроклимата, типа почвы, почвообразующей породы, характера гидрологического режима.

3. Идентификация структуры экосистемы на качественном уровне, т. е. получение общей картины отношений между видами, установление характера связей организмов с почвой, приземным слоем воздуха и другими неживыми компонентами экосистемы, а также этих последних друг с другом.

4. Получение количественных оценок для основных показателей состава экосистемы, например определение плотностей популяций, нахождение (установление) значений основных переменных состояния микроклимата (температуры, влажности, концентрации CO_2 и др.), почвы (температуры, влажности, концентрации элементов питания растений и т. п.), для наземных экосистем и водной массы (температуры, солености, концентрации O_2 , ионов водорода, биогенных элементов и т. д.), для водных экосистем.

5. Количественная идентификация структуры экосистемы, т. е. количественное описание функциональных связей между компонентами системы и внешних воздействий на систему¹. Примером здесь может служить установление зависимости: 1) интенсивности фотосинтеза от освещенности, температуры, влажности, обеспеченности биогенными элементами и т. д.; 2) выяснение зависимости скорости выедания растений растительноядными животными от наличного запаса и качества фитомассы, от плотности и состояния самой популяции растительноядных, от метеорологических условий и других факторов; 3) скорости испарения воды из почвы от метеоусловий, свойств почвы, растительности и т. д.

6. Комплексное описание сопряженной динамики всех компонентов экосистемы в сезонном, годовом и многолетнем плане, которое могло бы служить основой для глубокого анализа законо-

¹ Слово «компонент», как составляющая часть более крупного образования обобщенно соотносит понятие части к целому, поэтому термин «компонент» может относиться к элементам системы (т. е. особям, составляющим популяцию или даже ассоциацию), подсистемам (популяциям, слагающим ассоциацию или даже весь биоценоз), а также и к абиотической и биотической частям экосистемы.

мерностей функционирования данной экосистемы и ее сравнения с другими экосистемами.

Несмотря на отсутствие в современной экологии общепринятой классификации экосистем для ландшафтов всех природных зон

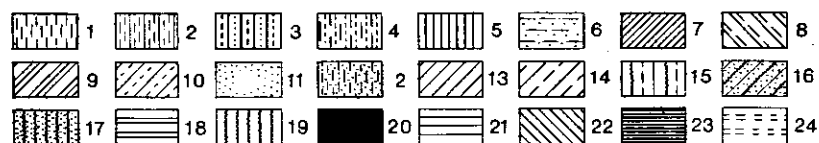
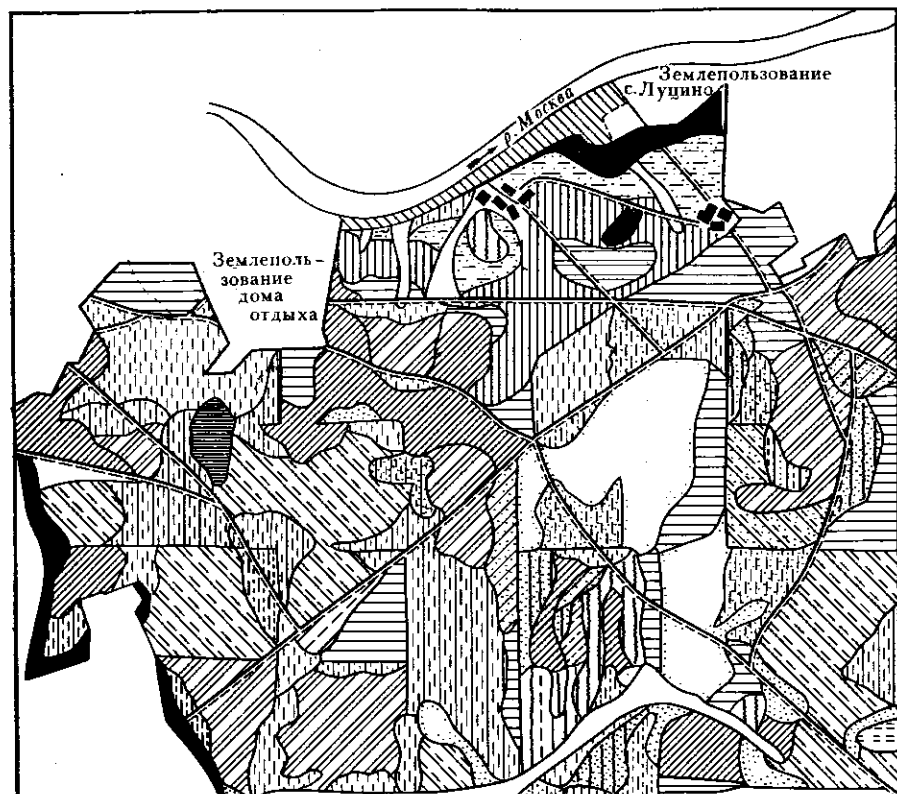


Рис. IV.2. Карта растительности территории Звенигородской биостанции МГУ (Барсукова, Пятковская, 1962)

Еловые леса: 1 — ельники; 2 — елово-сосновые леса; 3 — елово-сосново-березовые леса; 4 — елово-березовые леса; 5 — сложные ельники; 6 — елово-березовый лес с подлеском. **Сосновые леса:** 7 — сосняки; 8 — сосново-еловые леса; 9 — сосново-елово-березовые леса; 10 — сосново-березовые леса. **Мелколиственные леса:** 11 — березняки; 12 — березово-еловые леса; 13 — березово-сосновые леса; 14 — березово-сосново-еловые леса; 15 — березово-сосново-елово-осиновые леса; 16 — березово-сосново-осиновые леса; 17 — березово-осиновые леса; 18 — березово-липовые леса; 19 — осинники; 20 — ольшаники; 21 — смешанные леса; 22 — луга; 23 — лесные поляны; 24 — болото

уже известны наиболее распространенные типы слагающих их экосистем и сформулированы основные принципы их выделения. Руководствуясь ими, эколог может уже в поле выделить экосистемы и наметить их границы, а при последующей камеральной обработке, опираясь на дополнительные данные о геоморфологии, составить развернутое описание и дать полное наименование всех выделенных экосистем.

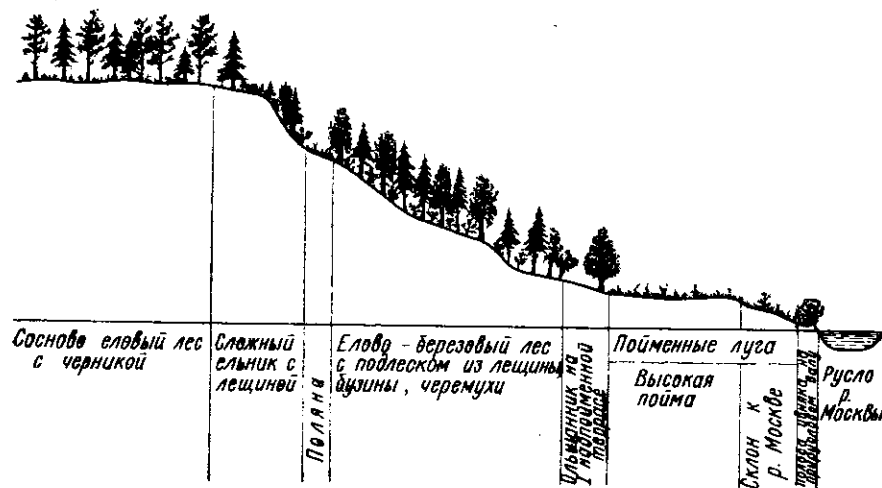


Рис. IV.3. Ландшафтно-геоморфологический профиль северного участка территории Звенигородской биостанции МГУ от водораздела к р. Москве (по Барсуковой, Пятковской, 1962)

Трудности, характерные для этого этапа полевых исследований, можно показать на следующем примере. На рис. IV.2 представлена подробная карта растительности Звенигородской биостанции Московского университета, территория которой охватывает такие типичные для ландшафтов средней полосы геоморфологические элементы, как ровные водораздельные пространства, склоны, террасы, пойма реки и сама река (рис. IV.3). В общей сложности на карте показано 24 типа различных экосистем, перечисленных в легенде (рис. IV.2). Высокая пестрота растительного покрова, многочисленность экосистем, находящихся на разных стадиях вторичной сукцессии, искусственность границ, во многих случаях совпадающих с прямоугольными линиями лесоустроительных участков или дорогами, отражают сложную историю длительного воздействия человека на экосистемы рассматриваемого ландшафта. Однако, обратившись к почвенной карте той же территории (рис. IV.4), мы обнаруживаем заметно менее пеструю картину (количество выделяемых учетных единиц падает с 24 до 15, еще сильнее снижается число конкретных выделов), на ко-

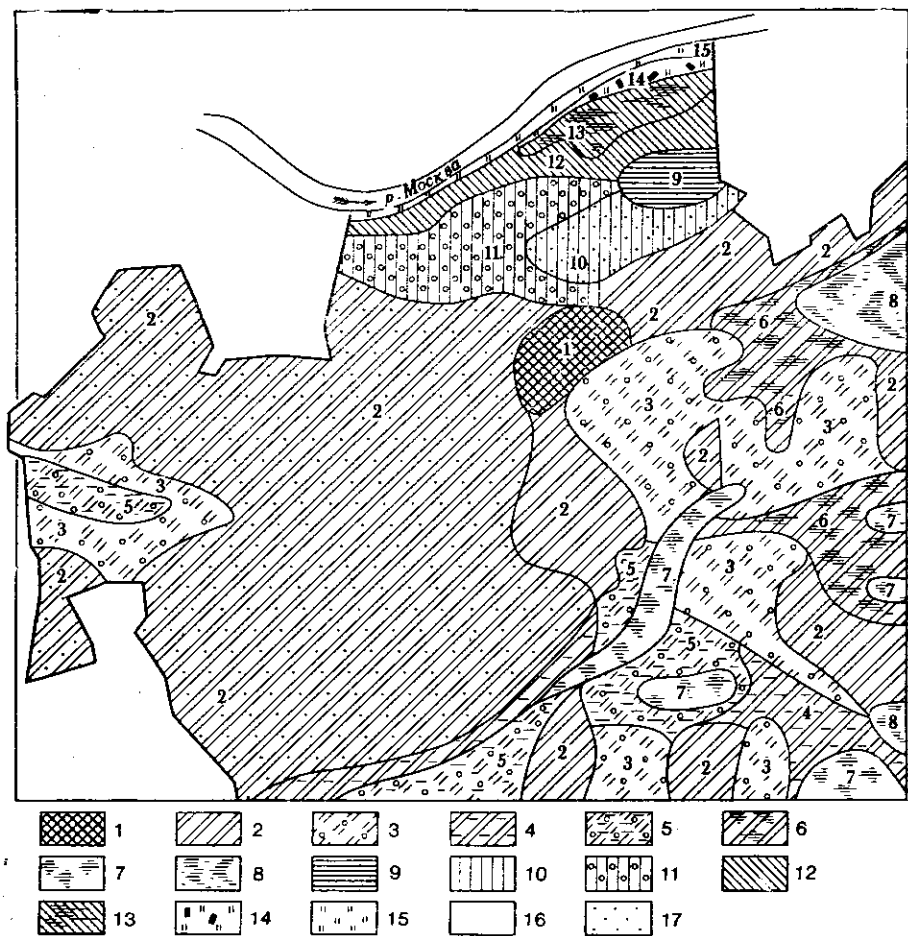


Рис. IV.4. Почвенная карта Звенигородской биостанции биологического факультета МГУ (составлена К. М. Смирновой, 1962)

Почвы водораздела. 1 — подзол; 2 — сильноподзолистые; 3 — дерново-сильноподзолистые; 4 — сильноподзолистые слабоглинистые; 5 — дерново-сильноподзолистые слабоглинистые; 6 — сильноподзолистые слабоглинистые в комплексе с торфянисто-подзолистыми сильноглинистыми; 7 — торфянисто-перегнойно-глеевые; 8 — торфяно-перегнойно-глеевые.

Почвы террас р. Москвы. III терраса: 9 — дерново-среднеподзолистые; 10 — бурые лесные слабоподзоленные; 11 — бурые лесные сильноподзоленные; II терраса: 12 — дерново-сильноподзолистые; I терраса: 13 — дерново-сильноподзолистые в комплексе с перегнойно-глеевыми; пойменная терраса: 14 — дерново-луговые слабокарбонатные на погребенных дерново-подзолистых; 15 — дерново-луговые карбонатные. **Механический состав почв:** 16 — суглинистый; 17 — песчаный

торой хорошо проявляется закономерное размещение почв и соответствовавших им в прошлом коренных экосистем, обусловленных прежде всего геоморфологическим строением территории (водораздельное пространство, терраса и пойма р. Москвы) и механическим составом поверхностных отложений (песчаных или суглинистых).

Кроме необходимости учета истории антропогенного воздействия при идентификации состава экосистем изучаемого ландшафта приходится решать много других вопросов, связанных с явлениями непрерывности (континуальности) пространственного изменения абиотических факторов и биоты некоторых ландшафтов, с процессами миграции популяций, сукцессионными изменениями и др. Поэтому первоначальное экологическое подразделение ландшафта на элементарные экосистемы редко бывает окончательным. Как правило, оно уточняется в ходе последующих исследований.

После выделения основных типов экосистем и установления их взаимосвязей в ландшафтной системе внимание исследователей сосредоточивается на изучении состава, структуры и функционирования каждой экосистемы с тем, чтобы на основе этих данных подойти к более глубокому пониманию функционирования изучаемого ландшафта в целом.

Изложению методики полевых экологических исследований посвящены труды таких известных ученых, как А. Тэнсли (Tansley, 1923, 1946); Ч. Элтон (Elton, 1927; Elton, Miller, 1954), В. Шелфорд (Shelford, 1929), В. Н. Сукачев (1930), Л. Г. Раменский (1937, 1938), Ф. Клементс и В. Шелфорд (Clements, Shelford, 1939), Г. А. Новиков (1949) и др. Однако при всех достоинствах названных руководств они адресованы прежде всего индивидуальным исследователям или небольшим коллективам, ориентированным на специальное изучение той или иной группы организмов. Обладая весьма скромными средствами, такие коллективы могли получить лишь весьма фрагментарные сведения о многообразии и динамичности экологических процессов, которые было трудно использовать для построения целостной картины всей экосистемы.

Хотя многие из перечисленных авторов сознательно пропагандировали методологию, которую мы сегодня называем «системным подходом», до конца 50-х гг. XIX в. в среде экологов все еще господствовала установка на узкоспециализированные исследования, когда, как это образно заметил Л. Оман (Ouman, 1933), каждый ученый был занят «терпеливой и привычной эксплуатацией своей индивидуальной» жилы, несмотря на то что «пустая порода уже заполнила полость шахты». Попытки объединения под флагом так называемых «комплексных» исследований разных специалистов, которые, однако, не были связаны общей теоретической и методологической концепцией (каковыми позднее явились концепция экосистемы или биогеоценоза), неоднократно предпринимавшиеся как в нашей стране, так и за рубежом, приносили, как

правило, весьма скудные (с точки зрения системного подхода) результаты. В лучшем случае они завершались публикацией очередного сборника, в котором мирное и независимое сосуществование статей по ботанике, зоологии, микробиологии, почвоведению, метеорологии и другим дисциплинам лишь изредка нарушалось робкими попытками междисциплинарного синтеза с целью получения действительно комплексного описания экосистемы во всей ее целостности.

Существенный прогресс в развитии экологических исследований на основе системного подхода, включая долгосрочные комплексные наблюдения, начинается в конце 50-х — начале 60-х гг. Он связан с работами Говарда Одума (Odum H., 1956, 1957, 1960), В. Н. Сукачева и его сотрудников (Сукачев и др., 1957; Сукачев, Зонн, 1961) и ряда других зарубежных исследователей. Всесторонние экологические исследования приобрели широкий размах на стационарах Международной биологической программы (Программа и методика..., 1966, 1974). Однако наивысшим достижением в области полевых экологических наблюдений являются программы комплексного экологического мониторинга, развертываемые на биосферных заповедниках в соответствии с проектом организации Глобальной системы мониторинга окружающей среды (ГСМОС)². Эти программы предусматривают проведение всесторонних наблюдений над динамикой наиболее характерных типов целинных экосистем во всех основных биотических провинциях, результаты которых в сочетании с материалами интенсивных исследований на специальных полигонах и опытных станциях предполагается использовать для построения математических моделей этих экосистем, обеспечивающих возможность прогнозирования и оптимального управления их функционированием (UNESCO, 1972; UNESCO and UNEP, 1974; «Биосферные заповедники», 1977).

ЭКСПЕРИМЕНТ

Наряду с наблюдением широкое применение в экологии, как и в других естественных науках, имеет экспериментальный метод. Принципиальное отличие эксперимента от пассивного наблюдения заключается в том, что задача наблюдателя — получение сведений о поведении экосистемы в ненарушенных естественных условиях (точнее, при минимально возможных возмущениях, вызываемых процессом наблюдения), тогда как в эксперименте исследователь следит за экосистемой, в которой им сознательно произведены определенные (быть может, и достаточно сильные) изменения. Поэтому, когда эколог с помощью сложной аппаратуры следит за перемещением стада оленей, некоторые из которых

² Scientific Committee on Problems of the Environment (1973). Global Environmental Monitoring System (GEMS), Paris, 130 p.

снабжены миниатюрными радиопередатчиками, то при этом он занимается наблюдениями, а не экспериментами. Напротив, регистрация динамики численности того же стада пусть даже самыми приближенными методами, без всякой аппаратуры, но после предварительной элиминации из экосистемы хищников, например волков, либо после введения искусственной подкормки в суровых зимних условиях, будет настоящим экологическим экспериментом.

Многообразие экспериментов в экологии столь же необозримо, как необозримо число возможных воздействий экспериментатора на экосистему. Поэтому весьма полезным оказывается выделение различных категорий экологических экспериментов в зависимости от степени контроля человека над изучаемой экосистемой и числа сознательно варьируемых факторов.

Прежде всего целесообразно различать эксперименты по достигнутому в них уровню контроля над объектом изучения. На одном конце спектра располагаются практически неконтролируемые эксперименты, когда, произведя в начале опыта некоторое воздействие на экосистему, экспериментатор впоследствии только следит за ее динамикой, которая разворачивается на фоне всевозможных, часто непредвиденных и нежелательных, с точки зрения экспериментатора, внешних воздействий, например погодных. На противоположном конце спектра группируются эксперименты, в которых исследователь имеет полную возможность контролировать все интересующие его экологические факторы в течение всего времени опыта. Промежуточное положение занимают эксперименты, в которых могут контролироваться лишь некоторые факторы.

Вспомня широко распространенное деление экспериментов на полевые и лабораторные, можно заметить, что полевые эксперименты в большинстве случаев относятся к неконтролируемым, так как возможности исследователя контролировать экологические факторы в природных условиях очень и очень ограничены. В лабораторных экспериментах можно обеспечить контроль большего числа факторов и тем не менее большинство лабораторных опытов также относится к категории частично контролируемых. Сколько-нибудь полный охват всех существенных факторов достигается только на сложных и дорогостоящих экспериментальных установках, наподобие фитотронов, акватронов и других управляемых лабораторных «микрокосмов».

Классической схемой проведения естественнонаучных экспериментов со времени Ф. Бэкона считается так называемый однофакторный эксперимент, когда изучается влияние одного избранного фактора при фиксированных значениях всех остальных. Но если в науках о неживой природе (и прежде всего в физике) однофакторные эксперименты оказались весьма плодотворными и принесли немало выдающихся открытий, то в экспериментах с биологическими объектами, поведение которых существенно зависит от целого комплекса факторов, как, например, природные или

сельскохозяйственные экосистемы, этот подход оказался менее эффективным. Для решения многофакторных задач, связанных с получением высоких урожаев, в 30-х гг. нашего столетия Ренальдом Фишером были разработаны основы метода многофакторных экспериментов, состоящего в том, что в каждом варианте из серии опытов экспериментатор изменяет не один, а сразу несколько факторов, значения которых комбинируются определенным способом, в результате чего при последующей математической обработке оказывается возможным получить искомое многофакторное описание изучаемого процесса или явления. Эффективность применения метода планирования многофакторных экспериментов в экологических исследованиях убедительно показана в работах отечественных авторов (Федоров, 1967; Максимов, Федоров, 1967, 1969), которые предложили использовать планы факторного эксперимента при исследовании связи первичной продукции с уровнями факторов, действующих в водоемах. Предложенный метод планируемых добавок, представляющий собой комбинацию обычного метода подкормок Шрайбера, например биогенных элементов на активность фитопланктона, и планов факторного эксперимента, позволил получать информацию (качественную и количественную) о характере взаимодействий факторов системы. В этом случае факторы, включенные в план эксперимента, меняются одновременно и независимо друг от друга, по определенным планам, и по результатам их влияния на величину первичной продукции рассчитываются соответствующие значения b_j как при линейных членах (b_i), так и при их взаимодействиях (b_{ij}). В уравнении модели вида

$$y = b_0 + \sum_{i=1}^n b_i x_i + \sum_{i,j=1}^n b_{ij} x_i x_j + \dots, \quad (IV.6)$$

где x_i — переменные (факторы), а b_i — коэффициент регрессии при соответствующих переменных, значения которых определяют величину отклика в изучаемой области. Таким образом, уравнение (IV.6) связывает величину первичной продукции (y) с уровнями (концентрациями) факторов, действующих в системе.

Проведенные В. Д. Федоровым и его сотрудниками исследования у Карельского побережья Белого моря позволили исследовать зависимость первичной продукции от освещенности, концентрации ряда биогенных элементов и состава фитопланктона в водоеме. Полученные количественные оценки при обнаруженных взаимодействиях факторов позволили достаточно подробно исследовать связь первичной продукции и концентрации в морской воде нитратного и аммиачного азота, фосфора, железа и кремния (Федоров, Белая, Максимов, 1970; Федоров, Семин, 1970).

Заметную роль в развитии экологии сыграли эксперименты по лабораторному культивированию отдельных популяций или целых микроэкосистем. Хотя первые исследования такого рода проводи-

лись еще в XIX в., как, например, известные работы Р. Уорингтона по сбалансированным аквариумам (Warington, 1851, 1857), широкое использование лабораторных микроэкосистем для решения синэкологических (в отличие от экофизиологических и популяционно-биологических) задач началось лишь в 30-х гг. нашего века. Успешному разворачиванию этих исследований, без сомнения способствовал опыт, накопленный в серии блестящих работ по лабораторному культивированию отдельных популяций, выполненных в 20-х гг. Р. Пирлом с сотрудниками (Pearl, Parker, 1922; Pearl, 1925, 1928), В. Олли (Allee, 1926, 1927), Р. Чепманом (Chapman, 1928), Н. И. Калабуховым (1929). Но если названные исследователи в своих экспериментах работали с отдельными популяциями, определяли такие характеристики, как рождаемость, смертность, продолжительность жизни, форма кривой роста и т. п., в синэкологических и «микроскопических» экспериментах изучалось взаимодействие нескольких популяций и целостные свойства экосистемы.

В области лабораторных синэкологических экспериментов выдающееся значение имеют исследования, проводившиеся в начале 30-х гг. в нашей стране под руководством В. В. Алпатова (Алпатов, 1931, 1932, 1934; Алпатов и Гаузе, 1933), и в особенности серия классических работ Г. Ф. Гаузе по экспериментальному изучению конкуренции и хищничества (Гаузе, 1933, 1934а, 1934б, 1934в, 1945; Gause, 1932, 1934, 1935). Эти публикации оказали сильное стимулирующее влияние на развитие лабораторных экологических исследований, в результате чего были выполнены всесторонние исследования, представленные работами А. Кромби (Crombie, 1945, 1947), С. Ютида (Utida, 1957), К. Хаффэйкера (Huffaker, 1958), Т. Парка (Park, 1962) и других, что способствовало расширению наших представлений о межпопуляционных взаимодействиях.

В то же время многие ученые справедливо поднимали вопрос о том, в какой степени выводы, полученные при лабораторных экспериментах, применимы в полевых условиях к реальным экосистемам. Например, весьма осторожно оценивал значение лабораторных экологических экспериментов Д. Н. Кашкаров, который считал, что экспериментальный метод играет в арсенале экологии второстепенную роль (Кашкаров, 1938). Еще более радикально высказался на эту тему Дж. Хатчисон, сравнивший в шутку лабораторную экспериментальную установку с аналоговой вычислительной машиной, которая дает результат, заранее запрограммированный экспериментатором. Например, при изучении конкуренции двух видов возможно, изменяя условия опыта, добиться как сосуществования обоих видов, так и победы одного из них или, наконец, гибели обоих видов. Подобным же образом в экспериментах по хищничеству или паразитизму, манипулируя условиями культивирования (физические, химические факторы, наличие или отсутствие убежища для жертвы и т. д.), можно вос-

произвести случаи как устойчивого сосуществования в колебательном или стационарном режиме, так и полного выедания жертвы хищником или «ускользания» жертвы из-под контроля хищника.

Аргументам Дж. Хатчинсона трудно отказать в убедительности. В дополнение к ним можно привести ряд других доводов, выдвигавшихся различными учеными, которые указывали на необходимость осторожного подхода к оценке значения экспериментов над популяциями в лабораторных условиях для теории природных экосистем (см. Улэк, 1957, 155—156; Макфедьен, 1965, 246—251; Шовен, 1970; Уильямсон, 1975).

Принимая это во внимание, нетрудно понять, почему наряду с наблюдением ведущее значение в экологических исследованиях приобрели полевые эксперименты, несмотря на то что в них не может быть обеспечен столь же высокий уровень контроля экспериментатора над изучаемой системой, как в лабораторных условиях.

Многочисленные примеры успешного проведения полевых экспериментов при изучении отдельных экологических проблем, таких как влияние метеорологических и эдафических факторов, обеспеченности пищей, конкуренции, хищничества, паразитизма и т. д., известны в сельскохозяйственной науке, лесоведении, охотоведении, ихтиологии, паразитологии и других близких к экологии дисциплинах. Кроме этих тщательно планируемых специально проводившихся опытов немалый вклад в развитие экологической теории был внесен путем обработки и обобщения результатов многочисленных непреднамеренных (стихийных) «экспериментов» с экосистемами, которые были следствием естественных природных процессов или деятельности человека. Среди «экспериментов», поставленных самой природой, результаты которых удалось зарегистрировать, можно указать образование и заселение ряда островов, лавовых полей и других участков *terra nullius*, изменение гидрологического режима, наступление серии холодных или теплых годов, «удобрение» путем отложения вулканических, аллювиальных или эоловых осадков и т. п.

Непреднамеренные антропогенные «эксперименты», которые повлекли за собой глубокие преобразования целых экосистем, ландшафтов, а возможно, и всей экосферы, включают изменение как абиотических, так и биотических факторов. Особенно широкую известность получили непредвиденные последствия интродукции новых видов, анализ которых весьма способствовал развитию экологической теории (Элтон, 1960).

Особый интерес с точки зрения системной экологии представляют комплексные экологические эксперименты, в которых раскрывается реакция на воздействие факторов (контролируемых экспериментатором) экосистемы в целом. Постановка таких экспериментов широко развывается только с конца 50-х гг. XX в., когда системный подход становится в экологии господствующим.

Первыми работами такого рода были комплексные исследования лесных экосистем (биогеоценозов), развернувшиеся под руководством В. Н. Сукачева (1956, 1961, 1964), а также радиоэкологические исследования Н. В. Тимофеева-Ресовского (1957, 1961, 1964) и ряда американских ученых (Woodwell, 1962, 1963; Schultz, Klement (ed.) 1963; и др.). В последующие годы происходит широкое развертывание комплексных экспериментальных исследований наземных и водных экосистем в рамках Международной биологической программы (1964—1974) и других научных проектов (Нечаева, Приходько, 1966; Карпов, 1969, 1974; Молчанов, 1970, 1975; Тихомиров, 1971, 1974; Ellenberg (ed.), 1971; Van Dyne, 1972, 1978; Magiscal (ed.), 1974; Likens, Borman, 1975; Van Dyne, Anway, 1976).

В итоге, характеризуя значение экспериментального метода в экологии, необходимо признать, что его применение, особенно на основе достижений научно-технического прогресса, открывает перед экологией грандиозные перспективы. Однако экологический эксперимент, равно как и наблюдения над экосистемами, становится наиболее эффективным только в сочетании с третьим важнейшим методом экологии — методом моделирования.

МОДЕЛИРОВАНИЕ

Весь опыт развития естествознания вообще и экологии в частности свидетельствует, что наблюдения и эксперименты в наибольшей степени способствуют познанию лишь тогда, когда они задуманы и осуществлены на основе научной теории. В точных естественных науках, к каковым все более стремится и современная экология, весьма эффективной формой выражения теоретических представлений выступают модели, а одним из наиболее плодотворных методов служит метод моделирования, т. е. построения, проверки, исследования моделей и интерпретации полученных с их помощью результатов.

Сущность метода моделирования состоит в том, что наряду с системой (оригиналом), которую мы обозначим через $S^0 = S^0(\mathcal{P}^0, \mathcal{X}^0, \Sigma^0, \mathcal{F}^0)$, рассматривается ее модель, в качестве которой выступает некоторая другая система — $S = S(\mathcal{P}, \mathcal{X}, \Sigma, \mathcal{F})$, представляющая собой образ (подобие) оригинала S^0 при моделирующем отображении (соответствии подобия) f , что принято обозначать записью

$$f: (S^0) \rightarrow S, \quad (\text{IV.7})$$

где скобки обозначают, что f — частично определенное отображение, т. е. не все черты состава и структуры оригинала отражаются моделью.

Моделирующее отображение f целесообразно представить в виде композиции (продукта последовательного выполнения) двух

отображений — огрубляющего g и гомоморфного h :

$$g: (\mathcal{S}^0) \rightarrow \mathcal{S}^1; \quad h: \mathcal{S}^1 \rightarrow \mathcal{S};$$

$$f = h \circ g: (\mathcal{S}^0) \rightarrow \mathcal{S}, \quad (IV.8)$$

где $\mathcal{S}^1 = \mathcal{S}^1(\mathcal{V}^1, \mathcal{X}^1, \Sigma^1, \mathcal{F}^1)$ — некоторая подсистема системы \mathcal{S}^0 , т. е. $\mathcal{V}^1 \subset \mathcal{V}^0$, $\mathcal{X}^1 \subset \mathcal{X}^0$ и $\Sigma^1 \subset \Sigma^0$. Модель, как правило, представляет собой упрощенный образ оригинала, и это упрощение (огрубление) осуществляется отображением g , при котором, сознательно удаляя из системы \mathcal{S}^0 некоторые элементы и связи, мы получаем подсистему \mathcal{S}^1 (рис. IV.5). С другой стороны, модель должна в определенном смысле верно отражать оригинал,

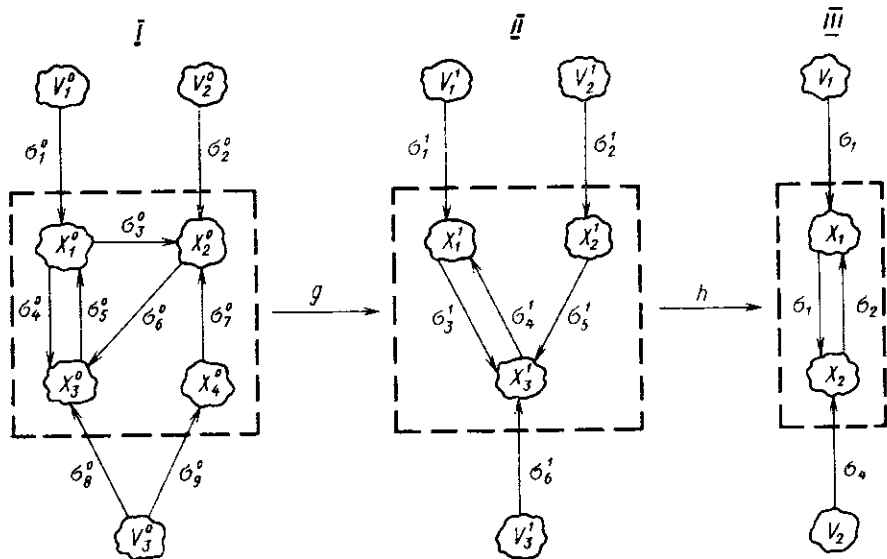


Рис. IV. 5. Переход от системы — оригинала $\mathcal{S}^0(\mathcal{V}^0, \mathcal{X}^0, \Sigma^0, \mathcal{F}^0)$ к модели $\mathcal{S}(\mathcal{V}, \mathcal{X}, \Sigma, \mathcal{F})$.

Сначала огрубляющее отображение $g: (\mathcal{S}^0) \rightarrow \mathcal{S}^1$ выделяет в системе \mathcal{S}^0 ее подсистему \mathcal{S}^1 с меньшим числом элементов и связей между ними, а затем отображение $h: \mathcal{S}^1 \rightarrow \mathcal{S}$ гомоморфно переводит подсистему \mathcal{S}^1 в модель \mathcal{S} .

I — $\mathcal{S}^0(\mathcal{V}^0, \mathcal{X}^0, \Sigma^0, \mathcal{F}^0)$; II — $\mathcal{S}^1(\mathcal{V}^1, \mathcal{X}^1, \Sigma^1, \mathcal{F}^1)$; III — $\mathcal{S}(\mathcal{V}, \mathcal{X}, \Sigma, \mathcal{F})$.

хотя возможно и огрубленно, или, как принято говорить в системном анализе, агрегированно. Именно это и осуществляет гомоморфное отображение подсистемы \mathcal{S}^1 на модель \mathcal{S} . При этом может произойти дальнейшее огрубление, т. е. число элементов и связей в модели \mathcal{S} может стать меньше, чем в \mathcal{S}^1 , а тем более в \mathcal{S}^0 , однако при этом не происходит искажения структуры, т. е. если некоторые элементы системы \mathcal{S}^1 были связаны некоторыми

отношениями, то их образы в модели \mathcal{S} должны быть связаны образом этого же отношения.

Для пояснения понятия модели обратимся к рис. IV. 5, на котором изображена система-оригинал $\mathcal{S}^0 = \mathcal{S}^0(\mathcal{V}^0, \mathcal{X}^0, \Sigma^0, \mathcal{F}^0)$, внешняя среда которой \mathcal{V}^0 образована тремя элементами — V_1^0, V_2^0, V_3^0 ; внутренний состав \mathcal{X}^0 — четырьмя элементами $X_1^0, X_2^0, X_3^0, X_4^0$; а структура Σ^0 представлена девятью связями — $\sigma_1^0, \sigma_2^0, \sigma_3^0, \sigma_4^0, \sigma_5^0, \sigma_6^0, \sigma_7^0, \sigma_8^0, \sigma_9^0$. Пусть, исходя из задачи исследования, оказалось возможным исключить из системы \mathcal{S}^0 элемент X_4^0 , а также связи σ_3^0, σ_7^0 и σ_9^0 . Результатом такого огрубления явилась система $\mathcal{S}^1 = \mathcal{S}^1(\mathcal{V}^1, \mathcal{X}^1, \Sigma^1, \mathcal{F}^1)$, где $\mathcal{V}^1 = \{V_1^1, V_2^1, V_3^1\}$; $\mathcal{X}^1 = \{X_1^1, X_2^1, X_3^1\}$; $\Sigma^1 = \{\sigma_1^1, \sigma_2^1, \sigma_3^1, \sigma_4^1, \sigma_5^1, \sigma_6^1\}$; причем $V_i^1 = g(V_i^0)$; $X_i^1 = g(X_i^0)$, $i = 1, 2, 3$; $\sigma_1^1 = g(\sigma_1^0)$; $\sigma_2^1 = g(\sigma_2^0)$; $\sigma_3^1 = g(\sigma_4^0)$; $\sigma_4^1 = g(\sigma_5^0)$; $\sigma_5^1 = g(\sigma_6^0)$; $\sigma_6^1 = g(\sigma_8^0)$. Следующее отображение h сливает элементы V_1^1 и V_2^1 в один элемент V , элементы X_1^1 и X_2^1 — в элемент X_1 , σ_1^1 и σ_2^1 — в одну связь σ_1 и связи σ_3^1 и σ_5^1 — в одну связь σ_2 , в результате чего получается система $\mathcal{S} = \mathcal{S}(\mathcal{V}, \mathcal{X}, \Sigma, \mathcal{F})$, где $\mathcal{X} = \{X_1, X_2\}$; $\mathcal{V} = \{V_1, V_2\}$; $\Sigma = \{\sigma_1, \sigma_2, \sigma_3, \sigma_4\}$; причем $V_1 = h(V_1^1) = h(V_2^1)$; $V_2 = h(V_3^1)$; $X_1 = h(X_1^1) = h(X_2^1)$; $X_2 = h(X_3^1)$; $\sigma_1 = h(\sigma_1^1) = h(\sigma_2^1)$; $\sigma_2 = h(\sigma_3^1) = h(\sigma_5^1)$; $\sigma_3 = h(\sigma_4^1)$; $\sigma_4 = h(\sigma_6^1)$.

Нетрудно убедиться в том, что отображение h является гомоморфным. Действительно, взяв, например, элементы X_1^1 и X_3^1 , связанные отношением σ_3^1 , что можно формально выразить записью $\sigma_3^1(X_1^1, X_3^1)$, мы видим, что их образы — элементы X_1 и X_2 , связаны в модели \mathcal{S} отношением σ_2 , которое есть не что иное, как образ отношения σ_3^1 . Аналогичную проверку нетрудно провести для всех остальных элементов и отношений. Таким образом, система \mathcal{S} есть модель системы \mathcal{S}^0 .

В зависимости от характера огрубления и степени агрегирования для одного и того же оригинала можно получить несколько различных моделей.

Стратегия моделирования заключается в попытке путем упрощения получить модель, свойства и поведение которой можно было бы эффективно изучать, но которая в то же время оставалась бы достаточно сходной с оригиналом, чтобы результаты этого изучения все же были применимы и к оригиналу. Обратный переход от модели \mathcal{S} к оригиналу \mathcal{S}^0 называется интерпретацией модели. Процедура интерпретации не является строго однозначной, так как прообраз некоторых элементов или отношений модели в силу необратимости гомоморфного отображения h , при котором допустимо слияние элементов, может состоять из нескольких элементов или отношений системы-оригинала.

Обычно оригинал \mathcal{S}^0 представляет собой достаточно сложную систему, непосредственное установление закона функционирования которой \mathcal{F}^0 сопряжено с большими трудностями. В то же время

для некоторой ее модели \mathcal{S} ввиду ее относительно большей простоты функция \mathcal{F} может быть найдена тем или иным путем. После этого исследование системы \mathcal{S}^0 можно заменить исследованиями ее модели \mathcal{S} , а затем интерпретировать полученные результаты применительно к системе-оригиналу \mathcal{S}^0 . Таким образом, при помощи моделирования в некотором приближении, определяемом степенью близости модели к оригиналу, может быть решена задача установления функции изучаемой сложной системы \mathcal{S}^0 .

Оригинал и модель, а также разные модели одного и того же оригинала могут отличаться по своей реализации, где под реализацией понимается характеристика того, «из чего и как модель сделана» (Полетаев, 1966). Одно из достоинств метода моделирования состоит в возможности построения моделей с «удобной» реализацией, ибо удачный выбор реализации делает исследование модели несравненно более легким, чем исследование оригинала, и в то же время позволяет сохранить существенные черты его состава, структуры и функционирования.

В зависимости от особенностей системы-оригинала и задач исследования применяются самые разнообразные модели, которые целесообразно классифицировать по следующим признакам (рис. IV.6).

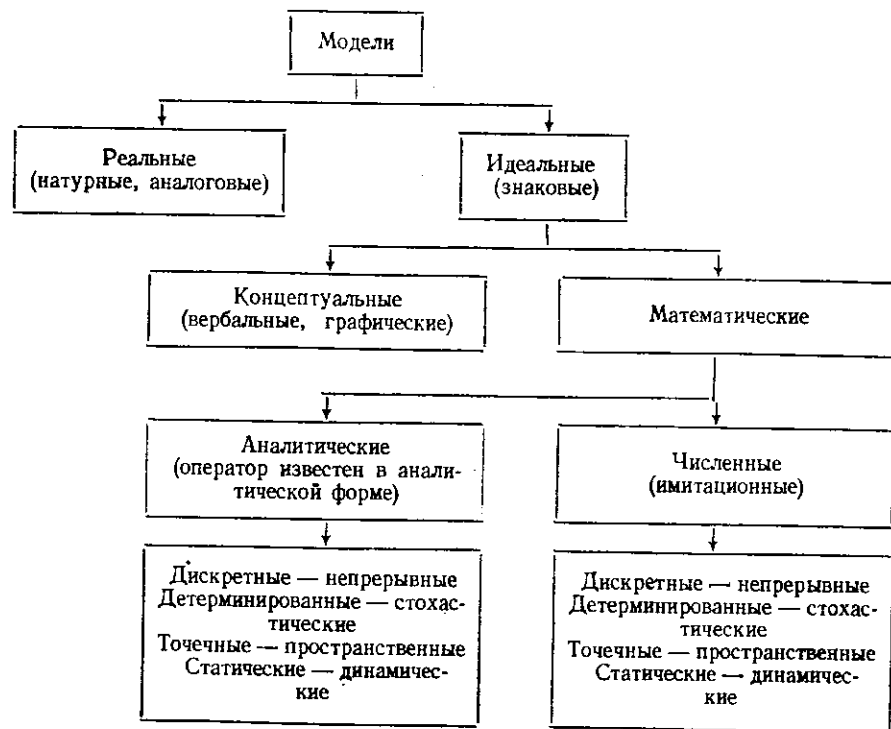


Рис. IV.6. Схематическая классификация моделей

По типу реализации различаются *реальные* и *знаковые* модели. Реальная модель отражает существенные черты оригинала уже по самой природе своей физической реализации. Например, аквариум с его растительностью, животным и микробным населением воспроизводит некоторые черты обитаемых природных водоемов уже потому, что он сам является населенным водоемом, хотя и значительно меньших размеров. Одна из наиболее сложных проблем, с которой приходится сталкиваться при работе с реальными (натурными) моделями, заключается в трудности установления степени адекватности модели оригиналу и, следовательно, в обосновании возможности применения результатов моделирования к исходной системе-оригиналу. В отличие, например, от аэро- или гидродинамики, где разработаны количественные критерии адекватности моделей (критерий Рейнольдса и т. п.), в результате чего стало возможным успешное применение натуральных моделей для решения широкого круга научных и конструкторских задач в указанных областях, при натурном моделировании экосистем вопросы обоснования адекватности еще очень далеки от удовлетворительного решения, на что уже указывалось выше при обсуждении значения лабораторных экспериментов. Кроме того, создание и использование натуральных моделей экосистем связано с известными трудностями технического характера, преодоление которых, из-за отсутствия гарантий адекватности, отнюдь не всегда приводит к решению поставленной задачи.

В отличие от реальной, знаковая модель представляет собой условное описание системы-оригинала с помощью данного алфавита символов и операций над символами, в результате чего получают слова и предложения некоторого языка, которые с помощью определенного кода интерпретируются как образы некоторых свойств элементов системы-оригинала и связей между ними. Как отмечает И. А. Полетаев (1966), знаковые модели несравненно богаче возможностями, чем реальные, ибо они почти не связаны ограничениями физической реализации.

Наибольшее значение для экологии имеют две разновидности знаковых моделей: это, во-первых, так называемые *концептуальные* и, во-вторых, *математические* модели.

Концептуальная модель представляет собой несколько более формализованный и систематизированный вариант традиционного естественнонаучного описания изучаемой экосистемы, состоящей из научного текста, сопровождаемого блок-схемой системы, таблицами, графиками и прочим иллюстративным материалом. Несколько тавтологичный, но широко применяемый термин «концептуальная модель» подчеркивает, что назначение этой модели — служить ясным, обобщенным и в то же время достаточно полным выражением знаний и представлений исследователя об изучаемой системе в рамках и средствами определенной научной концепции. Например, в рамках «энергетической» или «биогеохимической» концепции соответствующие концептуальные модели принимают

форму блок-схем трофических связей или потоков вещества в экосистеме, которые сопровождаются поясняющим текстовым, табличным и графическим материалом, раскрывающим состав, структуру и некоторые аспекты функционирования экосистемы.

Первые концептуальные модели качественного уровня появились только в XX столетии в работах В. Шелфорда (Shelford, 1913), М. Хэвиленда (Haviland, 1926), В. Саммерхэйса и Ч. Элтона (Summerhayes, Elton, 1923, 1928) и некоторых других исследователей. Обеспечение же концептуальных моделей экосистем количественными данными о численности и биомассе популяций, запасах органического вещества и минеральных элементов, а тем более о динамике этих показателей для различных экосистем стало возможным только на основе исследований Международной биологической программы (1964—1974), в итоговых публикациях которой представлены концептуальные модели важнейших типов экосистем (Ресурсы биосферы, т. 1, 2, 1975; International Biological Programme, Publications, 1975—1979).

В то же время наряду с такими общеизвестными достоинствами концептуальных моделей, как универсальность, гибкость, богатство средств выражения и др., благодаря которым этот метод применяется к самым разным системам, ему свойственны и недостатки, как, например, высокая неоднозначность интерпретации и известная статичность, затрудняющая описание динамических систем.

При количественном изучении динамики экосистем гораздо более эффективны методы математического моделирования.

Математической моделью системы-оригинала $\mathcal{S}^0 = \mathcal{S}^0(\mathcal{V}^0, \mathcal{X}^0, \Sigma^0, \mathcal{F}^0)$ называется ее модель $\mathcal{S} = \mathcal{S}(\mathcal{V}, \mathcal{X}, \Sigma, \mathcal{F})$, у которой в качестве элементов множеств \mathcal{V} и \mathcal{X} выступают математические переменные (обычно, скалярные функции времени t) на рассматриваемом интервале:

$$t_0 \leq t \leq t_N: v_1(t), \dots, v_k(t), x_1(t), \dots, x_n(t).$$

Структура $\Sigma = \{\sigma_1, \dots, \sigma_r\}$ представляет собой множество математических соотношений между этими переменными, которые обычно формулируются в виде уравнений и неравенств вида

$$\left. \begin{aligned} \sigma_1(v_1, \dots, v_k, x_1, \dots, x_n) &= 0 \\ \sigma_m(v_1, \dots, v_k, x_1, \dots, x_n) &= 0 \\ \sigma_{m+1}(v_1, \dots, v_k, x_1, \dots, x_n) &\leq 0 \\ \sigma_r(v_1, \dots, v_k, x_1, \dots, x_n) &\leq 0 \end{aligned} \right\} \quad (\text{IV.9})$$

связывающих между собой внешние и внутренние переменные модели. Функция $\mathcal{F} = \{F_1, \dots, F_n\}$ есть не что иное, как разрешающий оператор совокупности математических соотношений (IV.9), позволяющих по заданным входам $v_1(t), \dots, v_k(t)$; $t_0 \leq t \leq t_N$, с той или иной определенностью (от абсолютной детерминированности

до размытого вероятностного описания) находить функции $x_1(t), \dots, x_n(t)$ на интервале $t_0 \leq t \leq t_N$:

$$x_1(t) = F_1(v_1, \dots, v_k, x_1^0, \dots, x_n^0, t),$$

$$x_n(t) = F_n(v_1, \dots, v_k, x_1^0, \dots, x_n^0, t), \quad (\text{IV.10})$$

удовлетворяющие уравнениям и неравенствам (IV.9) и заданным начальным условиям $x_1(t_0) = x_1^0, \dots, x_n(t_0) = x_n^0$.

В качестве примера рассмотрим идеализированную систему, состоящую из одной популяции, которая существует в условиях изобилия корма и при отсутствии врагов и паразитов. Предположим, что в этих условиях прирост популяции пропорционален достигнутой численности, причем удельная скорость прироста r зависит от единственного внешнего фактора — температуры окружающей среды, которая на рассматриваемом промежутке времени $t_0 \leq t \leq t_N$ считается известной. Чтобы построить математическую модель такой системы, рассмотрим множество \mathcal{V} , состоящее из одного элемента — входной функции $v(t)$, задающей динамику температуры окружающей среды при $t_0 \leq t \leq t_N$, а также множество \mathcal{X} , тоже состоящее из одного элемента, действительной переменной $x(t)$, обозначающей численность популяции в момент времени t . Структуру модели Σ образуют три математических соотношения:

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= r(t) \cdot x \\ r(t) &= \theta(v(t)) \\ x(t_0) &= x^0 \end{aligned} \right\} \quad (\text{IV.11})$$

Первое выражает линейную зависимость скорости роста популяции от ее численности с меняющимся во времени коэффициентом удельного прироста $r(t)$. Второе служит математическим выражением зависимости r от температуры окружающей среды v (функция $\theta(v)$ считается известной). Третье задает начальную численность популяции при $t=t_0$.

Для нахождения функции модели, т. е. разрешающего оператора \mathcal{F} системы (IV.11), подставим в первое уравнение выражение r через v с помощью функции $\theta(v)$:

$$\frac{dx}{dt} = \theta(v(t)) \cdot x. \quad (\text{IV.12})$$

Разделяя переменные (см. Кудрявцев, Демидович, 1975, с. 449):

$$\frac{dx}{x} = \theta(v(t)) \cdot dt \quad (\text{IV.13})$$

и интегрируя от x^0 до x и от t_0 до t соответственно, где $x^0 = x(t_0)$ и $x = x(t)$, получаем

$$\ln|x| - \ln|x^0| = \int_{t_0}^t \theta(v(t)) dt. \quad (\text{IV.14})$$

После потенцирования получаем окончательный результат:

$$x(t) = x^0 \cdot \exp \left\{ \int_{t_0}^t \bullet(v(t)) dt \right\}. \quad (IV.15)$$

Таким образом, функционирование модели выражается оператором

$$x(t) = \mathcal{F}(v, x^0, t) = x^0 \cdot \exp \left\{ \int_{t_0}^t \bullet(v(t)) dt \right\}. \quad (IV.16)$$

В зависимости от свойств разрешающего оператора \mathcal{F} математические модели динамических систем классифицируются по разным признакам. Так, если для оператора \mathcal{F} найдено точное аналитическое выражение, позволяющее для любых входных функций и начальных условий непосредственно определять значение переменных состояния x_1, \dots, x_n в любой нужный момент t , то модель принято называть *аналитической*. Аналитические модели обладают многими благоприятными свойствами, облегчающими их исследование и применение. Однако в подавляющем большинстве случаев нахождение аналитического выражения для разрешающего оператора \mathcal{F} оказывается затруднительным или в принципе невозможным.

В то же время, если совокупность уравнений и неравенств (IV.9) непротиворечива и полна³, то нередко удается найти алгоритм (процедуру) численного решения этих уравнений на ЭВМ, в результате чего получается реализация оператора \mathcal{F} в виде машинной программы, с помощью которой по входным и начальным данным рассчитываются значения переменных состояний $x_1(t), \dots, \dots, x_n(t)$ на интервале $t_0 \leq t \leq t_N$. Такие модели называются *численными*, или, чаще, *имитационными*.

В зависимости от степени определенности предсказания траектории ($x_1(t), \dots, x_n(t)$) оператором \mathcal{F} модели делятся на *детерминированные* и *стохастические* (вероятностные). Если в детерминированной модели значения переменных состояния определяются однозначно (с точностью до ошибок вычисления) (рис. IV.7, А), то стохастическая модель для каждой переменной x_i дает распределение возможных значений, характеризуемое такими вероятностными показателями, как математическое ожидание $M\{x_i\}$, среднее квадратическое отклонение $\sigma\{x_i\}$ и т. п. (рис. IV.7, Б).

По характеру временного описания динамики переменных состояния $x_i(t)$ различаются *дискретные* и *непрерывные* модели. Дискретная модель описывает поведение системы на фиксированной

последовательности моментов времени $t_0 < t_1 < \dots < t_j < \dots < t_N$, тогда как в непрерывной модели значения переменных состояния могут быть рассчитаны для любой точки t рассматриваемого интервала $[t_0, t_N]$. Среди дискретных выделяются модели с *фиксированным* шагом по времени $\Delta t = t_j - t_{j-1}$, который не может быть изменен без глубокой перестройки всей модели. Например, в моделях динамики популяции организмов с непрерывающимися поколениями, сменяющимися только один раз в год, принимается $\Delta t = 1$ год (Варли, Градуэлл, Хасселл, 1978). В отличие от них существуют дискретные модели, в которых шаг по времени Δt может неограниченно уменьшаться (в пределах возможностей используемой ЭВМ), вследствие чего такие модели по детальности описания временных изменений приближаются к непрерывным. В частности, таковы модели, получающиеся в результате дискретизации непрерывного описания изучаемой системы в процессе приближенного численного решения дифференциальных уравнений.

Следующий важный признак, по которому различаются математические модели экосистем, — это характер описания их пространственного строения. Модели, в которых пространственное строение экосистемы не рассматривается, т. е. в качестве переменных состояния фигурируют зависящие только от времени переменные $x_i(t)$, $i = 1, \dots, n$, принято называть *моделями с сосредоточенными значениями* (или *точечными моделями*), в отличие от *моделей с распределенными значениями*, в которых переменные состояния x_i зависят не только от времени, но и от пространственных координат (одной или нескольких). Например, при моделировании водной экосистемы в качестве переменных состояния можно взять усредненные по площади и суммированные по глубине значения биомасс популяций, запасов биогенных элементов и т. д., выраженные, например, в граммах под площадью зеркала воды в 1 м², — это будет модель с сосредоточенными значениями (Алексеев, 1975). Если в модели учитывается гетерогенность по

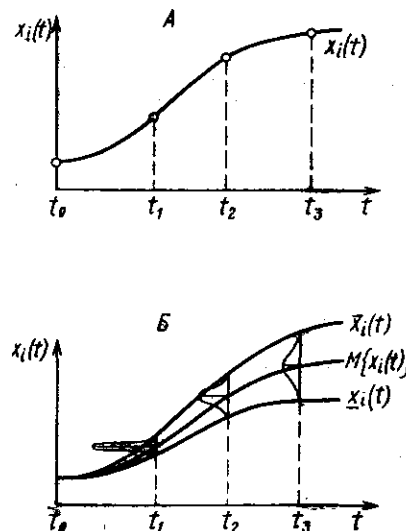


Рис. IV.7. Детерминированная (А) и стохастическая (Б) модели динамики переменной $x_i(t)$.

Для любого момента времени t детерминированная модель предсказывает единственное значение переменной $x_i(t)$, а стохастическая модель показывает интервал $[x_i(t), x_i(t)]$, содержащий величину $x_i(t)$ и ее распределение на этом интервале (в частности, математическое ожидание $M\{x_i(t)\}$, среднее квадратическое отклонение $\sigma\{x_i(t)\}$ и другие статистические показатели).

³ Непротиворечивость означает, что среди соотношений (IV.9) нет взаимоисключающих, т. е. противоречащих друг другу, а полнота — что они содержат всю необходимую информацию для нахождения решения.

глубине (координата z), т. е. $x_i = x_i(z, t)$, то получается (очевидно, более детальная) модель с распределенными значениями по глубине, но все еще осредненными по плоскости (x, y) . При описании мелкого, хорошо перемешиваемого по вертикали, но гетерогенного по плоскости водоема целесообразно в качестве переменных состояния использовать функции вида $x_i = x_i(x, y, t)$. Наконец, вводя все три пространственные координаты $x_i = x_i(x, y, z, t)$, получают модель с пространственно распределенными значениями.

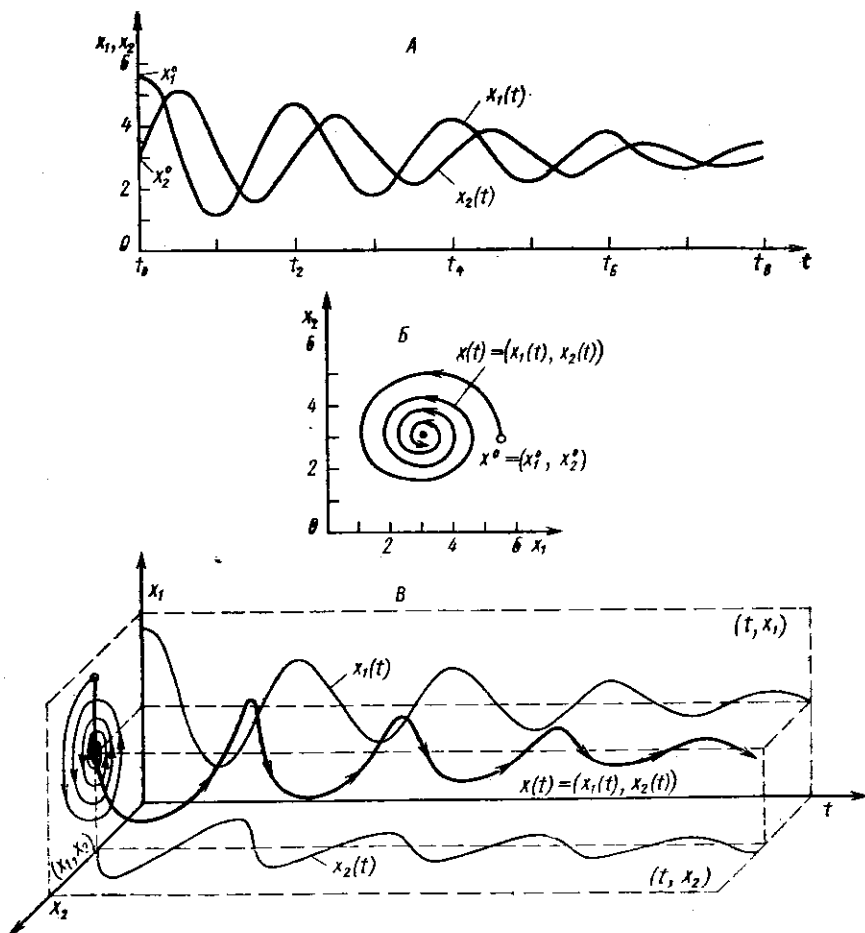


Рис. 1V.8. Представление результатов моделирования способами развертки по времени (А) и фазового портрета (Б); соотношение этих двух способов в случае двумерного фазового пространства (В)

Завершая краткое введение в метод моделирования, остановимся на некоторых способах визуального представления результатов моделирования. Наиболее часто используется так называемый способ *развертки во времени*, который состоит в построении таблиц или графиков изменения входных переменных и переменных состояния как функций времени t (рис. 1V.8, А). При всех его достоинствах этот способ не всегда (особенно при большом числе переменных) дает наглядное представление взаимосвязей между переменными. Поэтому в дополнение к нему нередко используется так называемый способ *фазовых портретов*, когда на график наносится изображение траектории системы в пространстве состояний (при $n=2$ или 3) или проекции этой траектории на координатные плоскости (x_i, x_j) , образованные различными парами координат при $n>3$ (рис. 1V.8, Б). Время присутствует на фазовом портрете неявно, через указание тем или иным способом направления движения изображающей точки вдоль траектории (например, с помощью стрелок или отметок времени вдоль траектории). Соотношение способов развертки во времени и фазового портрета поясняет рис. 1V.8, В.

ОБЩАЯ СХЕМА СИСТЕМНОГО ПОДХОДА К ИЗУЧЕНИЮ ЭКОСИСТЕМ

Изучение экосистемы оказывается наиболее эффективным, когда все рассмотренные выше методы — наблюдение, эксперимент, моделирование, интегрируются в едином процессе экологического исследования на основе системного подхода, который, как правило, осуществляется в рамках комплексного междисциплинарного исследовательского проекта.

Процесс системного исследования некоторой экосистемы целесообразно расчленить на ряд этапов или стадий, последовательно сменяющих друг друга во времени или осуществляющихся параллельно, как это показано на рис. 1V.9. Эти этапы носят следующие названия:

1. Постановка задачи.
2. Концептуализация.
3. Спецификация.
4. Наблюдения.
5. Идентификация.
6. Эксперименты.
7. Реализация модели.
8. Проверка модели.
9. Исследование (анализ) модели.
10. Оптимизация.
11. Заключительный синтез.

Остановимся на содержании каждого из этих этапов.

1. **Постановка задачи.** Каждая экосистема представляет собой чрезвычайно сложный, многогранный и динамичный

объект, для всесторонней характеристики которого требуются огромные материальные и людские ресурсы и весьма продолжительное время. Однако при всей сложности и целостности экосистем для решения отдельных проблем, например из области охраны, рационального использования, управления экосистемами или предсказания их реакции на те или иные антропогенные воздействия, оказывается возможным выделить в ней конечное число

свойств и процессов, которые наиболее существенны для решения поставленной задачи. Назначение рассматриваемого этапа как раз и состоит в том, чтобы ограничить и конкретизировать число возможных направлений и аспектов изучения экосистемы, указав те свойства и процессы, на которые следует обратить наиболее пристальное внимание.

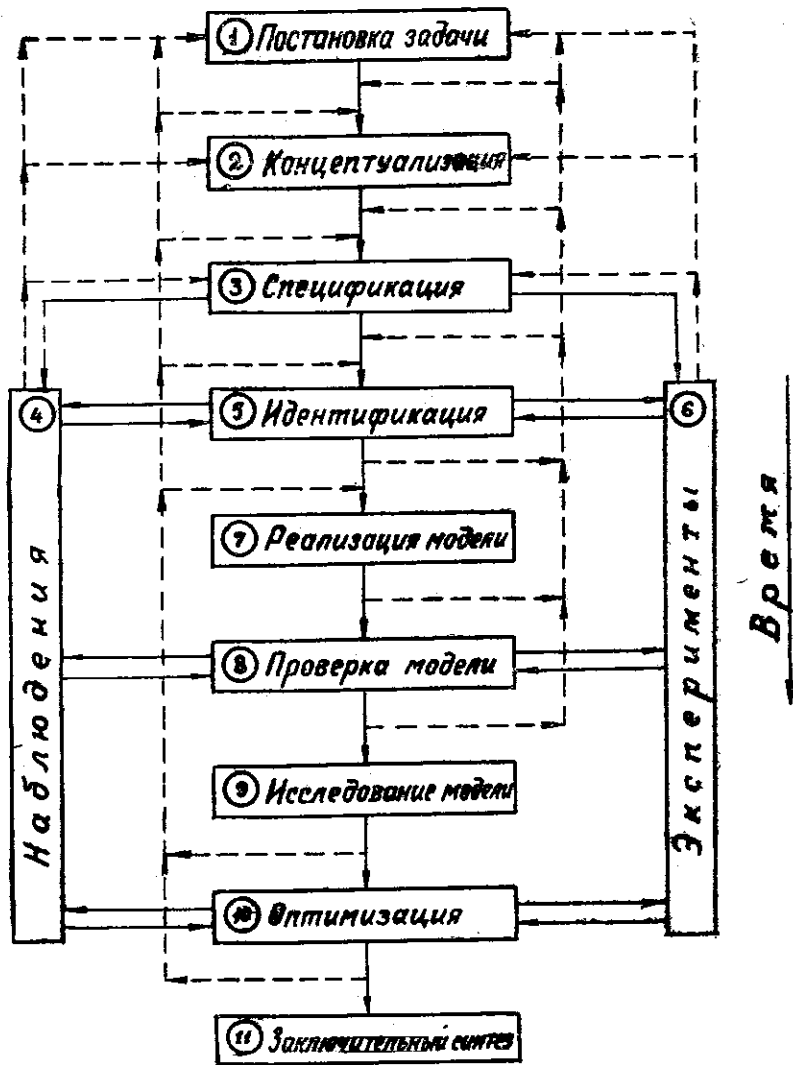


Рис. IV.9. Схема процесса системного исследования

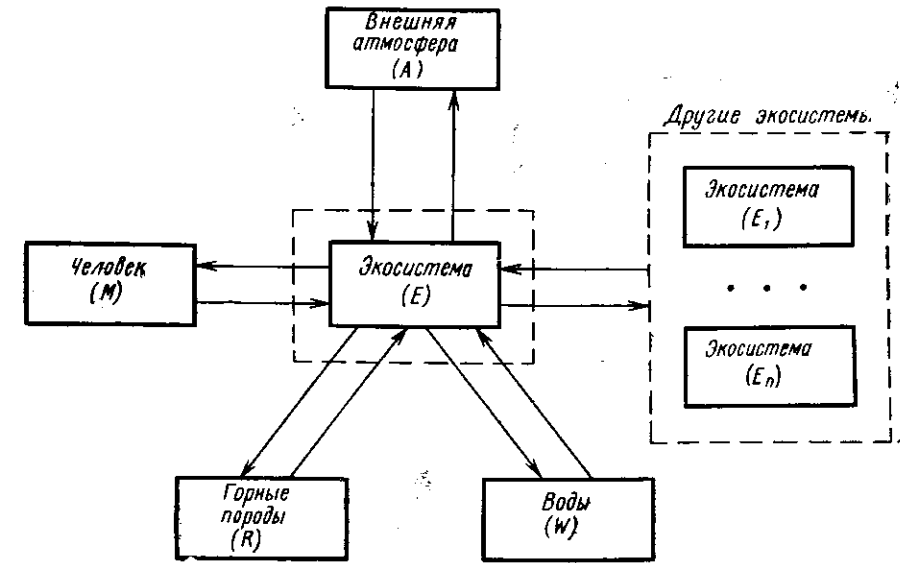


Рис. IV.10. Концептуализация внешних связей при описании экосистемы

2. Концептуализация. Задача этого этапа системного исследования состоит в том, чтобы в плане поставленной задачи суммировать известные сведения и представления об изучаемой экосистеме в виде достаточно полной и логически непротиворечивой концептуальной модели (см. выше, с. 67).

Из всего известного об изучаемой экосистеме модель концентрирует данные, необходимые для решения рассматриваемой проблемы, и в то же время она служит отправной точкой для развития будущих исследований. Прежде всего в модели определяется место изучаемой экосистемы в ландшафте как системы более высокого уровня иерархии, устанавливаются ее внешние «входы» и «выходы», т. е. связи с соседними экосистемами, с атмосферой, нижележащими геологическими слоями и водными массами, а также с деятельностью человека (рис. IV.10). Далее в модели раскрывается состав, структура и некоторые черты функционирования экосистемы. Как уже говорилось, *состав системы* представляется множеством ее внутренних элементов и непосредственно взаимодействующих с ними элементов окружающей среды. Струк-

турой называется совокупность всех связей (отношений, взаимодействий) между этими элементами, а под функционированием (поведением, «работой») системы понимается процесс изменения свойств ее элементов во времени в результате реакции на действие внешних факторов и взаимодействий между внутренними элементами.

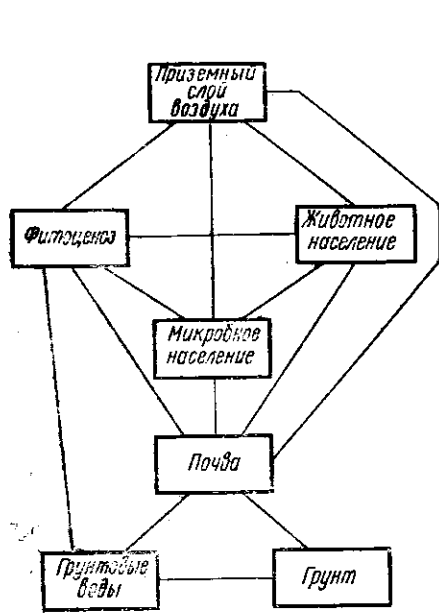


Рис. IV.11. Принципиальная схема состава и внутренней структуры типовой (полночленной) наземной экосистемы

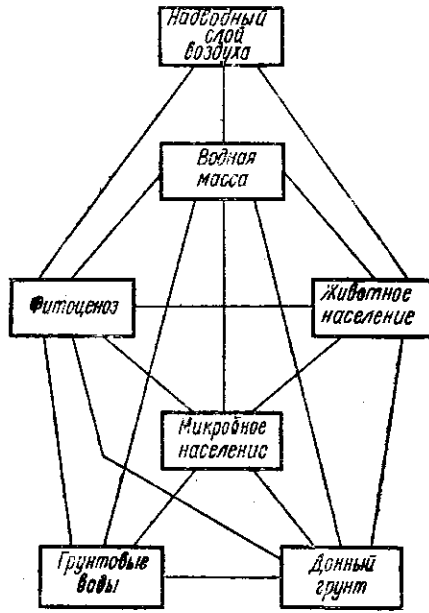


Рис. IV.12. Принципиальная схема состава и внутренней структуры типовой водной экосистемы

Какое же содержание приобретают понятия состава, структуры и функционирования в рамках концептуальной модели применительно к уровню экосистемы. Обратимся к рис. IV.11, на котором приводится принципиальная схема типовой (полночленной) наземной экосистемы. Ее внутренний состав образуют следующие элементы: 1) приземный слой воздуха, 2) фитоценоз (растительное сообщество), 3) животное население, 4) микробное население, 5) почва, 6) почвообразующая порода, 7) грунтовые воды. Структура экосистемы — это ее связи с внешними объектами и связи внутренних элементов экосистемы друг с другом, которые на рис. IV.11 изображаются линиями, обозначающими, что между связываемыми через них объектами осуществляется вещественно-энергетический поток и (или) информационная связь. Например, наличие связей приземного слоя воздуха с растительностью такого рода, как водный и газовый обмен между растения-

ми и атмосферой (транспирация, фотосинтез, дыхание и пр.), влияние температуры и влажности воздуха на жизнь растений и т. д. выражается линией, соединяющей блоки «приземный слой воздуха» и «фитоценоз». Для характеристики функционирования экосистемы в рамках концептуальной модели обычно дается словесное описание временной динамики компонентов и их взаимодействий, а также приводятся графики и таблицы, изображающие изменения количественных показателей наподобие того, как это будет показано ниже для экосистемы луговой степи Центрально-Черноземного заповедника (см. рис. XI.1).

Принципиальная схема водной экосистемы показана на рис. IV.12, где мы видим следующие компоненты: 1) прилегающий слой воздуха; 2) водную массу; 3) фитоценоз; 4) животное население; 5) микробное население; 6) грунтовые воды; 7) донный грунт. Внешние связи экосистемы — это взаимодействия с внешней атмосферой, соседними экосистемами, с геологическими отложениями, подстилающими дно водоема (в особенности с содержащимися в них водами и газами), и, наконец, с человеком, влияние которого на водные экосистемы стремительно возрастает. Структура в данном случае изображается набором линий между компонентами, обозначающих вещественно-энергетические и (или) информационные связи, а выражением функционирования служит серия динамических кривых, показывающих изменение свойств экосистемы с течением времени.

Отметим, что выделение компонентов экосистемы производится в соответствии с некоторым уровнем агрегирования, выбираемым в зависимости от задачи исследования и в соответствии с особенностями строения изучаемой экосистемы. В отличие от грубых, высокоагрегированных схем на рис. IV.11, IV.12 в качестве компонентов можно рассматривать более узкие группировки популяций, выделяемые по таксономическому, пространственному (например, с учетом ярусности), трофическому или другим признакам. Наряду с почвой в узком смысле в качестве самостоятельного компонента иногда рассматривается подстилка и т. д. Вместе с тем каждый компонент, рассматриваемый при грубом агрегировании как элементарный, на самом деле является подсистемой, т. е. системой более низкого уровня иерархии со своим составом, структурой и функционированием. Таким образом, к примеру, наличие в экосистеме различных популяций растений, животных или микроорганизмов можно показать в модели путем выделения соответствующих элементов в рамках подсистем «фитоценоз», «животное население» или «микробное население» соответственно.

Наиболее очевидной единицей агрегирования при изучении экосистем выступает популяция особой данного вида, участвующая в функционировании этой экосистемы, однако ввиду высокого видового обилия природных экосистем (особенно в отношении беспозвоночных животных и микроорганизмов) и отсутствия необходимой информации для многих видов при описании экосистем

чаще всего останавливаются на уровне групп популяций, которые называют функциональными или трофическими группами, а в последнее время все чаще — гильдиями, так как в этих группах агрегируются популяции нескольких сходных в том или ином отношении видов.

3. Спецификация. Назначение этого этапа состоит в том, чтобы: 1) определить составы множества входных переменных $\mathcal{V} = \{v_1, \dots, v_k\}$ и переменных состояния $\mathcal{X} = \{x_1, \dots, x_n\}$ будущей математической модели $\mathcal{F} = \mathcal{F}(\mathcal{V}, \mathcal{X}, \Sigma, \mathcal{F})$ и 2) по возможности более строго и однозначно (насколько это возможно средствами вербального описания) задать моделирующее отображение f системы-оригинала $\mathcal{F}^0 = \mathcal{F}^0(\mathcal{V}^0, \mathcal{X}^0, \Sigma^0, \mathcal{F}^0)$ на модель $\mathcal{F} = \mathcal{F}(\mathcal{V}, \mathcal{X}, \Sigma, \mathcal{F})$. В частности, при спецификации указывается, каким измеримым свойствам (характеристикам) экосистемы и ее внешней среды сопоставляются переменные x_i ($i=1, \dots, n$) и v_j ($j=1, \dots, k$), какие методы и единицы измерения при этом используются.

4. Наблюдения. По результатам спецификации и руководствуясь общими представлениями, воплощенными в концептуальной модели, планируются и осуществляются полевые наблюдения за динамикой изучаемых свойств экосистемы и среды (и прежде всего, за свойствами, соответствующими переменным x_i и v_j). Результаты этих наблюдений не только используются на последующих этапах работы (идентификация, проверка и исследование модели), но и могут служить основой для определенного пересмотра концептуальной модели, что на рис. IV.9 показано пунктирной стрелкой от блока 4 к блоку 2.

5. Идентификация. Задача этого этапа заключается в установлении (идентификации) математических соотношений $\sigma_s(v_1, \dots, v_k, x_1, \dots, x_n)$ ($s=1, \dots, r$) между специфицированными выше переменными x_i ($i=1, \dots, n$) и v_j ($j=1, \dots, k$), образующих структуру модели $\Sigma = \{\sigma_1, \dots, \sigma_r\}$, которые бы с определенной точностью отражали действительные количественные соотношения между обозначаемыми этими переменными свойствами экосистемы и ее внешней среды. В частности, основу структуры динамических моделей экосистем с n переменными состояниями (наиболее широко используемого типа моделей) составляет n дифференциальных (при непрерывном) или разностных (при дискретном описании) уравнений, выражающих закон изменения каждой из переменных x_i ($i=1, \dots, n$) во времени. Оставшиеся ($r-n$) соотношений (где r — общее число элементов множества $\Sigma = \{\sigma_1, \dots, \sigma_r\}$) представляют собой вспомогательные математические соотношения, служащие для задания различных членов уравнений динамики или для формулировки вспомогательных условий и ограничений, налагаемых на их решения.

6. Эксперименты. При идентификации модели, как правило, возникает потребность в проведении полевых или лабораторных экспериментов с целью проверки различных гипотез о ха-

рактере взаимосвязей между переменными модели или, когда форма связей известна с точностью до значений некоторых параметров, для получения оценок этих параметров. Как и наблюдения за экосистемой, экспериментальные работы проводятся параллельно с другими стадиями исследования, периодически взаимодействуя с некоторыми из них, вследствие чего возможно возвращение к предыдущим этапам и их повторное прохождение в новом цикле исследований, с учетом дополнительной экспериментальной информации (см. рис. IV.9).

7. Реализация модели. После идентификации модели встает проблема построения ее разрешающего оператора $\mathcal{F} = \{F_1, \dots, F_n\}$:

$$x_i(t) = F_i(v_1, \dots, v_k, x_1^0, \dots, x_n^0, t). \quad (\text{IV.17})$$

Это дает возможность рассчитывать с помощью модели динамику переменных состояния $x_i(t)$ на рассматриваемом промежутке времени $t_0 \leq t \leq t_N$, соответствующую данным входам $v_j(t)$, $j=1, \dots, k$ и начальному состоянию $x_i(t_0) = x_i^0$, $i=1, \dots, n$.

Аналитическое нахождение оператора \mathcal{F} возможно лишь в исключительных случаях. В большинстве реальных ситуаций строится реализация оператора \mathcal{F} в виде программы для ЭВМ. Эта работа требует определенной подготовки по программированию и наличия средств математического обеспечения в виде современных ЭВМ. На этом этапе плодотворным оказывается тесное сотрудничество экологов, владеющих основами программирования, вычислительной математики и методами моделирования, с математиками (прежде всего, специалистами по системному анализу и программированию), которые достаточно глубоко ознакомились с проблемами и методами экологии.

8. Проверка модели. На данном этапе исследования останавливают, в какой степени модель способна воспроизводить интересующие исследователя черты системы-оригинала. Как справедливо отметил Дж. Форрестер (1971, 1974, 1978) — создатель метода имитационного моделирования сложных динамических систем, названного «методом системной динамики», — окончательная оценка пригодности модели может быть дана только на основе ее всестороннего анализа, сравнения с данными наблюдений и экспериментов и, самое главное, на основе опыта практического использования модели как инструмента проверки гипотез, прогнозирования, оптимизации и управления моделируемой системой.

В то же время предварительные сведения об уровне адекватности модели необходимы уже в течение самого процесса ее построения. Из всего большого арсенала существующих способов оценки адекватности динамических моделей, известных в литературе (см. Cyert, 1966; Wright, 1972; Van Keulen, 1974; Нейлор, Фигнер, 1975), мы остановимся лишь на некоторых.

Первая, наиболее очевидная, задача заключается в сравнении расчетных кривых динамики переменных состояния модели $x_i(t)$,

$i=1, \dots, n$ на рассматриваемом интервале времени $t_0 \leq t \leq t_N$ с данными наблюдений за системой в этот период, представленными непрерывными кривыми $x_i^*(t)$, $i=1, \dots, n$, или, что встречается намного чаще, дискретными наблюдениями $x_i^*(t_j)$, $i=1, \dots, n$, $j=0, 1, \dots, N$ в последовательные моменты времени $t_0 < t_1 < \dots < t_N$. При хорошем совпадении расчетных и эмпирических значений в соответствующие моменты времени (для количественной оценки степени совпадения применяются различные численные меры и статистические показатели) считается, что результаты модели не противоречат наблюдениям и таким образом отсутствует основание для пересмотра модели. В этом случае можно приступить к проверке других аспектов работы модели. Однако, как правило, при первых проверках обнаруживается, что по некоторым переменным удовлетворительного совпадения результатов моделирования с данными наблюдений нет. В поисках причин выявленной неадекватности приходится возвращаться к предшествующим этапам исследования (чаще всего — на этап идентификации для уточнения или пересмотра некоторых зависимостей между переменными), после чего последовательность этапов, завершающаяся сравнением модели с данными наблюдений, повторяется до тех пор, пока не будет достигнуто требуемое согласие.

Помимо поточечного сравнения данных моделирования и наблюдений в случаях, когда имеется достаточно частая последовательность или даже непрерывная регистрация эмпирических данных, Р. Сайерт (Cyert, 1966) предположил использовать для оценки адекватности способность модели воспроизводить такие особенности эмпирических кривых, как: 1) число точек экстремума; 2) распределение точек экстремума во времени; 3) направление изменения в точках экстремума; 4) амплитуда возмущений на одних и тех же отрезках времени; 5) средние значения переменных; 6) одновременность экстремальных точек для разных переменных.

Для стохастических (в отличие от детерминированных) моделей Т. Г. Нейлор и Дж. М. Фигнер (1975) предлагают добавлять к этому списку сравнение параметров вероятностных распределений данных модели и наблюдений, таких, как математическое ожидание, дисперсия, асимметрия и эксцесс.

Кроме сопоставления результатов моделирования с наблюдениями, что отражает способность модели воспроизводить динамику нарушенной экосистемы, эффективным способом проверки модели служит воспроизведение на ней ситуаций, имитирующих разнообразные экспериментальные воздействия (например, изменение численности отдельных видов, орошение, удобрение и т. п.), и сравнение результатов имитации с показаниями реальных экспериментов. Неспособность модели правильно предсказывать последствия тех или иных экспериментальных воздействий на экосистему также является основанием для возврата на предшест-

вующие этапы и пересмотра состава, структуры и функции модели.

В конечном счете при условии, что исходные научные предпосылки (концептуальная модель) достаточно надежны, а используемые критерии проверки адекватности — реалистичны (так как, очевидно, бессмысленно требовать от модели абсолютно точного воспроизведения оригинала), после нескольких циклов исправления и проверки обычно удается построить приемлемую модель, что, в свою очередь, делает целесообразным ее дальнейшее исследование.

9. Исследование модели. Процесс исследования модели включает как характеристику общих черт проведения траектории $x_i(t)$, $i=1, \dots, n$, $t_0 \leq t \leq t_N$ в пространстве состояний модели (таких, как существование и единственность, ограниченность, периодичность, устойчивость и др.), так и более конкретное изучение зависимости решения от начального состояния (x_1^0, \dots, x_n^0) и структуры модели (т. е. от вида использованных при построении разрешающего оператора $\mathcal{F} = (F_1, \dots, F_n)$ зависимостей между переменными модели, в частности, от значений входящих в эти зависимости параметров) и, наконец, от входов $v_1(t), \dots, v_k(t)$, $t_0 \leq t \leq t_N$.

Если при описании общих свойств траектории модели применяется аппарат классической математики (прежде всего, теория дифференциальных или разностных уравнений), то для решения более конкретных вопросов используется совокупность приемов исследования динамических моделей, реализованных на ЭВМ, которая получила наименование «анализ чувствительности» (Нейман, 1958; Tomović, 1963; Wilkins, 1966; Kerlin, 1967; Tomović, Vucobratović, 1970; Plinston, 1972; Hudetz, 1975). Эта операция представляет собой один из основных разделов системного анализа в узком смысле этого термина. Результаты анализа чувствительности показывают, какие из начальных условий, какие связи между переменными и фигурирующие в них параметры, а также какие из внешних факторов оказывают наиболее сильное (или, напротив, незначительное) влияние на поведение модели. После получения ответа исследователь решает, какие параметры должны определяться с высокой точностью при наблюдениях, экспериментах и на этапе идентификации, а какие соответственно могут задаваться относительно приближенно.

Кроме того, данные теоретического исследования модели математическими методами и результаты имитационных расчетов на ЭВМ вносят дополнительный вклад в оценку адекватности модели и могут служить основанием для возврата к предшествующим этапам с целью усовершенствования модели.

10. Оптимизация. В практической работе по сохранению одних (заповедники и т. п.) или рациональному использованию других (сельскохозяйственные, лесные, водные) экосистем нередко оказывается, что среди экзогенных факторов, действующих на

них, есть такие, которые человек может задавать и регулировать по своему усмотрению с целью оптимизации тех или иных характеристик экосистем. Например, при управлении заповедником мы заинтересованы в сохранении всех свойственных ему видов организмов; при ведении сельского хозяйства — в получении оптимального урожая; при управлении водоемом — в его оптимальном использовании в интересах рыбного хозяйства, транспорта, в качестве источника питьевой воды, места отдыха людей и т. д.

Отличительной особенностью таких, названных в качестве примера, проблем экологии (назовем их оптимизационными, поскольку они решают задачи оптимизации по заданным исследователем параметрам) выступает их многоплановость, вызванная необходимостью одновременного достижения нескольких целей. Так, получение оптимального урожая зерновых культур подразумевает достижение двойственной цели — большого количества и высокого качества зерна. Принципиально поставленные цели не находятся друг с другом в очевидном противоречии. При рациональном природопользовании водоемом многоцелевое решение оптимизационной задачи осложняется существующим противоречием некоторых целей, так, например, вряд ли можно совместить забор воды для питьевых нужд и места отдыха людей и т. д. По этой причине, отличительной чертой оптимизационных задач оказывается компромиссный характер их решения, связанный с наличием большого числа связанных с ними переменных (т. е. многофакторностью), и множественностью критериев качества, относящихся к ним. На этом этапе изучения модели методической основой выступает теория оптимального управления, бурно развивающаяся в последние десятилетия. Хорошим введением в проблему оптимизации экологических моделей является книга К. Уатта «Экология и управление природными ресурсами» (1971).

II. Заключительный синтез. Хотя изучение любой экосистемы может продолжаться практически бесконечно, раскрывая все новые и новые грани этого сложнейшего объекта исследования, каждый реальный исследовательский проект рано или поздно (в большинстве случаев позднее, чем планировалось в начале) приходит к завершающему этапу. В итоге проделанной работы окончательно оцениваются полученные результаты — прежде всего, построенная имитационная модель — и намечаются перспективы для будущих исследований. Традиционно все эти материалы излагаются в заключительном сборнике или монографии, где представляются результаты наблюдений и экспериментов, дается описание построенной модели, характеризуются ее возможности, достоинства, недостатки и приводятся примеры использования в целях прогнозирования и оптимизации. Показательным примером итоговой публикации такого рода является работа «Имитационная модель злаковой экосистемы» (Ippis, 1978), в которой обобщены результаты американского проекта изучения и моделиро-

вания злаковых степей, осуществленного в рамках Международной биологической программы.

Таким образом, современная системная экология выступает естественнонаучной основой разработки и осуществления комплексных многодисциплинарных проектов изучения экосистем как целостных динамических объектов, включающих живые и неживые компоненты. Именно проблемы экосистемного уровня составляют специфику экологии. Однако, как указывалось выше, при изложении принципов системного подхода для раскрытия функционирования и целостных свойств экосистем необходимо, во-первых, включить в их рассмотрение связи с внешним миром (с соседними экосистемами, атмосферой, гидрологическими и геологическими факторами) и, во-вторых, изучить ее внутренний состав и структуру.

**ОСНОВНЫЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ
ПЕРЕМЕННЫЕ
(ФАКТОРИАЛЬНАЯ ЭКОЛОГИЯ)**

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ И РЕСУРСЫ

Жизнь организмов любой популяции в экосистеме проходит под воздействием множества экологических факторов, относящихся к абиотическим и биотическим компонентам экосистемы. Предметом факторальной экологии выступает изучение воздействия экологических факторов на метаболизм, питание, скорость развития, плодовитость, продолжительность жизни, смертность и другие показатели жизнедеятельности особей популяции. Под экологическими факторами подразумеваются такие свойства компонентов экосистемы и характеристики ее внешней среды, которые оказывают непосредственное влияние на особей данной популяции, а также на характер их отношений друг с другом и с особями других популяций.

Таким образом, понятие экологического фактора — одно из наиболее общих и чрезвычайно широких понятий экологии. В соответствии с этим задача классификации экологических факторов оказалась весьма сложной, так что общепринятого варианта до сих пор нет. В то же время достигнуто согласие относительно целесообразности использования при классификации экологических факторов определенных признаков. Прежде всего экологические факторы делятся на внешние (экзогенные или энтопические) и внутренние (эндогенные) по отношению к данной экосистеме. К внешним относятся факторы, действие которых в той или иной степени определяют изменения, происходящие в экосистеме, но сами они практически не испытывают ее обратного воздействия. Таковы солнечная радиация, интенсивность атмосферных осадков, атмосферное давление, скорость ветра, скорость течения и т. д. В отличие от них внутренние факторы соотносятся со свойствами самой экосистемы (или отдельных ее компонентов) и в действительности образуют ее состав. Таковы численности и биомассы популяций, запасы различных веществ, характеристики приземного слоя воздуха, водной или почвенной массы и т. д.

Второй распространенный классификационный принцип — это деление факторов на биотические и абиотические. К первым относятся разнообразные переменные, характеризующие свойства живого вещества, а ко вторым — неживых компонентов экосистемы и ее внешней среды. Заметим, что деление факторов на эндогенные и экзогенные и на биотические и абиотические не совпадает. В частности, существуют как экзогенные биотические, например интенсивность заноса извне (из другой экосистемы) семян некоторого вида в экосистему, так и эндогенные абиотические факторы, такие, как концентрация O_2 или CO_2 в приземном слое воздуха или в воде (биогенное происхождение O_2 и CO_2 не превращает их в биотические факторы).

Широкое использование в экологической литературе находит классификация факторов в основном по отличительным свойствам экосистемы и внешней среды, специфическое влияние которых они характеризуют. Например, среди экзогенных различают метеорологические (климатические), геологические, гидрологические, миграционные (биогеографические), антропогенные факторы, а среди эндогенных — микрометеорологические (называемые также микро- или биоклиматическими), почвенные (эдафические), водные (относящиеся к водной массе) и биотические (характеризующие свойства растений, животных и микроорганизмов).

Важным классификационным показателем служит характер временной динамики экологических факторов, в особенности наличие или отсутствие ее периодичности (суточной, лунной, сезонной, многолетней) (Мончадский, 1958).

Особая роль среди экологических факторов принадлежит суммативным (аддитивным) факторам, характеризующим численности, биомассы или плотности популяций организмов, а также запасы или концентрации различных форм вещества и энергии, временные изменения которых подчиняются законам сохранения. Подобные факторы называются ресурсами. Например, говорят о ресурсах тепла, влаги, органической и минеральной пищи и т. д. В отличие от них такие факторы, как интенсивность и спектральный состав радиации, уровень шума, окислительно-восстановительный потенциал, скорость ветра или течения, размер и форма пищи и т. д., которые также сильно влияют на организмы, не относятся к категории ресурсов, так как к ним неприменимы законы сохранения.

Число всевозможных экологических факторов представляется потенциально неограниченным. Однако по степени воздействия на организмы они далеко не равносильны, вследствие чего в экосистемах разного типа некоторые факторы выделяются как наиболее существенные, или императивные. В наземных экосистемах из числа экзогенных факторов к ним, как правило, относятся интенсивность солнечной радиации, температура и влажность воздуха, интенсивность атмосферных осадков, скорость ветра, скорость заноса спор, семян и других зародышей или притока взрослых осо-

бей разных видов из других экосистем, а также всевозможные формы антропогенного воздействия. Эндогенные императивные факторы в наземных экосистемах представлены следующими свойствами:

- 1) микрометеорологические — освещенность, температура и влажность приземного слоя воздуха, содержание в нем O_2 и CO_2 ;
- 2) почвенные — температура, влажность, аэрация почвы, физико-механические свойства, химический состав, содержание гумуса, доступность элементов минерального питания, окислительно-восстановительный потенциал;
- 3) биотические — плотность популяций разных видов, их возрастной и половой состав, морфологические, физиологические и поведенческие характеристики.

В водных экосистемах ведущими экзогенными факторами выступают интенсивность солнечной радиации, скорость течения, поступление растворенного и взвешенного вещества, приток организмов. Определяющими эндогенными факторами в них оказываются:

- 1) свойства активного слоя воздуха над водной поверхностью (температура, скорость ветра);
- 2) свойства водной толщи (освещенность, прозрачность (мутность), температура, соленость, содержание O_2 и CO_2 , биогенных элементов, растворенных и взвешенных органических веществ, кислотность, окислительно-восстановительный потенциал);
- 3) свойства грунта — состав (механический, химический и т. п.), характер осадков.
- 4) биотические свойства (плотность популяций, их возрастной и половой состав, морфологические, физиологические и поведенческие характеристики).

ПРОСТРАНСТВО ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ

Каждому экологическому фактору можно сопоставить математическую переменную, принимающую значение на некоторой шкале. Экологические факторы могут быть упорядочены по силе их относительного воздействия на организм, популяцию, сообщество, т. е. ранжированы. Если значение первого по силе воздействия фактора измеряется переменной x_1 , второго — переменной x_2 , ..., n -го — переменной x_n и т. д., то весь комплекс экологических факторов может быть представлен последовательностью $(x_1, x_2, \dots, x_n, \dots)$. Чтобы охарактеризовать множество всевозможных комплексов экологических факторов, получающихся при различных значениях каждого из них, и использовать для его описания язык математики (прежде всего теории множеств и многомерной геометрии), целесообразно ввести понятие пространства экологиче-

ских факторов, или, другими словами, экологического пространства.

Пространством экологических факторов назовем евклидово пространство, координаты которого сопоставлены ранжированным экологическим фактором. Для обозначения экологического пространства используем запись вида

$$\mathcal{E} = \{(x_1, x_2, \dots, x_n, \dots)\}, \quad (V.1)$$

означающую, что множество \mathcal{E} состоит из всевозможных последовательностей вида $(x_1, x_2, \dots, x_n, \dots)$.

Таким образом, каждой конкретной комбинации значений экологических факторов $x_1 = x_1^*$, $x_2 = x_2^*$, ..., $x_n = x_n^*$, ... соответствует точка экологического пространства \mathcal{E} с координатами $(x_1^*, x_2^*, \dots, x_n^*, \dots)$.

Например, при изучении простой модельной экосистемы, состоящей из экспериментальной культуры водорослей, выращиваемых на питательной среде постоянного состава, обеспеченной всеми элементами, кроме фосфора Р, при варьировании температуры и условий освещенности в качестве координат экологического пространства можно выбрать следующие переменные: x_1 — интенсивность света; x_2 — температура воды; x_3 — концентрация фосфора в воде; x_4 — плотность популяции водорослей. Уже этот весьма ограниченный набор факторов достаточен для описания динамики популяции водорослей на начальных стадиях роста. Однако, если необходимо расширить рамки описания, например, охватить более поздние стадии развития и «старение» культуры, придется увеличить (дополнить) число контролируемых, изучаемых факторов такими переменными, как содержание растворенного O_2 и мертвого органического вещества, концентрация продуктов метаболизма водорослей (возможно, оказывающих ингибирующее действие) и т. д.

Заметим, что *a priori* не предполагается статистической или функциональной независимости факторов (координат) экологического пространства. Напротив, одной из задач факториальной экологии является выяснение такой зависимости и учет ее влияния на показатели жизнедеятельности популяций.

ФУНКЦИИ ОТКЛИКА ОРГАНИЗМОВ НА СОВОКУПНОСТЬ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ

Для количественной характеристики воздействия экологических факторов на показатели жизнедеятельности особей, такие, как скорость роста, развития, плодовитость, продолжительность жизни, смертность, питание, метаболизм, двигательная активность и т. д. (пусть они нумеруются индексом $k=1, \dots, m$), вводится по-

ных значений) при оптимальных значениях фактора x_i^0 и монотонно убывающей, с приближением x_i к максимальному значению \bar{x}_i (верхний предел толерантности).

Интервал $X_i = [x_i, \bar{x}_i]$, ограниченный минимальным и максимальным значениями i -того фактора, называется интервалом толерантности по данному фактору, а точка (или интервал) x_i^0 , в которой достигается максимальное значение показателя, называется точкой (интервалом или зоной) оптимума по данному фактору. Виды, имеющие узкий интервал толерантности (рис. V.2, А), называются стеноэками, а виды с широким интервалом толерантности (рис. V.2, Б, В) — эвриэками по данному фактору. Для показателей, имеющих наибольшее значение при неблагоприятных условиях (например, смертность, заболеваемость

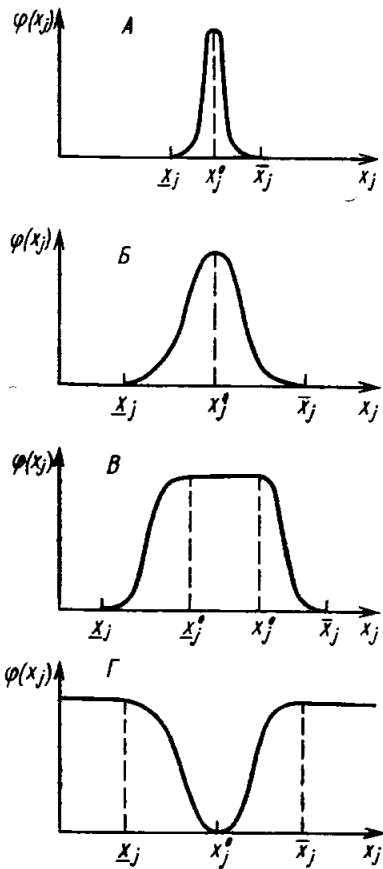


Рис. V.2. Некоторые типы частных функций отклика видов на экологические факторы. Вид-стеноэк по фактору x_j (А); вид-эвриэк по фактору x_j с колоколообразной формой функции отклика (Б); вид-эвриэк по фактору x_j с платообразной формой функции отклика (В); вид-эвриэк, имеющий показатель $\varphi(x_j)$ с минимальным значением в точке оптимума (Г); x_j — нижняя, \bar{x}_j — верхняя граница интервала толерантности, x_j^0 — точка оптимума, $[x_j^0, \bar{x}_j^0]$ — интервал оптимальности (в случае В)

и т. п.), концепция интервала толерантности и точки оптимума соответственно видоизменяется (рис. V.2, Г).

Необходимо подчеркнуть, что ширина интервала толерантности, положение на нем точки оптимума, а также форма и масштаб функции отклика для данного фактора могут значительно изменяться в зависимости от значений, принимаемых другими факторами (случай взаимодействия). В качестве примера рассмотрим представленные на рис. V.3 частные функции отклика выживаемости куколок яблоневой плодовой жоржки на температуру при различных уровнях влажности и одинаковых прочих условиях. Как

свидетельствуют данные рис. V.4, возможно существенное расхождение областей определения и положения зон оптимума для функций отклика разных показателей одного вида на один и тот же фактор.

Надо сказать, что информация, содержащаяся в функциях $\varphi_i^*(x_i)$, которые получаются при однофакторных экспериментах, малопригодна для идентификации полной функции отклика

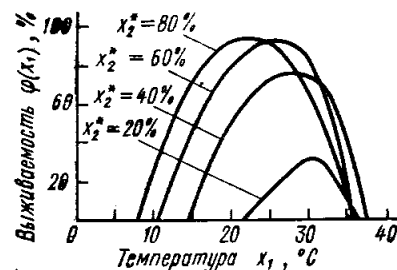


Рис. V.3. Частные функции отклика выживаемости $\varphi^*(x_1)$ куколок яблоневой плодовой жоржки *Carposcarpa pomonella* L. на температуру (x_1) при разных фиксированных значениях влажности воздуха (x_2^*) (по Shelford, 1929)

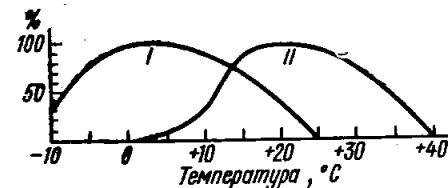


Рис. V.4. Функции отклика скорости нетто-фотосинтеза $\varphi_1(x)$ и интенсивности азотофиксации $\varphi_2(x)$ на температуру среды (x) у лишайника *Stegocaulon paschale* (Kallio, 1975)

$\varphi(x_1, \dots, x_n)$ как функции от всей совокупности экологических факторов, а сами частные функции отклика $\varphi_i^*(x_i)$ дают лишь одностороннее представление о сложности и разнообразии варьирования функции $\varphi(x_1, \dots, x_n)$. Причина этого состоит в том, что экспериментальные точки вида

$$(x_1^*, \dots, x_{i-1}^*, x_i, x_{i+1}^*, \dots, x_n^*), \quad (i = 1, \dots, n), \quad (V.7)$$

получаемые при варьировании фактора x_i при фиксированных значениях других факторов x_k ($k \neq i$), распределены в пространстве экологических факторов крайне неоптимально с точки зрения представления о поведении функции $\varphi(x_1, \dots, x_n)$ во всей области ее определения.

Идея оптимального размещения экспериментальных точек в экологическом пространстве с целью идентификации функции отклика $\varphi(x_1, \dots, x_n)$ лежит в основе другого метода изучения функции отклика — метода многофакторных экспериментов. При активном многофакторном эксперименте для измерения функции отклика используются такие комбинации значений экологических факторов: $(x_1^{(k)}, \dots, x_n^{(k)})$, ($k=1, \dots, n$), которые позволяют с наибольшей эффективностью получить оценку функции отклика в выбранном классе математических функций (например, линейных, квадратичных, полиномов заданного порядка и др.).

Однако при достаточно большом числе факторов корректная постановка активного эксперимента часто бывает затруднительной по чисто техническим соображениям. Вместе с тем уже простая одновременная регистрация встречающихся в природе комбинаций факторов и измерение соответствующих откликов организмов могут быть намного легче осуществимы. Эта ситуация соответствует так называемой схеме *пассивного эксперимента* для идентификации функции $\varphi(\dots)$, когда имеются значения функции на некотором наборе из точек экологического пространства: $\varphi(x_1^{(k)}, \dots, x_n^{(k)})$, $k=1, \dots, m$. Оценка $\varphi(x_1, \dots, x_n)$, получаемая по данным пассивного эксперимента, будет, естественно, несколько менее эффективной, чем в схеме активного эксперимента. Однако, поскольку здесь, в отличие от схемы однофакторного эксперимента, используется информация обо всех факторах, эффективность этих оценок, как правило, выше, чем при однофакторном эксперименте с тем же числом точек m .

Третий путь построения функции отклика организмов или популяций на экологические факторы — это дедуктивный вывод искомой функции отклика $\varphi(x_1, \dots, x_n)$, исходящий из некоторых твердо установленных основных положений или представляющихся правдоподобными гипотез. Хорошим примером дедуктивного подхода может служить работа П. Шартье (Chartier, 1966), в которой интенсивность фотосинтеза (φ) как функция освещенности (x_1) и концентрации углекислого газа во внешнем воздухе (x_2) находится путем решения квадратного уравнения вида

$$a_0(a_1, a_2, a_3) \cdot \varphi^2 + a_1(x_1, x_2, a_1, a_2, a_3, a_4) \cdot \varphi + a_2(x_1, x_2, a_5) = 0, \quad (V.8)$$

полученного исходя из некоторых предположений о кинетике фотосинтеза и закономерностях диффузии CO_2 . Коэффициенты a_0, a_1, a_2 оказываются известными функциями освещенности x_1 , концентрации углекислого газа x_2 и пяти числовых параметров $a_1— a_5$, характеризующих диффузию CO_2 в клетке, межклеточном пространстве, в устьицах листьев и прилистном воздухе, а также энергетический выход реакции фотосинтеза соответственно. Решая уравнение (V.8) по известной формуле, получаем искомую аналитическую зависимость интенсивности фотосинтеза от освещенности, концентрации CO_2 и перечисленных параметров:

$$\varphi = \varphi(x_1, x_2, a_1, a_2, a_3, a_4, a_5) = \frac{-a_1 + \sqrt{a_1^2 - 4a_0a_2}}{2a_0}. \quad (V.9)$$

ЛИМИТИРУЮЩИЕ ФАКТОРЫ И ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ФАКТОРОВ

При определении экологического пространства данной экосистемы мы провели ранжирование факторов по их относительной важности: x_1, x_2, \dots, x_n . Например, в аридных экосистемах на

первом месте оказывается влагообеспеченность, в арктических и тундровых — температура, в дождевых тропических лесах — элементы минерального питания и т. д. В то же время в конкретных случаях при различных комбинациях значений экологических факторов их относительное влияние на функцию отклика организмов может сильно изменяться как в результате взаимодействия факторов, так и вследствие различий в адаптационных способностях сосуществующих организмов. При этом можно выделить два взаимосвязанных вопроса:

- 1) какой из факторов имеет большее относительное влияние на изменение функции отклика $\varphi(x_1, \dots, x_n)$ при данной комбинации экологических факторов $(x_1^{(1)}, \dots, x_n^{(1)})$?
- 2) сохраняется ли относительная важность факторов при переходе к другим точкам пространства экологических факторов, достаточно отличным от данной точки $(x_1^{(1)}, \dots, x_n^{(1)})$, например к точке $(x_1^{(2)}, \dots, x_n^{(2)})$?

Ответ на первый вопрос был впервые дан Ю. Либихом, сформулировавшим «закон минимума», и позднее дополнен В. Шелфордом, который придал ему форму «закона толерантности». Последний можно сформулировать следующим образом.

Присутствие или процветание организма в данном местобитании зависит от комплекса экологических факторов. По каждому фактору имеется диапазон толерантности, за пределами которого организм не способен существовать. Невозможность процветания или отсутствие организма определяется теми факторами, значения которых приближаются или выходят за пределы толерантности.

Лимитирующим будем считать такой фактор, по которому для достижения заданного (достаточно малого) относительного изменения функции отклика требуется минимальное относительное изменение этого фактора.

На количественном языке математики выделение лимитирующего фактора можно пояснить следующим образом. Выберем достаточно малое положительное число δ , например $\delta=0,01$. Для каждого j -того фактора ($j=1, \dots, n$) рассмотрим величину

$$\Delta\varphi_j = \varphi(x_1^{(1)}, \dots, x_j^{(1)} + \delta/2 x_j^{(1)}, \dots, x_n^{(1)}) - \varphi(x_1^{(1)}, \dots, x_j^{(1)} - \delta/2 x_j^{(1)}, \dots, x_n^{(1)}). \quad (V.10)$$

Тогда в точке $(x_1^{(1)}, \dots, x_n^{(1)})$ лимитирующим будет фактор x_i , которому соответствует максимальное по абсолютной величине приращение функции отклика $\Delta\varphi_i$:

$$|\Delta\varphi_i| = \max_{j=1, \dots, n} \{|\Delta\varphi_j|\}. \quad (V.11)$$

Для иллюстрации понятия лимитирующего фактора обратимся к рис. V.5, где показана зависимость времени прорастания конидий грибка *Aspergillus niger* от температуры и влажности среды. В этом примере в окрестности точки (1) с координатами $x_1^{(1)} = 45^\circ\text{C}$ и $x_2^{(1)} = 90\%$ лимитирующим является фактор

x_1 , а в точке (2) с координатами $x_1^{(2)} = 40^\circ\text{C}$ и $x_2^{(2)} = 80\%$ эта роль принадлежит фактору x_2 .

Разработка второго вопроса связана с именами А. Митчерлиха и его последователя Б. Бауле. Изучая влияние физических (освещенность, температура и влажность почвы и др.) и химических (содержание элементов минерального питания, кислотность и т. д.) факторов на урожайность сельскохозяйственных культур в условиях Восточной Пруссии, А. Митчерлих установил «закон физиологических взаимосвязей» («Gesetz der physiologischen Beziehungen», Mitscherlich, 1909, и. а.), который был позднее переименован Б. Бауле (Baule, 1918) в «закон совместного действия факторов» («Wirkungsgesetz»). Закон выражался в том, что величина урожая (φ) зависела не только от какого-нибудь одного (пусть даже лимитирующего) фактора, но от всей совокупности факторов одновременно, т. е.

$$\varphi = \varphi(x_1, \dots, x_n).$$

При этом было обнаружено, что частная функция отклика урожая на некоторый фактор x_i ($1 \leq i \leq n$) при фиксированных зна-

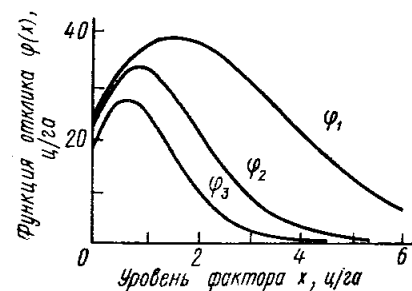
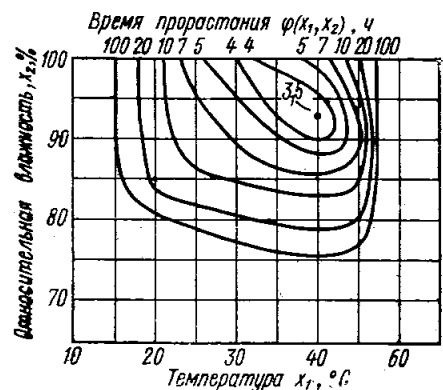


Рис. V.5. Влияние температуры (x_1) и относительной влажности воздуха (x_2) на время прорастания $\varphi(x_1, x_2)$ конидий грибка *Aspergillus niger* (по Bonper, 1948)

Рис. V.6. Зависимость относительной урожайности пшеницы (φ_1), овса (φ_2) и ржи (φ_3) от обеспеченности почвы азотом (x) (по Mitscherlich, 1948)

чениях других факторов x_j ($j \neq i$) может быть (применяя современные обозначения) описана выражением вида

$$\begin{aligned} \varphi_i^*(x_i) &= \varphi(x_1^*, \dots, x_{i-1}^*, x_i, x_{i+1}^*, \dots, x_n^*) = \\ &= A_i(x_1^*, \dots, x_{i-1}^*, x_{i+1}^*, \dots, x_n^*) (1 - 10^{-c_i x_i}) 10^{-k_i x_i^2}. \end{aligned} \quad (\text{V.12})$$

Например, на рис. V.6 представлены графики частных функций отклика урожая зерновых в зависимости от общего запаса азота

в почве $x_i =$ (азот почвы + азот удобрений). Например, для пшеницы при значениях параметра $A_i^* = 90 \text{ ц/га}$, $c = 0,122 \text{ (ц/га)}^{-1}$, $k_i = 0,032 \text{ (ц/га)}^{-2}$ получается формула

$$\varphi_i^*(x_i) = 90 (1 - 10^{-0,122 x_i}) 10^{-0,032 x_i^2}. \quad (\text{V.13})$$

Фигурирующая в (V.12) величина A_i^* зависит от значений остальных, отличных от x_i , факторов. Так, в рассмотренном примере $A_i^* = 90 \text{ ц/га}$. Это максимальный для местных условий урожай зерна пшеницы, возможный при оптимальных остальных условиях и исключении токсичного влияния повышенных доз азота (т. е. при $k_i = 0$ вместо $k_i = 0,032$).

Исходя из формулы Митчерлиха (V.12) и пренебрегая отрицательным действием повышенных концентраций удобрений (т. е. полагая $k_i = 0$), Б. Бауле (Baule, 1918) предложил выражение, описывающее зависимость функции отклика φ от всей совокупности экологических факторов одновременно:

$$\varphi(x_1, \dots, x_n) = A_{\max} (1 - 10^{-c_1 x_1}) \dots (1 - 10^{-c_n x_n}). \quad (\text{V.14})$$

Это выражение представляет собой обобщение формулы (V.12) на случай нескольких переменных. Действительно, фиксируя некоторые значения всех отличных от x_i переменных $x_j: x_j = x_j^*$ ($j \neq i$), можно переписать формулу (V.14) в виде

$$\begin{aligned} \varphi_i^*(x_i) &= \varphi(x_1^*, \dots, x_{i-1}^*, x_i, x_{i+1}^*, \dots, x_n^*) = \\ &= A_{\max} (1 - 10^{-c_1 x_1^*}) \dots (1 - 10^{-c_{i-1} x_{i-1}^*}) \times \\ &\times (1 - 10^{-c_i x_i}) (1 - 10^{-c_{i+1} x_{i+1}^*}) \dots (1 - 10^{-c_n x_n^*}). \end{aligned} \quad (\text{V.15})$$

Объединяя все множители, не содержащие x_i , и выделяя $(1 - 10^{-c_i x_i})$, получаем

$$\begin{aligned} \varphi_i^*(x_i) &= A_{\max} (1 - 10^{-c_1 x_1^*}) \dots (1 - 10^{-c_{i-1} x_{i-1}^*}) \times \\ &\times (1 - 10^{-c_{i+1} x_{i+1}^*}) \dots (1 - 10^{-c_n x_n^*}) (1 - 10^{-c_i x_i}). \end{aligned} \quad (\text{V.16})$$

Наконец, вводя обозначение

$$\begin{aligned} A_i^*(x_1^*, \dots, x_{i-1}^*, x_{i+1}^*, \dots, x_n^*) &= A_{\max} (1 - 10^{-c_1 x_1^*}) \dots (1 - 10^{-c_{i-1} x_{i-1}^*}) \times \\ &\times (1 - 10^{-c_{i+1} x_{i+1}^*}) \dots (1 - 10^{-c_n x_n^*}), \end{aligned} \quad (\text{V.17})$$

приходим к выражению типа (V.12) при $k_i = 0$:

$$\varphi_i^*(x_i) = A_i^*(x_1^*, \dots, x_{i-1}^*, x_{i+1}^*, \dots, x_n^*) (1 - 10^{-c_i x_i}). \quad (\text{V.18})$$

Переходя к основанию натуральных логарифмов e и обозначая $a_i = c_i \ln(10)$, уравнения (V.14)–(V.18) можно представить в виде

$$\varphi(x_1, \dots, x_n) = A_{\max} \prod_{i=1}^n (1 - e^{-a_i x_i}); \quad (\text{V.19})$$

$$\dot{\varphi}_i(x_i) = A_i^*(x_1^*, \dots, x_{i-1}^*, x_{i+1}^*, \dots, x_n^*) (1 - e^{-a_i x_i}); \quad (\text{V.20})$$

$$A_i^*(x_1^*, \dots, x_{i-1}^*, x_{i+1}^*, \dots, x_n^*) = A_{\max} \prod_{j \neq i} (1 - e^{-a_j x_j^*}). \quad (\text{V.21})$$

Как нетрудно проверить, функция $\varphi(\dots)$ в форме (V.19) по каждой из переменных x_i ($i=1, \dots, n$) удовлетворяет условию

$$\frac{\partial \varphi}{\partial x_i} = a_i (A_i^* - \varphi), \quad (\text{V.22})$$

т. е. прирост функции φ на единицу фактора x_i пропорционален разности между A_i^* и величиной φ , взятой с коэффициентом пропорциональности a_i , где A_i^* , возможно, зависит от других факторов x_j ($j \neq i$), но не зависит от x_i . Действительно, дифференцируя по x_i формулу (V.19) в точке $(x_1^*, \dots, x_{i-1}^*, x_i, x_{i+1}^*, \dots, x_n^*)$ пользуясь тем, что A_i^* не зависит от x_i (и, следовательно, $\partial A_i^* / \partial x_i = 0$), получаем:

$$\begin{aligned} \frac{\partial \varphi}{\partial x_i} &= \frac{\partial \varphi_i}{\partial x_i} = a_i A_i^* e^{-a_i x_i} = a_i A_i^* - a_i A_i^* + a_i A_i^* e^{-a_i x_i} = \\ &= a_i [A_i^* - A_i^* (1 - e^{-a_i x_i})] = a_i (A_i^* - \varphi_i) = a_i (A_i^* - \varphi). \end{aligned} \quad (\text{V.23})$$

Для коэффициентов c_i , которые были названы «коэффициентами действия» соответствующих факторов, А. Митчерлих (Mitscherlich, 1948) приводит следующие оценки, полученные на основе многолетних опытов (табл. V.1).

Таблица V.1

Коэффициенты действия изученных факторов
(по Митчерлиху, 1948)

Номер	Фактор	Коэффициент действия c_i
	x_i	
1	Солнечная радиация	2.0 на единицу полной солнечной радиации
2	Температура почвы	0.01 на 1 °C
3	Атмосферные осадки	0.003 на 1 мм осадков
4	Азот	0.122 на 1 ц N/га
5	Фосфор	0.6 на 1 ц P ₂ O ₅ /га
6	Калий	0.4 на 1 ц K ₂ O/га
7	Магний	2.0 на 1 ц MgO/га
8	Сера	15.0 на 1 ц SO ₄ /га

В дальнейшем с расширением сферы применения математических методов и развитием техники факторного анализа и планирования экспериментов, позволяющей идентифицировать многофакторные зависимости весьма сложного вида, стало очевидным, что формула Митчерлиха — Бауле (V.14) описывает лишь один, сравнительно узкий класс функций отклика, монотонно и с насыщением возрастающих по каждому из факторов. Ее значение состоит в том, что она стала первым математическим выражением явления взаимодействия факторов; тем самым работы А. Митчерлиха и его последователей заметно стимулировали изучение многофакторных зависимостей в сельском хозяйстве, экологии и смежных дисциплинах.

Таким образом, изложенное выше показывает, что при изменении экологических факторов (и соответствующем перемещении точки (x_1, \dots, x_n) в экологическом пространстве) изменяется также и относительное влияние факторов на функцию отклика $\varphi(x_1, \dots, x_n)$, интервалы толерантности, положение точки (зоны) оптимума, масштаб и форма частных функций отклика на каждый из экологических факторов. Все это подчеркивает необходимость изучения зависимости функции отклика $\varphi(x_1, \dots, x_n)$ от всей совокупности факторов x_1, \dots, x_n . Поэтому методической основой факториальной экологии служат комплексные подходы к исследованию взаимодействий организма со средой при широком использовании приемов многофакторного эксперимента и аппарата многомерного математического анализа.

ПИЩА КАК ВАЖНЕЙШИЙ ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКТОР

Среди экологических факторов особая, исключительная роль принадлежит пищевым (трофическим) факторам, характеризующим различные аспекты питания организмов. Действительно, для поддержания жизнедеятельности, роста, развития и размножения любой организм нуждается в пище, которую он получает из окружающей среды и использует в качестве источника энергии и вещества для построения и обновления своей биомассы.

В зависимости от типа питания выделяют две основные группы организмов: автотрофы и гетеротрофы. *Автотрофы* сами синтезируют необходимые органические вещества, используя абиотические внешние источники энергии и минеральные вещества, поглощаемые из окружающей среды. При этом, если внешним источником энергии служит солнечный свет, они называются фотоавтотрофами (фотосинтетиками), а получающие энергию путем окисления разнообразных неорганических соединений (например, NH₄⁺, S²⁻, Fe²⁺, Mn²⁺) — хемоавтотрофами (хемосинтетиками). К фотоавтотрофам относятся зеленые растения и фотосинтезирующие бактерии, к хемоавтотрофам — различные виды хемосинтезирующих бактерий.

Гетеротрофные организмы, в отличие от автотрофов, способны использовать энергию абиотических источников для синтеза сложных органических соединений. Энергию и органические вещества для построения и поддержания своей биомассы они получают с пищей, представляющей собой живую или мертвую массу автотрофов и других гетеротрофов, а также продукты их жизнедеятельности. Гетеротрофами являются все животные, грибы, актиномицеты, подавляющее большинство бактерий, некоторые водоросли и бесхлорофильные высшие растения.

Кроме облигатных автотрофов и гетеротрофов существует значительное число видов со смешанным типом питания, как, например, некоторые бактерии и синезеленые водоросли, которые при наличии света и минеральных веществ осуществляют фотосинтез, а при их отсутствии переключаются на гетеротрофное питание.

Если классифицировать автотрофы по объекту питания затруднительно, так как все они «питаются» светом или химически связанной энергией, углекислым газом, водой и минеральными солями, то классификация гетеротрофов по характеру пищевого объекта представляется вполне содержательной и полезной.

Прежде всего выделяют три основные группы гетеротрофов:

- 1) растительноядные (фитофаги),
- 2) плотоядные (зоофаги),
- 3) мертвоядные (детритофаги).

Кроме того, в природе реализуются возможные комбинации этих основных типов питания:

- 4) плотоядно-растительноядные;
- 5) мертвоядно-растительноядные;
- 6) мертвоядно-плотоядные;
- 7) всеядные (эврифаги).

Для грубого подразделения организмов по широте спектра объектов питания пользуются терминами стенофагия (специализированное питание) и эврифагия (неспециализированное питание).

Например, известен ряд микроорганизмов, имеющих широкий набор ферментов и способных использовать самые разнообразные органические вещества, в то время как многие другие микробы могут питаться только на ограниченном числе субстратов. Среди животных пример различий в спектрах питания дает клестеловик (*Loxia curvirostra* L.), потребляющий только семена хвойных и некоторых лиственных пород деревьев (клен, сень, др.), бурундук (*Eutamias sibiricus* Laxmann), питающийся семенами целого ряда растений (осока, ель, лиственница, малина, рябина, шиповник, кедровые шишки и др.), а также насекомыми. Наконец, примером выраженной эврифагии может служить питание лисицы (*Vulpes vulpes* L.), которая, хотя и питается в основном грызунами, в зависимости от времени года дополняет свой рацион пресмыкающимися, птицами, насекомыми и растительной пищей: яблочками, ягодами, орехами, желудями, а в южных районах —

плодами сельскохозяйственных культур: дынями, арбузами, подсолнухами и, конечно, виноградом.

Кроме характера пищевого объекта и ширины трофического спектра важной чертой питания выступает *способ поглощения пищи*. Так, если растения и микроорганизмы ведут в основном неподвижный образ жизни и пассивно поглощают пищу всей поверхностью или ее специализированными частями (диффузионно-осмотический способ питания, осмотрофия), то большинству животных свойственно активное передвижение и поглощение пищи, от простейших форм, наблюдаемых у амёбы или инфузории, до более сложных, свойственных высокоорганизованным животным: пастьба, собирание, подкарауливание, преследование и т. д.

У животных различают *неизбирательное* и *избирательное* поглощение пищи. Неизбирательное поглощение свойственно многим беспозвоночным животным (водным фильтраторам, почвообитающим грунтоедом; паразитам, питающимся соками и тканями своих хозяев, и др.), но встречается также у китов и некоторых рыб. Избирательное поглощение является основным способом питания у более развитых беспозвоночных и большинства позвоночных животных.

Влияние пищи на аутоэкологические и популяционно-динамические характеристики изучаемых видов проявляется как через качественный состав, так и через количественные показатели ее обилия и доступности.

Качество пищи. Как известно, для нормального роста и развития растения должны получать из окружающей среды солнечную энергию (или химически связанную энергию в случае хемоавтотрофии) и определенный набор минеральных элементов. При отсутствии какого-либо из этих факторов возникают всевозможные нарушения жизнедеятельности вплоть до потери способности к размножению и гибели растения.

Для поддержания жизнедеятельности, роста, развития и размножения животных они также нуждаются в пище, имеющей необходимое энергосодержание («калорийность») и определенный качественный состав (белки, жиры, углеводы, минеральные соли, витамины, микроэлементы и др.). Требования к пище меняются в зависимости от состояния организма (возраст, упитанность и т. п.), времени года и погодных условий. Например, для развития всех насекомых необходим набор из 10 незаменимых и 8 заменимых аминокислот, а также такие витамины, как никотиновая, фолиевая, пантотеновая кислоты, B_1 , B_2 , B_6 , биотин (Липке, Френкель, 1959).

В зависимости от предпочтения животным организмом того или иного сорта корма А. А. Шорыгин (1952) выделяет: 1) пищу излюбленную; 2) заменяющую и 3) случайную. Однако в зависимости от фактического наличия в окружающей среде пищи того или иного сорта в рационе животного может преобладать не излюбленная, а заменяющая и даже случайная пища. Например,

изучение питания дождевых червей *Lumbricus terrestris* показало, что в общем они отдают предпочтение листьям пород, дающих при разложении гумус типа мюлль, как, например, ясень и виды лесного разнотравья, по сравнению с листьями бука, дуба или иглами хвойных пород (Satchell, 1967). Ч. Дарвин, который одним из

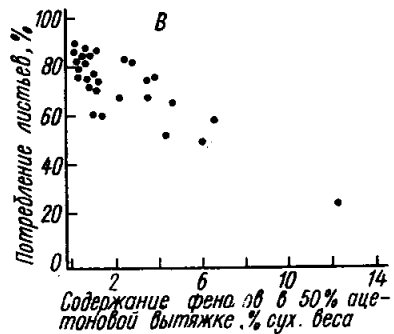
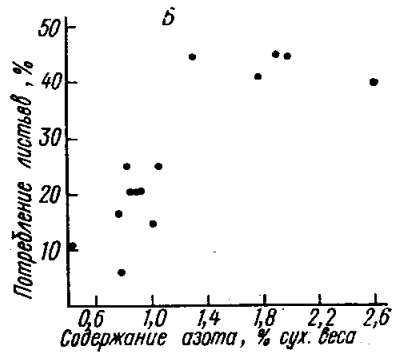
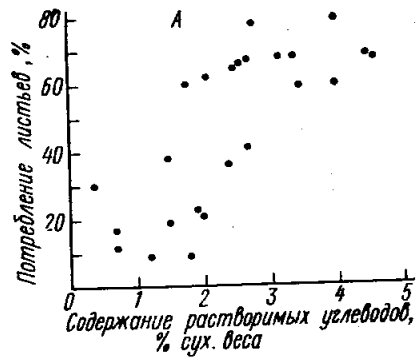


Рис. V.7. Потребление дождевыми червями *Lumbricus terrestris* подстилки из листьев (хвои) различных растений в зависимости от содержания в них растворимых углеводов (A), азота (B) и фенолов (B) (по Wittich, 1953; Mangold, 1953; Laverack, 1960)

первых обратил внимание на избирательность питания дождевых червей, предполагал, что порядок предпочтения определяется формой и текстурой листьев, однако последующие исследования привели к выводу об определяющем влиянии качественного состава, в первую очередь содержание белков, сахаров и фенолов (рис. V.7).

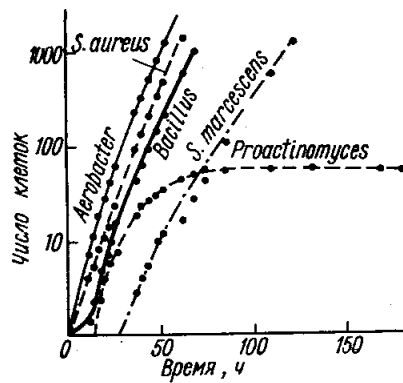


Рис. V.8. Рост популяции амебы при питании различными бактериями (по Kunicki-Goldfinger et al., 1957)

Воздействуя непосредственно на состояние особей популяции, качественный состав пищи оказывает опосредованное влияние и на ее основные популяционно-динамические характеристики — рождаемость и смертность. Иногда эти связи бывают столь выраженными, что можно говорить о непосредственном воздействии качества пищи на рождаемость и смертность. Примером существенной зависимости размножения от качества корма могут служить данные Куниcki-Гольдфингера с соавторами (Kunicki-Goldfinger et al., 1957), приведенные на рис. V.8. Как показывает рисунок, биотический потенциал амебы наиболее полно раскрывается при питании бактериями *Aerobacter* и *S. aureus*, так как при такой пище экспоненциальный рост (прямая линия на графике динамики численности при логарифмическом масштабе по оси ординат) сохраняется вплоть до самых высоких значений численности. Питание проактиномицетами, напротив, быстро приводит к снижению размножения и выходу кривой динамики численности на плато, что свидетельствует о низком качестве данного корма. В табл. V.2 представлены данные о влиянии качества пищи на плодовитость дождевых червей, которые подтверждают тезис о чрезвычайной важности качества корма для успешного размножения популяции.

Таблица V.2
Средняя плодовитость двух видов дождевых червей при употреблении разных кормов (Evans, Guild, 1948)

Пища	Количество коконов на 5 червей за 3 мес	
	<i>Allolobophora chlorotica</i>	<i>Lumbricus castaneus</i>
Грубые растительные корма	0.8	9.4
Солома овса	1.4	12.0
Воловий навоз	12.4	73.2
Овечий помет	14.0	76.0

Насекомые широко распространены в природе и представляют собой удобную модель для иллюстрации многих общеэкологических принципов. Два нижеследующих примера служат хорошей иллюстрацией влияния качества корма на плодовитость и смертность животных. Австралийский трипс (*Thrips imaginis*) является стенофагом, питающимся преимущественно пылью цветов. Экология этого вида в течение длительного времени всесторонне изучалась австралийскими учеными Эндрьюартой и Берчем (Andrewartha, Birch, 1954). Обратимся к табл. V.3, данные которой характеризуют влияние качества корма на плодовитость и смерт-

Таблица V.3

Влияние качества корма на плодовитость и продолжительность жизни взрослых трипсов (*Trips imaginis*) при температуре 23°C (по Andrewartha, Birch, 1954)

Варианты	Пища	Число особей в опыте		Среднее количество яиц, отложенных самкой за 20 сут
		вначале	осталось живыми после 20 сут	
1	Листья клевера <i>Trifolium repens</i> То же + пыльца	22	2	0.8 158
		19	15	
2	Листья подорожника <i>Plantago lanceolatum</i> То же + пыльца	19	3	0.2 156
		16	9	
3	Листья львиного зева <i>Antirrhinum</i> То же + пыльца	9	9	0.3 120
		7	7	

ность взрослых трипсов. Как видно из таблицы, пыльца абсолютна необходима для размножения вида; включение ее в рацион способствует также снижению смертности вида (варианты 1 и 2). В то же время, как показывает третий вариант опыта, отклики рождаемости и смертности на качество корма не всегда носят противоположный характер.

Наряду с рождаемостью и смертностью качество корма оказывает непосредственное воздействие на темпы онтогенетического развития насекомых, причем эффективность корма определенного типа варьирует в зависимости от стадии онтогенеза. Например, исследования Н. М. Эдельмана (1956) показали, что гусеницы непарного шелкопряда (*Porthetria dispar* L.) 1-го и 2-го возраста быстрее развиваются на листьях дуба, тогда как для 3-го возраста наиболее благоприятен корм из листьев яблони (рис. V.9).

Количество пищи. Наряду с качественным составом важное экологическое значение имеют количественные показатели обилия, доступности и использования пищи. Основной количе-

ственной характеристикой питания служит функция скорости поглощения пищи данного типа i ($i=1, \dots, m$) популяцией изучаемого вида $\varphi_i(x_1, \dots, x_n)$, которая выражает массу неживой пищи и количество особей или биомассу живой пищи типа i , поглощаемое на особь или единицу биомассы кормящегося вида за единицу времени. В общем случае функция скорости питания $\varphi_i(\dots)$ зависит от всего комплекса экологических факторов, в число которых включаются как пищевые (абиотические и биотические), так и другие экологические факторы, характеризующие состояние организма (упитанность, степень голода и др.) и условия окружающей среды.

Важнейшей такой характеристикой является функция скорости валового фотосинтеза, обозначающая количество углекислого газа, связываемого единицей площади листовой поверхности за единицу времени, (либо эквивалентного количества выделенного кислорода), либо, наконец, количество синтезированных при этом углеводов. Из широкого перечня факторов, влияющих на фотосинтез, в качестве «пищевых», охватывающих основные источники вещества и энергии, выделяются интенсивность солнечной радиации, концентрация CO_2 в приземном слое воздуха и элементов минерального питания в почве (для наземных) и в воде (для водных растений). Температура, влажность (в сухопутных) и соленость (в водных экосистемах) также играют чрезвычайно важную роль, однако они выступают главным образом как факторы, обеспечивающие надлежащие условия для фотосинтеза, и не включаются в число пищевых. Например, в наземных растениях на единицу массы воды, используемой непосредственно в реакции фотосинтеза, приходится несколько сот единиц, расходуемых путем транспирации. Типичные зависимости скорости фотосинтеза от освещенности, концентрации CO_2 и обеспеченности азотом как важнейшим компонентом минерального питания изображаются выпуклыми кривыми с насыщением.

Между количеством пищи и скоростью ее потребления микроорганизмами и животными также существует тесная зависимость, допускающая количественное выражение. Так, изучая рост микроорганизмов на питательных средах, Моно (Monod, 1942) показал, что в ряде случаев скорость поглощения лимитирующего питательного вещества (субстрата) связана с его концентрацией s зависимостью типа рис. V.10, которая математически выражается уравнением Михаэлиса — Ментен:

$$v(s) = \frac{V_{\max}s}{s_{0,5} + s}, \quad (\text{V.24})$$

где s — концентрация субстрата, V_{\max} — максимальная удельная скорость поглощения субстрата, $s_{0,5}$ — постоянная (называемая константой Михаэлиса), равная концентрации субстрата, при которой скорость потребления равна половине максимальной: $v(s_{0,5}) = 0,5 V_{\max}$.

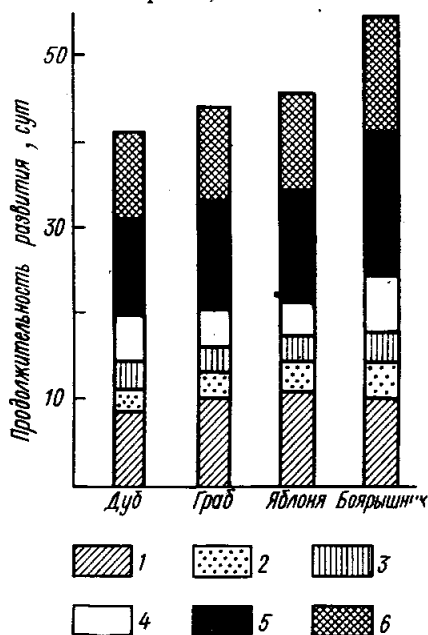


Рис. V.9. Влияние качества пищи на скорость онтогенетического развития гусениц непарного шелкопряда *Porthetria dispar* L. (по Эдельман, 1956)

Откладывая подробное рассмотрение функции выедания для животных до гл. IX, где рассматриваются межпопуляционные отношения типа «хищник — жертва», отметим здесь лишь то, что формы частных функций отклика на концентрацию пищи для животных напоминают аналогичные графики для растений и микроорганизмов. Например, графики на рис. V.11 показывают влияние концентрации пищи на величину рациона у рыб.

Опосредованное (через состояние особей) влияние обеспеченности пищей проявляется и на популяционном уровне в изменении динамических характеристик популяции. Например, известно,

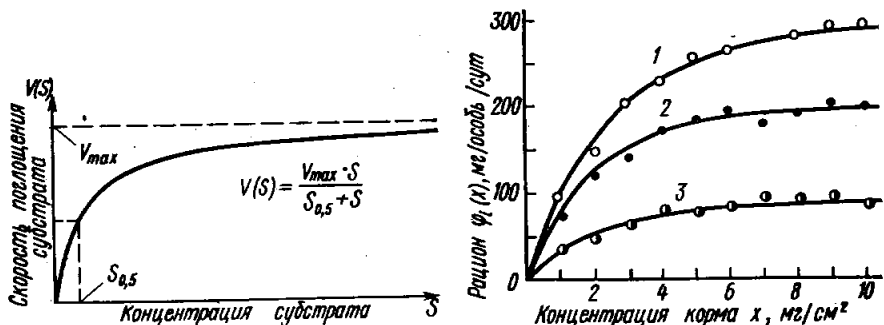


Рис. V.10. График кривой Михаэлиса—Ментен и значение входящих в нее параметров

Рис. V.11. Влияние концентрации корма x на величину суточного рациона $\phi(x)$ у рыб: карпа, питающегося нежным кормом (1); воблы, питающейся личинками хирономид (2); уклеи, питающейся дафниями (3) (по Ивлеву, 1955)

что для нормального протекания генеративных процессов в растениях особую важность представляет обеспеченность фосфором, с увеличением которой возрастает урожай семян и сокращаются сроки созревания растений. С другой стороны, при хорошем питании растения лучше переносят неблагоприятные условия (засуха, заморозки, нападение вредителей и болезни). У животных влияние пищи на динамику популяций проявляется еще отчетливее, что иллюстрируется следующими примерами. На рис. V.12 дан график зависимости плодовитости копеподы *Calanus finmarchicus* от концентрации клеток *Chlamydomonas*, служащих ей пищей. Снижение концентрации корма ниже ~ 50 клеток/мм³ приводит к резкому падению плодовитости. Количественные данные об увеличении смертности при снижении уровня питания получены В. С. Ивлевым (1955) для рыб (табл. V.4).

Для видов, которым свойственна выраженная зависимость рождаемости и смертности от обеспеченности пищей, характерна высокая корреляция прироста (рис. V.13) и плотности популяции с обилием корма (рис. V.14). Кроме того, для животных, способных к активному передвижению в поисках пищи, установлено

Таблица V.4

Влияние обеспеченности пищей на время гибели рыб и степень истощения в момент смерти (Ивлева, 1955, с. 220)

Уровень питания	Сом		Лещ	
	время гибели 50% рыб, сут	потеря в весе, %	время гибели 50% рыб, сут	потеря в весе, %
Полное голодание	46	38.5±0.2	34	33.1±0.9
0.1 поддерживающего рациона	76	37.7±0.6	51	33.2±0.8
0.2 » »	89	39.0±0.8	73	33.0±0.5
0.4 » »	116	34.2±1.2	94	31.6±0.8
0.75 » »	142	27.6±0.7	117	24.3±0.6
1.00 » »	151	0	126	0

влияние обеспеченности пищей на интенсивность эмиграции и иммиграции. Так, Штреккер (Strecker, 1954) в полевом опыте установил, что с возникновением дефицита пищи при достижении растущей колонией полевых мышей емкости среды резко возрастает эмиграция животных за пределы колонии (рис. V.15).

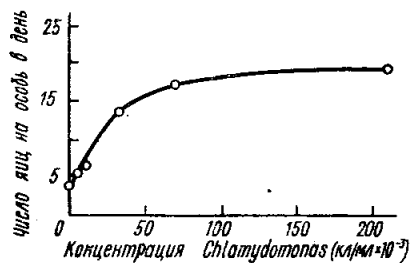


Рис. V.12. Влияние концентрации пищи на плодовитость копеподы *Calanus finmarchicus* (по Marshall, Orr, 1952)

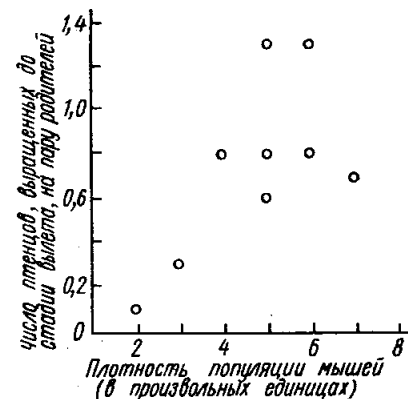


Рис. V.13. Зависимость репродуктивного успеха обыкновенной неясыти *Strix aluco* от плотности популяции лесной мыши *Apodemus sylvaticus*, которая составляет основу питания неясыти в лесу Wytham Wood вблизи Оксфорда (по Lack, 1966)

На рис. V.16 представлены данные о динамике урожая семян ели и обилии клеостов-еловиков, свидетельствующие о тесной зависимости этого стенофага от указанного корма. В 1935 и 1939 гг., которые были годами малого урожая или полного неурожая семян ели на всей европейской территории СССР, отмечалась большая

эмиграция клестов-еловиков из Восточной в Западную Европу (Формозов, 1976). Значительные пищевые миграции описаны также у насекомых, рыб, птиц, травоядных и хищных млекопитаю-

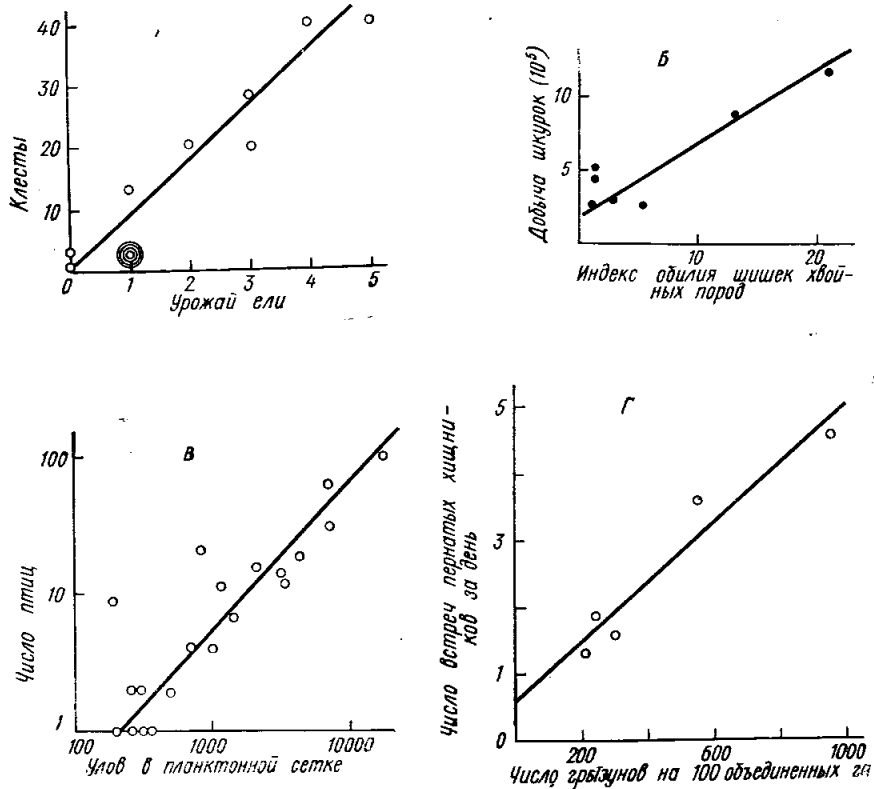


Рис. V.14. Положительная корреляция между обилием пищи и плотностью популяций различных животных (так называемая численная реакция на пищу). А — урожай шишек ели *Picea* и плотность популяции клеста-еловика *Loxia curvirostra*; урожай оценивался по шестибальной системе; учитывалось число пар клестов на 120 км (Reinikainen, 1937). Б — индекс обилия шишек хвойных пород и добыча белых шкурок в Альберте в 1961—1967 гг. (Kemp, Keith, 1970). В — величина улова в планктонной сетке и количество птиц, увиденных с корабля за стандартный период наблюдений (по Ricklefs, 1973). Г — обилие грызунов и число встреч пернатых хищников в степях Южной Украины в 1934—1938 гг. (по Наумову, 1948)

щих. Например, в канадской тундре белая сова (*Nyctea scandiaca*) питается преимущественно леммингами (*Dicrostonyx groenlandicus*), хотя охотится также на зайцев, полевок и тундряных куропаток. В годы падения численности леммингов отмечались налеты белой совы из арктических районов Канады на восток США

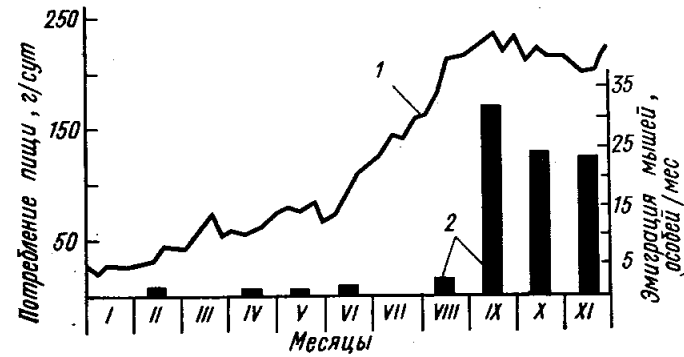


Рис. V.15. Обеспеченность пищей популяции домашних мышей (по среднему количеству потребляемого за день корма) — 1 и скорость эмиграции мышей за пределы колонии — 2 (Streccker, 1954)

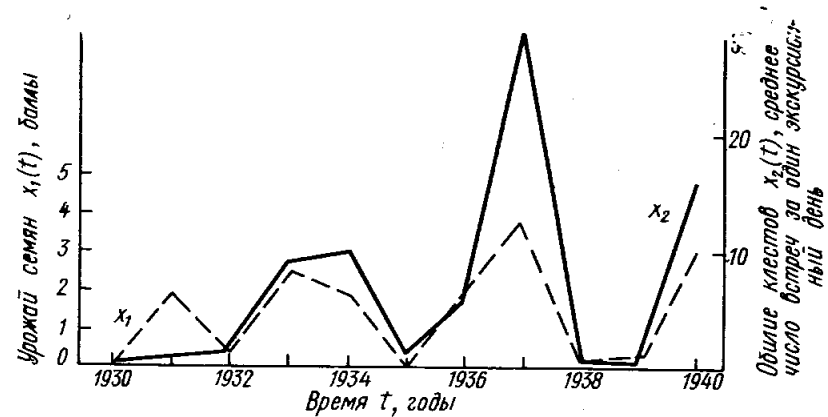


Рис. V.16. Динамика урожая семян ели и обилия клестов-еловиков в Марьинском р-не Костромской обл. в 1930—1940 гг. x_1 — урожай семян ели в баллах от 0 до 5; x_2 — среднее число встреч клестов за экскурсионный день (по Формозову, 1976)

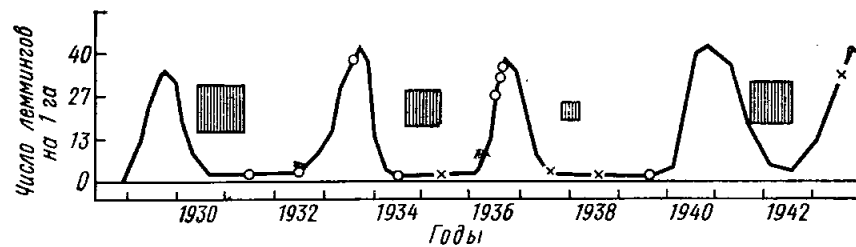
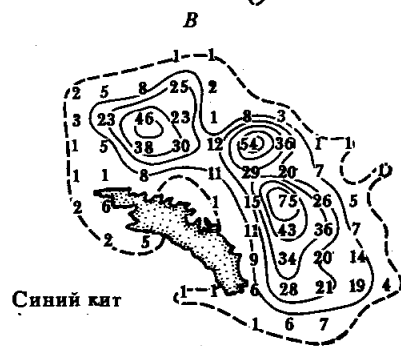
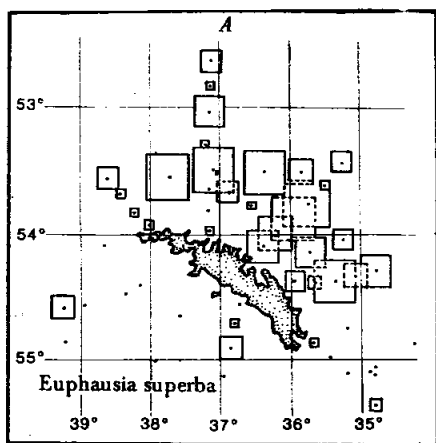


Рис. V.17. Динамика численности воротничкового лемминга *Dicrostonyx groenlandicus* в Черчилле, Манитоба, и налеты белой совы *Nyctea scandiaca* в Новой Англии (заштрихованные квадраты) (Shelford, 1945)

(рис. V.17). Не менее широко известно явление концентрации китов в районах скопления служащего им пищи зоопланктона, иллюстрируемое рис. V.18.



Заканчивая краткую характеристику пищи как экологического фактора, подчеркнем, что исчерпывающий анализ этой проблемы может быть дан только на фоне изображения всего комплекса экологических факторов, причем для вневременного (статического) описания используется понятие экологической ниши, а динамическое описание требует обращения к концепции экосистемы.

ПРОСТРАНСТВО БИОТОПА И ЗАДАННОЕ НА НЕМ ПОЛЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ

Каждая экосистема занимает некоторую часть трехмерного географического пространства, называемую пространством биотопа этой экосистемы или более просто — биотопом и обозначаемую символом B . Любая точка биотопа определяется географическими координатами, которые могут представлять собой декартовы координаты

Рис. V.18. Влияние обилия зоопланктона *Euphausia superba* (A) на концентрацию питающихся им китов — финвала (B) и синего кита (B) в р-не о. Южная Георгия (по Мооге, 1958)

(x, y, z) или полярные координаты (φ, λ, ρ) (в последнем случае φ — широта, λ — долгота и ρ — расстояние от центра Земли или высота над уровнем моря).

Значения каждого экологического фактора x_i ($i=1, \dots, n$) упорядочено распределены в пространстве биотопа B . Обозначив

через X_i шкалу, вдоль которой изменяются значения фактора x_i , определим карту этого экологического фактора следующим образом.

Картой экологического фактора x_i в пространстве биотопа B называется отображение (функция)

$$f_i: B \rightarrow X_i, \quad (V.25)$$

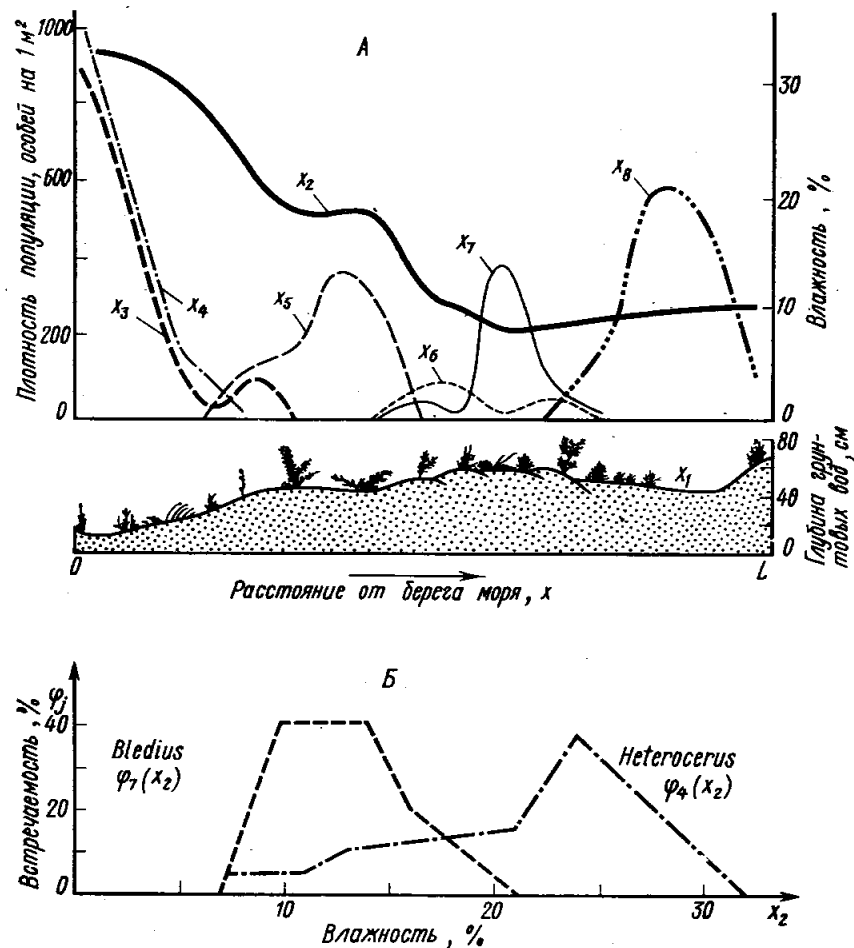


Рис. V.19. Карты распределения глубины грунтовых вод x_1 , влажности почвы x_2 и плотностей популяций x_i ($i=3, 4, 5, 6, 7, 8$) некоторых жуков на одномерном песчаном биотопе $B = \{x: 0 \leq x \leq L\}$ вдоль линии, перпендикулярной берегу моря в окрестностях Копенгагена (A) и функции встречаемости двух жуков *Heterocerus* — $\varphi_4(x_2)$, *Bledius* — $\varphi_7(x_2)$ при разных уровнях влажности почвы x_2 (B) (по Bodenheimer, 1958): x_3 — *Ochthebius viridis*; x_4 — *Heterocerus obsoletus*; x_5 — *Heterocerus hispidulus*; x_6 — *Oxypoda exigua*; x_7 — *Bledius rasselus*; x_8 — *Bledius arenarius*

которое каждой точке биотопа с координатами (x, y, z) ставит в соответствие значение фактора x_i в этой точке:

$$x_i = f_i(x, y, z). \quad (V.26)$$

Поскольку графически наиболее наглядно представляются функции от одной и двух переменных, то чаще всего используются

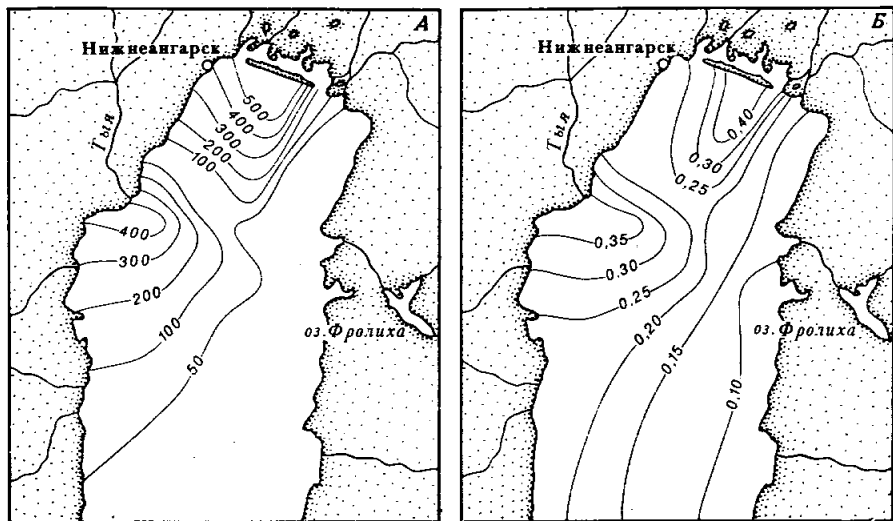


Рис. V.20. Карты распределения биомассы фитопланктона $x_i(x, y)$, (А) и интенсивности его фотосинтеза $\varphi_i(x, y)$, (Б) на двумерном биотопе B с координатами x, y , охватывающем северную часть оз. Байкал («Атлас Байкала», 1963).

На А: 50—500 — изолинии биомассы фитопланктона, мг/м³. На Б: 0,10—0,40 — изолинии интенсивности фотосинтеза, мг О₂/л/сут

карты, заданные на одномерных или двумерных биотопах, получаемых из трехмерных биотопов, когда варьированием по двум или соответственно по одной пространственной координате можно пренебречь. Так, рассматривая перпендикулярную линии берега полосу побережья долины L в качестве одномерного биотопа $B = \{x : 0 \leq x \leq L\}$, изменения различных экологических факторов x_i ($i = 1, \dots, n$) по мере удаления от берега можно характеризовать с помощью графиков функций $x_i = f_i(x)$, как это показано на рис. V.19. Следующий рисунок (рис. V.20) дает примеры карт двух экологических факторов — биомассы и интенсивности фотосинтеза фитопланктона поверхностного слоя воды, заданных на двумерном биотопе — акватории озера $B = \{(x, y)\}$ с горизонтальными координатами x и y .

Для обозначения всего комплекса рассматриваемых экологических факторов, определенных в каждой точке географического

пространства с координатами $(x, y, z) \in B$, вводится понятие поля экологических факторов.

Полям экологических факторов на пространстве биотопа B называется n -мерная функция

$$f: B \rightarrow \mathcal{E}_n, \quad (V.27)$$

заданная на биотопе B и принимающая значения в пространстве экологических факторов \mathcal{E}_n , которая порождается совокупностью карт всех факторов экологического пространства:

$$f(x, y, z) = (x_1, \dots, x_n), \quad (V.28)$$

где

$$x_1 = f_1(x, y, z), \dots, x_n = f_n(x, y, z).$$

Например, функции $x_i = f_i(x)$, графики которых показаны на рис. V.19, определяют 8-мерное поле экологических факторов на одномерном биотопе $B = \{x : 0 \leq x \leq L\}$.

С точки зрения экологии особый интерес представляет выделение в пределах биотопа участков, в большей или меньшей степени благоприятных для существования различных популяций. При этом важная роль принадлежит понятию местообитания вида.

Местообитанием популяции j -того вида в пространстве биотопа рассматриваемой экосистемы называется множество M_j таких точек биотопа B , в которых все экологические факторы $(x_1(x, y, z), \dots, x_n(x, y, z))$ благоприятны для существования вида в течение достаточно долгого времени. Более подробно это означает, что значения функций отклика $\varphi_j^k(x_1, \dots, x_n)$ показателей жизнедеятельности j -той популяции, нумеруемых индексом k ($k = 1, \dots, m$), где m — общее число существенных показателей, комбинируются таким образом, что обеспечивают существование популяции. Таким образом, для выделения местообитаний, пригодных для существования различных видов в пределах биотопа B , на котором задано n -мерное поле экологических факторов

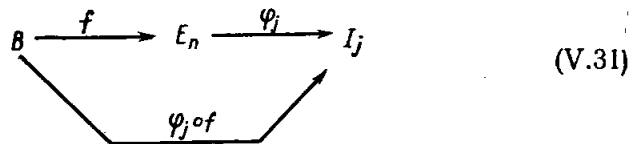
$$f: B \rightarrow \mathcal{E}_n \quad (x_i = f_i(x, y, z)), \quad (V.29)$$

необходимо уметь определять значения основных показателей жизнедеятельности каждого (например j -того) вида в данной точке (x, y, z) биотопа B . Этого можно достичь, применяя суперпозицию поля экологических факторов $x_i = f_i(x, y, z)$ и функции отклика $\varphi(x_1, \dots, x_n)$. Действительно, поле (V.29) в каждой точке биотопа (x, y, z) дает значения реализующихся в ней экологических факторов $x_1(x, y, z), \dots, x_n(x, y, z)$, после чего функция отклика

$$\varphi_j^{(k)}: \mathcal{E}_n \rightarrow I_j^{(k)} \quad (V.30)$$

показывает, какие значения показателей жизнедеятельности можно ожидать при данной комбинации факторов в рассматриваемой точке географического пространства.

Суперпозиция отображений f и φ_j , обозначенная на нижеследующей диаграмме через $f \cdot \varphi_j$:



позволяет в каждой точке (x, y, z) охарактеризовать «самочувствие» особей данной популяции и, таким образом, для каждой популяции с индексом j и плотностью x_j выделить места обитания M_j . Так, снова обращаясь к рис. V.19, мы видим, что расположение местообитаний влаголюбивого *Heterocerus obsoletus* и более ксерофитного *Bledius rastellus* можно объяснить путем суперпозиции карты увлажненности почвы $x_2 = f_2(x)$ (кривая 2) и функций $\varphi_4(x_2)$, $\varphi_7(x_2)$ (рис. V.19, Б), полученных при изучении предпочтения этими организмами разных условий увлажнения и служащих интегральным показателем благополучия. То обстоятельство, что фактические размеры местообитаний, показанных на рис. V.19, А, оказываются меньше ожидаемых, если руководствоваться только условиями увлажнения, объясняется влиянием других факторов, таких как уровень грунтовых вод (и связанное с ним засоление почв) и возможная конкуренция со стороны других видов.

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ НИША

Рассмотрение проблем факториальной экологии убеждает, что основную задачу этого раздела экологии можно свести к построению и исследованию некоторых функций отклика $\varphi(x_1, \dots, x_n)$, заданных на пространстве экологических факторов $\mathcal{E}_n = \{(x_1, \dots, x_n)\}$, которые выражают изменение величин изучаемых показателей жизнедеятельности организма в зависимости от всей совокупности экологических факторов. У каждой из этих функций имеется область определения, т. е. множество всех имеющих смысл комбинаций значений экологических факторов (x_1, \dots, x_n) и область значений, в качестве которой обычно выступает отрезок подходящей шкалы, ограниченный минимальным и максимальным значениями i -того показателя: $I_i = [\varphi_i, \bar{\varphi}_i]$.

Если область значений функции $\varphi(\dots)$ — отрезок I_i — устроен сравнительно просто и представляет собой множество чисел, упорядоченных по возрастанию, то этого нельзя сказать об области определения, которая является некоторым подмножеством точек экологического пространства:

$$\mathfrak{N} = \{(x_1, \dots, x_n)\}. \quad (V.32)$$

Сказанное позволяет обратить внимание на изучение пространства экологических факторов и различных его подмножеств. На этом

пути мы приходим к концепции экологической ниши и ряду связанных с ней понятий. К представлению об экологической нише подходил уже Э. Геккель, изучая влияние условий существования на различные виды. Рассматривая вопрос о географическом распространении и численности видов, Г. А. Новиков (1970) отмечает, что Э. Геккель указывал на первостепенное значение необходимых условий существования, которые имеются далеко не всюду, вследствие чего ни один вид не может обитать повсеместно. Напротив, «для каждого отдельного вида в эконормии природы имеется только определенное число мест (Haeckel, 1866, Vd II, S. 234). Однако специального термина для комплекса условий, характеризующего эти «определенные места», в отличие от прочих, неподходящих для данного вида, Э. Геккель не ввел.

Считается, что впервые термин «ниша» в указанном контексте был использован Р. Джонсоном (Johnson, 1910) в связи с характеристикой зависимости распространения видов от абиотических и пищевых факторов (цит. по Gaffney, 1975). Однако широкое использование термина «ниша» в экологической литературе началось после выхода в свет оригинальной работы Дж. Гриннела (Grinnell, 1917), посвященной описанию ниши, занимаемой калифорнийским пересмешником (*Toxostoma redivivum*) в ассоциации (сегодня мы бы сказали — в экосистеме) чаппарали. По Дж. Гриннелу, ниша пересмешника характеризуется комплексом условий (абиотические факторы, пища, укрытие и др.), которые налицо в густых зарослях кустарника чаппарали, где только и возможно обитание данного вида. Хотя ни в упомянутой, ни в последующих публикациях (Grinnell, 1924, 1928) Дж. Гриннел не сформулировал четкого определения экологической ниши, его понимание, по-видимому, охватывало как абиотические условия, так и биотические факторы существования вида (Whittaker, Levin, Root, 1973).

В 1927 г. вышла в свет книга Ч. Элтона «Экология животных», которой также было суждено сыграть важную роль в развитии концепции экологической ниши. В ней Ч. Элтон, развивая представления Ч. Дарвина об образе жизни вида, роли, «профессии» и занимаемом им месте в эконормии природы, предложил чисто функциональную трактовку этого понятия, назначение которого он видел в описании статуса вида в сообществе, указание того, что он «делает». Так, по Ч. Элтону, под нишей животного разумеется образ жизни и в особенности способ питания в том же смысле, в каком говорят о профессии или занятии в человеческом обществе. При этом подчеркивается, что идея ниши имеет чисто экологический, а не таксономический характер. Например, нишу «питающуюся пылью и посещающие цветы» могут занимать представители различных отрядов насекомых, а в тропиках — даже птицы (колибри). В качестве другого примера элтонинской ниши Олли с соавторами (Allee et al., 1949) приводят понятие «питающийся планктоном». Такая ниша имеется в любом водном сообществе,

Определение. *Фундаментальной нишей вида* в экологическом пространстве \mathcal{E} называется n -мерный параллелепипед

$$\mathfrak{N}_f = X_1 \cdot X_2 \cdot \dots \cdot X_n, \quad (V.38)$$

стороны которого представляют собой максимальные интервалы толерантности вида по соответствующим экологическим факторам.

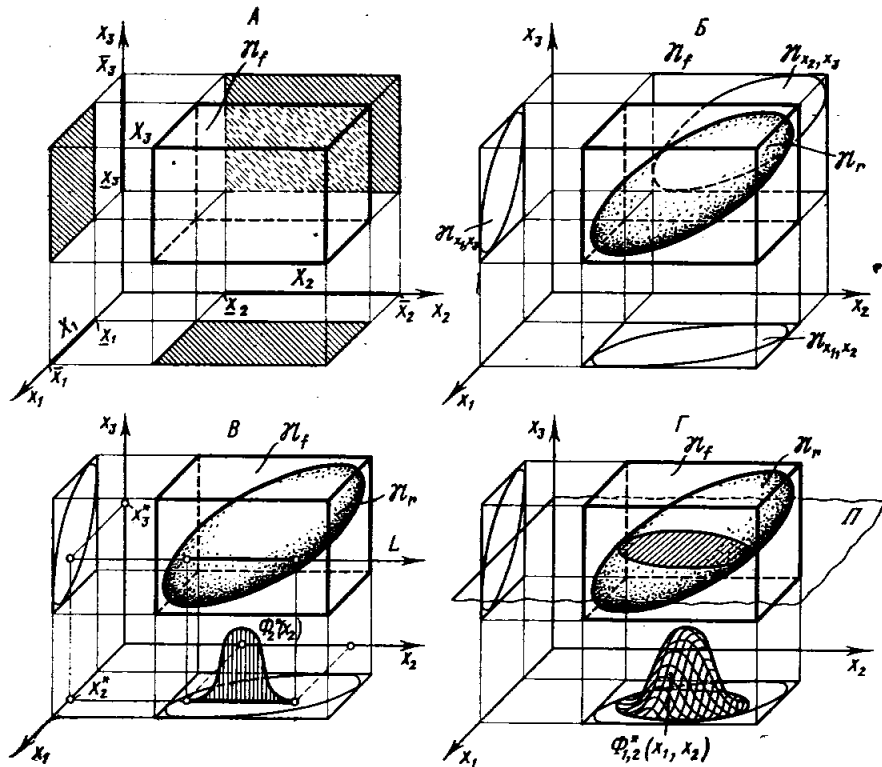


Рис. V.21. Построение и взаимное расположение фундаментальной \mathfrak{N}_f и реализованной \mathfrak{N}_r ниши некоторого вида в трехмерном пространстве экологических факторов $\mathcal{E}_3 = \{(x_1, x_2, x_3)\}$.

A — фундаментальная ниша \mathfrak{N}_f как параллелепипед, построенный на интервалах толерантности $X_i = [x_i, \bar{x}_i]$ по каждому из факторов $i=1, 2, 3$, т. е. $\mathfrak{N}_f = X_1 \cdot X_2 \cdot X_3$; B — реализованная ниша \mathfrak{N}_r как эллипсоид, целиком лежащий внутри фундаментальной ниши \mathfrak{N}_f и касающийся ее граней; функция благополучия $\Phi(x_1, x_2, x_3)$, определяющая нишу \mathfrak{N}_r , положительна внутри эллипсоида, равна нулю на его поверхности и отрицательна вне его, т. е. $\mathfrak{N}_r = \{(x_1, x_2, x_3) : \Phi(x_1, x_2, x_3) \geq 0\}$; B — пересечение ниши \mathfrak{N}_r с прямой $L = \{x_1, x_2, x_3\} : x_1 = x_1^*, x_3 = x_3^*\}$ представляет собой отрезок $\gamma = \mathfrak{N}_r \cap L$; ограничение функции Φ на γ представляет собой частную функцию благополучия данного вида по фактору x_2 при фиксированных $x_1 = x_1^*$ и $x_3 = x_3^*$, т. е. $\Phi_2^*(x_2) = \Phi(x_1^*, x_2, x_3^*)$; Gamma — сечение ниши \mathfrak{N}_r плоскостью $\Pi = \{(x_1, x_2, x_3) : x_3 = x_3^*\}$ представляет собой эллипс $\varepsilon = \mathfrak{N}_r \cap \Pi$, ограничение функции Φ на ε представляет собой частную функцию благополучия данного вида по факторам x_1 и x_2 при фиксированном $x_3 = x_3^*$, т. е. $\Phi_{1,2}^*(x_1, x_2) = \Phi(x_1, x_2, x_3^*)$

Из определения фундаментальной ниши непосредственно следует, что в любой точке экологического пространства, выходящей за пределы фундаментальной ниши, существование популяции невозможно, так как обязательно найдется фактор, по которому не соблюдены пределы толерантности.

Итак, устойчивое существование популяции возможно только внутри ее фундаментальной ниши. Но во всех ли точках *внутри* фундаментальной ниши возможно существование популяции? Очевидно, что нет. Из определения фундаментальной ниши не вытекает, что внутри нее не может существовать комбинаций экологических факторов (x_1, \dots, x_n) , при которых $\Phi(x_1, \dots, x_n) < 0$. Например, наиболее «подозрительными» в этом отношении выступают «углы» гиперпараллелепипеда \mathfrak{N}_f , в которых факторы имеют значения, близкие к экстремальным.

Для выделения внутри фундаментальной ниши множества точек, в которых гарантировано устойчивое существование популяции, вводится понятие реализованной ниши.

Реализованной нишей популяции в экологическом пространстве \mathcal{E}_n называется множество \mathfrak{N}_r всех точек (x_1, \dots, x_n) , в которых возможно устойчивое существование популяции, т. е. функция благополучия больше или равна нулю:

$$\mathfrak{N}_r = \{(x_1, \dots, x_n) : \Phi(x_1, \dots, x_n) \geq 0\}. \quad (V.39)$$

Каково же соотношение между фундаментальной и реализованной нишей? Очевидно, \mathfrak{N}_r целиком входит в \mathfrak{N}_f , т. е. $\mathfrak{N}_r \subset \mathfrak{N}_f$. С другой стороны, граница реализованной ниши, точки которой удовлетворяют условию $\Phi(x_1, \dots, x_n) = 0$, должно касаться (хотя бы в одной точке) каждой грани гиперпараллелепипеда \mathfrak{N}_f , так как в противном случае существование популяции при значениях факторов, соответствующих этой грани, было бы вовсе невозможно, и эту грань следовало бы «сдвинуть» внутрь фундаментальной ниши, что противоречит ее определению. «Вложение» реализованной ниши в фундаментальную иллюстрируется рис. 5.21, б, на котором изображена реализованная ниша в форме эллипсоида, вписанного в параллелепипед, представляющий фундаментальную нишу.

Достоинство понятия фундаментальной ниши состоит в том, что она явно определяется совокупностью n неравенств:

$$\{x_j \leq x_j \leq \bar{x}_j, j = 1, \dots, n\}. \quad (V.40)$$

Его недостаток в том, что и внутри фундаментальной ниши есть неблагоприятные для популяции точки, в которых $\Phi(x_1, \dots, x_n) < 0$.

В противоположность этому реализованная ниша вполне определенно ограничивает множество благоприятных комбинаций экологических факторов, однако она определяется неявно, через функцию благополучия $\Phi(x_1, \dots, x_n)$ с помощью условия (V.39).

Как говорилось выше при рассмотрении отдельных функций отклика $\varphi_i(x_1, \dots, x_n)$, идентификация функций многих переменных связана с большими трудностями. В большинстве случаев удается получить лишь информацию о частных зависимостях функций отклика от некоторых факторов при фиксированных (или, что еще хуже, неконтролируемых) значениях других. Естественно, что такое же положение имеет место и в отношении функций благополучия, которые вычисляются с помощью конкретных функций отклика.

Наиболее часто бывает известна частная функция благополучия в отношении фактора x_i при фиксированных значениях других факторов:

$$\varphi_i^*(x_i) = \varphi(x_1^*, \dots, x_{i-1}^*, x_i, x_{i+1}^*, \dots, x_n^*), \quad (V.41)$$

описывающая условия существования вида только на части реализованной ниши \mathfrak{N}_r , а именно на ее пересечении с прямой в n -мерном пространстве, задаваемой $(n-1)$ уравнениями

$$\{x_j = x_j^*, j \neq i, j = 1, \dots, n\}. \quad (V.42)$$

Подобным же образом частная функция благополучия по двум факторам x_{i_1} и x_{i_2} при фиксированных остальных $x_j = x_j^*$ для $j=1, \dots, n, j \neq i_1, j \neq i_2$, определяемая по формуле

$$\varphi_{i_1, i_2}^*(x_{i_1}, x_{i_2}) = \varphi(x_1^*, \dots, x_{i_1}, \dots, x_{i_2}, \dots, x_n^*), \quad (V.43)$$

характеризует поведение полной функции благополучия на сечении реализованной ниши \mathfrak{N}_r плоскостью $\{x_{i_1}, x_{i_2}\}$ в n -мерном пространстве \mathcal{E}_n , задаваемой $(n-2)$ уравнениями

$$\{x_j = x_j^*, j \neq i_1, j \neq i_2, j = 1, \dots, n\}. \quad (V.44)$$

На рис. V.21, B, Г представлены примеры пересечения трехмерной ниши с прямой $L = \{x_1 = x_1^*, x_3 = x_3^*\}$ и с плоскостью $\Pi = \{x_3 = x_3^*\}$, а также показаны график функции отклика $\varphi_2^*(x_2)$ на отрезке $\mathfrak{N}_r \cap \{x_1 = x_1^*, x_3 = x_3^*\}$ и функции отклика $\varphi_{1,2}^*(x_1, x_2)$ на эллипсе $\mathfrak{N}_r \cap \{x_3 = x_3^*\}$. В последнем случае показан также график линий уровня функции $\varphi_{1,2}^*(x_1, x_2)$ на плоскости (x_1, x_2) .

Изучение реализованных ниш путем описания поведения функции благополучия на сечении их прямыми и плоскостями, соответствующими некоторым избранным экологическим факторам, широко используется в экологии. При этом в зависимости от характера факторов, которым соответствует рассматриваемая частная функция благополучия, можно различать ниши «климатические», «трофические», «эдафические», «гидрохимические» и другие, так называемые «частные» ниши.

Например, на рис. V.22, A представлена частная климатическая (точнее гидротермическая) ниша куколок яблоневой плодовой мушки, а также показаны изолинии функции благополучия, в качестве

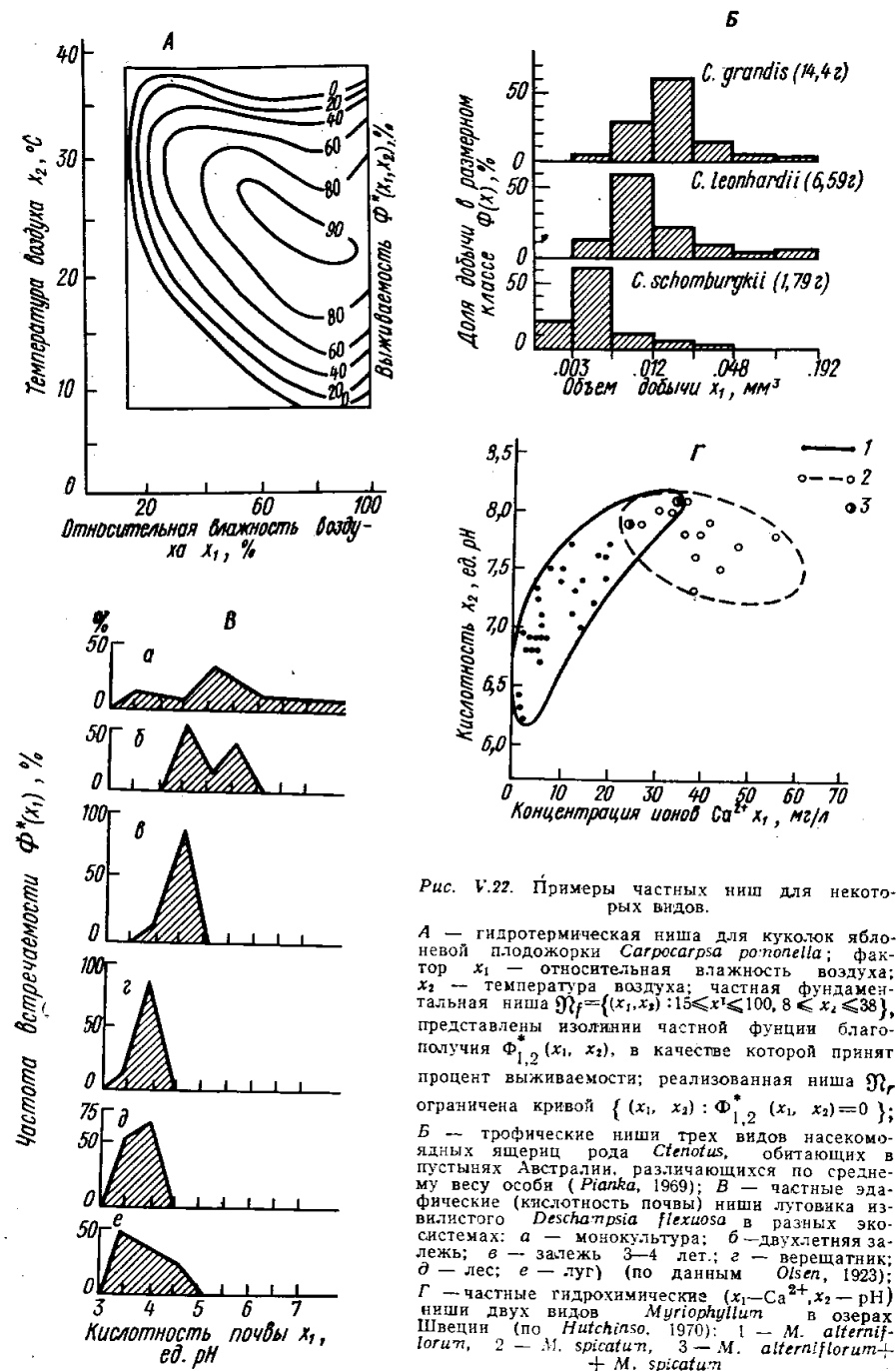


Рис. V.22. Примеры частных ниш для некоторых видов.

A — гидротермическая ниша для куколок яблоневой плодовой мушки *Carposcarpa pomonella*; фактор x_1 — относительная влажность воздуха; x_2 — температура воздуха; частная фундаментальная ниша $\mathfrak{N}_f = \{(x_1, x_2) : 15 \leq x_1 \leq 100, 8 \leq x_2 \leq 38\}$, представлены изолинии частной функции благополучия $\varphi_{1,2}^*(x_1, x_2)$, в качестве которой принят процент выживаемости; реализованная ниша \mathfrak{N}_r ограничена кривой $\{(x_1, x_2) : \varphi_{1,2}^*(x_1, x_2) = 0\}$; B — трофические ниши трех видов насекомоядных ящериц рода *Ctenotus*, обитающих в пустынях Австралии, различающихся по среднему весу особи (Pianka, 1969); B — частные эдафические (кислотность почвы) ниши луговика извилистого *Deschampsia flexuosa* в разных экосистемах: a — монокультура; б — двухлетняя залежь; в — залежь 3—4 лет; г — вересчатник; д — лес; e — луг (по данным Olsen, 1923); Г — частные гидрохимические (x_1 — Ca^{2+} , x_2 — pH) ниши двух видов *Myriophyllum* в озерах Швеции (по Hutchinson, 1970): 1 — *M. alterniflorum*, 2 — *M. spicatum*, 3 — *M. alterniflorum* + *M. spicatum*.

которой в данном случае принят процент выживаемости. Понятие частной трофической ниши иллюстрирует рис. V.22, Б. Как видим, разные по среднему весу особи виды насекомоядных ящериц рода *Stenotus* занимают различающиеся частные ниши вдоль координатной оси, где в логарифмическом масштабе нанесены размеры насекомых (преимущественно термитов), на которых охотятся ящерицы этого рода в пустынях Австралии (Pianka, 1969). Частная эдафическая ниша по такому важному для растений почвенно-химическому фактору, как величина рН, демонстрируется данными К. Олсена (Olsen, 1923), приведенными на рис. V.22, В. Наконец, на рис. V.22, Г представлены частные гидрохимические ниши двух видов урути (*Miriophyllum*) в озерах центральной Швеции.

Описание частной экологической ниши более высокой размерности дается рис. V.23, на котором представлен фрагмент частной экологической ниши американского омара в трехмерном подпространстве с координатными осями x_1 — температура воды, x_2 — содержание растворенного кислорода, x_3 — соленость (McLeese, 1956). Подчеркнем, что частные ниши выделяют область благополучия по рассмотренному фактору x_i (или факторам x_{i_1}, x_{i_2}, \dots), соответствующему только той комбинации остальных факторов x_j ($j \neq i$ или $j \neq i_1, j \neq i_2, \dots$), которые не включаются в число координат данной частной ниши. При изменениях значений этих фиксированных факторов x_j изменяется, как правило, и частная ниша по фактору x_i (по факторам x_{i_1}, x_{i_2}, \dots). Это хорошо видно уже на примере одномерной частной ниши луговика дернистого по фактору почвенной кислотности (рис. V.22, В). Видно, что разным значениям других (отличных от кислотности) экологических факторов, соответствующих условиям различных экосистем, отвечают существенно разные частные ниши.

Механизм изменения положения частной ниши можно объяснить, обратившись к рис. V.24, где параллелепипед \mathfrak{M}_1 и вписанный в него эллипсоид \mathfrak{M}_2 изображают фундаментальную и реализованную ниши некоторого гипотетического вида. Эллипсы ϵ^* и ϵ^{**} — это сечения эллипсоида \mathfrak{M}_2 плоскостями

$$\Pi^* = \{(x_1, x_2, x_3) : x_3 = x_3^*\} \text{ и } \Pi^{**} = \{(x_1, x_2, x_3) : x_3 = x_3^{**}\}$$

соответственно. Они представляют собой частные ниши этого вида по факторам x_1 и x_2 при фиксированных значениях третьего фактора $x_3 = x_3^*$ или $x_3 = x_3^{**}$.

Для решения некоторых экологических проблем оказывается необходимым дифференцированное рассмотрение условий существования различных групп организмов данного вида, выделяемых, например, по половому или возрастному признаку. Так, хорошо известны различия пищевых потребностей самок и самцов среди насекомых или разные требования к условиям среды у организмов на разных стадиях онтогенеза (рис. V.25). Поэтому наряду с нишей

вида иногда целесообразно рассматривать нишу, занимаемую той или иной характерной группой особей в рамках вида.

Понятие экологической ниши служит не только синтетической аутоэкологической характеристикой вида, но и отражает его взаимоотношения с другими видами биоценоза. Поэтому наряду с абиотическими факторами x_{j_1}, x_{j_2}, \dots функция благополучия j -го вида, плотность популяции которого обозначена через x_j , будет существенно зависеть от биотических факторов, в первую очередь от плотностей других видов рассматриваемой экосистемы:

$$\Phi_j = \Phi_j(\dots x_{j_1}, \dots, x_{j_2}, \dots, x_{j_3}, \dots) \quad (j_1 \neq j, j_2 \neq j, j_3 \neq j, \dots) \quad (V.45)$$

Особенно большое внимание изучению подобных вопросов уделялось геоботаниками, среди которых следует прежде всего отметить

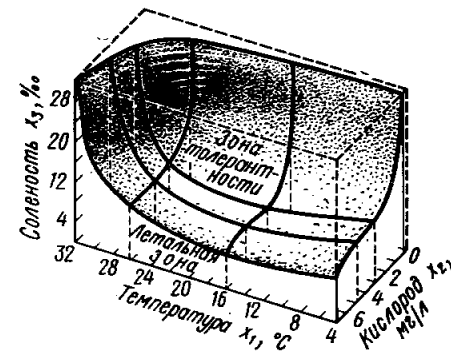


Рис. V.23. Фрагмент частной ниши омара *Homarus* в трехмерном пространстве экологических факторов (x_1, x_2, x_3) с координатами: x_1 — температура, x_2 — содержание кислорода, x_3 — соленость (по McLeese, 1956)

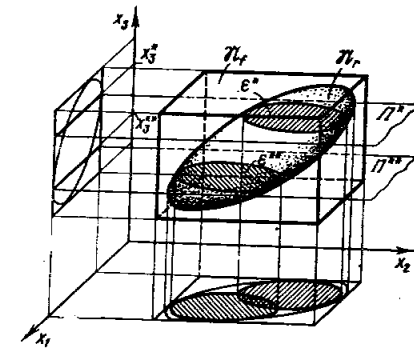


Рис. V.24. Разные частные ниши одного и того же вида, соответствующие различным значениям переменной x_3 , не входящей в число координат частной ниши. \mathfrak{M}_1 и \mathfrak{M}_2 — фундаментальная и реализованная ниши некоторого вида в трехмерном пространстве экологических факторов; ϵ^* — пересечение \mathfrak{M}_2 с плоскостью $\Pi^* = \{(x_1, x_2, x_3) : x_3 = x_3^*\}$, а ϵ^{**} — с плоскостью $\Pi^{**} = \{(x_1, x_2, x_3) : x_3 = x_3^{**}\}$ видно, что проекции частных ниш ϵ^* и ϵ^{**} на плоскость $\{(x_1, x_2)\}$ могут значительно отличаться

Л. Г. Раменского (1938) и Х. Элленберга (Ellenberg, 1950, 1953, 1954, 1958). Х. Элленберг различает кривые «физиологического» и «экологического» отклика видов, имея в виду зависимость показателей благополучия (например, биомассы или продуктивности) от некоторого абиотического фактора (влаги, питательные элементы, кислотность и т. д.): в первом случае — в условиях монокультуры, при отсутствии влияния других растений и во втором — в смешанных посевах, когда имеется воздействие особей других видов. Оказалось, что в монокультуре большинство видов способно существовать в достаточно широком диапазоне факторов при рас-

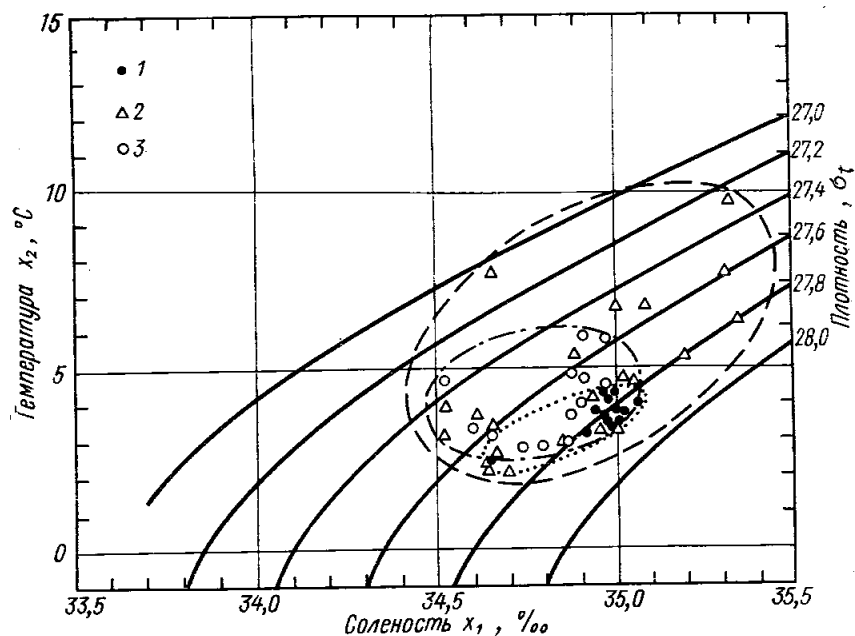


Рис. V.25. Проекция реализованных ниш яиц, личинок и взрослых особей цефаллоподы *Vampyroteuthis infernalis* на координатную плоскость «соленость — температура»

Корреляционные эллипсы обнаруживают тенденцию к ориентации вдоль линий равной плотности морской воды, причем яйца встречаются на наибольших глубинах, а взрослые — в наиболее мелких слоях (по Pickford, 1949)

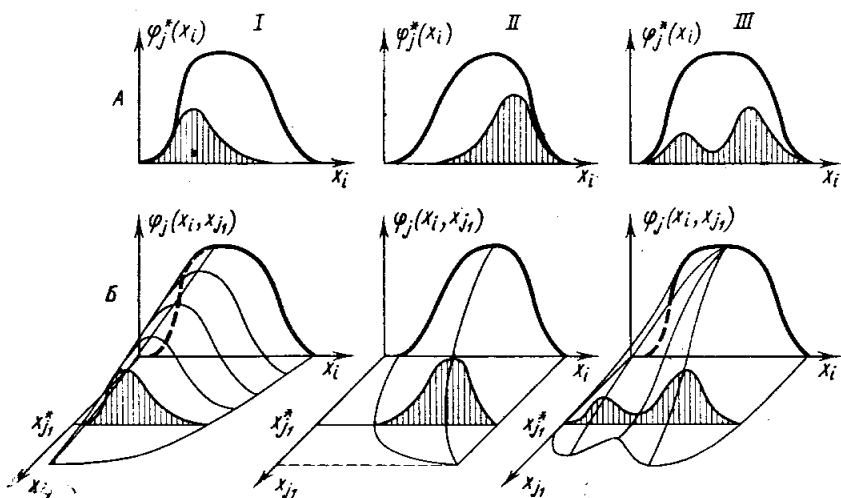


Рис. V.26. Изменение частной ниши (А) и частной функции отклика $\varphi_j^*(x_i)$ (Б) j -того вида на фактор x_i при изменении плотности популяции другого, j_1 -того вида ($j_1 \neq j$).

I — смещение «экологического» оптимума в сторону низких, II — в сторону высоких значений фактора x_i ; III — образование двухвершинной кривой

положении «физиологического оптимума» в средней части области изменения фактора. В результате влияния других видов график «экологической» функции отклика может изменяться тремя основными способами (рис. V.26, А), соответствующими: смещению «экологического» оптимума в зону низких (I) или высоких (II) значений фактора или же, наконец, образованию двухвершинной кривой (III). Вводя в рассмотрение кроме абиотического фактора x_i , которому соответствует «физиологическая» функция отклика j -того вида, биотический фактор x_{j_1} — плотность популяции другого j_1 -того вида ($j_1 \neq j$), «физиологическую» и «экологическую» кривые j -того вида можно представить как его частные функции отклика на фактор x_i , отвечающие сечениям двумерной поверхности отклика $\Phi_j(x_i, x_{j_1})$ плоскостями, соответствующими нулевому ($x_{j_1} = 0$) или ненулевому ($x_{j_1} = x_{j_1}^* > 0$) значениям биотического фактора x_{j_1} (рис. V.26, Б).

Как нетрудно заметить, получаемые при этом разные области изменения частных функций благополучия $\varphi_j^*(x_i)$ представляют проекции на ось x_i частных ниш j -того вида, получаемых при фиксированных значениях биотического фактора x_{j_1} ($x_{j_1} = 0$ или $x_{j_1} = x_{j_1}^* > 0$). Некоторыми авторами (Miller, 1967) проводится аналогия между понятиями областей физиологического и экологического оптимума (по Г. Элленбергу), с одной стороны, и понятиями фундаментальной и реализованной ниши (по Хатчинсону) — с другой. Определенная связь между этими понятиями, несомненно, имеется, однако они отнюдь не эквивалентны, так как, строго говоря, область «физиологического» отклика соответствует грани фундаментальной ниши \mathfrak{N}_j , на которой фактор x_i принимает свое минимальное значение $x_{j_1} = 0$, а область «экологического» отклика — сечению реализованной ниши \mathfrak{N}_j гиперплоскостью

$$P = \{(x_1, \dots, x_n) : x_{j_1} = x_{j_1}^*\} \quad (\text{рис. V.26 Б}).$$

В идеале, рассматривая взаимное расположение в пространстве экологических факторов ниш изучаемых видов и располагая картой распределения этих факторов в географическом пространстве, можно получить достаточно полное представление о возможности и устойчивости сосуществования видов в тех или иных участках биотопа. Однако, как уже отмечалось, на практике мы редко располагаем полным описанием ниши вида в связи с трудностью идентификации зависимости функции благополучия от всех существенных экологических факторов. Поэтому фактически всегда проводится только сравнение частных ниш видов в различных сечениях или в проекциях на различные подпространства всего экологического пространства \mathfrak{E}_n . Очевидно, что выводы, получаемые при подобном анализе, довольно фрагментарны и распространение их на все пространство связано с риском серьезных ошибок, что можно показать на ряде примеров (рис. V.27). Рассмотрим двумерное пространство экологических факторов \mathfrak{E}_2 с коор-

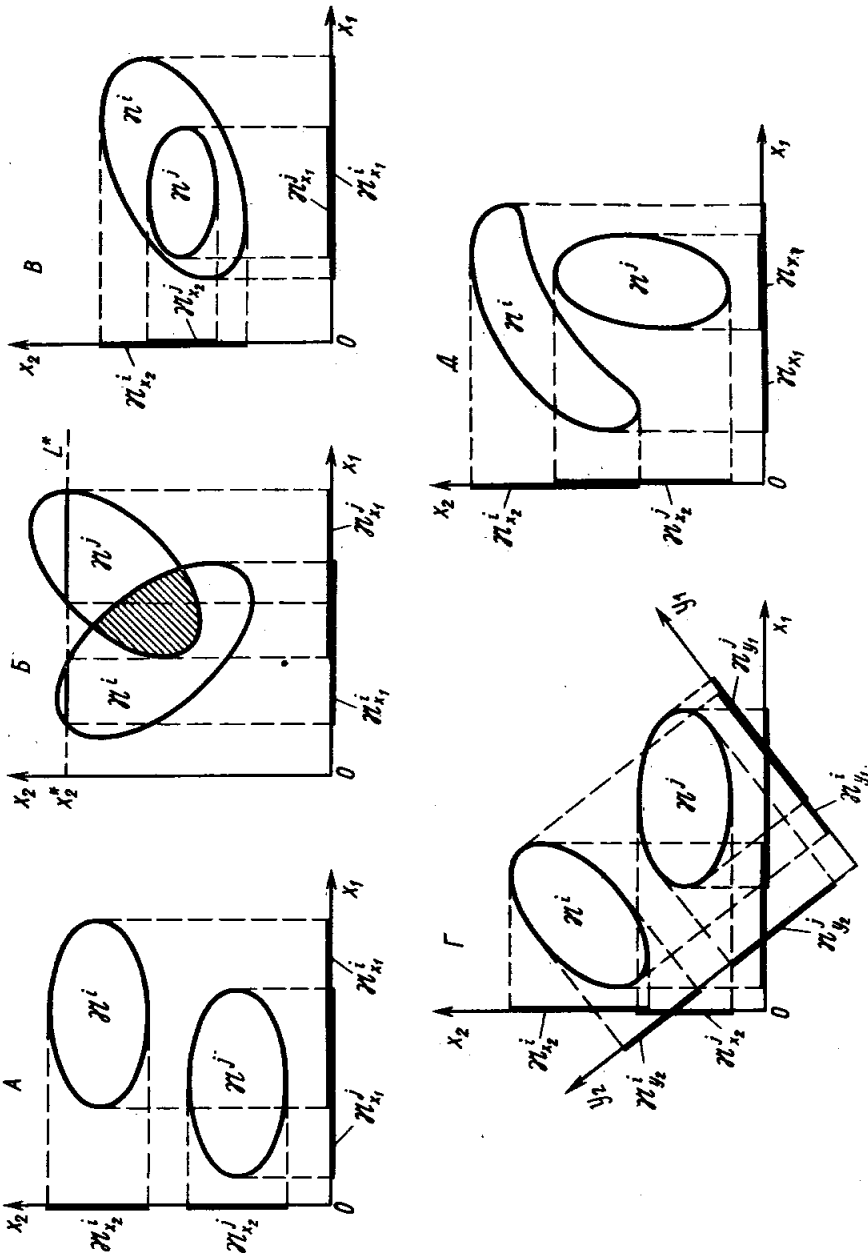


Рис. 5.27. Возможные варианты расположения реализованных ниш двух видов в пространстве экологических факторов (на примере двухмерного пространства): разделение ниш (А); частичное перекрывание (Б); полное включение одной ниши в другую (В); возможность (Г) и невозможность (Д) разделения проекций ниш с помощью линейной координат

динатами x_1 и x_2 и в нем реализованные ниши i -того и j -того видов — \mathcal{N}^i и \mathcal{N}^j . Как показано на рис. V.27, выводы, полученные на основе изучения сечений или проекций на отдельные координаты, оказываются неверными по отношению ко всему пространству более высокой размерности. Например, на рис. V.27, А проекции ниш \mathcal{N}^i и \mathcal{N}^j на ось x_1 пересекаются, хотя на плоскости $\{(x_1, x_2)\}$ они не имеют общих точек; рис. V.27, Б иллюстрирует в некотором смысле противоположный случай, когда сечения ниш \mathcal{N}^i и \mathcal{N}^j прямой $L^* = \{x_1, x_2 : x_2 = x_2^*\}$ не пересекаются, хотя во всем пространстве $\{(x_1, x_2)\}$ эти ниши имеют общую часть $\mathcal{N}^i \cap \mathcal{N}^j$.

На фоне этих удручающих примеров, которые Р. Мэй (May, 1975) назвал «предостережениями, внушающими ужас», безусловно положительным выводом из анализа частных ниш может слу-

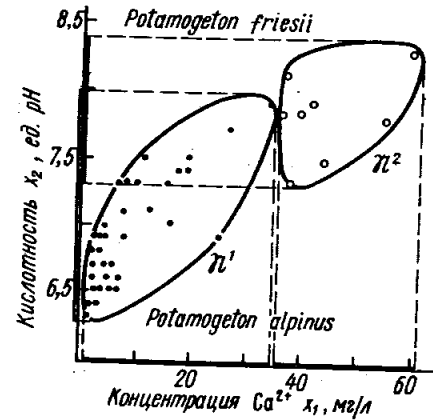


Рис. V.28. Частные гидрохимические ниши двух видов рдеста — *Potamogeton alpinus* (1) и *P. friesii* (2) в озерах Швеции (по Hutchinson, 1975)

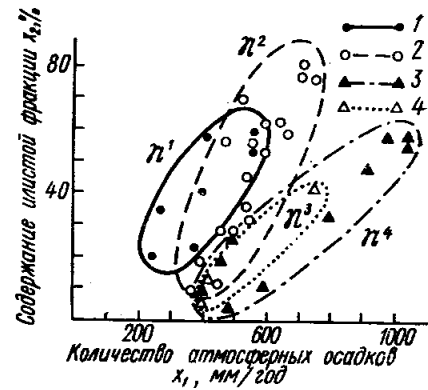


Рис. V.29. Проекция реализованных ниш четырех видов деревьев, обитающих в саваннах и сухих тропических лесах Судана.

1 — *Acacia mellifera*; 2 — *A. seyal*; 3 — *Prosopis africana*; 4 — *Khaya senegalensis* (по Вальтеру, 1968)

жить заключение от противного: если проекции частных ниш на некоторую (тем более, некоторые) из осей не пересекаются, то не пересекаются и сами ниши в пространстве большей размерности.

Например, рассматривая только фактор кислотности, невозможно установить различие ниш двух видов рдеста (*Potamogeton alpinus*, *P. friesii*) в озерах Швеции (рис. V.28), но это становится очевидным с привлечением другого фактора — концентрации ионов Ca^{2+} .

Таким образом, исследуя видовые ниши с помощью их сечений и проекций, для получения надежных выводов целесообразно охватить как можно более широкий диапазон изменения экологических факторов.

Логически возможны три варианта взаимного расположения

ниш двух видов в пространстве экологических факторов: 1) разделенность (полное несовпадение); 2) частичное пересечение (перекрывание); 3) полное включение одной ниши в другую.

Примеры реализации всех трех указанных случаев представлены на рис. V.29, где изображены частные климато-эдафические ниши ряда древесных пород в Судане. Видно, что ниша *Khaya senegalensis* (\mathfrak{N}_3) полностью отличается от ниши *Acacia mellifera* (\mathfrak{N}_1), частично перекрывается с нишей *A. seyal* (\mathfrak{N}_2) и целиком включает в себя нишу *Prosopis africana* (\mathfrak{N}_4). Для полной разделенности ниш достаточно существования хотя бы одной координаты, проекции ниш на которую оказались бы полностью различными (рис. V.27, А). Однако, как видно из рис. V.27, Г, это условие не является необходимым. В некоторых случаях разделения проекций можно добиться переходом к новой системе координат с помощью линейного преобразования (координаты y_1, y_2 на рис. V.27, Г), однако в общем случае, когда ниши могут оказаться невыпуклыми, этот прием не гарантирует успеха (рис. V.27, Д).

Разделенность ниш — достаточно тривиальный случай, отражающий факт существования видов, приспособленных к различным экологическим условиям. Значительно больший интерес вызывают случаи частичного пересечения ниш. Как указывалось выше, перекрывание проекций даже по нескольким координатам сразу, строго говоря, не гарантирует фактического перекрывания самих многомерных ниш. Тем не менее в практической работе наличие таких пересечений и данных о встречаемости видов в близких условиях часто считается достаточными аргументами в пользу перекрывания ниш видов.

Для количественного измерения степени перекрывания ниш двух видов естественно использовать величину отношения объема пересечения множеств \mathfrak{N}^i и \mathfrak{N}^j в n -мерном пространстве экологических факторов к объему их объединения. Обозначив меру перекрывания ниш i -того и j -того видов через μ_{ij} , а функцию нахождения объема множества в n -мерном пространстве через V_n , получаем

$$\mu_{ij} = \frac{V_n(\mathfrak{N}^i \cap \mathfrak{N}^j)}{V_n(\mathfrak{N}^i \cup \mathfrak{N}^j)}. \quad (\text{V.46})$$

Например, степень перекрывания ниш \mathfrak{N}^i и \mathfrak{N}^j на рис. V.27, Б находится как отношение площади (соответствующей объему при $n=2$) пересечения (двойная штриховка) к общей площади, занимаемой фигурами \mathfrak{N}^i и \mathfrak{N}^j , и равна приблизительно 20%.

Ввиду отмечавшихся выше трудностей работы с многомерными объектами, описанными неявным образом, как это часто случается при выделении реализованных ниш, применение формулы (V.46) может встретить определенные технические трудности. В таких ситуациях в качестве приближенной оценки иногда допустимо использование аналогичной формулы для фундаментальных ниш

соответствующих видов, так как для них указанные объемы всегда могут быть вычислены просто как произведения длин соответствующих интервалов толерантности.

В некоторых специальных случаях представляет интерес вычисление меры пересечения проекций ниш на некоторое подпространство или даже только на одну координату. Очевидно, при переходе к подпространствам более высокой размерности мера перекрывания может только снижаться, так как добавление каждой новой координаты способно лишь уменьшить относительные доли пересечений \mathfrak{N}^i и \mathfrak{N}^j .

Например, на рис. 5.27, Б проекции ниш \mathfrak{N}^i и \mathfrak{N}^j на ось x_1 пересекаются на 40%, тогда как сами ниши — только на 20%.

Рассмотрим сначала наиболее простой случай, когда сравниваются частные ниши двух видов (1 и 2) по одному фактору (x). В качестве частных функций отклика $\varphi_1(x)$ и $\varphi_2(x)$ используются функции распределения встречаемости, так что, к примеру, доля особей первого вида, встречающаяся на интервале $[x', x'']$ значе-

ний фактора x , равна интегралу $\int_{x'}^{x''} \varphi_1(x) dx$. При таких предположениях в качестве меры перекрывания ниш \mathfrak{N}^1 и \mathfrak{N}^2 рассматриваемых видов, учитывающей неоднородность условий существования внутри ниш, можно, следуя Э. Пианке (Pianka, 1973), принять величину

$$\tilde{\mu}_{1,2} = \frac{\int_{\mathfrak{N}^1 \cap \mathfrak{N}^2} \varphi_1(x) \varphi_2(x) dx}{\left(\int_{\mathfrak{N}^1} [\varphi_1(x)]^2 dx \cdot \int_{\mathfrak{N}^2} [\varphi_2(x)]^2 dx \right)^{1/2}}, \quad (\text{V.47})$$

где интеграл в числителе берется по пересечению ниш \mathfrak{N}^1 и \mathfrak{N}^2 , а в знаменателе — по каждой из этих ниш в отдельности. Из неотрицательности функции $\varphi_1(x)$ и $\varphi_2(x)$ при $x \in \mathfrak{N}^1$ и $x \in \mathfrak{N}^2$ соответственно следует, что мера $\tilde{\mu}_{1,2}$ обладает всеми свойствами меры $\mu_{1,2}$, а именно:

- 1) если ниши не пересекаются ($\mathfrak{N}^1 \cap \mathfrak{N}^2 = 0$), то $\tilde{\mu}_{1,2} = 0$;
- 2) если ниши совпадают ($\mathfrak{N}^1 = \mathfrak{N}^2$), то $\tilde{\mu}_{1,2} = 1$;
- 3) в остальных случаях, когда ниши пересекаются только частично или же одна целиком содержится в другой, не совпадая с ней, выполняется неравенство $0 < \tilde{\mu}_{1,2} < 1$.

Отличие меры $\tilde{\mu}_{1,2}$ от $\mu_{1,2}$ в том, что она отражает внутреннюю неоднородность условий существования в каждой из ниш.

При практических вычислениях нередко приходится применять дискретный вариант формулы, который имеет вид

$$\hat{\mu}_{1,2} = \frac{\sum_{k=1}^m \varphi_1^{(k)} \cdot \varphi_2^{(k)}}{\left(\sum_{k=1}^m (\varphi_1^{(k)})^2 \cdot \sum_{k=1}^m (\varphi_2^{(k)})^2 \right)^{1/2}}, \quad (\text{V.48})$$

где суммирование производится по конечному числу интервалов, выделяемых по оси x точками $x^{(0)}, x^{(1)}, \dots, x^{(k)}, \dots, x^{(m)}$, причем $\varphi_j^{(k)}$ ($j=1, 2; k=1, 2, \dots, m$) обозначает среднее значение частной функции отклика $\varphi_j(x)$ на интервале $x^{(k-1)} \leq x \leq x^{(k)}$.

Для иллюстрации применения формул (V.46) и (V.47) обратимся вновь к рис. V.19, Б и рассчитаем меры перекрытия частных ниш по фактору влажности ($x=x_2$) для *Heterocerus* и *Bledius*, для которых функции распределения встречаемости представлены кривыми $\varphi_4(x_2)$ и $\varphi_7(x_2)$ соответственно.

Для вычисления коэффициента $\mu_{4,7}$ по формуле (V.46) напомним, что на одномерном множестве (оси влажности с координатой x_2) фигурирующая в (V.46) функция $V_1(\mathfrak{R})$ — это длина отрезка \mathfrak{R} . Поэтому для ниши 4-го вида (отрезка $\mathfrak{R}^4 = [8, 32]$) получаем $V_1(\mathfrak{R}^4) = 24$, а для ниши 7-го вида (отрезка $\mathfrak{R}^7 = [7, 21]$) — соответственно $V_1(\mathfrak{R}^7) = 14$. Пересечение и объединение указанных множеств, т. е. отрезки $\mathfrak{R}^4 \cap \mathfrak{R}^7 = [8, 21]$ и $\mathfrak{R}^4 \cup \mathfrak{R}^7 = [7, 32]$ имеют длину $V_1(\mathfrak{R}^4 \cap \mathfrak{R}^7) = 13$ и $V_1(\mathfrak{R}^4 \cup \mathfrak{R}^7) = 25$ соответственно. Теперь по формуле (V.46) находим

$$\mu_{4,7} = \frac{V_1(\mathfrak{R}^4 \cap \mathfrak{R}^7)}{V_1(\mathfrak{R}^4 \cup \mathfrak{R}^7)} = \frac{13}{25} \approx 0,52. \quad (\text{V.49})$$

Для расчета коэффициента $\tilde{\mu}_{4,7}$, учитывающего внутреннюю неоднородность ниш, в данном случае, когда функции встречаемости заданы графически, целесообразно воспользоваться приближенной формулой (V.48). Разобьем весь интервал $\mathfrak{R}^4 \cup \mathfrak{R}^7 = [7, 32]$ на равные отрезки, соответствующие 1%-ному увеличению влажности на каждом шаге, и составим таблицу V.5, где в колонках $\varphi_4^{(k)}$ и $\varphi_7^{(k)}$ поместим средние значения этих функций на интервалах $[x^{(k-1)}, x^{(k)}]$. Рассчитаем величины квадратов и попарных произведений чисел $\varphi_4^{(k)}$ и $\varphi_7^{(k)}$ и также поместим их в табл. V.5. Наконец, суммируя в соответствующих столбцах по k и подставляя полученные суммы в (V.48), получаем

$$\tilde{\mu}_{4,7} = \frac{\sum_k \varphi_4^{(k)} \varphi_7^{(k)}}{(\sum_k (\varphi_4^{(k)})^2 \sum_k (\varphi_7^{(k)})^2)^{\frac{1}{2}}} = \frac{241}{\sqrt{811 \cdot 569}} \approx 0,35.$$

Как видим, коэффициент перекрытия, рассчитанный с учетом внутренней неоднородности ниш, оказался в данном случае ниже, чем при его вычислении без учета этой неоднородности. В наиболее типичных случаях, когда распределения $\varphi_{j_1}(x)$, $\varphi_{j_2}(x)$ являются одновершинными, а ниши \mathfrak{R}^{j_1} и \mathfrak{R}^{j_2} пересекаются периферическими частями, имеет место соотношение $\mu_{j_1, j_2} > \tilde{\mu}_{j_1, j_2}$, так как на периферии ниш плотности φ_{j_1} и φ_{j_2} обычно малы. В случае же двухвершинных (или еще более сложных) распределений, если

Таблица V.5

Вычисление меры $\hat{\mu}_{4,7}$ перекрытия частных ниш жуков *Heterocerus* и *Bledius* по фактору влажности почвы x_2 , имеющих функции встречаемости $\varphi_4(x_2)$ и $\varphi_7(x_2)$

k	$x^{(k)}, \%$	$\varphi_4, \%$	$\varphi_7, \%$	$(\varphi_4)^2$	$(\varphi_7)^2$	$\varphi_4 \cdot \varphi_7$
1	7	0	2.4	0.	5.76	0.
2	8	1.4	6.0	1.96	36.0	8.4
3	9	1.4	10.5	1.96	110.25	14.7
4	10	1.4	12.0	1.96	144.0	16.8
5	11	2.0	12.0	4.0	144.0	24.0
6	12	2.5	12.0	6.25	144.0	30.0
7	13	2.9	12.0	8.41	144.0	34.8
8	14	3.1	10.5	9.61	110.25	32.55
9	15	3.3	7.5	10.89	56.25	24.75
10	16	3.4	5.5	11.56	30.25	18.7
11	17	3.6	4.2	12.96	17.64	15.12
12	18	3.8	3.0	14.44	9.0	11.4
13	19	4.0	1.8	16.0	3.24	7.2
14	20	4.3	0.6	18.49	0.36	2.58
15	21	5.1	0	26.01	0	0
16	22	7.3	0	53.29	0	0
17	23	9.6	0	92.16	0	0
18	24	9.8	0	96.04	0	0
19	25	8.4	0	70.56	0	0
20	26	7.0	0	49.0	0	0
21	27	5.6	0	31.36	0	0
22	28	4.2	0	17.64	0	0
23	29	3.1	0	9.61	0	0
24	30	2.0	0	4.0	0	0
25	31	0.8	0	0.64	0	0
				$\sum_{k=1}^{25} (\varphi_4^{(k)})^2 = 568.80$	$\sum_{k=1}^{25} (\varphi_7^{(k)})^2 = 811.00$	$\sum_{k=1}^{25} \varphi_4^{(k)} \cdot \varphi_7^{(k)} = 241.00$

$$\hat{\mu}_{4,7} = \frac{\sum_{k=1}^{25} \varphi_4^{(k)} \cdot \varphi_7^{(k)}}{(\sum_{k=1}^{25} (\varphi_4^{(k)})^2 \cdot \sum_{k=1}^{25} (\varphi_7^{(k)})^2)^{\frac{1}{2}}}$$

пересечение приходится на область высоких значений функций отклика φ_{j_1} , φ_{j_2} , значение μ_{j_1, j_2} может оказаться меньше, чем $\tilde{\mu}_{j_1, j_2}$, что иллюстрируется следующими примерами. Изучая птиц семейства Geospizidae (Дарвиновы вьюрки) на Галапагосских островах, Д. Лэк (Lack, 1961) установил, что изолированные популяции близкородственных зерноядных видов *G. fortis* и *G. fuliginosa*, населяющие разные острова, имеют весьма близкие размеры клюва, что свидетельствует о значительном пересечении

частных ниш этих популяций по оси размеров пищи (рис. V.30). Трофическая ниша \mathfrak{N}^1 популяции *G. fuliginosa* на о. Гроссман соответствует длине клюва от 8,25 до 10,75 мм при среднем значении 9,59 мм, а ниша \mathfrak{N}^2 популяции *G. fortis* — от 8,25 до 11,75 мм при среднем значении 10,03 мм, что дает коэффициент перекрыва-

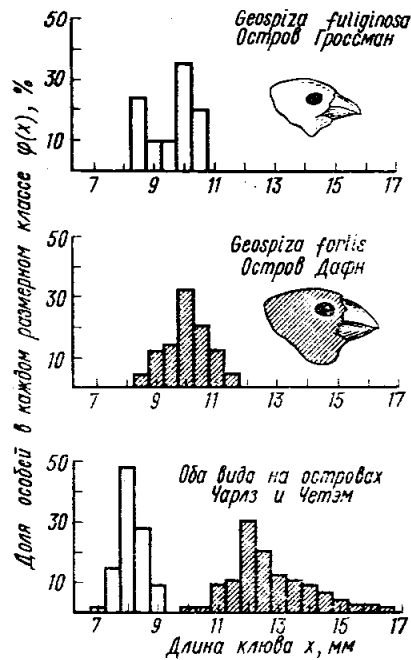


Рис. V.30. Частные трофические ниши двух видов дарвиновых вьюрков *Geospiza* на четырех островах Галапагосского архипелага.

На о. Кроссман обитает только *G. fuliginosa*, о. Дафу — только *G. fortis*, а на островах Чарльз и Чэтэм встречаются оба вида (по Лэк, 1949)

вавшись формулой (V.47), то получается величина $\mu_{1,2} = 0,85$.

В этом случае оказалось, что $\mu_{1,2} < \tilde{\mu}_{1,2}$, и это объясняется двухвершинностью распределения $\varphi_1(x)$.

В связи с вопросом о величине и положении частных ниш при изменении остальных факторов весьма интересен другой факт, установленный Д. Лэком в том же исследовании. Оказалось, что при совместном обитании тех же видов происходят существенные изменения как размеров и положения частных трофических ниш, так и формы функции отклика внутри ниши (рис. V.30, B).

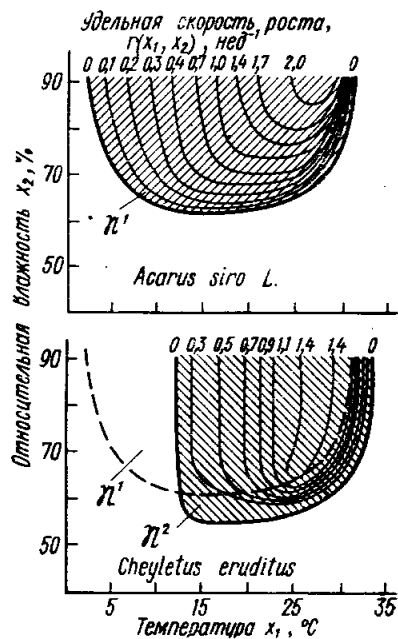


Рис. V.31. Гидротермические ниши мучных клещей *Acarus siro* — \mathfrak{N}^1 и *Cheyletus eruditus* — \mathfrak{N}^2 (по Solomon, 1962)

ния $\mu_{1,2} = 2,5/3,5 = 0,714$. Если же рассчитать для этих же данных коэффициент $\tilde{\mu}_{1,2}$, например, воспользо-

Завершая первое ознакомление с концепцией ниши, к которой мы будем неоднократно возвращаться ниже, в особенности анализируя проблемы конкуренции и устойчивости экосистем, дадим пример расчета коэффициента перекрывания двумерных ниш, который иллюстрирует особенности этой процедуры применительно к нишам более высокой размерности. На рис. V.31 представлены гидротермические ниши двух видов клещей, обитающих в муке — *Acarus siro* и *Cheyletus eruditus*. Хотя первый из них служит пищей второму, а сам питается мукой, показанные частные ниши соответствуют для первого вида условиям отсутствия хищников, а для второго — изобилию жертвы. В качестве функции благополучия для построения частных ниш в данном случае использованы удельные скорости роста популяций первого и второго вида — r_1 и r_2 , рассматриваемые как функции температуры (x_1) и относительной влажности (x_2): $r_1 = r_1(x_1, x_2)$, $r_2 = r_2(x_1, x_2)$. Как будет показано ниже, величина r является важнейшей популяционно-динамической и эволюционной характеристикой вида. Именно поэтому ее естественно принять в качестве наилучшего показателя благополучия популяции и использовать для построения ниши \mathfrak{N} . С этой целью с помощью линий уровня функций $r_1(x_1, x_2)$ и $r_2(x_1, x_2)$ на плоскости (x_1, x_2) выделены множества точек \mathfrak{N}^1 и \mathfrak{N}^2 , включающие все комбинации температуры (x_1) и влажности (x_2), при которых соответствующие удельные скорости прироста имеют неотрицательные значения (рис. V.30):

$$\mathfrak{N}^1 = \{(x_1, x_2) : r_1(x_1, x_2) \geq 0\};$$

$$\mathfrak{N}^2 = \{(x_1, x_2) : r_2(x_1, x_2) \geq 0\}. \quad (V.50)$$

Для двумерного случая функция $V(\mathfrak{N})$ необходимая для расчета коэффициента перекрывания ниш $\mu_{1,2}$, представляет собой площадь множества \mathfrak{N} . Беря отношение площадей пересечения и объединения множеств \mathfrak{N}^1 и \mathfrak{N}^2 (которые могут быть определены графически), получаем приближенную оценку $\mu_{1,2} \approx 0,6$. Для определения коэффициента $\tilde{\mu}_{1,2}$ воспользуемся формулой (V.48). С этой целью построим на плоскости (x_1, x_2) достаточно мелкую прямоугольную сетку и для каждого (k, l)-того прямоугольничка рассчитаем средние значения $r_1^{(k,l)}$ и $r_2^{(k,l)}$, которые и подставим в формулу (V.48). Полученное таким образом значение оказалось равным $\tilde{\mu}_{1,2} = 0,8$, что существенно больше, чем $\mu_{1,2} = 0,6$. Этого и следовало ожидать, так как максимальные значения обеих функций $r_1(\dots)$ и $r_2(\dots)$ концентрируются в одной и той же области температуры 25—30°C и влажности 80—90%.

Приведенные материалы убедительно свидетельствуют о достоинствах понятия экологической ниши, однако для его практического применения необходимо построение функции благополучия вида, что возможно только на основе глубокого анализа всего комплекса динамических процессов в экосистеме, охватывающего как живые, так и неживые факторы.

Легко заметить, что понятие ниши определяет прежде всего свойства популяций, т. е. живых подсистем, образующих экосистему. При этом фундаментальная ниша отражает потенциальные свойства популяции, запрограммированные ее генотипом. Реализованная ниша определяется фенотипом популяции, который зависит от условий развертывания программы генотипа. Эти условия «развертывания» контролируются внутренними механизмами (спецификой онтогенеза) и внешними особенностями окружающей среды, которая по отношению популяции выступает как функционирующая экосистема. Различная степень соответствия внутренних и внешних причин в пространстве и во времени позволяет нам выделять и анализировать частные ниши видов. В такой трактовке экологической ниши отчетливо выявляется еще одна черта целостности экосистемы, — не только свойства целого порождаются из свойств взаимодействующих элементов, но и, наоборот, порождение свойств элементов (точнее, их проявление) вытекает из характеристик целого (точнее, зависит от его свойств). Образно говоря, экологическая ниша напоминает щель, образованную абиотической и биотической составляющими экосистемы, в которую с трудом протискивается популяция. Створки щели то стараются сомкнуться, то слегка расходятся, но, как правило, не вследствие действия самой популяции, силы которой слишком малы, чтобы задавать тон в экосистеме, но все же достаточны, чтобы удержать свое место лучше, это делает какой-либо сосед, входящий в биотическую створку. Сила, определяющая границы щели, есть аддитивная векторная величина, отражающая коллективные усилия многообразия и интенсивности связей в экосистеме. Створки могут и разойтись. Тогда популяция способна «распрямиться». Можно представить, что створки образуют столь широкую щель, что популяция не сможет заполнить ее целиком. В этом случае связь ее с элементами ослабевает, и она может быть отторгнута экосистемой так же, как и в случае, если створки полностью сомкнутся. Вот почему, заканчивая эту главу, можно вслед за Д. Хатчинсоном (Hutchinson, 1965) присоединиться к образному определению экологической ниши как обобщенной характеристики условий сцены, на которой данный вид играет свою роль в жизненной драме.

Как было показано в гл. III, закономерные сочетания экосистем в пределах определенной территории или акватории, характерной в том или ином отношении (например, геоморфологическом на суше или гидрологическом — в водной среде), образуют систему более высокого уровня — ландшафт. Каждая из экосистем соединена с другими экосистемами связями, определяемыми ее внутренними свойствами и ее положением в ландшафте. Кроме того, экосистемы каждого ландшафта испытывают воздействие внешних по отношению к ним факторов, таких как атмосферные, литологические, гидрогеологические и антропогенные (см. рис. IV.10).

В отличие от более детального подхода, учитывающего особенности внутреннего строения экосистемы (см. ниже гл. VII—XI), на первых этапах экологического исследования допустим обобщенный, высокоагрегированный подход (называемый также методом «Черного ящика»), когда изучаются только некоторые интегральные (агрегированные) свойства и характеристики экосистемы, как, например, суммарный запас тепла, химически связанной энергии, влаги, органического углерода или других химических элементов и т. д., или потоки этих «субстанций» из экосистемы во внешнюю среду. Все эти величины рассматриваются в качестве «выходов» экосистемы, которые функционально или стохастически зависят от ее «входов», внешних по отношению к экосистеме, перечисленных выше.

Значительный вклад в изучение экосистем на таком «макроскопическом» уровне внесен специалистами в таких смежных с экологией естественных дисциплинах, как метеорология, геофизика, биогеография.

Рассмотрим подробнее некоторые из внешних факторов экосистемы.

ВНЕШНЯЯ АТМОСФЕРА

В отличие от внутренней воздушной среды экосистемы, охватывающей приземный и приводный слои воздуха, свойства которых непосредственно определяются процессами взаимодействия с другими компонентами экосистемы (теплообмен, влагообмен, фотосинтез, дыхание и др.), свойства внешней атмосферы формируются под влиянием метеорологических процессов иного, более крупного масштаба, часто независимых от рассматриваемой экосистемы. Граница внешней и внутренней атмосферы весьма подвижна во времени и пространстве. Как показывают градиентные микрометеорологические измерения, в разных экосистемах эта граница находится на разной высоте от поверхности почвы и растительности; от нескольких десятков сантиметров над уровнем почвы — в пустынях и тундрах, до нескольких метров — над верхним уровнем древнего яруса в лесных экосистемах.

Из всего разнообразия воздействий атмосферы на экосистемы остановимся на следующих наиболее важных факторах: радиация, температура, осадки и ветер.

РАДИАЦИЯ

Основным источником энергии для большинства процессов в экосистемах служит энергия солнечного излучения, поступающего из атмосферы. Известно, что интенсивность потока солнечной радиации по верхней границе атмосферы, называемая солнечной постоянной, равна 1380 Вт/м^2 ($=1.980 \text{ кал/см}^2/\text{мин}$). За сутки суммарный приток радиации такой интенсивности на площадку размером 1 см^2 , перпендикулярно направлению солнечных лучей, составит большую величину — $\approx 2850 \text{ кал}$. Для сравнения напомним, что теплоемкость воды равна 1 кал/г/град и для испарения 1 см^3 воды необходимо около 600 кал , так что энергии суточной инсоляции на границе атмосферы хватило бы на испарение столба воды высотой более 4 см .

В действительности вследствие шарообразности Земли, ее суточного вращения и наклона оси относительно плоскости эклиптики суточные суммы радиации, поступающие на площадку единичной площади, расположенную на верхней границе атмосферы параллельно земной поверхности, — значительно меньше. Кроме того, они изменяются в зависимости от календарной даты j ($0 < j \leq 365$) и географической широты φ ($-90^\circ \leq \varphi \leq 90^\circ$). Обозначив через $Q_0^*(j, \varphi)$ функцию, дающую значение потенциальной суточной инсоляции в j -тый день года на широте φ , и пользуясь известными из астрономии формулами (Миланкович, 1939), можно построить график изолиний функции Q_0^* , представленный на рис. VI.1.

Фактический приток солнечной радиации к поверхности земли оказывается меньше, чем на верхней границе атмосферы, что

объясняется отражением и поглощением энергии света в атмосфере. Для сравнения на рис. VI.2 представлены средние за год суточные суммы радиации на верхней границе атмосферы (Q_0^*) на земной поверхности при безоблачном небе (Q_0) и фактически зарегистрированные величины (Q) в зависимости от географической широты φ .

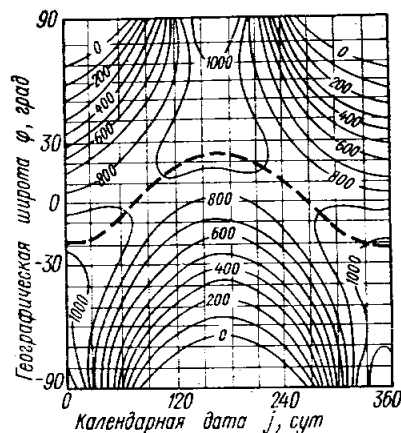


Рис. VI.1. Инсоляция на верхней границе атмосферы $Q_0^*(j, \varphi)$ как функция календарной даты j и географической широты φ . Пунктиром показан годовой ход солнечного склонения в градусах (Миланкович, 1939)

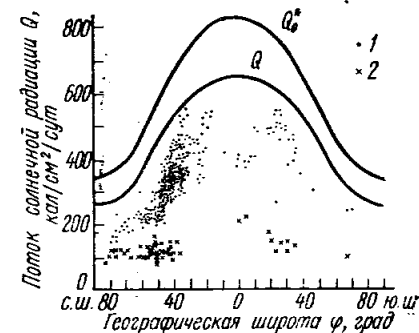


Рис. VI.2. Зависимость среднегодового значения суточной суммы радиации на верхней границе атмосферы (Q_0^*) на уровне земной поверхности при безоблачном небе Q_0 и фактически зарегистрированных величин Q суммарной (1) и рассеянной (2) радиации от географической широты φ (Матвеев, 1976)

Для наиболее полной характеристики солнечной радиации необходимо привлечение данных о спектральном составе потока лучистой энергии. Для этого используется функция плотности распределения энергии излучения вдоль координаты длины волны λ спектра излучения, обозначаемая $q(\lambda)$ и называемая также спектральной плотностью потока радиации. Она имеет размерность $\text{вт/м}^2/\text{мкм}$ или $\text{кал/см}^2/\text{мин/мкм}$. По определению функции $q(\lambda)$ величина $q(\lambda)d(\lambda)$ равна интенсивности потока энергии излучения в диапазоне длин волн $[\lambda; \lambda+d\lambda]$, а интенсивность суммарной радиации Q выражается с помощью спектральной плотности в виде интеграла

$$Q = \int_0^{\infty} q(\lambda) d(\lambda). \quad (\text{VI.1})$$

При прохождении солнечного излучения через атмосферу его энергетический спектр заметно меняется (рис. VI.3), что имеет существенное значение для живых организмов. В частности, озono-

вым экраном атмосферы сильно поглощается ультрафиолетовое, а облачным покровом — инфракрасное излучение.

Поступающая на верхнюю границу экосистемы солнечная радиация частично отражается, причем коэффициент отражения α , равный отношению интенсивности потоков отраженной и падающей радиации, называется «альбедо»: $\alpha = Q_{\text{отр}}/Q$. Величина альбедо оптически деятельной поверхности является важнейшей радиационной характеристикой экосистемы. Она определяется прежде всего ее внутренними свойствами (характер и степень покрытия расти-

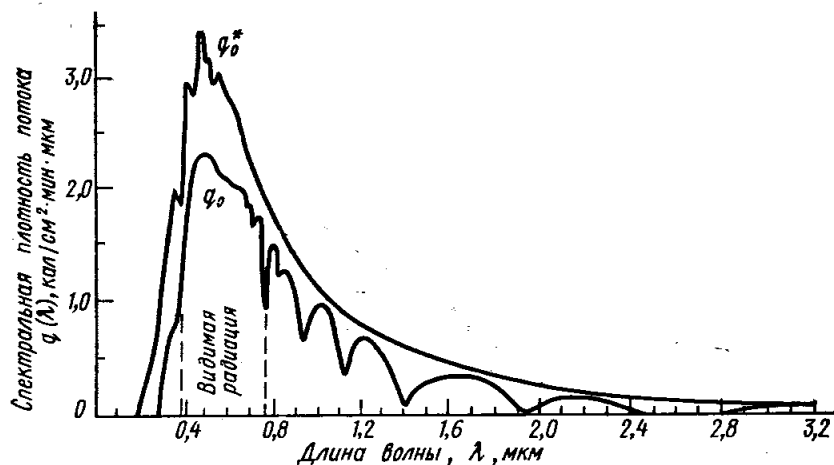


Рис. VI.3. Спектральная плотность потока энергии солнечного излучения на верхней границе атмосферы $q_0(\lambda)$ и на уровне земной поверхности при безоблачном небе $q_0(\lambda)$ (по Слейчеру, 1970)

тельности и напочвенного покрова, состав и влажность почвы, свойства снегового, ледового покрова или водной поверхности и т. д.), а также углом падения солнечных лучей (зависящим от геоморфологического положения экосистемы, времени года и времени суток) и спектральным составом приходящего излучения. В табл. VI.1 сведены ориентировочные значения интегрального альбедо для основных типов естественных поверхностей.

Остающаяся после отражения часть потока солнечной радиации интенсивностью $(1-\alpha)Q$ поглощается экосистемой. Однако было бы неверным полагать, что на такую же величину повышается внутренняя энергия экосистемы. Дело в том, что кроме солнечной радиации (прямой и рассеянной) на поверхность экосистемы поступает собственное инфракрасное излучение атмосферы, интенсивность которого B_a зависит от температуры, влажности и некоторых других свойств атмосферы.

Таким образом, радиационный баланс на верхней границе экосистемы составляют поглощенная солнечная радиация $(1-\alpha) \cdot Q$ и инфракрасное излучение атмосферы B_a . Единственной статьей

расхода радиационного баланса является собственное инфракрасное излучение на верхней границе экосистемы, интенсивность которого B_0 пропорциональна четвертой степени абсолютной температуры излучающей поверхности $T_0(^{\circ}\text{K})$:

$$B_0 = \delta \cdot \sigma \cdot (T_0)^4, \quad (\text{VI.2})$$

где σ — константа Стефана — Больцмана, а δ — коэффициент относительного лучеиспускания (поглощения), зависящий от характера излучающей поверхности (табл. VI.2).

Таблица VI.1

Средние значения интегрального альбедо α для основных видов естественных поверхностей суши (по М. И. Будыко, Т. Г. Берляну, Л. И. Зубенку)

Поверхность	α
Устойчивый снежный покров	
высокие широты (60° и более)	0.80
умеренные широты (менее 60°)	0.70
Неустойчивый снежный покров	0.45
Тундра	0.18
Хвойные леса	0.14
Лиственные леса	0.18
Степи	0.18
Саванны	
во влажное время года	0.18
в сухое время года	0.25
Полупустыни	0.25
Пустыни	0.30

Таблица VI.2

Лучеиспускательная (поглощательная) способность δ различных естественных покровов (по В. Л. Гаевскому)

Поверхность	δ
Песок мелкозернистый:	
сухой	0.949
хорошо увлажненный	0.962
Супесчанная почва:	
сухая	0.954
хорошо увлажненная	0.968
Торф:	
сухой	0.970
хорошо увлажненный	0.983
Зеленая трава:	
густая	0.986
редкая на влажной супесчанной почве	0.975
Хвойные иглы	0.971
Снег:	
свежевыпавший	0.986
загрязненный	0.969
Водная поверхность:	
гладкая	0.893
при волнении 4—5 баллов	0.910

Суммируя интенсивность всех потоков поглощаемой и испускаемой радиации, для расчета радиационного баланса R на верхней границе экосистемы получаем уравнение

$$R = (1 - \alpha)Q + B_a - B_0. \quad (\text{VI.3})$$

Если ввести в рассмотрение величину интенсивности эффективного инфракрасного излучения B_e как алгебраической разности интенсивностей восходящего инфракрасного излучения зеленой поверхности и нисходящего инфракрасного излучения атмосферы:

$$B_e = B_0 - B_a, \quad (\text{VI.4})$$

то уравнение радиационного баланса можно представить в другой, также часто употребляемой форме:

$$R = (1 - \alpha)Q - B_e. \quad (\text{VI.5})$$

Именно определяемая таким образом величина R , которую было бы правильнее назвать интенсивностью остаточной радиации, выступает наилучшей характеристикой энергетической обеспеченности автономной экосистемы.

Рассматриваемая как функция времени t интенсивность остаточной радиации отличается выраженной суточной и сезонной ди-

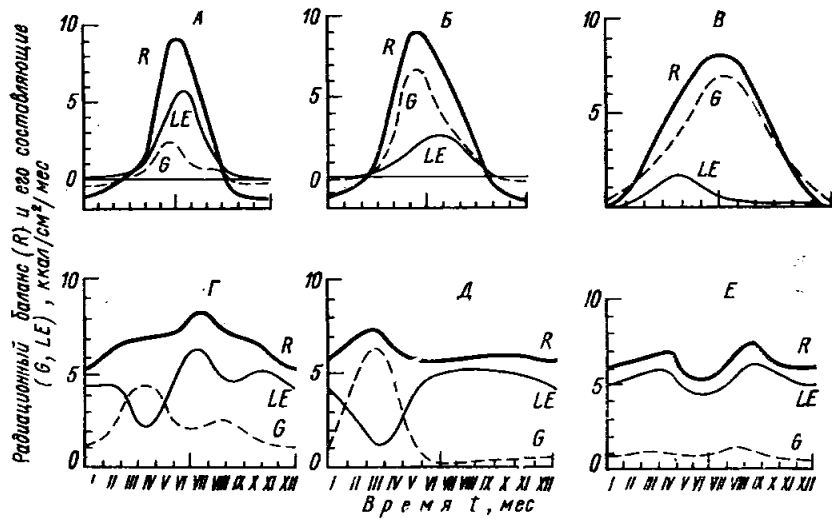


Рис. VI.4. Сезонные изменения радиационного баланса (R) и его расходования на испарение ($L-E$) и турбулентную теплопередачу в атмосферу (G) в экосистемах разных климатических зон.

А — тайга (субарктический континентальный климат, Туруханск, $65^{\circ}47'$ с. ш.);
 Б — степь (континентальный климат умеренных широт, Барнаул, $53^{\circ}20'$ с. ш.);
 В — пустыня (субтропический континентальный климат, Айдин, $39^{\circ}23'$ с. ш.);
 Г — влажный тропический лес (тропический океанический климат, Пайо-Обиспо $18^{\circ}30'$ с. ш.);
 Д — субэкваториальный муссонный лес (климат экваториальных муссонов, Хошимин, $10^{\circ}47'$ с. ш.);
 Е — влажный экваториальный лес (экваториальный континентальный климат, Сан-Габриел, $0^{\circ}08'$ ю. ш.) (по Бурдыко, 1971)

намикой, что для разных географических зон наглядно иллюстрируется данными рис. VI.4.

Как видим, в низких широтах остаточная радиация положительна в течение всего года; в умеренных широтах в суточном цикле величина R дважды проходит через нуль — утром и вечером; наконец, в высоких широтах на протяжении значительной части года R остается отрицательной.

Интегрирование величины $R(t)$ за суточный, месячный или годовой периоды позволяет получить соответственно суточные, месячные и годовые значения радиационного баланса. Например, данные табл. VI.3 показывают изменение месячных сумм радиа-

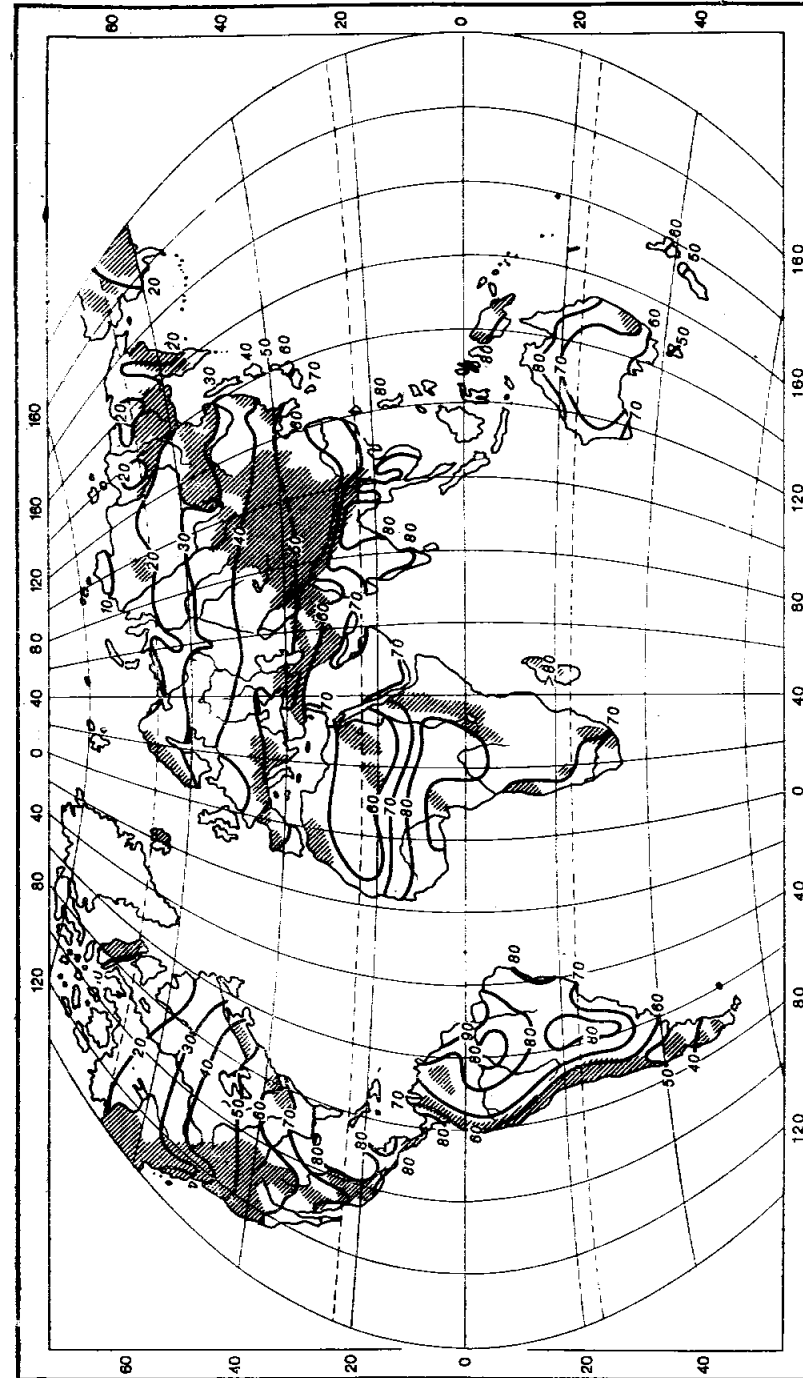


Рис. VI.5. Распределение годовых сумм радиационного баланса на континент ах, ккал/см²/год (по Ефимовой, 1977)

ционного баланса на территории основных природных зон СССР, а на рис. VI.5 дается картосхема годовых величин радиационного баланса всех континентов.

Энергия радиации, поступающая в экосистему с интенсивностью R , испытывает ряд промежуточных превращений, в конечном счете расходуется на нагревание экосистемы (H), турбулентную теплопередачу в атмосферу (G), фотосинтез (F) и эвапотранспирацию ($L \cdot E$, где L — скрытая теплота парообразования и E — интенсивность эвапотранспирации):

$$R = H + G + L \cdot E + F. \quad (\text{VI.5.A})$$

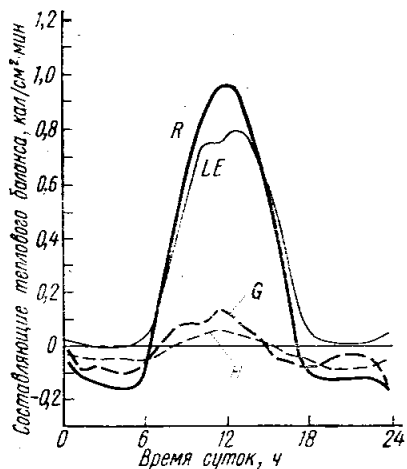


Рис. VI.6. Суточный ход радиационного баланса R и его расходование на нагревание H , турбулентную теплоотдачу во внешнюю атмосферу G и эвапотранспирацию LE в экосистеме пастбища в Висконсине (США) в условиях ясного летнего дня (по Tanner, 1960)

Как свидетельствуют данные рис. VI.6, в течение суток распределение энергии R на различные составляющие этого уравнения существенно меняется, причем наибольшая часть расходуется на транспирацию и испарение из почвы.

Наряду с суточной динамикой, экосистемам разных природных зон свойственны характерные разновидности сезонной динамики распределения энергии радиационного баланса (Пивоварова, 1977).

ТЕМПЕРАТУРА ВНЕШНЕЙ СРЕДЫ

Определяющее влияние температуры на экологические процессы хорошо известно. При этом ведущая роль в формировании температурного режима экосистемы принадлежит энергии радиационного баланса R , часть которой, обозначенная выше через H , идет непосредственно на повышение температуры экосистемы. Другой независимый внешний фактор теплового режима — это температура воздуха на верхней границе атмосферы. Жителям умеренных широт хорошо известно, как резко может измениться погода и все связанные с нею экологические процессы в результате вторжения теплых или, напротив, холодных воздушных масс. Поэтому, несмотря на существование известного обратного воздействия экосистемы на температуру прилегающего слоя внешней атмосферы, эту последнюю нередко считают независимым экзогенным «входом» изучаемой экосистемы.

Наиболее полную информацию о температуре как входном факторе представляют материалы режимных температурных наблюдений, например, данные регистрации (рис. VI.7) хода температуры воздуха на границе экосистемы с атмосферой. Однако столь подробная информация не всегда необходима, а нередко оказывается даже излишней. В таких случаях широко используются разнообразные осредненные и обобщенные показатели, позволяющие существенно сократить объем числового материала без заметного снижения его содержательной ценности. В практике экологических исследований наиболее широкое распространение

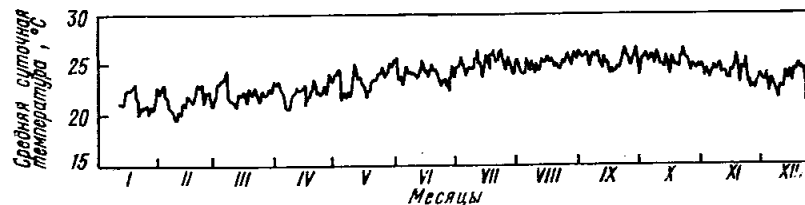


Рис. VI.7. Непрерывная регистрация температуры воздуха на верхней границе экосистемы влажного тропического леса в Пуэрто-Рико (Odum et al., 1970)

получили такие величины, как средняя, минимальная и максимальная температура за определенный период (сутки, декада, месяц, год и др.), а также некоторые вычисляемые на их основе показатели. Мы рассмотрим лишь некоторые из них, имеющие особо важное значение с точки зрения функционирования, устойчивости и эволюции экосистем, а именно — показатели контрастности, варибельности и предсказуемости суточного и годового хода температуры воздуха.

Располагая достаточно продолжительным рядом многолетних наблюдений, можно для каждого дня, месяца и года рассчитать показатель контрастности ζ_T как разность максимальной и минимальной температур за соответствующий период времени $t_1 \leq t \leq t_2$:

$$\zeta_T = \max_{t_1 < t < t_2} T(t) - \min_{t_1 < t < t_2} T(t). \quad (\text{VI.6})$$

Очевидно, наибольшее действие на организмы оказывают суточные контрасты температуры, что ярко проявляется в зависимости от суточной амплитуды температуры разнообразия и продуктивности экосистем. Так, в чрезвычайно бедных в биологическом отношении экстроконтинентальных пустынях суточные контрасты превышают 20°C , а по некоторым данным (Кашкаров, 1938) даже достигают 40°C , тогда как на океанических островах тропических широт с их пышной растительностью и разнообразным животным населением размах суточных колебаний температуры не превосходит нескольких градусов.

Приспособление к суточным контрастам температуры у организмов обеспечивается разнообразными морфологическими особенностями, физиологическими механизмами и формами поведения, такими как устьичное регулирование или изменение ориентации листьев среди растений, специальные механизмы терморегуляции и приспособленный к ходу температуры ритм суточной активности у животных.

Если суточные изменения температуры требуют от организма относительно быстрой реакции, осуществляемой на физиологическом уровне, то приспособление к более медленным сезонным колебаниям температуры осуществляется не только с помощью физиологических перестроек, но также путем соответствующего изменения режима питания, размножения и т. д. Для преодоления неблагоприятных периодов у животных также существуют различные формы торможения активности и сезонные миграции. Данные о годовых контрастах температуры воздуха в различных типах экосистем показывают, что многие экосистемы способны переживать большие отклонения внешней температуры за счет разнообразных внутрисистемных механизмов приспособления и температурной регуляции.

Показатель контрастности ξ_T характеризует экстремальность температурных условий, однако он ничего не говорит о распределении значений входной температуры внутри интервала варьирования $[T_{\min}, T_{\max}]$. Это отражается другими показателями, вычисление которых мы рассмотрим на следующем примере.

В табл. VI.4 представлены данные по динамике среднемесячных температур воздуха на высоте 2 м в экосистеме луговой степи Центрально-Черноземного заповедника за 27 лет наблюдений (1947—1973 гг.). Обозначим через T_{ij} температуру j -го месяца в i -том году наблюдений ($i=1, \dots, n, j=1, \dots, n$, где $n=27, m=12$). Прежде всего рассчитаем по этим данным многолетний среднегодовой ход температуры:

$$\bar{T}_j = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n T_{ij} \quad (\text{VI.7})$$

и среднюю многолетнюю температуру:

$$\bar{T} = \frac{1}{m} \sum_{j=1}^m \bar{T}_j \quad \left(= \frac{1}{m \cdot n} \sum_{j=1}^m \sum_{i=1}^n T_{ij} \right). \quad (\text{VI.8})$$

Наиболее общей характеристикой variability температурного режима является среднеквадратическое отклонение σ_T всех месячных температур T_{ij} от средней многолетней температуры \bar{T} :

$$\sigma_T = \left(\frac{1}{m \cdot n} \sum_{j=1}^m \sum_{i=1}^n (T_{ij} - \bar{T})^2 \right)^{1/2}. \quad (\text{VI.9})$$

Таблица VI.4

Динамика средних месячных температур воздуха T_{ij} ($^{\circ}\text{C}$) в луговой степи Центрально-Черноземного заповедника за 1947—1973 гг. (Рябов, 1979) и расчет показателей variabilityности (σ_T^2, σ_T^2) и предсказуемости ξ_T температурного режима

Номер года	Год	Номер месяца в году												Средняя годовая T_{ij} , $^{\circ}\text{C}$
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
1	1947	-12.0	-9.9	-2.1	6.9	12.6	17.7	20.0	17.3	12.4	2.7	0.1	-2.0	5.3
2	1948	-5.0	-9.2	-5.4	6.2	15.5	19.9	17.8	17.9	10.8	5.6	-1.5	-7.2	5.4
3	1949	-4.8	-8.7	-4.2	4.4	16.2	16.2	17.7	16.8	12.1	4.3	1.0	-3.9	5.6
4	1950	-18.0	-5.3	-2.9	10.0	13.6	15.1	16.4	14.7	12.7	5.0	0.4	-5.4	4.7
5	1951	-10.0	-13.1	-2.7	9.4	11.6	18.0	19.2	18.5	12.8	2.3	-2.3	-2.6	5.1
6	1952	-3.3	-5.4	-10.3	5.1	11.2	16.7	18.0	18.4	13.1	6.0	-0.5	-5.8	5.3
7	1953	-8.2	-13.6	-4.0	5.4	12.1	19.6	19.5	18.4	11.4	5.6	-4.0	-6.4	4.6
8	1954	-16.0	-16.8	-4.7	3.0	14.4	20.4	20.6	20.4	14.2	5.8	0.3	-4.3	4.8
9	1955	-5.4	-4.8	-2.5	2.6	11.6	15.6	19.7	18.3	14.3	9.0	-3.2	-8.7	5.5
10	1956	-9.4	-19.2	-6.3	4.8	11.4	20.4	15.7	16.2	9.2	5.3	-6.1	-5.9	3.0
11	1957	-8.2	-2.0	-5.1	7.8	14.2	16.6	19.2	17.8	13.0	4.8	-0.8	-5.2	5.9
12	1958	-7.3	-5.6	-5.0	3.7	14.8	14.8	18.1	16.5	9.8	6.0	-1.6	-3.7	5.0
13	1959	-4.1	-6.0	-3.8	6.3	12.5	17.0	21.6	17.7	9.3	2.3	-4.6	-10.0	4.8
14	1960	-6.5	-8.2	-6.8	5.1	13.7	19.4	21.4	16.9	10.3	6.0	-1.0	0.6	5.9
15	1961	-6.4	-4.0	0.5	6.1	11.8	19.0	19.8	18.0	11.8	6.1	-0.8	-6.1	6.3
16	1962	-5.0	-8.3	-2.7	8.9	14.4	16.6	17.7	17.3	12.0	7.2	1.4	-6.8	6.0
17	1963	-17.0	-7.9	-8.0	4.1	18.1	16.0	21.0	19.9	15.8	7.1	1.0	-10.0	5.0
18	1964	-9.9	-11.3	-6.7	5.9	12.1	20.1	19.6	16.3	13.0	7.2	-1.2	-1.8	5.3

Номер года	Год	Номер месяца в году												Средняя годовая T_j , °C	дисперсия многолетних относительно 104.0	предсказуемость температурного режима
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12			
19	1965	-8.7	-9.8	-3.1	2.5	11.5	16.4	17.6	17.3	13.8	3.5	-4.4	-1.0	4.6		
20	1966	-4.8	-4.5	1.0	11.5	5.7	15.7	20.5	19.3	11.3	9.1	0.6	-7.0	7.3		
21	1967	-13.0	-11.6	-1.6	7.1	17.2	16.7	18.6	18.8	13.8	9.5	1.1	-8.2	5.7		
22	1968	-13.0	-8.5	-3.2	7.9	13.7	18.4	16.7	18.6	12.7	4.0	-1.6	-4.2	5.1		
23	1969	-13.0	-11.4	-6.6	6.0	12.2	15.4	18.0	17.5	11.3	4.8	2.8	-9.7	3.9		
24	1970	-8.4	-7.5	-2.6	7.4	13.9	16.0	20.8	16.5	11.9	5.4	-0.1	-5.2	5.7		
25	1971	-4.2	-9.1	-4.0	4.4	14.2	16.9	18.1	18.8	12.7	4.9	1.0	-3.6	5.8		
26	1972	-15.0	-9.6	-3.1	8.4	14.8	20.3	21.2	22.2	12.7	5.3	0.3	-2.3	6.2		
27	1973	-10.0	-1.9	-1.8	8.9	13.7	16.3	17.8	16.0	8.4	4.6	-1.8	-4.3	5.5		
	Среднеголетняя месячная	-9.1	-8.6	-4.0	6.3	13.7	17.5	19.0	17.9	12.1	5.5	-0.9	-5.2	5.3		
	Дисперсия месячных относительно среднего многолетней	-17.3	16.1	5.9	5.2	3.3	3.2	2.5	2.2	2.8	3.3	4.2	7.3	110.1		

$$\frac{\sigma_T^2}{\sigma_T^2} = \xi_T = 0.94$$

Предсказуемость температурного режима $\xi_T = 0.94$

Вместе с тем при статистическом анализе весьма полезны показатели среднеквадратического отклонения среднеголетних месячных температур \bar{T}_j от многолетней средней \bar{T} :

$$\bar{\sigma}_T = \left(\frac{1}{m} \sum_{j=1}^m (\bar{T}_j - \bar{T})^2 \right)^{\frac{1}{2}} \quad (\text{VI.10})$$

и среднее квадратическое отклонение месячных температур T_{ij} от среднемесячных \bar{T}_j , осредненное по всем месяцам и годам наблюдений:

$$\tilde{\sigma}_T = \left(\frac{1}{m \cdot n} \sum_{j=1}^m \sum_{i=1}^n (T_{ij} - \bar{T}_j)^2 \right)^{\frac{1}{2}} \quad (\text{VI.11})$$

Заметим, что общее варьирование температуры, измеряемое квадратом (σ_T^2), можно представить в виде суммы варьирования месячных температур вокруг многолетних месячных ($\tilde{\sigma}_T^2$) и варьирования последних вокруг средней многолетней ($\bar{\sigma}_T^2$):

$$(\sigma_T)^2 = (\tilde{\sigma}_T)^2 + (\bar{\sigma}_T)^2 \quad (\text{VI.12})$$

Действительно, величину σ_T^2 можно представить в следующем виде:

$$\begin{aligned} \sigma_T^2 &= \frac{1}{m \cdot n} \sum_{j=1}^m \sum_{i=1}^n (T_{ij} - \bar{T})^2 = \frac{1}{m \cdot n} \sum_{j=1}^m \sum_{i=1}^n (T_{ij} - \bar{T}_j + \bar{T}_j - \bar{T})^2 = \\ &= \frac{1}{m \cdot n} \sum_{j=1}^m \sum_{i=1}^n [(T_{ij} - \bar{T}_j)^2 + 2(T_{ij} - \bar{T}_j)(\bar{T}_j - \bar{T}) + (\bar{T}_j - \bar{T})^2] = \\ &= \frac{1}{m \cdot n} \sum_{j=1}^m \sum_{i=1}^n (T_{ij} - \bar{T}_j)^2 + \frac{2}{m \cdot n} \sum_{j=1}^m \sum_{i=1}^n (T_{ij} - \bar{T}_j)(\bar{T}_j - \bar{T}) + \\ &+ \frac{1}{m \cdot n} \sum_{j=1}^m \sum_{i=1}^n (\bar{T}_j - \bar{T})^2 = (\tilde{\sigma}_T^2) + \frac{2}{m \cdot n} \sum_{j=1}^m \sum_{i=1}^n (T_{ij} - \bar{T}_j)(\bar{T}_j - \bar{T}) + (\bar{\sigma}_T^2). \end{aligned} \quad (\text{VI.13})$$

Раскрывая скобки во второй сумме и пользуясь определениями величин \bar{T}_j и \bar{T} (формулы VI.9 и VI.10), нетрудно показать, что она обращается в нуль, что и доказывает справедливость соотношения (VI.12).

Соотношение (VI.12) показывает, что в качестве показателя предсказуемости температурного режима целесообразно принять

величину, равную отношению дисперсии среднемноголетнего хода температуры к общей дисперсии σ_T^2 :

$$\xi_T = \frac{(\bar{\sigma}_T^2)}{(\sigma_T^2)} \quad (\text{VI.14})$$

Значения ξ_T ограничены пределами $0 \leq \xi \leq 1$. Причем величины, близкие к 1, соответствуют высокой предсказуемости, когда все варьирование содержится уже в среднемноголетнем ходе температур, а месячные значения для отдельных лет почти не отличаются от многолетних средних \bar{T}_j . Значения же ξ_T , приближающиеся к нулю, напротив, свидетельствуют о слабо выраженном многолетнем ходе, но высокой variability значений в конкретные годы, т. е. о низкой предсказуемости температуры.

Вычисление показателей температурного режима для луговой степи приводит к следующим значениям:

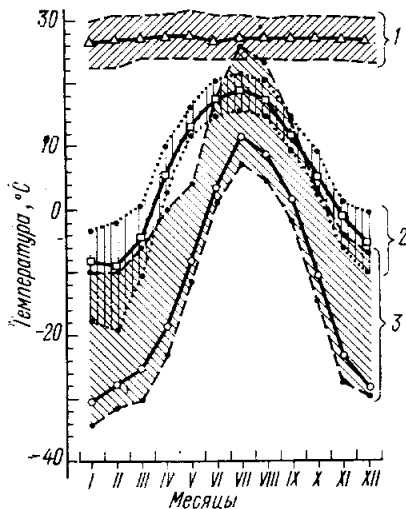
$$\bar{T} = 5,3; \quad \sigma_T^2 = 110,1;$$

$$T_{\min} = -17,9; \quad \bar{\sigma}_T^2 = 104,0;$$

$$T_{\max} = 21,6; \quad \bar{\sigma}_T^2 = 6,1;$$

$$\zeta_T = 39,5; \quad \xi_T = 0,94.$$

Рис. VI.8. Годовой ход месячной средней, минимальной и максимальной температуры воздуха на верхней границе трех сильно различающихся по тепловому режиму экосистем: дождевого экваториального леса (1), луговой степи (2) и тундры (3)



Как видим, при высокой контрастности ($\zeta_T = 39,5^\circ\text{C}$) ход температуры в разные года отличается достаточно большой предопределенностью ($\xi = 0,94$, что весьма близко к 1).

Использование показателей контрастности, variability и предсказуемости при сравнении температурного режима разных экосистем рассмотрим на следующем примере. На рис. VI.8 изображены кривые годового хода температуры воздуха в дождевом экваториальном лесу, в луговой степи и в мохо-осоко-кустарниковой тундре. Наименьшей контрастностью, variability и наибольшей предсказуемостью температурного режима характеризуется экваториальный лес, для которого $\zeta_T = 1,3$, $\sigma_T = 0,38$, и $\xi_T = 0,96$. Температурный режим тундры отличается высокой контрастностью, variability и сравнительно малой предсказуемостью ($\zeta_T = 60,1$, $\bar{\sigma}_T = 14,79$ и $\xi_T = 0,64$), а соответствующие величины для луговой степи имеют промежуточные значения.

Атмосферные осадки и влажность воздуха на внешней границе наземной экосистемы имеют определяющее значение для формирования ее водного режима и, таким образом, входят в число наиболее важных императивных экологических факторов, так как обеспеченность водой — главнейшее условие жизнедеятельности любого организма, от микроскопической бактерии до гигантской секвойи.

По данным М. И. Львовича (1967), на каждую единицу площади суши ежегодно приходится в среднем 110 см влаги атмосферных осадков, однако фактическое распределение увлажнения на континентах существенно отличается от этой средней величины, как это видно на картосхеме рис. VI.9.

Годовые суммы атмосферных осадков в различных частях суши изменяются от практического нуля, в некоторых экстрааридных внутриконтинентальных пустынях до рекордной величины 2298,7 см/год, зарегистрированной в Чаррапундже (Индия) в 1856 г.

Кроме общего годового количества осадков большое экологическое значение имеет их распределение во времени, форма (дождь, снег, град, роса и т. д.) и интенсивность выпадения. Поскольку эффективность того или иного количества осадков можно полностью оценить только в сопоставлении с температурными условиями, для изображения сезонной динамики увлажнения в экологической литературе применяется так называемый метод климатодиаграмм, известный в двух модификациях: по Боллу — Тейлору — Куку (Ball, 1910; Taylor, 1916; Cook, 1924) и по Бремеру — Госсену (Bremer, 1928; Bagnouls, Gaussen, 1953; Gaussen, 1955; см. также Фридерикс, 1932; Вальтер, 1968). Пользуясь определениями, данными в гл. IX, можно сказать, что первая модификация заключается в построении на координатной плоскости (x_1, x_2), где x_1 — интенсивность атмосферных осадков (см/мес), x_2 — среднемесячная температура воздуха ($^\circ\text{C}$), среднемноголетней траектории движения точки ($x_1(t), x_2(t)$), $t = 1, 2, \dots, 12$ мес (рис. VI.10). Вторая модификация сводится к изображению временной развертки среднемноголетнего месячного хода интенсивности осадков и температуры на одном и том же графике (рис. VI.11). Достоинство первого способа состоит в том, что получаемые в координатах «осадки — температура» характерные фигуры создают возможность визуального выделения некоторых характерных типов гидротермического режима. Вторым способом получил распространение благодаря следующему обстоятельству, замеченному Х. Госсеном. Если на графиках сезонного хода среднемесячных осадков и температуры, откладываемых по оси ординат, против времени в месяцах по оси абсцисс масштаб по оси ординат выбрать так, чтобы 10°C соответствовали 2см/мес , то по взаимному расположению кривых можно составить достаточно полное пред-

ставление о динамике увлажнения, так как в выбранном масштабе недостаток увлажнения будет приходиться на периоды, когда кривая осадков проходит ниже кривой температуры.

В зависимости от выраженности максимума и минимума (или

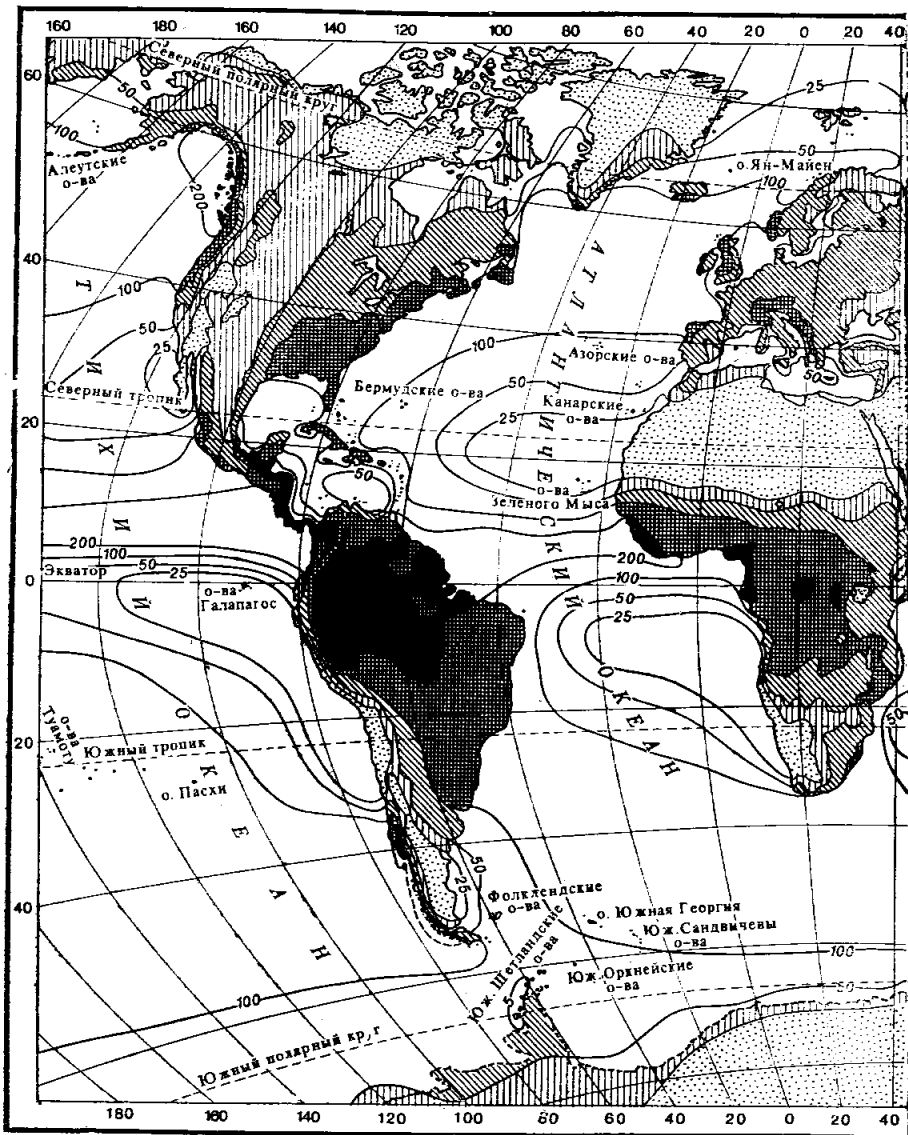
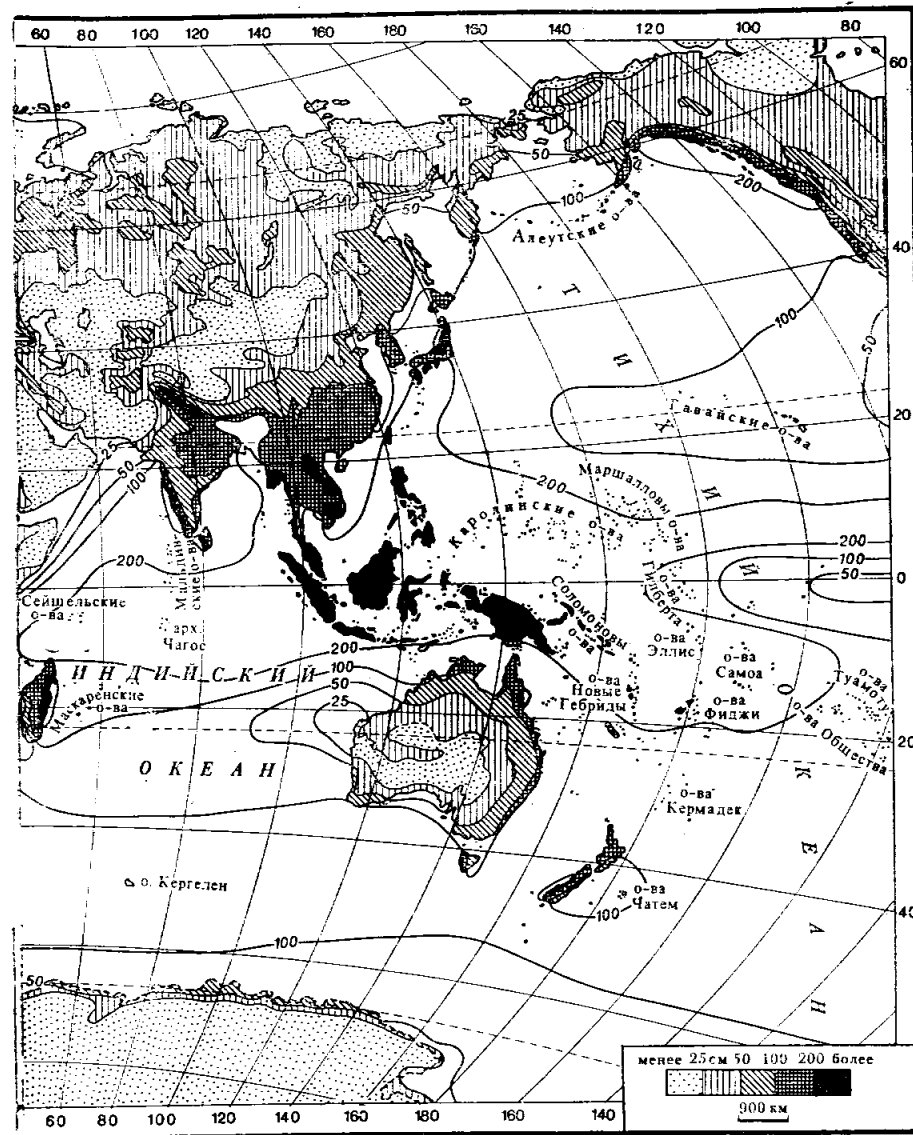


Рис. VI.9. Глобальное распределение годового количества

нескольких максимумов и минимумов) и их приуроченности к тому или иному сезону выделяются режимы увлажнения с преимущественно летним весенне-осенним равномерным, а также нерегулярным распределением осадков в течение года. Климатодиаграммы, пред-



атмосферных осадков (Физико-географический атлас мира, 1964)

ставленные на рис. VI.12, дают примеры некоторых типов режима атмосферного увлажнения.

Как и при рассмотрении температурного фактора, для данных о временной динамике интенсивности атмосферных осадков $P(t)$

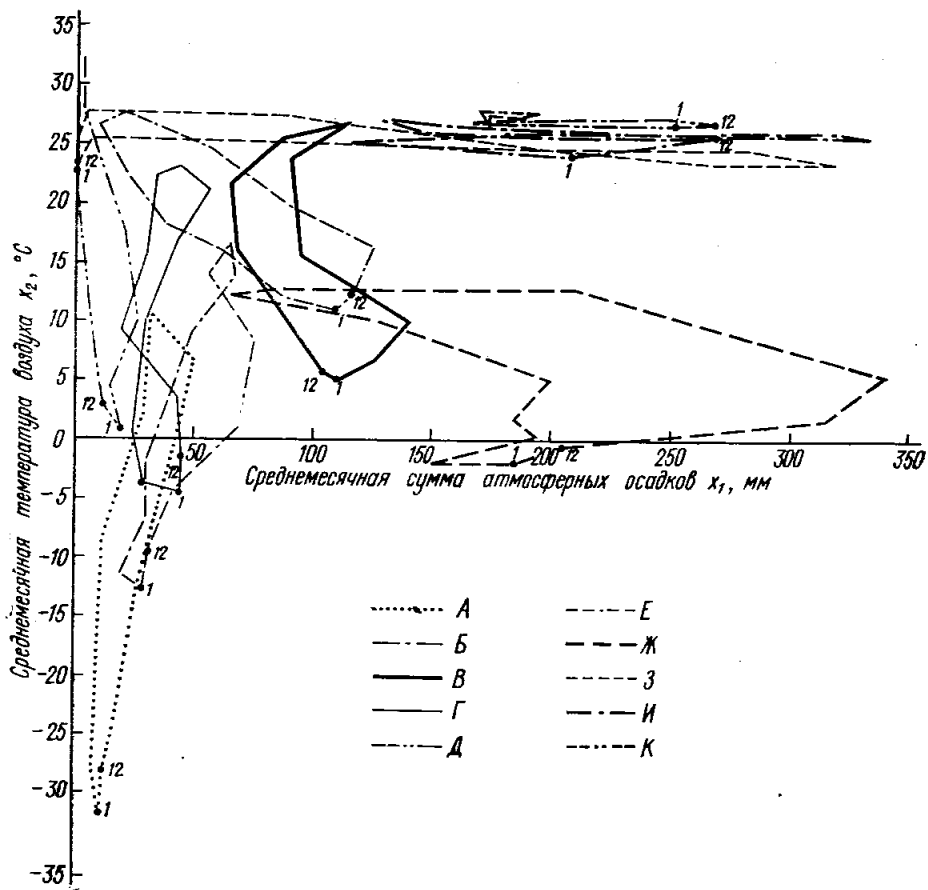


Рис. VI.10. Изображение сезонной динамики гидротермических условий существования экосистемы с помощью климатодиаграмм по Боллу—Тейлору—Куку: А — тундра (Усть-Тарей, 257 мм, -13.4°C); Б — тайга (Кадниковское, 550 мм, 1.8°C); В — широколиственный лес (Ноксвилл, 1156 мм, 15.2°C); Г — степь (Аскания-Нова, 441 мм, 9.4°C); Д — пустыня (Репетек, 110 мм, 16.1°C); Е — средиземноморский лес (Мессина, 862 мм, 18.3°C); Ж — горный лес (Эгуаль, 1567 м над уровнем моря), 2285 мм, 4.4°C); З — саванна (Кадуна, 1360 мм, 24.9°C); И — дождевой субэкваториальный лес (Мазаруни, 2469 мм, 26.9°C); К — дождевой экваториальный лес (Сингапур, 2413 мм, 27.2°C)

целесообразно вычисление показателей контрастности ζ_p , вариабельности σ_p и предсказуемости ξ_p .

В качестве примера, в табл. VI.5 приведены данные по динамике среднемесячного количества атмосферных осадков за 27 лет

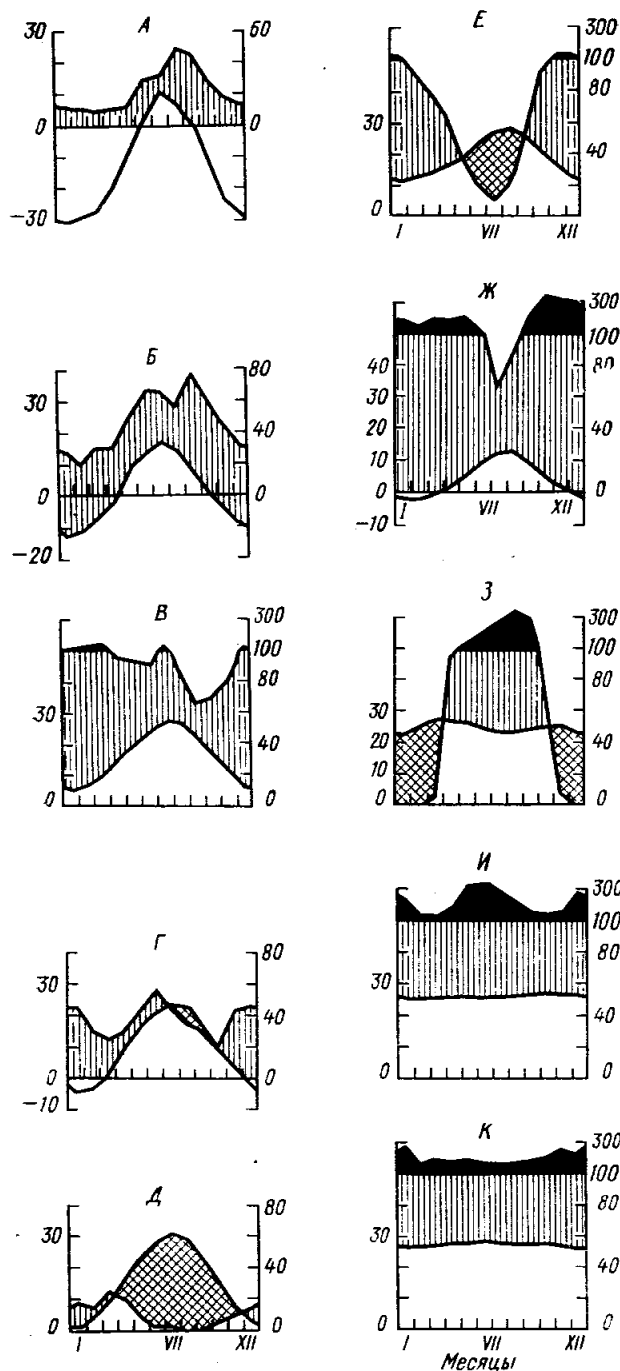
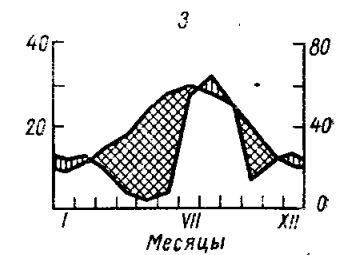
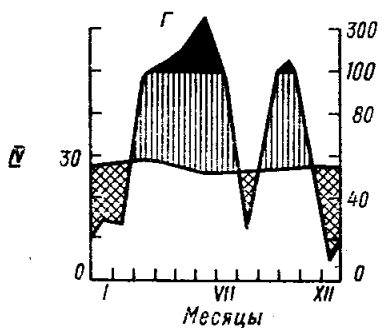
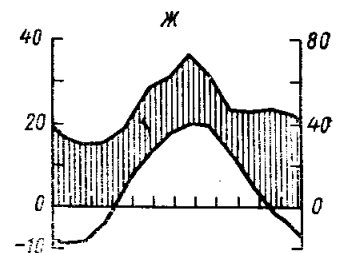
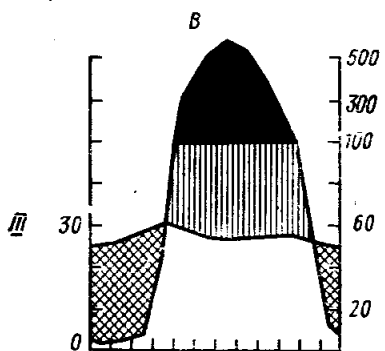
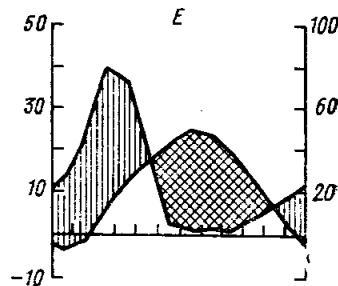
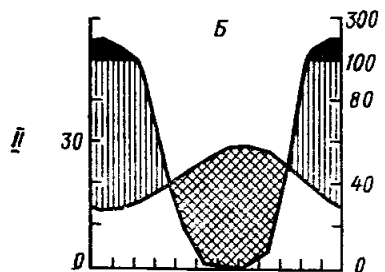
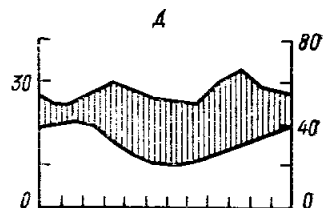
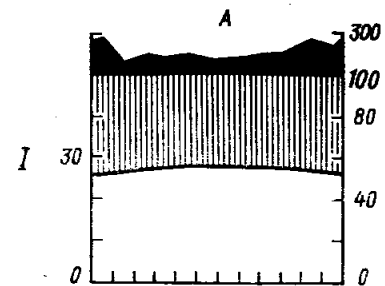


Рис. VI.11. Изображение динамики гидротермических условий существования экосистем с помощью климатодиаграмм по Бремеру—Госсену—Вальтеру (А—К, как на рис. VI.10)



наблюдений для уже знакомой нам экосистемы луговой степи Центрально-Черноземного заповедника. Подставим в формулы (VI.6—VI.14) вместо значений температуры соответствующие значения месячной интенсивности атмосферных осадков P_{ij} (см/сут) из табл. 4.8, где i — номер года, j — номер месяца. Найдем, что режим атмосферного увлажнения экосистемы луговой степи характеризуется контрастностью $\xi_P = 17,9$ см/мес, вариабельностью среднегодового режима $\sigma_P = 1,38$, вариабельностью режима в разные годы $\sigma_{\bar{P}} = 3,17$ см/сут и, наконец, показателем предсказуемости $\xi_{\bar{P}} = 0,19$.

Наряду с атмосферными осадками в некоторых экосистемах заметный вклад в формирование водного режима вносит такой фактор, как влажность воздуха на верхней границе экосистемы. Например, в так называемой «пустыне туманов» Намиб (Юго-Западная Африка), где среднегодовое количество дождевых осадков не превышает 3 см, среднее число дней с туманом за год равно 200, при этом с росой выпадает около 4—5 см осадков в год дополнительно (Вальтер, 1968, с. 378). С другой стороны, частые повторения масс сухого горячего воздуха (суховея) могут обуславливать чрезвычайно благоприятный водный режим даже в экосистемах, получающих из атмосферы избыточное количество осадков.

ПРИТОК ВЕЩЕСТВА ИЗ АТМОСФЕРЫ

Кроме тепла и влаги из внешней атмосферы в экосистему поступают разнообразные химические элементы и соединения. В количественном отношении преобладающее значение имеет приток вещества из атмосферы с дождем и снегом, хотя в некоторых специфических условиях (вулканические районы, пустыни и их окрестности и т. д.) в заметных количествах выпадают пылевые частицы.

Суммарно поступление веществ с осадками зависит от их общего количества и минерализации. Минерализация, в свою очередь, сильно зависит от интенсивности осадков, резко убывая по мере возрастания их количества, выпадающего за один раз (рис. VI.13).

На Европейской территории Союза среднегодовая минерализация осадков закономерно изменяется в меридианальном направлении, увеличиваясь от 10—15 мг/л в экосистемах тундры, лесо-

Рис. VI.12. Некоторые характерные режимы атмосферного увлажнения экосистем: I — равномерное увлажнение в течение всего года; II — зимний (осенне-зимне-весенний максимум осадков); III — летний максимум осадков; IV — весенне-осенние экстремумы осадков (A — Сингапур, 2413 мм, 27,2°C; B — Бейрут, 890 мм, 21,3°C; B — Рангун, 2649 мм, 27,4°C; Г — Котону, 1247 мм, 27,4°C; Д — Мельбурн, 661 мм, 14,9°C; E — Кабул, 314 мм, 12,1°C; Ж — Курск, 565 мм, 5,3°C; З — Таксон, 293 мм, 19,5°C)

Динамика месячных сумм атмосферных осадков P_{ij} (см/мес) в луговой степи Центрально-Черноземного заповедника за 1947—1973 гг. (Рябов, 1979) и расчет показателей вариабельности (σ_P^2 , σ_P , σ_P^2) и предсказуемости (ξ_P) режима атмосферного увлажнения

Номер года	Год	Атмосферные осадки i -того года j -того месяца P_{ij} , см/мес												Сумма за год
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
1	1947	0.91	1.93	2.50	5.36	3.01	4.20	5.15	9.69	5.12	1.96	7.00	7.91	54.74
2	1948	5.49	2.83	0.83	0.59	3.32	11.23	6.29	12.26	4.60	3.53	5.19	0.64	56.80
3	1949	2.58	0.60	2.73	4.33	4.67	12.03	7.21	4.42	0.31	0.98	5.38	5.08	50.32
4	1950	1.43	2.80	2.93	2.35	4.00	10.94	5.18	9.73	3.51	9.80	3.66	2.01	58.34
5	1951	1.84	0.50	5.88	2.59	16.93	1.58	4.19	13.43	11.22	1.94	2.32	2.40	64.82
6	1952	5.12	2.92	2.42	2.98	5.51	5.07	8.04	6.76	4.88	17.49	9.88	2.39	73.46
7	1953	2.45	1.72	0.75	7.88	6.34	4.17	6.90	2.56	3.26	1.48	0.84	2.01	40.36
8	1954	1.92	0.55	2.76	4.28	5.84	7.63	2.01	3.53	1.87	4.84	1.96	4.76	45.85
9	1955	3.81	3.35	3.46	2.88	7.73	5.65	18.57	12.13	4.73	5.81	3.38	5.42	67.43
10	1956	1.44	0.44	1.52	2.65	5.15	6.19	8.43	6.10	4.41	2.26	2.26	2.33	51.06
11	1957	2.57	4.29	3.20	2.48	7.43	5.30	5.29	12.02	2.61	6.79	0.96	3.74	60.21
12	1958	2.44	3.25	4.08	5.93	4.85	8.25	5.41	4.16	9.13	3.37	1.58	5.07	50.38
13	1959	6.00	2.60	1.88	3.57	4.14	3.47	9.46	13.20	3.47	9.64	7.28	5.68	68.74
14	1960	5.40	5.07	0.85	1.60	4.56	2.53	5.21	4.23	3.52	2.01	4.34	4.27	60.04
15	1961	2.66	2.20	4.34	6.11	16.98	4.17	8.08	4.89	3.64	1.73	3.68	2.50	51.06
16	1962	4.26	4.04	5.42	2.67	5.16	4.99	2.61	6.30	1.58	3.09	6.20	4.04	49.35
17	1963	2.64	3.22	1.75	3.89	1.64	12.39	21.16	7.62	1.88	2.62	5.18	8.58	67.75
18	1964	2.17	3.36	5.32	2.88	5.17	1.81	11.85	9.84	7.27	1.16	5.76	8.50	60.50

Продолжение табл. VI.5

Номер года	Год	Атмосферные осадки i -того года j -того месяца P_{ij} , см/мес												Сумма за год
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
19	1965	2.02	2.92	4.12	5.00	3.23	8.89	6.90	3.50	2.30	1.20	5.80	8.00	56.10
20	1966	7.40	4.30	4.40	3.20	5.40	3.70	1.00	3.00	1.20	0.90	4.40	5.40	40.60
21	1967	4.20	1.60	3.20	3.40	3.80	8.50	9.60	2.70	10.03	2.75	2.54	4.22	55.31
22	1968	6.02	5.90	3.51	1.83	4.38	1.83	4.44	6.20	2.45	3.14	6.86	5.78	55.10
23	1969	0.89	1.74	4.50	4.25	5.31	9.54	2.38	8.23	5.12	10.69	4.43	2.66	67.83
24	1970	8.18	7.10	6.23	6.36	2.65	3.80	6.13	0.96	9.84	3.87	7.37	2.62	49.30
25	1971	2.72	2.81	2.12	2.12	3.62	5.35	10.04	0.63	5.53	6.17	6.39	1.29	45.74
26	1972	0.46	0.60	1.87	4.04	3.75	4.97	8.05	8.61	7.37	6.41	4.95	5.90	66.64
27	1973	1.87	3.02	1.66	5.85	8.42	4.53	7.20	6.20	4.60	4.50	4.60	4.30	56.75
Среднеголетняя месячная сумма		3.29	2.80	3.12	3.74	5.67	6.03	7.29	6.77	4.65	4.45	4.60	4.35	=56.76 =4.73
Дисперсия месячных относительно среднеголетней		4.04	2.62	2.32	2.76	12.45	9.74	19.11	13.70	7.84	13.94	4.64	4.68	=8.15 =10.06

Предсказуемость атмосферного увлажнения $\xi_P = \frac{\sigma_P^2}{\sigma_P} = 0.19$

тундры и северной тайги до 40 мг/л и выше в разнотравно-ковыльных степях Причерноморья и Северного Кавказа (рис. VI.14). В комбинации с меридианальным изменением годового количества осадков это приводит к тому, что общее поступление вещества с атмосферными осадками увеличивается от 30—40 кг/га/год в тундре и лесотундре до 75—90 кг/га/год — в таежных и 150—160 кг/га/год в лесостепных и степных экосистемах.

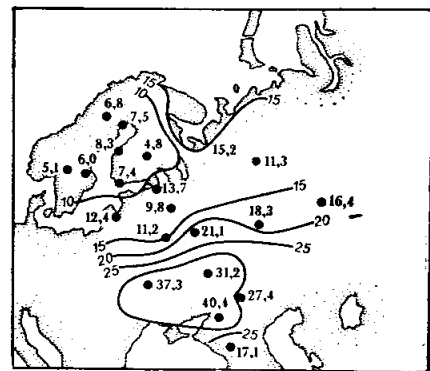
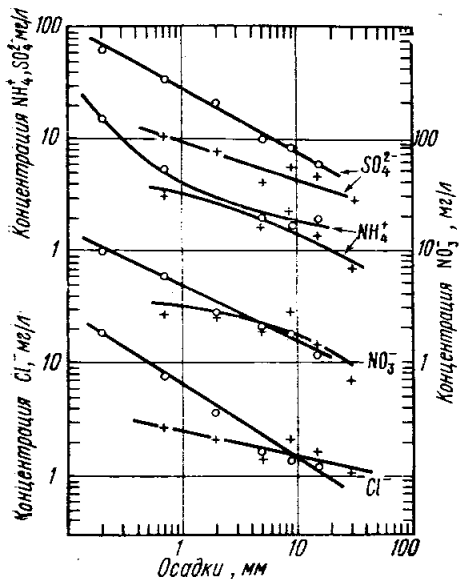


Рис. VI.13. Зависимость концентрации атмосферных осадков от суммарного количества выпадающего за один раз дождя (по Юнге, 1965)

Рис. VI.14. Распределение среднегодовой концентрации атмосферных осадков на Европейской территории СССР (по Дроздовой и др., 1964). Показаны результаты точечных измерений и изолинии концентрации, мг/л

На фоне этих общезональных закономерностей выделяются разнообразные региональные и местные особенности атмосферного притока веществ естественного или антропогенного происхождения. Среди естественных факторов увеличения концентрации осадков наиболее важным представляется близость моря, районов интенсивной вулканической и эоловой деятельности. Так, в вулканических районах минерализация атмосферных осадков достигает 250 мг/л, а так называемые «цветные», или «грязные», дожди, обогащенные минеральными частицами из районов распространения пыльных бурь, нередко приносят еще большие количества вещества.

ВЕТЕР

Ветер — еще один влиятельный агент воздействия внешней атмосферы на экосистемы. Для его характеристики обычно используется величина $V(t)$ скорости воздушного потока на верхней

границе экосистемы (м/с). В течение суток и за более продолжительные периоды скорость и направление ветра отличаются высокой нерегулярностью, в связи с чем кроме средней скорости \bar{V} чрезвычайно важно знать ее экстремальные значения V_{\min} , V_{\max} , среднеквадратическое отклонение σ_v и предсказуемость ξ_v .

В наземных экосистемах ветер вызывает турбулентные движения внутренней атмосферы, в результате чего существенно изменяется водно-тепловой и газовый режим экосистем. Кроме того, ветер оказывает непосредственное механическое воздействие на растительность и почву, повреждая или уничтожая растения и

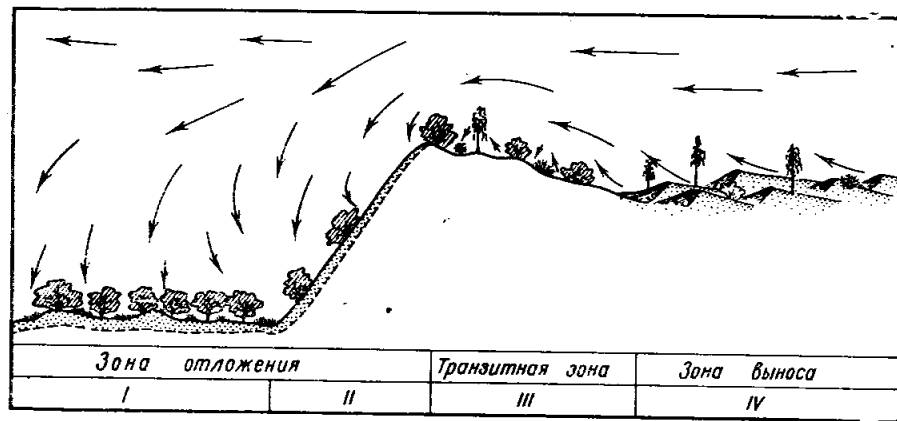


Рис. VI.15. Эоловый перенос пыли в ландшафте крупногрядовой песчаной пустыни в Восточных Каракумах (по Вейсову, 1977)
Экосистемы: I — *Haloxylon ammodendron* — *Carex physodes* ass.; II — *H. persicum* — *C. physodes* — *Bromus tectorum* ass.; III — *H. persicum* + *Ammodendron conollyi* — *Calligonum* sp. sp. ass.; IV — *A. conollyi* — *Calligonum* sp. sp. ass.

разрушая почвенный покров. Подобная деятельность ветра наиболее характерна для открытых равнинных пространств суши, морей, побережий и горных районов. Экосистемы этих локусов (районов) отличаются специфическим строением, отвечающим условиям сильных ветров, прежде всего приземным и подземным распределением организмов и наличием у них многочисленных примеров морфологических адаптаций.

В водных экосистемах ветер оказывает еще более сильное влияние, так как он в значительной степени определяет тепловой, водный и газовый обмен между водой и атмосферой, волнение поверхности, перемешивание верхнего слоя воды, а также более крупные перемешивания водных масс.

Ветер выполняет важную функцию транспорта вещества и живых организмов между экосистемами. Ветровая или эоловая миграция имеет широкое распространение в степных и пустынных районах, а также на море, где нет препятствий перемещению воздуш-

ных масс. В качестве примера рассмотрим крупногрядовый ландшафт песчаной пустыни в Восточных Каракумах на территории Репетекского заповедника. Неотъемлемую черту этого ландшафта составляет непрерывный перенос эолового материала из экосистемы кандымо-сюзенника на барханных песках в экосистемы илакового черносаксаульника и илакового белосаксаульника, расположенные в долинообразных понижениях (рис. VI.15). Ветровой режим этого ландшафта характеризуется следующими показателями (Гунин, Дедков, 1978). Летом преобладают ветры северного, а зимой — восточного и юго-восточного направления. Самые ветреные месяцы — июль и август, самые тихие — октябрь и ноябрь. Среднегодовая скорость ветра $\bar{V}=2,7$ м/с, однако в 23% случаев наблюдаются активные ветры (со скоростью более 5 м/с, когда начинается перемещение песка). Общее число дней с пыльной бурей и мглой достигает 72 в году, причем в 12 днях года скорость ветра достигает 15 м/с.

ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ С ДРУГИМИ ЭКОСИСТЕМАМИ.

ГИДРОГЕОЛОГИЧЕСКИЕ И ГЕОХИМИЧЕСКИЕ СВЯЗИ

Взаимодействие экосистемы с другими экосистемами определяется, в первую очередь, ее геоморфологическим положением в ландшафте. Применяя классификацию Б. Б. Полюнова (с дополнениями М. А. Глазковской, 1964), в зависимости от положения в ландшафте и условий миграции химических элементов, мы прежде всего различаем автономные, транзитные и аккумулятивные экосистемы, а также промежуточные между ними (рис. VI.16). К первой группе относятся экосистемы водораздельных территорий с глубоким залеганием грунтовых вод; для них единственным источником энергии и вещества служит внешняя атмосфера, и они, таким образом, существуют независимо от других экосистем, чем и объясняется их название — автономные. Абиотические связи автономных экосистем с другими, расположенными ниже по рельефу, экосистемами носят преимущественно однонаправленный характер и представлены нисходящими потоками поверхностного, внутрипочвенного и грунтового потока, выносящими в нижележащие экосистемы растворенные и взвешенные вещества.

В противоположность автономным, в аккумулятивных экосистемах, к которым относятся некоторые поймы, низинные болота, бессточные озера, моря и т. п., преобладает односторонний приток веществ из расположенных выше экосистем. Между автономными и аккумулятивными располагаются разнообразные экосистемы транзитного (переходного) типа, в которых как приток, так и отток имеют существенную величину и играют важную роль в жизни

экосистемы. Типичными примерами транзитных экосистем могут быть экосистемы на речных террасах, питающихся приточными грунтовыми водами, и, конечно, сами реки, существование которых есть непрерывное приобретение и потеря приходящих и уходящих растворов.

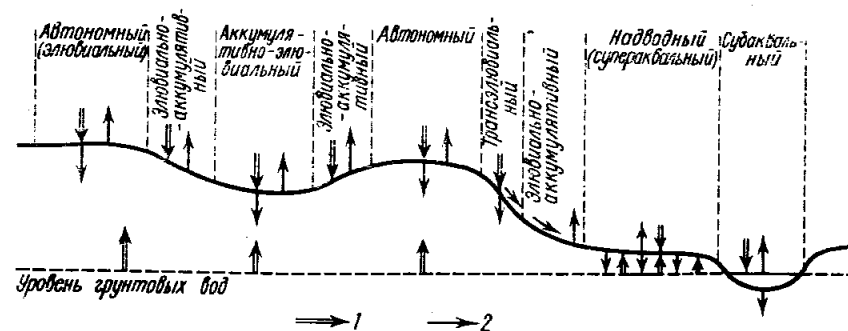


Рис. VI.16. Геоморфологическая приуроченность в ландшафте экосистем с разными типами геохимического режима (по Перельману, 1975)

БИОТИЧЕСКИЕ ВЗАИМОСВЯЗИ ЭКОСИСТЕМ

В отличие от абиотических связей, которые имеют преимущественно одно направление, соответствующее направлению гидрогеохимического потока, биотические связи между экосистемами нередко носят двусторонний характер, причем имеют место взаимодействия не только непосредственно соседствующих, но и относительно удаленных друг от друга экосистем. Под биотическими взаимосвязями подразумевается поступление из одной экосистемы в другую живых организмов, их всевозможных зачатков (спор, семян, вегетативных частей растений или жизнеспособных зародышей животных), а также различных метаболитов, достаточно долго сохраняющих биологическую активность.

Удобным объектом для рассмотрения биотических взаимосвязей между экосистемами оказались острова, экологическое изучение которых восходит еще к работам Ч. Дарвина на Галапагосском архипелаге. Количественные исследования зависимости числа видов (видового богатства) на острове, обозначаемого через N , от его площади S привело к установлению между этими величинами следующего соотношения:

$$N = a \cdot S^b, \quad (\text{VI.15})$$

или, в логарифмическом виде:

$$\log N = \log a + b \log S, \quad (\text{VI.16})$$

где a и b — эмпирические константы, подбор которых позволяет с

успехом применять формулу для числа видов как растений (рис. VI.17, А), так и животных (рис. VI.17, Б).

Однако устанавливаемые таким образом коэффициенты годились только для той или иной конкретной группы островов, отражая местные особенности расселения видов. В поисках более общих и глубоких результатов ученые обратились к анализу процессов иммиграции и исчезновения (вследствие вымирания или эмиграции) видов в островных экосистемах, в результате взаимодействия которых на острове остается то или иное число видов. Важ-

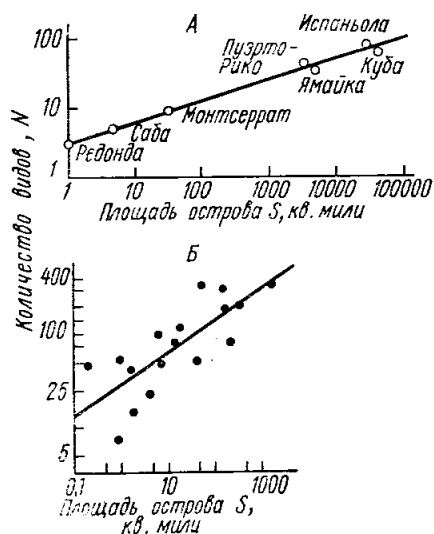


Рис. VI.17. Зависимость видового богатства острова N от его площади S .

А — число видов земноводных и пресмыкающихся на островах Вест-Индии, $N = 3.3 \cdot S^{0.30}$ (по MacArthur, Wilson, 1967); Б — число видов растений на Галапагосских островах, $N = 28.6 \cdot S^{0.32}$ (по Preston, 1962)

ным итогом такого анализа явилась так называемая «теория островной биогеографии» Р. Мак-Артура и Е. Вильсона (MacArthur, Wilson, 1967). Его основное содержание можно свести к построению и исследованию решений следующего дифференциального уравнения для количества видов N :

$$\frac{dN}{dt} = I(R, N) - E(S, N), \quad (VI.17)$$

где стоящие в правой части величины скорости иммиграции $I(\dots)$ и исчезновения видов на острове $E(\dots)$ представляют собой функции от имеющегося числа видов N , удаленности от источника расселения R и площади острова S . Конкретный вид функций $I(R, N)$ и $E(S, N)$ подлежит специальному определению в каждом отдельном случае, однако общий характер их зависимости от аргументов R, S и N имеет вполне установленный вид: с увеличением расстояния от центра расселения (материка или крупного острова) скорость иммиграции монотонно падает, т. е. для любых $R_1 < R_2$ будет $I(R_1, N) > I(R_2, N)$. Скорость исчезновения (вымирания или эмиграции) видов с острова должна снижаться с увеличением его площади, так что при $S_1 < S_2$ будет $E(S_1, N) > E(S_2, N)$. Влияние имеющегося количества видов на скорость иммиграции и исчезновения предполагается таким, что с увеличением N иммиграция затрудняется, а исчезновение видов ускоряется, т. е. для лю-

бых $N_1 < N_2$ и всех возможных значений R и S должно быть

$$I(R, N_1) > I(R, N_2) \text{ и } E(S, N_1) < E(S, N_2). \quad (VI.18)$$

Используя перечисленные свойства функций $I(R, N)$ и $E(S, N)$, можно провести графическое исследование зависимости стационарного (т. е. удовлетворяющего условию $dN/dt = 0$) решения уравнения (VI.17) от параметров R и S . Для этого, откладывая N по оси абсцисс и I или E по оси ординат, построим графики частных функций отклика скорости иммиграции и исчезновения видов, соответствующие четырем возможным комбинациям значений параметров R_1, R_2, S_1, S_2 , где $R_1 < R_2$ и $S_1 < S_2$ (см. рис. VI.18).

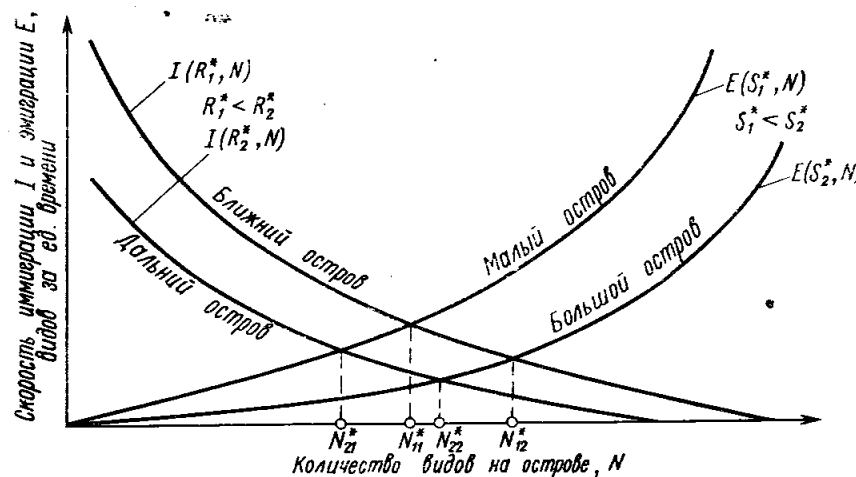


Рис. VI.18. Влияние расстояния от источника расселения R и площади острова S на стационарное значение видового богатства N^* (по MacArthur, Wilson, 1967)

Находя точки пересечения Q_{ij} кривых $I(R_i, N)$ и $E(S_j, N)$ ($i=1, 2; j=1, 2$) и определяя соответствующие им значения N_{ij}^* на оси абсцисс N , получаем искомые стационарные значения количества видов на острове, удаленном от материка на расстоянии R_i и имеющем площадь S_j . Максимальным среди найденных таким образом значений числа видов является $N_{1,2}^*$, которое отвечает наибольшей иммиграции (наименьшему расстоянию R_1 от источника расселения) и ~~миним~~ минимальному темпу исчезновения (большой площади S_2). Наименьшее число видов $N_{2,1}^*$ соответствует противоположной комбинации — низкой скорости иммиграции (большее R_2) и высокая скорость исчезновения (малая площадь S_1).

Как показали исследования последних лет (Terborgh, 1974; Diamond, 1975; Wilson, Willis, 1975; MacMahon, 1976; и др.), ос-

новые положения теории островной биогеографии применимы при рассмотрении миграции и видового состава не только между островными, но и между континентальными экосистемами. В частности, она может использоваться при проектировании заповедников (Макмагон, 1977). В то же время исследователям, работающим в этой области, еще предстоит преодолеть сложные проблемы регистрации видового богатства N , а тем более, оценивания скорости иммиграции I и исчезновения E видов в наземных экосистемах, которые по понятным причинам связаны с гораздо большими техническими трудностями, чем в случае изолированных островных экосистем.

Особый интерес при анализе биотических взаимодействий между экосистемами представляют перемещения животных, так как миграции растений в естественных условиях протекают несравненно более низкими темпами.

Прежде всего взаимодействие экосистем поддерживается благодаря наличию суточных миграций животных, связанных с поисками влаги, пропитания и укрытий. Например, многие обитатели автономных экосистем ежедневно могут идти на водопой в расположенные ниже по рельефу водоемы, а некоторые обитатели последних отправляются в поисках пищи на водораздельные участки. В условиях лесостепного ландшафта нередки случаи, когда животные имеют гнезда, норы или другие укрытия в лесу, но ежедневно выходят пастись или охотиться на прилегающие степные участки. Многолетний итог ежесуточных пищевых миграций между экосистемами может достигать грандиозных размеров, как это ярко иллюстрируют многометровые толщи гуано на некоторых островах и участках западного побережья Южной Америки.

Следующую важную категорию биотических взаимосвязей между экосистемами составляют сезонные миграции, связанные с необходимостью переживания неблагоприятных в климатическом или трофическом отношении периодов (сезонные миграции в узком смысле слова) и тесно связанные с ними особенностями жизненного цикла (так называемые онтогенетические миграции). Наиболее широко известны сезонные миграции птиц, рыб, а также впечатляющие своими масштабами сезонные перемещения копытных между тундрой и лесотундрой, горами и предгорьями, сухими и влажными участками степей и саванн и т. д. Менее известны, но не менее существенны локальные сезонные миграции между экосистемами одного и того же ландшафта, как, например, онтогенетические миграции земноводных, насекомых и некоторых других животных, размножающихся в водоемах и других подчиненных экосистемах, а затем расселяющихся по всей территории ландшафта.

Наконец, заслуживают специального выделения такие случаи, как нерегулярные массовые нашествия животных из одних экосистем в другие, подробно описанные Ч. Элтоном (1960).

ВЛИЯНИЕ ПОДСТИЛАЮЩИХ ГОРНЫХ ПОРОД И ПОДЗЕМНЫХ ВОД

Каждая экосистема взаимодействует не только с внешней атмосферой и окружающими ее другими экосистемами, но и с подстилающими ее снизу горными породами и содержащимися в них водными растворами и газами. По сравнению с взаимодействиями первых двух типов, связи экосистемы с нижележащими геологическими слоями отличаются относительной регулярностью и предопределенностью, что тем не менее несколько не умаляет их значения для функционирования экосистем.

С экологической точки зрения наибольший интерес представляют процессы теплопереноса, диффузия ионов в толще породы, а также потоки поровых растворов и газов, постоянно протекающие между почвенно-грунтовой толщей экосистемы, с одной стороны, и подстилающей породой — с другой.

ТЕПЛОВОЙ ПОТОК

Из глубины земли к ее поверхности непрерывно поступает так называемый *геотермический поток тепла*, имеющий на континентах интенсивность порядка 1×10^{-4} кал/см²/мин, хотя в областях активного вулканизма эта величина увеличивается в несколько раз. С другой стороны, на поверхности почвы интенсивность теплового потока по абсолютной величине достигает значений порядка 0,1 кал/см²/мин, причем в процессе суточной динамики теплового режима направление потока тепла изменяется с положительного при нагревании поверхности почвы на отрицательный при ее охлаждении.

На нижней границе экосистемы, которая обычно проходит на глубине нескольких метров от поверхности почвы, интенсивность теплового потока находится в диапазоне 0,001—0,01 кал/см²/мин, изменяясь по величине и знаку в соответствии с сезонным ходом теплообмена. Например, как показало изучение годового хода температуры на разной глубине в толще грунта под экосистемой луговой степи Центрально-Черноземного заповедника в Курской обл., величина теплового потока H на нижней границе экосистемы (на глубине 3 м) обращается в нуль в апреле, когда по всему профилю почво-грунта температура оказывается постоянной и равной приблизительно $+4^\circ\text{C}$. С апреля по октябрь экосистема отдает тепло подстилающей толще породы, так что в этот период $H > 0$. В октябре, когда температура всей почвенно-грунтовой толщи снова выравнивается на уровне $+10^\circ\text{C}$, интенсивность потока тепла H опять обращается в нуль. Наконец, с ноября по март экосистема получает тепло из нижележащих слоев породы (что, в частности, препятствует глубокому промерзанию почвы) и в этот период величина H имеет отрицательное значение: $H < 0$.

ГАЗООБМЕН НА НИЖНЕЙ ГРАНИЦЕ ЭКОСИСТЕМЫ

Поступление различных газов из нижележащих геологических или водных слоев имеет большое значение в наземных экосистемах, которые развиты на грунтах с высокой газопроницаемостью, а также в некоторых водных экосистемах.

Естественно, что приток газов (метана, сероводорода, углекислого газа и др.) из нижележащих слоев имеет особенно боль-

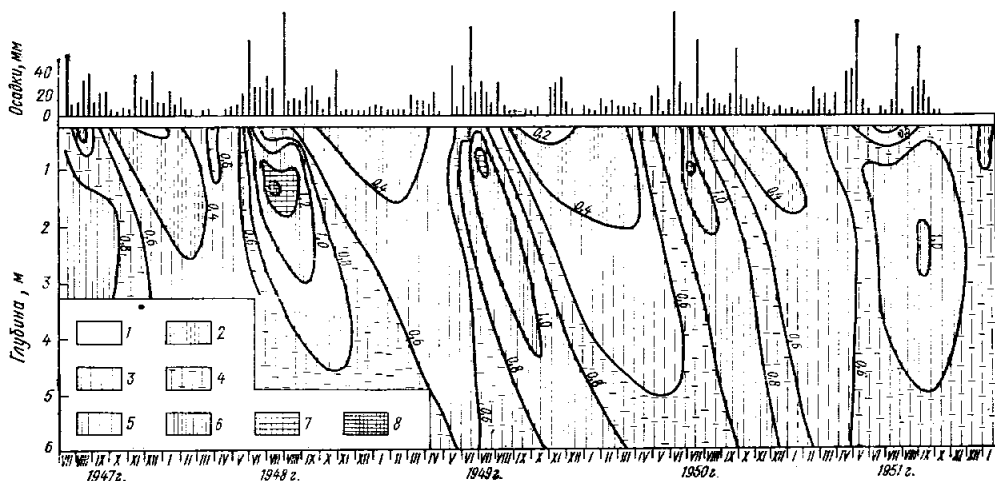


Рис. VI.19. Многолетний ход сезонной динамики содержания CO_2 в поровом воздухе почвенно-грунтовой толщи экосистемы луговой степи Центрально-Черноземного заповедника (по Мацкевич цит. по Афанасьевой, 1966).

Даны изолинии концентрации CO_2 в процентах от объема почвенного воздуха: 1 — 0.0—0.2; 2 — 0.2—0.4; 3 — 0.4—0.6; 4 — 0.6—0.8; 5 — 0.8—1.0; 6 — 1.0—1.2; 7 — 1.2—1.4; 8 — >1.4

шее значение в районах близкого к поверхности залегания месторождений или развития вулканической деятельности. Однако, как показывают имеющиеся данные, достаточно интенсивные процессы газообмена свойственны и некоторым автономным экосистемам, сформированным на осадочных породах, не связанных с зонами активизации геологических и геохимических процессов. Например, исследования газового режима почвенно-грунтовой толщи луговой степи Центрально-Черноземного заповедника показали наличие выраженной сезонной динамики газообмена на нижней границе экосистемы. Оказалось, (рис. VI.19), что на глубине 3 м, принимаемой за нижнюю границу луговой степи в течение мая — июля наблюдается поток CO_2 из экосистемы в глубь грунта, а с августа по апрель этот газ возвращается из толщи породы в экосистему.

Показательным примером значения газообмена на нижней границе водных экосистем может служить Черное море, где, как известно, на глубине около 100—200 м экосистемы пелагических вод с окислительным режимом сменяются экосистемами восстановительных сероводородных вод. Это объясняется особенностями гидрологического режима Черного моря, затрудняющими водообмен и, как следствие, поступление кислорода в глубокие слои водной толщи.

ГИДРОГЕОХИМИЧЕСКИЙ ПОТОК НА НИЖНЕЙ ГРАНИЦЕ ЭКОСИСТЕМЫ

В автономных наземных экосистемах с так называемым элювиальным геохимическим режимом определенная часть атмосферных осадков под влиянием силы тяжести проникает сквозь почвенно-грунтовую толщу и либо покидает экосистему, уходя в нижележащие слои грунта, либо при наличии залегающего близко к поверхности почвы водоупора и формирующегося на нем горизонта грунтовых вод данной экосистемы, пополняют запас грунтовых вод. Впоследствии часть поступающей влаги постепенно фильтруется в нижележащую толщу породы сквозь малопроницаемый слой или с боковым потоком грунтовых вод уходит в соседние экосистемы. В любом случае с нисходящим водным потоком из экосистемы выносятся (как говорят, «выщелачивается») определенное количество химических элементов. Этот элювиальный процесс особенно характерен для автономных экосистем тропической зоны с высоким уровнем осадков, где верхние слои коры выветривания выщелочены на многие метры, а в химическом составе почв и грунтов преобладают гидроокислы алюминия, железа и остаточный кварц (Перельман, 1975). Не менее важную роль элювиальный процесс играет в автономных экосистемах умеренной зоны, где с ними связано образование подзолистых и так называемых лесивированных почв (Роде, Смирнов, 1972).

Некоторым аналогом элювиального процесса в наземных экосистемах служит постоянное гравитационное осаждение минеральных взвесей и отмерших организмов (так называемый «дождь трупов») в водной среде, ведущее к обеднению экосистемы биогенными элементами. Этот процесс считается одной из причин олиготрофности и низкой биопродуктивности пелагических экосистем, занимающих обширные участки акватории океанов.

В аккумулятивных наземных экосистемах нередко наблюдаются процессы, имеющие противоположный характер, т. е. когда воды, поднимающиеся из глубины или поступающие с окружающих водораздельных участков, обогащают экосистему различными химическими элементами и соединениями. Так, благотворному влиянию гидрогеологического притока пресных вод обязаны своим существованием цветущие оазисы среди безводных пустынь. В таежной зоне такое же положительное влияние на аккумулятив-

ные экосистемы приозерных понижений, речных террас и пойм оказывают приток обогащенных кальцием подземных вод. Как отмечает А. И. Перельман (1973), в то время, как большинство экосистем таежной зоны (особенно в полесских ландшафтах) обнаруживают признаки дефицита химических элементов (N, P, K, Ca, микроэлементов), при улучшенном минеральном питании в районах влияния кальциевых вод лесные экосистемы отличаются более высокой продуктивностью и видовым разнообразием. Так,

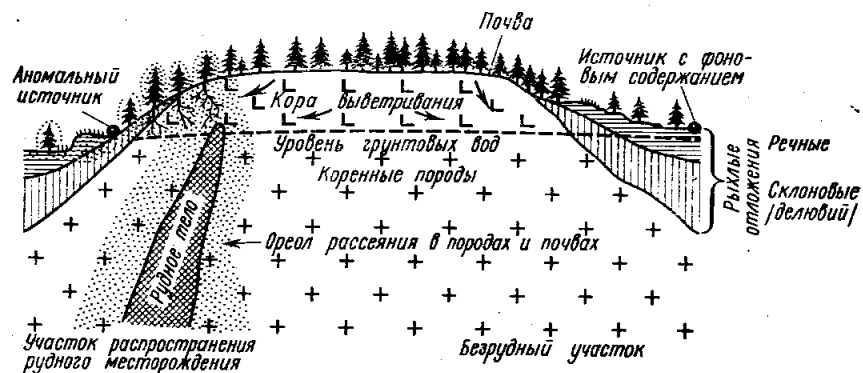


Рис. VI.20. Образование ореола рассеяния химических элементов вокруг рудного месторождения (по Перельману, 1975) как пример влияния на экосистемы внешнего геологического фактора

для них характерно увеличение участия лиственных пород деревьев, хорошее развитие подлеска и травяного яруса; на лугах встречается много ярких цветов, в частности, требовательных к кальцию бобовых, и наоборот, мало осок, злаков и хвощей, растущих на кислых почвах. Позвоночные животные «кальциевых» островов таежной зоны не болеют рахитом и остеомелитом, моллюски имеют более крупные раковины, а яйца птиц — более толстую скорлупу.

Не менее важное значение имеет приток химических элементов из нижних слоев и для водных экосистем, как об этом свидетельствует пышное развитие жизни в зонах океанского апвеллинга (Виноградов и др., 1973, 1975, 1976).

Наряду с этим хорошо известны и случаи отрицательного влияния поступления химических элементов из нижележащих горных пород путем гидрогеологического приноса или диффузионного рассеяния. Ярким примером гидрогеологического переноса служит явление засоления экосистем под влиянием подъема высокоминерализованных вод. Многочисленные примеры влияния на экосистемы диффузионного поступления химических элементов из горных пород установлены при геохимических исследованиях в ореолах рассеяния рудных месторождений (рис. VI.20) и в других геохимических аномальных районах (Ковальский, 1974).

**ПОПУЛЯЦИЯ КАК КОМПОНЕНТ
ЭКОСИСТЕМЫ**

Живое население или, как его часто называют, *биота* экологической системы, представляет собой множество особей всех обитающих в ней растений, животных и микроорганизмов. Общая численность всех этих организмов, особенно малых и микроскопических форм, чрезвычайно велика. Поэтому при изучении экосистем не может быть и речи об индивидуальном изучении каждой особи. Отдельные организмы объединяются (агрегируются) в группы на основе тех или иных признаков. Принципы выделения таких групп могут быть весьма разнообразными, однако наиболее естественным представляется агрегирование организмов, принадлежащих к одному биологическому виду, т. е. деление биоты на видовые популяции.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПОНЯТИЯ «ПОПУЛЯЦИЯ»

В отличие от распространенного употребления слова «популяция» для обозначения совокупности особей определенного вида, совместно проживающих на некоторой территории, что применимо как к отдельной колонии или дему («парцелла» по Н. П. Наумову), так и ко всему населению вида в пределах ареала, в популяционной биологии выработано более строгое определение, имеющее твердую эволюционно-генетическую основу.

Популяцией называется совокупность особей, в течение продолжительного времени населяющих определенную территорию или акваторию, связанных той или иной степенью панмиксии и достаточно изолированных от других таких же совокупностей.

Количественные характеристики степени панмиксии и изолированности, необходимые для отделения популяции от кратковременных неустойчивых объединений особей (демов), с одной стороны, и больших совокупностей особей, уже не являющихся элементар-

ными экологическими и эволюционно-генетическими единицами, — с другой, конкретизируются в зависимости от природы того или иного вида.

Данное определение применимо лишь к двуполым перекрестно-оплодотворяющимся организмам. Для видов, размножающихся бесполом путем (облигатно партеногенетически самооплодотворением и др.), сформулировать столь же строгое понятие популяции не представляется возможным. В этом случае популяцией целесообразно считать группу близких по происхождению особей, занимающих одну и ту же нишу в пределах некоторого ареала и отделенных от особей других таких же групп пространством с меньшей численностью (или отсутствием) представителей данного вида.

Причины, заставляющие особей популяции группироваться в пределах ограниченных участков, чрезвычайно многочисленны и разнообразны, но главная из них состоит в неравномерности распределения экологических условий в географическом пространстве и в сходстве требований к этим условиям у организмов одного вида.

Каковы конкретные размеры местообитаний популяций в природе? Как известно, природные ландшафты слагаются из отдельных экосистем, в пределах которых изменчивость экологических характеристик значительно ниже, чем между разными экосистемами. Если некоторый вид поселился в данной экосистеме, т. е. какой-то ее участок служит для него подходящим местообитанием, то ввиду достаточной однородности условий на всей территории экосистемы, весьма вероятно, что и вся эта территория (или ее значительная часть) будет заселена рассматриваемым видом. А так как внутри экосистемы не может быть каких-либо выраженных границ, затрудняющих панмиксию, то все организмы данного вида, обитающие в данной экосистеме, образуют единую популяцию. Сказанное дает основание выдвинуть гипотезу о совпадении ареалов популяций с пространственными границами экосистем. Это относится прежде всего к популяциям растений, которые, будучи неподвижными, наиболее тесно связаны с условиями местообитания. Популяции животных, в свою очередь, неразрывно связаны с растениями, трофическими, хорологическими и прочими узлами, что в совокупности с потребностью в определенных абиотических условиях для выживания и размножения также влечет за собой приуроченность ареалов популяций животных к определенным экосистемам.

Несмотря на ряд исключений (см. подробнее: Тимофеев-Ресовский, Яблоков, Готов, 1973, с. 75—76), при изложении общих вопросов популяционной биологии и экологии допустимо исходить из предположения о приблизительном совпадении ареала популяции со всей площадью включающей ее экосистемы. Это позволяет рассматривать каждую популяцию как самостоятельный элемент (точнее — подсистему) экосистемы, влияние которого проявляется во всех частях ее биотопа.

Системная экология изучает популяции как относительно самостоятельные подсистемы в рамках экологической системы, объединяющей их с абиотическими компонентами в единое динамическое целое. Следуя далее методологии системного подхода, у каждой популяции можно выделить основные системные атрибуты: состав, структуру и функционирование. Их интерпретация в разных конкретных случаях зависит от цели исследования и соответствующим образом выбираемого уровня агрегирования при описании популяции. Если специалист по популяционной биологии занимается изучением популяций во всей их структурной сложности и функциональном богатстве, часто работая на уровне конкретных индивидуальных генотипов, то эколога популяция интересует прежде всего как подсистема, играющая ту или иную роль в функционировании экосистемы в целом. При этом в соответствии с принципом функциональной интеграции для описания поведения всей экосистемы с некоторой заданной точностью (например, $\pm 10\%$) нет необходимости в абсолютно детальной характеристике ее подсистем. По этой причине свойства, связи и поведение популяций могут быть представлены в известной степени огрубленно.

Рассмотрим некоторые применяемые в экологии уровни агрегирования при описании популяций и обсудим соответствующую им интерпретацию системных атрибутов популяции.

Прежде всего, различиями между особями популяции можно пренебречь, считая, что все они характеризуются одинаковыми средними показателями (размер, биомасса и т. п.). Это и есть так называемый уровень полного внутривидового агрегирования. Кроме него существуют уровни более слабого агрегирования, уже отражающие внутреннюю гетерогенность популяции по тем или иным признакам и, наконец, учитывая все различия между особями, можно прийти к уровню отдельных индивидуумов. В частности, широко используются уровни агрегирования, отвечающие группировкам по возрасту, полу и некоторым характерным генетическим признакам.

После выбора определенного уровня агрегирования каждая из выделенных групп в дальнейшем рассматривается как неделимый элемент, состояние которого описывается только агрегированными переменными. Например, разбив популяцию на группы самок и самцов, и проведя агрегирование внутри этих групп, можно в дальнейшем оперировать с такими переменными, как численность, средний размер, средняя биомасса особи в каждой из групп. При этом внутренняя структура популяции будет состоять из всевозможных отношений между половыми группами (отношения размножения, питания, поведенческие взаимодействия и т. д.). Внешняя структура представляет собой совокупность связей половых групп с другими популяциями и абиотическими компонентами, а под функцией подразумевается все множество преобразований, осуществляющихся в экосистеме обоими полами указанной популяции.

**ОПИСАНИЕ ПОПУЛЯЦИИ НА УРОВНЕ ПОЛНОГО
ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННОГО АГРЕГИРОВАНИЯ**

В некоторых случаях для описания функции той или иной популяции в экосистеме оказывается возможным отказаться от рассмотрения ее внутреннего состава и структуры и ограничиться такими общими характеристиками, как суммарная численность или плотность населения, средняя биомасса особи и т. д. Для определенности перенумеруем все виды, встречающиеся в рассматриваемой экосистеме, числами от 1 до m , где m — видовое богатство экосистемы. Обозначим через $x_j(t)$ плотность популяции j -того вида в момент времени t . Если для описания экосистемы с требуемой точностью окажется возможным выразить воздействие j -той популяции на осуществляемые ею экологические процессы, пользуясь только значениями агрегированной переменной $x_j(t)$, то можно считать, что для поставленных целей допустимо описание этой популяции на уровне полного агрегирования.

Предположим теперь, что каждая популяция данной экосистемы может быть описана на уровне полного агрегирования. Тогда пространство экологических факторов этой экосистемы будет представлять собой набор координат $(v_1, \dots, v_k, x_1, \dots, x_n)$, в котором v_1, \dots, v_k обозначают экзогенные факторы, действующие на всю экосистему (они называются также глобальными входными переменными), а остальные — x_1, \dots, x_n — ее внутренние переменные состояния (биотические и абиотические). Без ограничения общности можно принять, что первые m внутренних переменных (x_1, \dots, x_m) обозначают плотности популяций, входящих в экосистему, а следующие (x_{m+1}, \dots, x_n) соответствуют внутренним абиотическим факторам. Например, рассматривая искусственно освещаемый и подогреваемый аквариум, населенный представителями пяти видов организмов, можно использовать десятимерное экологическое пространство

$$\mathcal{E}_{10} = \{(v_1, v_2, x_1, x_2, x_3, x_4, x_5, x_6, x_7, x_8)\}, \quad (\text{VII.1})$$

где v_1 — интенсивность освещения, v_2 — температура нагревателя, x_1, x_2, x_3, x_4, x_5 — численности популяций присутствующих видов, x_6 — концентрация кислорода, x_7 — концентрация азота и x_8 — концентрация фосфора в воде аквариума.

Описание популяции на уровне полного агрегирования сводится к воспроизведению динамики ее плотности во времени под воздействием других экологических факторов. Выберем для определенности популяцию с некоторым фиксированным номером, например, j и рассмотрим задачу определения динамики ее плотности $x_j(t)$ на заданном отрезке времени $t_0 \leq t \leq t_1$ под действием остальных экологических факторов $v_1(t), \dots, v_k(t), x_1(t), \dots, x_{j-1}(t), x_{j+1}(t), \dots, x_n(t)$, относительно которых предполагается, что при $t_0 \leq t \leq t_1$ они изменяются некоторым известным образом и независимо от переменной $x_j(t)$.

Изменение плотности $x_j(t)$ происходит в результате взаимодействия четырех процессов: размножения, гибели, иммиграции и эмиграции. Поскольку протекание каждого из них может зависеть как от плотности x_j , так и от всех остальных факторов экологического пространства, для обозначения скоростей этих процессов целесообразно ввести следующие функции:

$$\left. \begin{aligned} B_j &= B_j(v_1, \dots, v_k, x_1, \dots, x_n) \\ D_j &= D_j(v_1, \dots, v_k, x_1, \dots, x_n) \\ I_j &= I_j(v_1, \dots, v_k, x_1, \dots, x_n) \\ E_j &= E_j(v_1, \dots, v_k, x_1, \dots, x_n) \end{aligned} \right\} \quad (\text{VII.2})$$

Они имеют размерность *особь/площадь/время* или *особь/объем/время* и называются основными популяционно-динамическими характеристиками на уровне полного агрегирования.

Составляя баланс процессов увеличения и снижения численности, приращение плотности популяции за небольшой промежуток времени Δt от значения $x_j(t)$ до нового значения $x_j(t + \Delta t)$ можно приравнять произведению алгебраической суммы скоростей размножения, гибели, иммиграции и эмиграции на длительность этого промежутка времени:

$$x_j(t + \Delta t) - x_j(t) = \{(\text{скорость размножения}) - (\text{скорость гибели}) + (\text{скорость иммиграции}) - (\text{скорость эмиграции})\} \cdot \Delta t. \quad (\text{VII.3})$$

Используя для скоростей их буквенные обозначения B_j, D_j, I_j, E_j , деля обе части уравнения на Δt и, переходя к пределу при $\Delta t \rightarrow 0$, получаем следующее дифференциальное уравнение для плотности популяции $x_j(t)$:

$$\frac{dx_j}{dt} = B_j - D_j + I_j - E_j. \quad (\text{VII.4})$$

Фигурирующие в правой части функции B_j, D_j, I_j, E_j в общем случае зависят от всех аргументов, перечисленных в (VII.2) и, в частности, от самой плотности x_j . Желая подчеркнуть это обстоятельство, ниже мы иногда будем для краткости писать $B_j = B_j(\dots)$ или, акцентируя внимание на зависимости от x_j , $B_j = B_j(\dots, x_j, \dots)$ (аналогичное написание применяется и для функций D_j, I_j, E_j). Если же некоторая функция не зависит от x_j , то это будет выражаться записью вида $B_j = B_j(\dots, x_{j-1}, x_{j+1}, \dots)$.

Для решения уравнения (VII.4) с заданным начальным условием $x_j(t_0)$, т. е. для нахождения функции времени $x_j(t)$, тождественно ему удовлетворяющей, и такой, что $x_j(t_0) = x_j(t_0)$, необходимо, кроме самих функций B_j, D_j, I_j, E_j знать динамику их аргументов $v_1(t), \dots, v_k(t), x_1(t), \dots, x_{j-1}(t), x_{j+1}(t), \dots, x_n(t)$ при $t_0 \leq t \leq t_1$.

Таким образом, для исчерпывающей характеристики динамики популяции j -того вида требуется решать уравнение (VII.4) во всей его сложности, что в большинстве практических случаев чрезвы-

чайно трудно осуществить. Дело в том, что количественное описание функций скорости иммиграции и эмиграции связано с необходимостью учета свойств не только данной, но и соседних экосистем, а это, естественно, затрудняет идентификацию функций $I_j(\dots)$ и $E_j(\dots)$.

Несколько легче работать с относительно изолированными в биотическом отношении экосистемами, для которых скоростями иммиграции I_j и эмиграции E_j можно пренебречь и представить уравнение динамики плотности популяции в более простом виде:

$$\frac{dx_j}{dt} = B_j(\dots) - D_j(\dots). \quad (\text{VII.5})$$

Прежде чем приступить к непосредственному решению этого уравнения, целесообразно провести качественный анализ общего характера зависимости функций $B_j(\dots)$ и $D_j(\dots)$ от входящих в них аргументов, что позволит получить важную информацию об общих свойствах траектории $x_j(t)$, не прибегая к построению самого решения.

Один из наиболее важных вопросов состоит в оценке влияния самой плотности популяции на скорость размножения и гибели. Опираясь на концепцию полного внутривидового агрегирования, абсолютные скорости размножения и гибели можно представить в виде произведения плотности популяции на соответственные удельные (относительные или специфические) скорости:

$$\left. \begin{aligned} B_j(\dots) &= b_j(\dots) \cdot x_j \\ D_j(\dots) &= d_j(\dots) \cdot x_j \end{aligned} \right\} \quad (\text{VII.6})$$

где $b_j(\dots)$ и $d_j(\dots)$ — удельные скорости размножения и гибели, называемые соответственно функциями рождаемости и смертности.

Подчеркнем, что, хотя в экологической литературе термины «рождаемость» и «смертность» иногда относятся к абсолютным скоростям B_j и D_j , в этой книге под этими терминами мы будем иметь в виду именно удельные величины b_j и d_j , определяемые соотношениями (VII.6). Преимущество удельных величин по сравнению с абсолютными скоростями B_j и D_j состоит в том, что последние отражают не только свойства популяции, как таковой, но и зависят от размеров занимаемой ею площади (их размерность *особь/площадь/время*), тогда как удельные скорости b_j и d_j , имеющие размерность *1/время*, от площади уже не зависят и представляют собой чисто внутреннюю характеристику популяции.

Так как в силу (VII.2) функции $B_j(\dots)$ и $D_j(\dots)$ могут зависеть от всех экологических факторов, то рождаемость $b_j(\dots)$ и смертность $d_j(\dots)$ связанные с ними соотношениями (VII.6), в общем случае будут функциями тех же аргументов и, в частности, самой плотности x_j :

$$\left. \begin{aligned} b_j &= b_j(v_1, \dots, v_k, x_1, \dots, x_j, \dots, x_n) \\ d_j &= d_j(v_1, \dots, v_k, x_1, \dots, x_j, \dots, x_n) \end{aligned} \right\} \quad (\text{VII.7})$$

Исследуя эти сложные и многофакторные зависимости, прежде всего представляется необходимым выделить в этих функциях (если, конечно, это возможно) независимые от плотности x_j аддитивные компоненты, т. е. представить их в виде сумм вида

$$\left. \begin{aligned} b_j(\dots, x_{j-1}, x_j, x_{j+1}, \dots) &= b_{j_0}(\dots, x_{j-1}, x_{j+1}, \dots) + b_{j_1}(\dots, x_j, \dots) \\ d_j(\dots, x_{j-1}, x_j, x_{j+1}, \dots) &= d_{j_0}(\dots, x_{j-1}, x_{j+1}, \dots) + d_{j_1}(\dots, x_j, \dots) \end{aligned} \right\} \quad (\text{VII.8})$$

Осуществив такое разбиение, можно выяснить, насколько динамика данной популяции зависит от исключительно внешних по отношению к ней факторов.

Обращение к реальной зависимости рождаемости и смертности от экологических факторов показывает, что в некоторых случаях выделение независимых от плотности компонентов действительно оказывается возможным. Так очевидно, что независимым от плотности будет вклад в удельные скорости размножения и гибели тех факторов, которые влияют путем непосредственного неизбирательного действия на отдельные особи безотносительно к их общей численности, таких как радиация, температура, влажность, соленость и др. Такое независимое от плотности воздействие выражается функциями $b_{j_0}(\dots)$ и $d_{j_0}(\dots)$, которые не содержат x_j в числе своих аргументов. В отличие от них, слагаемые $b_{j_1}(\dots)$ и $d_{j_1}(\dots)$ передают непосредственное влияние плотности x_j , а также связанное с ней влияние других факторов. В частности, среди аргументов функций b_{j_1} и d_{j_1} могут быть и переменные, входившие и в функции b_{j_0} и d_{j_0} , свидетельствуя о том, что, кроме независимого от плотности влияния, эти факторы оказывают дополнительное действие, зависящее от плотности.

Для иллюстрации понятия о зависящих и независимых от плотности компонентах обратимся к рис. VII.1, где показаны полученные в лабораторных условиях частные функции отклика рождаемости и смертности на плотность популяции зернового точильщика *Rhizopertha dominica*. Как видим, в данном случае функцию рождаемости можно представить как

$$b(x) = b_0 + b_1(x), \quad (\text{VII.9})$$

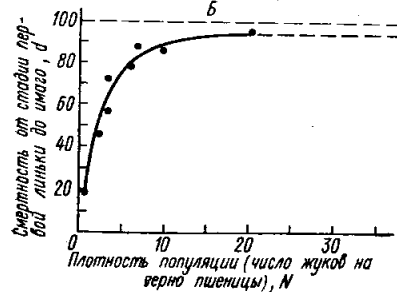
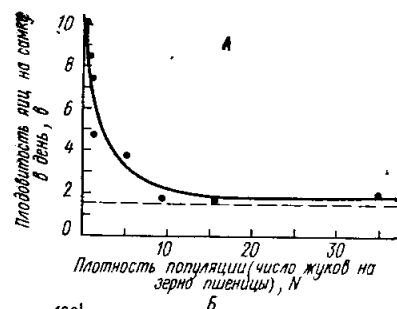


Рис. VII.1. Зависимость плодovitости (А) и смертности (Б) зернового точильщика *Rhizopertha dominica* от плотности популяции при культивировании на зернах пшеницы в лабораторных условиях (по Crombie, 1942, 1944)

где b_0 — независимая от плотности величина, соответствующая минимальной рождаемости около 2 яиц на самку за сутки, а $b_1(x)$ — компонента, зависящая от плотности, круто падающая от 8 яиц на самку за сутки до нуля при увеличении плотности от 0 до 20 жуков на зерно пшеницы. В противоположность этому функция смертности зернового точильщика не имеет независимой от плотности аддитивной составляющей, т. е. $d_0 \equiv 0$, $d_1(x) \equiv d(x)$.

Заметим, что большинство известных по литературе описаний зависимости рождаемости и смертности от экологических факторов были получены для лабораторных популяций. В полевых условиях отделить влияние процессов размножения и гибели на динамику популяции часто весьма затруднительно, вследствие чего вводится их результирующая — удельная скорость изменения популяции, — которую в экологической литературе принято обозначать буквой r с соответствующими индексами

$$r_j = b_j - d_j. \quad (\text{VII.10})$$

Поскольку b_j и d_j — функции от внешних и внутренних факторов экосистемы $v_1, \dots, v_k, x_1, \dots, x_n$, то и величина r_j может в общем случае зависеть от этих же аргументов, т. е.:

$$r_j = r_j(v_1, \dots, v_k, x_1, \dots, x_n). \quad (\text{VII.11})$$

Используя (VII.6), перепишем основное уравнение динамики популяции (VII.5) в эквивалентном виде:

$$\frac{dx_j}{dt} = (b_j(\dots) - d_j(\dots)) \cdot x_j, \quad (\text{VII.12})$$

после чего, подставляя $r_j = b_j - d_j$, окончательно приходим к уравнению

$$\frac{dx_j}{dt} = r_j(\dots) \cdot x_j. \quad (\text{VII.13})$$

Опираясь на (VII.8), для функции $r_j(\dots)$ также можно получить разложение на независимую и зависящую от плотности компоненты:

$$r_j(\dots, x_{j-1}, x_j, x_{j+1}, \dots) = r_{j_0}(\dots, x_{j-1}, x_{j+1}, \dots) + r_{j_1}(\dots, x_j, \dots), \quad (\text{VII.14})$$

в результате чего уравнение динамики популяции приводится к виду:

$$\frac{dx_j}{dt} = r_{j_0}(\dots, x_{j-1}, x_{j+1}, \dots) \cdot x_j + r_{j_1}(\dots, x_j, \dots) \cdot x_j. \quad (\text{VII.15})$$

Поскольку $r_{j_0}(\dots, x_{j-1}, x_{j+1}, \dots)$ не зависит, а $r_{j_1}(\dots, x_j, \dots)$ зависит от x_j , то первый член правой части уравнения (VII.15) выделяет линейную, а второй — нелинейную по плотности x_j компоненты результирующей скорости изменения плотности популя-

ции dx_j/dt . Отметим, что в большинстве случаев функция $r_{j_1}(\dots, x_j, \dots)$ принимает отрицательные значения, выражая влияние внутривидовой конкуренции, вследствие чего с увеличением плотности популяции скорость ее прироста сокращается.

Анализ относительного вклада величин r_{j_0} и r_{j_1} при разных комбинациях экологических факторов $v_1, \dots, v_k, x_1, \dots, x_n$ позволяет раскрыть некоторые особенности динамики плотности $x_j(t)$ на рассматриваемом отрезке времени $t_0 \leq t \leq t_1$, не прибегая к решению уравнения (VII.15) во всей его сложности.

Так, для многих видов на начальном этапе роста популяции, при малой плотности x_j величина $r_{j_1}(\dots, x_j, \dots)$ бывает мала по сравнению с $r_{j_0}(\dots, x_{j-1}, x_{j+1}, \dots)$ и убывает или остается ограниченной при $x_j \rightarrow 0$ (см. рис. VII.2). Это позволяет в начальный период роста популяции (и тем точнее, чем меньше величина $r_{j_1}(\dots, x_j, \dots)$ при данном x_j) описывать процесс роста более простым, линейным относительно x_j уравнением

$$\frac{dx_j}{dt} = r_{j_0}(\dots, x_{j-1}, x_{j+1}, \dots) \cdot x_j, \quad (\text{VII.16})$$

получаемым из (VII.15) путем отбрасывания нелинейного по x_j члена. Так как функция r_{j_0} не зависит от x_j , в этом уравнении можно разделить переменные:

$$\frac{dx_j}{x_j} = r_{j_0}(\dots) \cdot dt \quad (\text{VII.17})$$

и далее, интегрируя на интервале $t_0 \leq t \leq t_1$, получить его решение в виде аналитического выражения

$$x_j(t) = x_j(t_0) \cdot \exp \left\{ \int_{t_0}^{t_1} r_{j_0}(v_1(\tau), \dots, v_k(\tau), x_1(\tau), \dots, x_n(\tau)) \cdot d\tau \right\}. \quad (\text{VII.18})$$

Таким образом, зная функцию $r_{j_0}(\dots)$ и ход изменения значений ее аргументов на отрезке интегрирования $t_0 \leq t \leq t_1$, формулу (VII.18) можно использовать для приближенного вычисления начального хода изменения плотности $x_j(t)$ до тех пор, пока $r_{j_1}(\dots, x_j, \dots)$ будет оставаться существенно меньше, чем r_{j_0} .

Как и для большинства функций многих переменных, для функции $r_{j_0}(\dots)$ изучение и графическое представление ее зависимости от всего комплекса факторов одновременно связано с большими трудностями. Поэтому на практике обычно прибегают к использованию частных функций отклика $r_{j_0}^*(\dots)$, описывающих зависимость r_{j_0} от небольшого числа переменных (обычно одной, двух или, реже, трех) при фиксированных значениях всех остальных. Например, частную функцию отклика на факторы x_1 и x_2 при фиксированных остальных $v_1 = v_1^*, \dots, v_k = v_k^*, x_3 = x_3^*, \dots, x_n = x_n^*$ можно задать формулой

$$r_{j_0}^*(x_1, x_2) = r_{j_0}(v_1^*, \dots, v_k^*, x_1, x_2, x_3^*, \dots, x_n^*). \quad (\text{VII.19})$$

Для иллюстрации на рис. VII.3 представлен график изолиний частной функции отклика удельной скорости изменения плотности популяции рисового долгоносика *Calandra oryzae* на температуру и влажность среды обитания.

Опыт изучения влияния факторов среды на рост популяций организмов разных видов показывает, что для независимой от

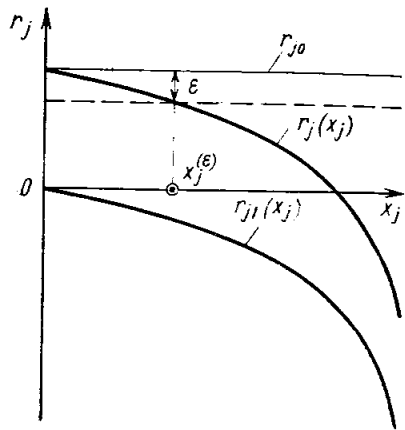


Рис. VII.2. Разложение удельной скорости изменения плотности популяций $r_j = r_j(\dots, x_{j-1}, x_j, x_{j+1}, \dots)$ на независимую $r_{j0} = r_{j0}(\dots, x_{j-1}, x_{j+1}, \dots)$ и зависящую $r_{j1} = r_{j1}(\dots, x_{j-1}, x_j, x_{j+1}, \dots)$ от плотности популяции x_j компоненты: $r_j = r_{j0} + r_{j1}$.

Задавшись достаточно малым положительным числом ϵ , находим значение плотности популяции x_j^ϵ , такое, что при $0 \leq x_j \leq x_j^\epsilon$ величина $r_j(\dots, x_j, \dots)$ будет отклоняться от r_{j0} не более чем на ϵ , что позволяет использовать константу r_{j0} для приближенного расчета динамики популяции на начальной стадии роста

принимает свое максимальное значение r_{j0}^m :

$$r_{j0}^m = r_{j0}(\hat{v}_1, \dots, \hat{v}_k, \hat{x}_1, \dots, \hat{x}_n) = \max_{(v_1, \dots, v_k, x_1, \dots, x_n)} \{r_{j0}(v_1, \dots, v_k, x_1, \dots, x_n)\}, \quad (\text{VII.20})$$

которое показывает максимально возможную удельную скорость роста, соответствующую гипотетическому случаю отсутствия влияния особей популяции друг на друга. В частности, для рисового долгоносика максимальное значение $r^m = 0,8$ (1/нед) достигается при температуре $\hat{x}_1 = 29^\circ\text{C}$ и влажности зерна $\hat{x}_2 = 14\%$.

Для каждого вида организмов величина r_j^m служит важнейшей биологической характеристикой, отражающей способность популяций, обусловленную внутренними свойствами образующих

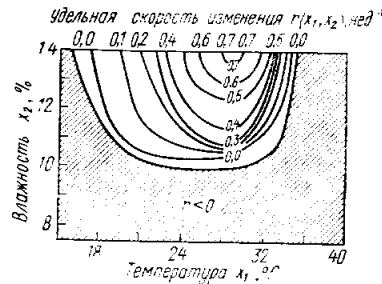


Рис. VII.3. Изолинии частной функции отклика удельной скорости изменения плотности популяции рисового долгоносика *Calandra oryzae* на температуру и влажность среды обитания (по Birch, 1953)

плотности компоненты удельной скорости прироста $r_{j0}(\dots)$ существует оптимальная комбинация факторов $(\hat{v}_1, \dots, \hat{v}_k, \hat{x}_1, \dots, \hat{x}_n)$, на которой функция $r_{j0}^m(\dots)$

ее элементов — особей, к увеличению численности при оптимальных экологических условиях. Следуя Р. Чэпмену (Chapman, 1928), величину r_j^m называют биотическим потенциалом данного вида.

Как видно из графика, представленного на рис. VII.4, величина r^m сильно меняется в зависимости от массы особи: от $10^{2,5}$ у вирусов и до $10^{-2,9}$ 1/сут у крупных млекопитающих.

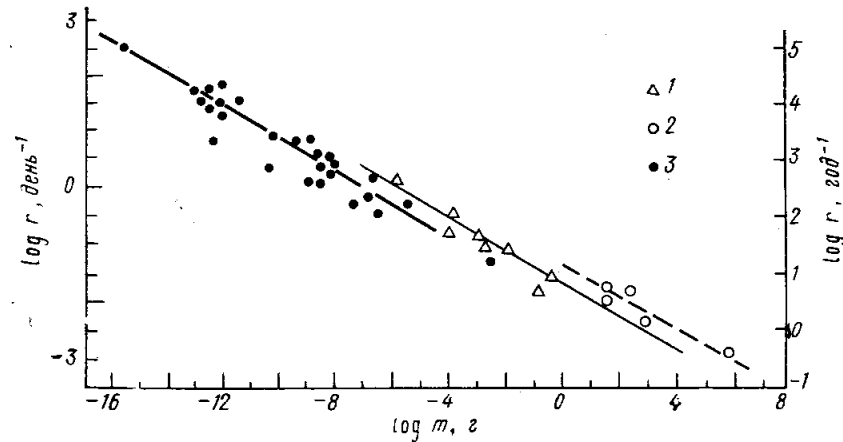


Рис. VII.4. Зависимость биотического потенциала r^m от веса особи m для разных видов животных (по Fenchel, 1974). 1 — холоднокровные; 2 — теплокровные; 3 — одноклеточные

Если в течение рассматриваемого периода $t_0 \leq t \leq t_1$ будут поддерживаться условия, при которых реализуется максимальное значение удельной скорости прироста, равное r_j^m , то вынося в формуле (VII.18) постоянную величину $r_{j0}(\dots) = r_j^m$ из-под знака интеграла и интегрируя, получаем уравнение кривой максимально быстрого роста популяции данного вида, когда он полностью раскрывает свой биотический потенциал:

$$x_j(t) = x_j(t_0) \cdot \exp(r_j^m(t - t_0)). \quad (\text{VII.21})$$

На рис. VII.5 представлена серия кривых, описываемых уравнением (VII.21) при начальной плотности $x_j(t_0) = 2$ и значениях $r_j^m = 0; 0,2; 0,4; 0,6; 0,8$ и $1,0$, которые служат иллюстрацией экспоненциального (так называется рост по уравнению (VII.21)) возрастания плотности популяции.

Определяя коэффициент умножения плотности j -той популяции за единицу времени $\Delta t = 1$ формулой

$$\lambda_j = \frac{x_j(t+1)}{x_j(t)} \quad (\text{VII.22})$$

и применяя ее к экспоненциально растущей популяции с биотиче-

ским потенциалом r_i^m , получаем, что λ_i^m и r_i^m связаны соотношением

$$\lambda_i^m = e^{r_i^m}, \text{ т. е. } r_i^m = \ln \lambda_i^m. \quad (\text{VII.23})$$

С помощью коэффициента умножения за единицу времени (λ_i^m) уравнение экспоненциального роста (VII.21) можно представить в форме

$$x_j(t) = x_j(t_0) \cdot [\lambda_j^m]^{(t-t_0)}, \quad (\text{VII.24})$$

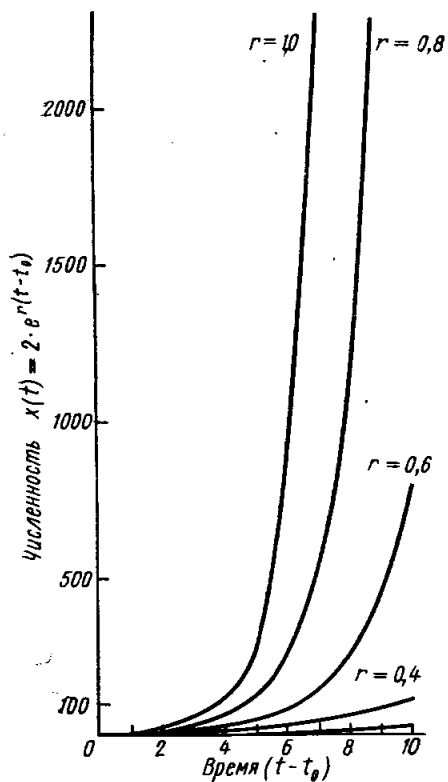


Рис. VII.5. Кривые экспоненциального роста по уравнению $x(t) = x(t_0) \cdot e^{r(t-t_0)}$ при различных значениях показателя r

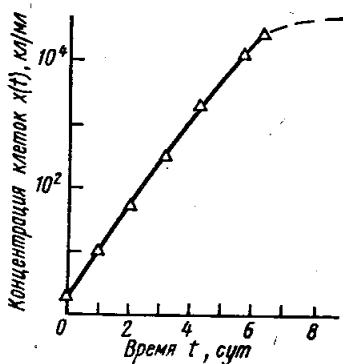


Рис. VII.6. Кривая роста лабораторной культуры морских диатомовых водорослей $r^m \approx 1.5 \text{ сут}^{-1}$ (Хайлов (ред.), 1971)

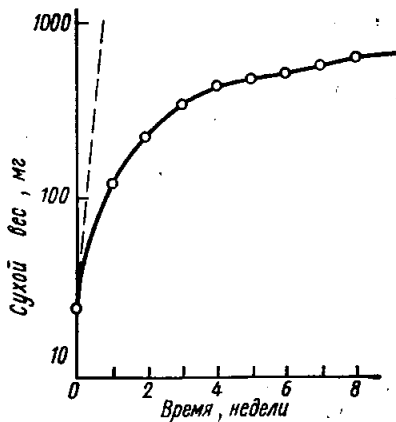


Рис. VII.7. Кривая роста лабораторной культуры яски *Lemna minor* $r^m = 0.24 \text{ сут}^{-1}$. Пунктир — направление касательной в начальной точке роста (по Clatwothy, Harper, 1962)

т. е. уравнением геометрической прогрессии с первым членом $x_j(t_0)$ и показателем λ_j^m .

Удивительная способность популяций организмов некоторых видов к быстрому росту численности при особо благоприятных условиях была известна еще древним египтянам и грекам (см., например, «Историю животных» Аристотеля); этот вопрос рассматривал также Макиавелли (ок. 1525 г.) и позднее Бюффон (1751). Ч. Дарвин распространил идею геометрического роста на все виды животных и растений, положив постулат о высоком репродуктивном потенциале видов в основу своей теории естественного отбора. В «Происхождении видов» он писал: «Не существует ни одного исключения из правила, согласно которому любое органическое существо естественно размножается в такой прогрессии, что если бы оно не подвергалось истреблению, то потомство одной пары покрыло бы всю землю...» (Дарвин, 1937, с. 158—159).

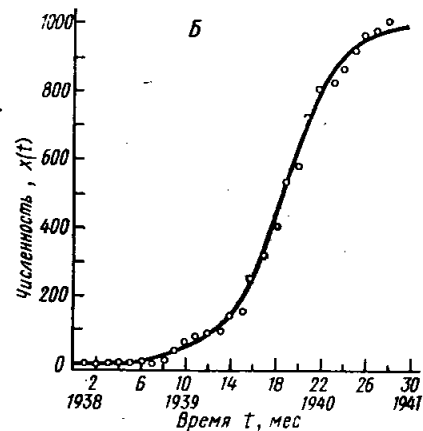
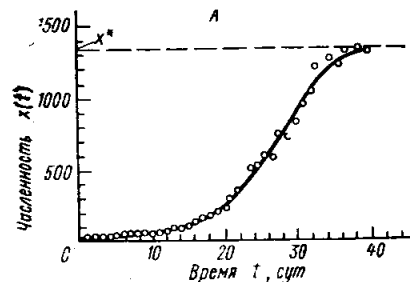


Рис. VII.8. Экспоненциальный рост популяций беспозвоночных. А — гидра *Chlorohydra viridissima*, $r^m = 0.21 \text{ сут}^{-1}$ (по Bick, 1964; Б — бразильские муравьи *Atta sexdens rubropilosa* $r^m \approx 0.37 \text{ мес}^{-1}$ (по Bitancourt, 1941)

Ч. Дарвин обратил внимание, что существуют свидетельства более убедительные, чем одни только теоретические вычисления, — известны многочисленные случаи поразительно быстрого размножения некоторых животных в природном состоянии, когда условия почему-либо им особенно благоприятствовали в течение двух или трех последующих лет... Также и с растениями: известны примеры завезенных растений, распространившихся на протяжении целых островов в период менее десяти лет. ... Очевидное объяснение этим фактам следует, по Ч. Дарвину, искать в условиях, которые были крайне благоприятны для отдельных видов, вследствие чего старые и молодые особи менее подвергались истреблению, и почти все молодые особи могли беспрепятственно плодиться. Геометрическая прогрессия их размножения очень просто объясняет быстрое возрастание их численности и широкое расселение на новой территории.

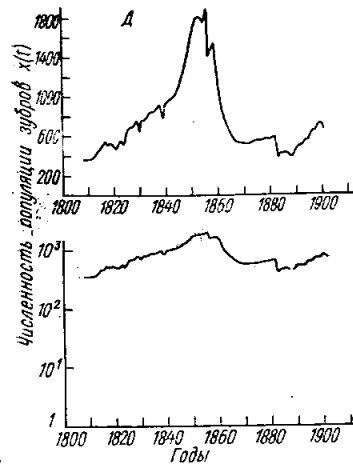
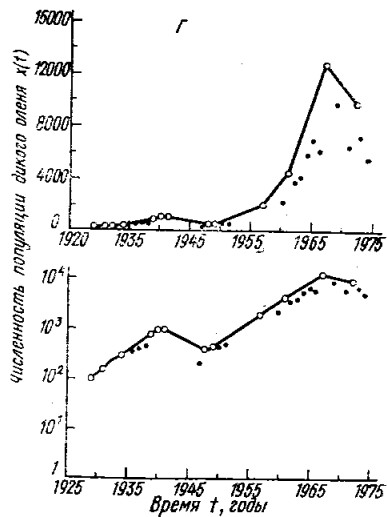
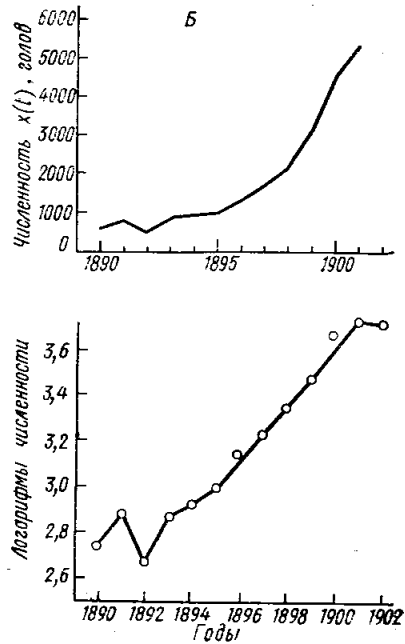
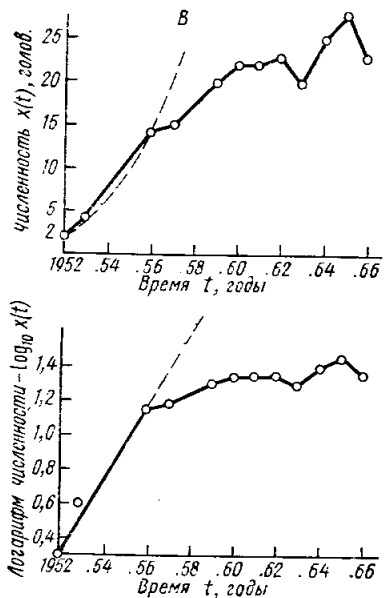
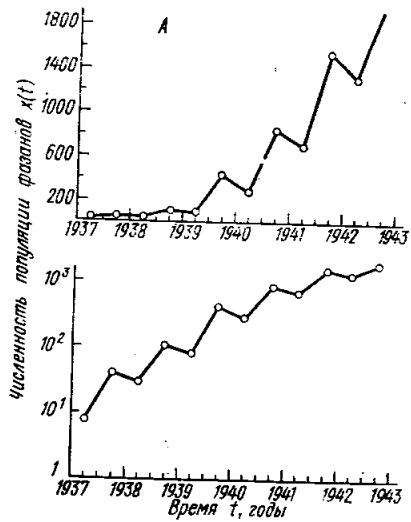


Рис. VII.9. Экспоненциальный рост популяций некоторых позвоночных животных. А — обыкновенный фазан *Phasianus colchicus* на Протекшен Айленд (шт. Вашингтон, США), $r^m \approx 1.2 \text{ год}^{-1}$; Б — обыкновенная косуля *Capreolus capreolus* в Гатчине, $r^m \approx 0.27 \text{ год}^{-1}$; В — волк *Canis lupus* на о. Ройал (оз. Верхнее, США), $r^m \approx 0.49 \text{ год}^{-1}$; Г — дикий северный олень *Rangifer tarandus* на Кольском п-ве, $r^m \approx 0.19 \text{ год}^{-1}$; Д — зубр *Bos bonasus* в Беловежской пуще, $r^m \approx 0.04 \text{ год}^{-1}$

Как свидетельствуют примеры, представленные на рис. VII.6—VII.9, J-образные участки экспоненциального роста на начальном этапе развития популяции встречаются у представителей самых разных таксонов — микроорганизмов, растений, беспозвоночных и позвоночных животных.

С помощью логарифмического преобразования кривой динамики популяции можно получить удобный графический метод определения интервала экспоненциального роста и приближенной оценки величины биотического потенциала r_j^m данного вида. Действительно, логарифмируя обе части уравнения (VII.21) по основанию натуральных логарифмов, получаем

$$\ln x_j(t) = \ln x_j(t_0) + r_j^m \cdot (t - t_0), \quad (\text{VII.25})$$

т. е. на участке экспоненциального роста логарифм численности является линейной функцией времени t . Поэтому на графике с логарифмическим масштабом по оси ординат участок экспоненциального роста будет изображаться прямой линией, причем коэффициент r_j^m равен тангенсу угла наклона этой прямой к оси абсцисс. Как следствие формулы (VII.25) получаем для оценки r_j^m выражение

$$r_j^m \approx \frac{\ln x_j(t'') - \ln x_j(t')}{t'' - t'}. \quad (\text{VII.26})$$

где t' и t'' — начальный и конечный моменты интервала экспоненциального роста, а $x_j(t')$ и $x_j(t'')$ — соответствующие им значения численности популяции.

Прекращение экспоненциального роста, наступающее рано или поздно на всех приведенных кривых динамики популяций, объясняется снижением величины r_j по сравнению с r_j^m вследствие отклонения экологических факторов от оптимальных или достижения такой плотности популяции, когда становится существенным влияние зависящих от плотности факторов, приводящих к снижению рождаемости и увеличению смертности.

Итоговое воздействие независимых и зависимых от плотности внешних для данной популяции факторов (к последним относятся процессы взаимодействия популяции с другими популяциями эко-

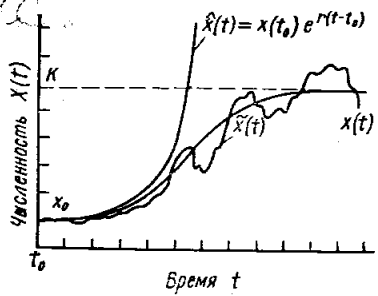


Рис. VII.10. Экспоненциальный рост нелIMITированной популяции, полностью реализующей свой биотический потенциал (кривая $\hat{x}(t)$), под действием зависящих от плотности факторов переходит в кривую роста лимитированной популяции, численность которой ограничивается емкостью среды K (кривая $x(t)$), идеальная S-образная форма которой под влиянием независимых от плотности факторов переходит в фактически наблюдаемую кривую $\tilde{x}(t)$

системы — хищничество, паразитизм, конкуренция, разные типы симбиотических отношений), а также внутривидовых взаимодействий (конкуренция за пищу, территорию, и другие ресурсы, разные формы стресса, агрессия, каннибализм и т. д.) можно

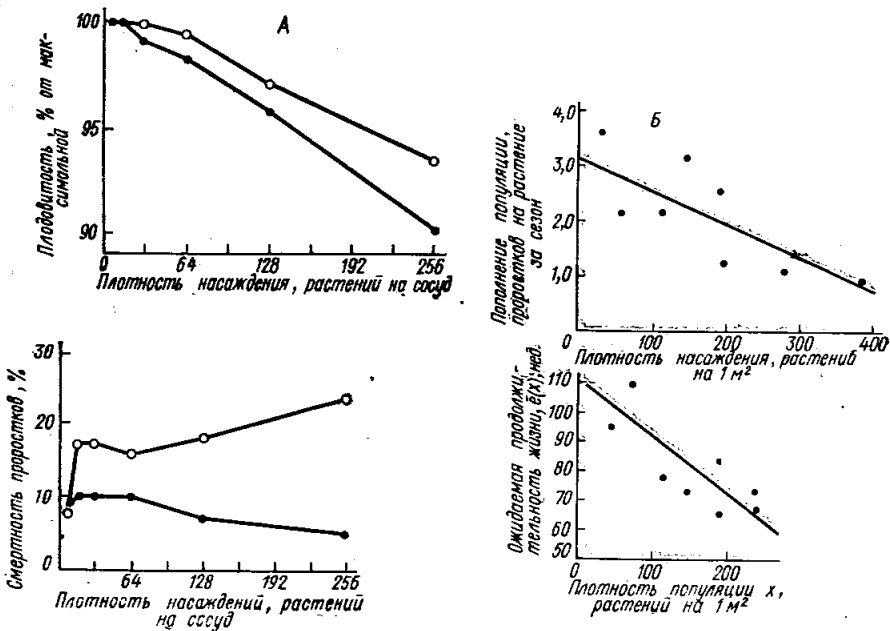


Рис. VII.11. Зависимость плодовитости и смертности от плотности популяции у растений.

А — одновидовые посевы *Avena fatua* (вверху) и *A. barbata* (внизу) (по Marshall, Jain, 1969); Б — популяции лютика ползучего *Ranunculus repens* в естественных условиях экосистемы прибрежного злаковника (по Sarukhan, 1971)

представить в виде следующей схемы, изображенной на рис. VII.10. В начале роста в условиях невысокой плотности популяции и хорошей обеспеченности необходимыми ресурсами популяция ре-

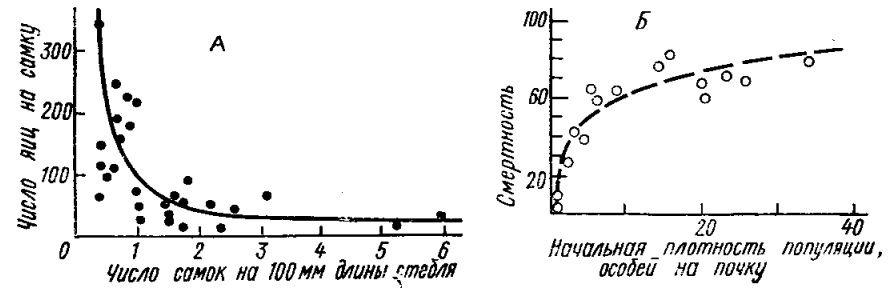


Рис. VII.12. Влияние плотности популяции на плодовитость (А) и смертность (Б) личинок *Arytaina spartii* (по Watmough, 1968)

лизует свой биотический потенциал, демонстрируя экспоненциальный рост. Однако по мере увеличения плотности усиливается действие тормозящих рост внешних и внутренних факторов, в результате чего плотность поддерживается на некотором свойственном данной экосистеме уровне, называемом «емкостью среды» по отношению к этой популяции (вспомним «створки щели» для ниши

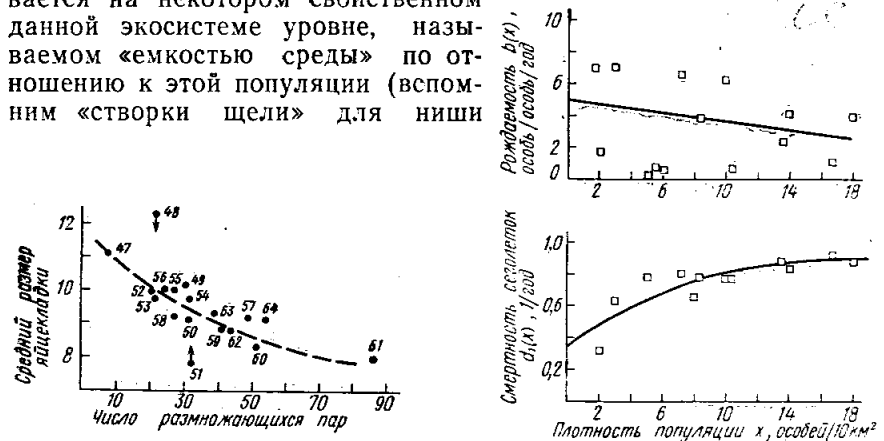


Рис. VII.13. Зависимость среднего размера кладки от численности популяции большой синицы *Parus major* в лесу Марли Вуд (стрелками отмечен необычно ранний или поздний сезон) (по Lack, 1966)

Рис. VII.14. Зависимость рождаемости и смертности белки *Sciurus vulgaris* в Восточных Саянах от плотности популяции (по Любецкой, 1976)

вида), отклоняясь от нее в ту или иную сторону под действием различных факторов (прежде всего, экзогенных метеорологических). Данная схема позволяет в общих чертах описать динамику

широкого круга популяций самых разных видов, хотя в некоторых случаях картина динамики может иметь более сложный характер (колебательный, или хаотически-импульсный), на чем мы специально остановимся несколько ниже.

Наиболее распространенной формой влияния плотности следует признать падение рождаемости и монотонное увеличение смертности по мере возрастания плотности популяции. Это иллюстрируют представленные на рис. VII.11—VII.14 данные, относящиеся к популяциям растений, насекомых, птиц и млекопитающих. В то же время известны примеры иной формы зависимости частных функций отклика рождаемости и смертности от плот-

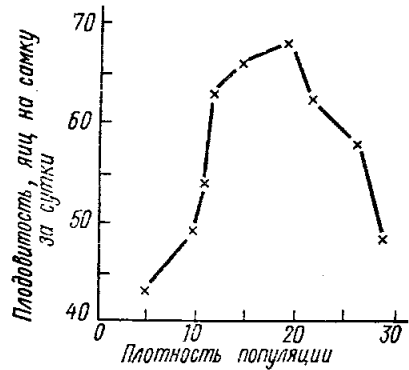


Рис. VII.15. Влияние плотности популяции на плодовитость бабочки *Anagasta kuhniella*: плодовитость падает при отклонении от оптимальной плотности $x^*=20$ как в сторону уменьшения, так и в сторону увеличения (кривая «типа Олли») (по Uilyett, 1945)

ности популяции. Например, на рис. VII.15 показан график зависимости рождаемости у бабочки *Anagasta kuhniella* от плотности популяции, имеющий форму так называемой кривой «типа Олли», названной в честь известного американского эколога W. S. Allee. Эта кривая характеризуется наличием некоторой «оптимальной» плотности, отклонение от которой в сторону уменьшения или увеличения свидетельствует о «недонаселенности» или

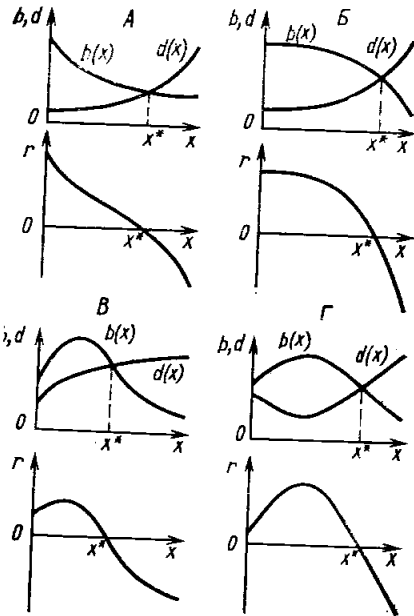


Рис. VII.16. Некоторые характерные типы зависимости рождаемости b , смертности d и удельной скорости изменения r от плотности популяции x : монотонное изменение (А, Б) и немонотонное изменение (В, Г) популяционно-динамических характеристик с возрастанием плотности популяции; через x^* обозначена плотность, с достижением которой прекращается рост популяции (так называемая емкость среды).

«перенаселенности» биотопа соответственно, что в обоих случаях проявляется в снижении рождаемости.

Изменение рождаемости и смертности с ростом плотности приводит к изменению и удельной скорости прироста популяции как разности этих двух показателей. Как правило, $r_j(\dots, x_j, \dots)$ убывает с ростом плотности x_j , причем характер убывания определяется соотношением кривых $b_j(\dots, x_j, \dots)$ и $d_j(\dots, x_j, \dots)$ (рис. VII.16).

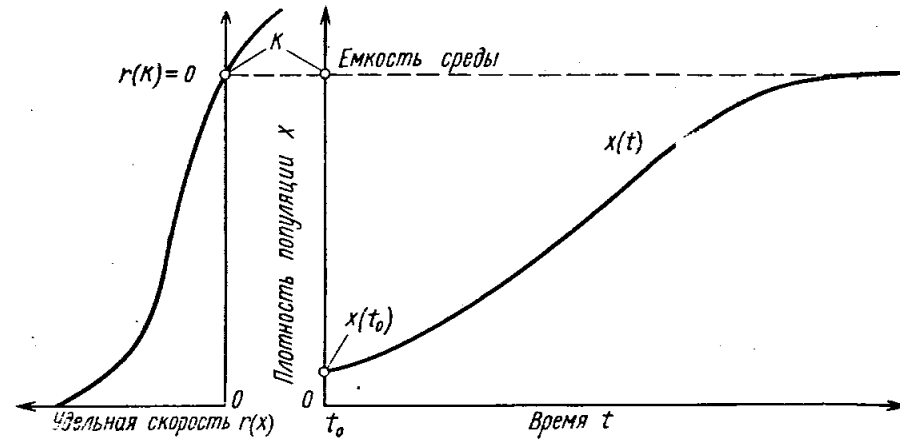


Рис. VII.17. Функция $r=r(x)$ и S-образная кривая роста плотности популяции. Емкость среды K находится как корень уравнения $r(x)=0$

При монотонном убывании удельной скорости $r_j(\dots, x_j, \dots)$ с ростом плотности популяции кривая динамики плотности приобретает характерную S-образную форму, приближающуюся к асимптотическому уровню, соответствующему стационарному значению плотности $x_j=K_j$, при котором $r_j(\dots, x_j, \dots)=0$ (рис. VII.17).

Рассмотрим S-образные кривые динамики некоторых популяций, приведенные на рис. VII.18. Зависящие от плотности факторы, останавливающие наблюдающийся в начале экспоненциальный рост этих популяций, имеют различную природу, тем не менее результирующие кривые приобрели похожую форму, характеризующуюся наличием точки перегиба и выходом на плато насыщения. Высота плато определяется максимальной плотностью популяции данного вида, которая может устойчиво существовать в данной экосистеме. Как уже говорилось, эта величина обозначается через K_j и носит название «емкости среды» (по терминологии, заимствованной из учения о пастбищном хозяйстве, где емкостью пастбища называют максимальную плотность содержания животных, при которой еще сохраняется способность расительности к восстановлению и, таким образом, обеспечивается длительное поддержание высокого поголовья).

Если высота плато K_j на кривой роста популяции определяется емкостью среды, то крутизна S-образной кривой и положение точки перегиба зависят от соотношения кривых рождаемости и смертности, т. е. в конечном счете от формы частной функции отклика удельной скорости изменения на плотность популяции:

$$r_j = r_j(\dots, x_j, \dots). \quad (\text{VII.27})$$

Таким образом, при доминировании зависящих от плотности факторов, когда $r_j(\dots, x_j, \dots) > 0$, для количественного описания

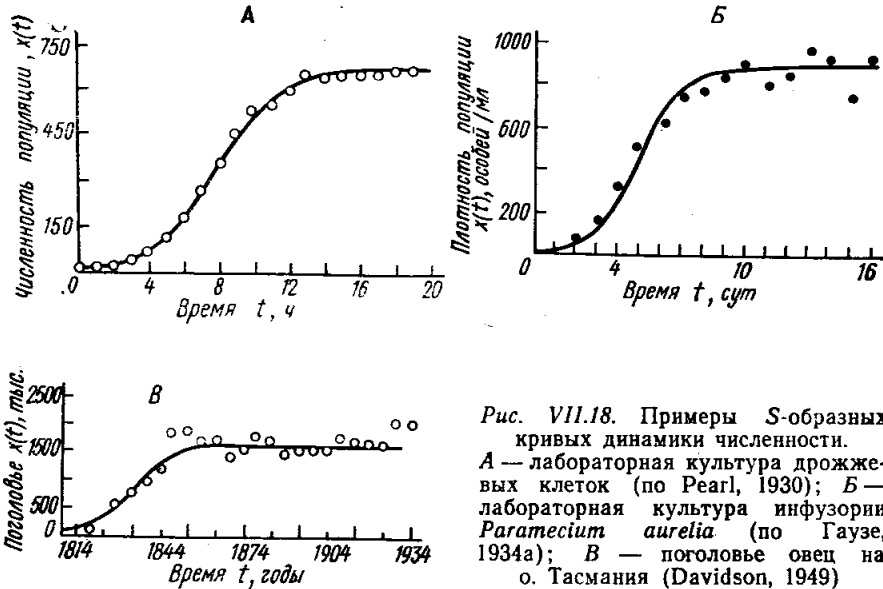


Рис. VII.18. Примеры S-образных кривых динамики численности. А — лабораторная культура дрожжевых клеток (по Pearl, 1930); Б — лабораторная культура инфузории *Paramecium aurelia* (по Гаузе, 1934а); В — поголовье овец на о. Тасмания (Davidson, 1949)

S-образной кривой роста популяции необходимо знать математическую форму нелинейной компоненты $r_j(\dots, x_j, \dots)$.

Простейшая зависимость удельной скорости прироста от плотности популяции, приводящая к S-образному виду кривой динамики, может быть получена при постоянной рождаемости и смертности, линейно возрастающей с ростом плотности:

$$\left\{ \begin{array}{l} b_j = b_{j_0} \\ d_j = d_j(x_j) = d_{j_0} + \beta \cdot x_j \end{array} \right\}, \quad (\text{VII.28})$$

где d_{j_0} — независимая от плотности минимальная смертность, а β — коэффициент пропорциональности. Вычисляя для этого случая величину r_j , получаем

$$r_j(x_j) = b_j - d_j(x_j) = b_{j_0} - d_{j_0} - \beta \cdot x_j. \quad (\text{VII.29})$$

Вводя максимальную удельную скорость роста, которая в данном случае выражается в виде разности рождаемости и минимальной смертности: $r_j^m = b_{j_0} - d_{j_0}$, зависимость удельной скорости роста от плотности популяции можно представить следующим образом:

$$r_j(x_j) = r_j^m - \beta \cdot x_j. \quad (\text{VII.30})$$

Наконец, принимая обозначение $K_j = \frac{r_j^m}{\beta}$, получаем, что

$$r_j(x_j) = r_j^m \left(1 - \frac{x_j}{K_j}\right). \quad (\text{VII.31})$$

Используя эту зависимость, приходим к общепринятой форме уравнения динамики популяции в среде с ограниченными ресурсами:

$$\frac{dx_j}{dt} = r_j^m \cdot x_j \left(1 - \frac{x_j}{K_j}\right). \quad (\text{VII.32})$$

Это уравнение называется уравнением Ферхюльста — Пёрла в честь бельгийского ученого П. Ферхюльста, который впервые предложил его для описания динамики человеческого населения (Verhulst, 1838) и американского эколога Р. Пёрла (Pearl, Reed, 1920; Pearl, 1925, 1928), который также получил это уравнение и широко использовал его для описания динамики биологических популяций. Кроме того, учитывая исторический приоритет, уравнение (VII, 32) называют логистическим, как это делал сам П. Ферхюльст.

Логистическое уравнение имеет аналитическое решение, которое может быть записано как

$$x_j(t) = \frac{K_j}{1 + \frac{K_j - x_j^0}{x_j^0} e^{-r_j^m(t-t_0)}} \quad (\text{VII.33})$$

и определяется тремя независимыми параметрами x_j^0 , K_j и r_j^0 . Первый из них указывает начальное значение численности x_j при $t=t_0$, второй — высоту плато насыщения, к которому стремится $x_j(t)$ при $t \rightarrow \infty$ (т. е. предельную для данного вида численность популяции), а r_j^m задает крутизну начального роста.

Для прояснения экологического содержания коэффициентов r_j^m и K_j заметим, что формула (VII.30) представляет собой разложение удельной скорости роста на независимую ($r_{j_0} = r_j^m$) и зависящую ($r_{j_1}(x_j) = -\beta x_j$) от плотности аддитивные компоненты, причем при $x_j \rightarrow 0$ и $r_{j_1}(x_j) \rightarrow 0$. Поэтому, как указывалось выше (см. стр. 177), при малой исходной плотности x_j^0 начальный рост популяции будет почти экспоненциальным с показателем экспоненты r_j^m , так что этот параметр является не чем иным, как биотическим потенциалом рассматриваемой популяции.

С возрастанием времени второе слагаемое в знаменателе формулы (VII.33) стремится к нулю (при $a > 0$ из $t \rightarrow +\infty$ следует $e^{-at} \rightarrow 0$), в результате чего решение $x_j(t)$ асимптотически приближается к K_j . Таким образом, параметр K_j характеризует емкость среды по отношению к данной популяции и выражается в соответствующей данной емкости среды предельной численности этой популяции.

Как свидетельствует ряд примеров, представленных на рис. VII.18, подбирая коэффициенты x_j^0 , K_j и r_j^m , можно более или менее удовлетворительно (хотя и a posteriori) описывать динамику популяции разных организмов — от одноклеточных до высших представителей растительного и животного царств. Это дало возможность некоторым экологами довоенного времени рассматривать логистическое уравнение в качестве основного закона динамики биологических популяций. Сегодня хорошо известно, что ни логистическое уравнение, ни его всевозможные модификации (например, учет запаздывания во времени) не могут претендовать на эту роль (Смит, 1976). Уравнение логистического роста следует рассматривать как одну из возможных моделей описания популяционной динамики, средствами которой удобно получать феноменологическое описание кривых роста популяций. По этой причине его применение вполне допустимо и широко практикуется в экологических исследованиях. S-образная (и, в частности, логистическая) форма кривых роста характерна для популяций, существующих в относительно постоянных внешних условиях, когда допустимо рассматривать в качестве удельной скорости изменения r_j частную функцию отклика на плотность популяции $r_j = r_j^*(x_j) = r_j(v_1^*, \dots, v_k^*, x_1^*, \dots, x_{j-1}^*, x_j, x_{j+1}^*, \dots, x_n^*)$, отвечающую фиксированным значениям остальных экологических факторов

$$v_1 = v_1^*, \dots, v_k = v_k^*, x_1 = x_1^*, \dots, x_{j-1} = x_{j-1}^*, x_{j+1} = x_{j+1}^*, \dots, x_n = x_n^*.$$

Если же в течение рассматриваемого периода значения этих факторов существенно изменяются, картина динамики плотности может заметно отличаться от S-образной, отражая все разнообразие хода изменения экзогенных для всей экосистемы v_1, \dots, v_k или внутрисистемных, но внешних по отношению к данной популяции факторов $x_1, \dots, x_{j-1}, x_{j+1}, \dots, x_n$. Например, виды с высоким биотическим потенциалом, но относительно узкой зоной его реализации в пространстве экологических факторов, при колебаниях условий среды могут давать нерегулярные всплески численности, достигающие огромной амплитуды, как это иллюстрируют данные учета плотности популяции бабочки *Dendrolimus pini* в хвойных лесах Центральной Европы (рис. VII.19).

Среди экзогенных факторов, определяющих динамику биологических популяций, решающая роль принадлежит метеорологическим показателям. Весьма показательным примером контролирующего влияния погоды служат данные многолетнего изучения дина-

мики популяции трипсов (*Thrips imaginis*) — насекомых, обитающих на розах в садах Австралии (Andrewartha, Birch, 1954). В начале вегетационного сезона с наступлением благоприятной погоды популяция трипсов начинает увеличиваться, следуя классической S-образной кривой (рис. VII.20). Этот рост продолжается до того момента (разного в разные годы), когда внезапное наступление неблагоприятной погоды (в условиях Австралии — засухи) как бы «срывает» популяцию с S-образной кривой. Ее

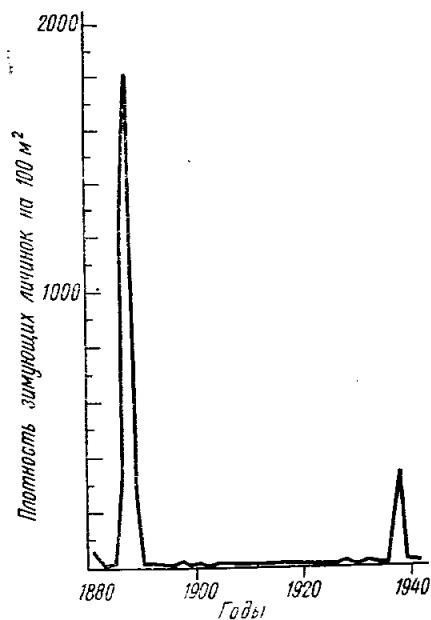


Рис. VII.19. Динамика численности зимующих личинок бабочки *Dendrolimus pini* в хвойных лесах в окрестностях Летцлингена, округ Магдебург, ГДР, в 1880—1940 гг. (Schwerdtfeger, 1941)

численность резко снижается и к концу сезона опять достигает низких значений, при которых популяция переживает неблагоприятный период.

Кроме насекомых, в отношении которых этот вопрос исследовался наиболее широко и всесторонне, известны убедительные примеры «климатического» контроля популяций других животных, а также растений и микроорганизмов (рис. VII.21). Весь опыт развития экологии подтверждает вывод Б. П. Уварова (Uvarov, 1931), который подчеркивал, что изучение динамического баланса вида без учета климатических условий среды его обитания свидетельствует об отсутствии научного подхода к явлению.

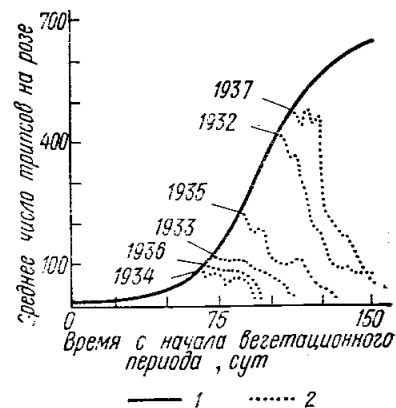


Рис. VII.20. Влияние климата на динамику популяции трипсов *Thrips imaginis*, обитающих в цветках розы в садах Австралии. 1 — ожидаемая S-образная кривая роста популяции при благоприятных условиях, определяемая емкостью среды; 2 — спад численности после наступления засухи (в разное время в разные годы) (Davidson, Andrewartha, 1954)

Вместе с экзогенными (климатическими и др.) факторами важное, а в некоторых случаях определяющее воздействие на динамику популяций оказывают свойства других компонентов экосистемы, выше обозначавшихся переменными $x_1, \dots, x_m, x_{m+1}, \dots, x_n$, среди которых первые (до индекса m включительно) соответствуют плотностям популяций других видов экосистемы, а остальные — свойствам ее неживых компонентов (локальной атмосферы, почвы и др.). Вопросы описания воздействия других популяций экосистемы, а также ее неживых ком-

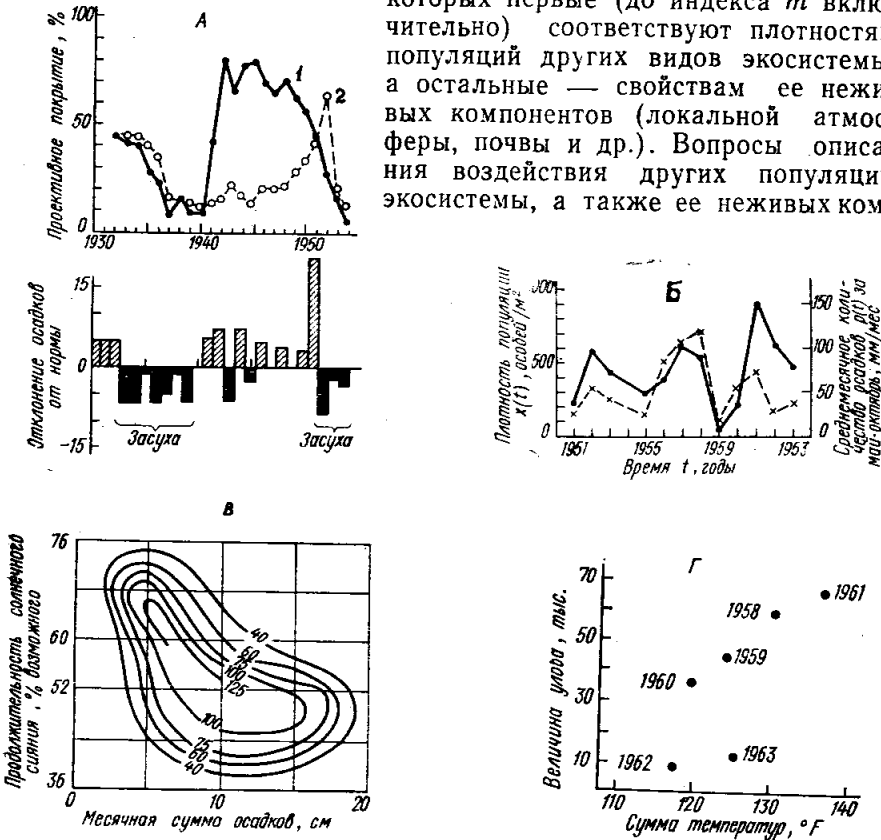


Рис. VII.21. Действие климатических условий на динамику популяций разных групп организмов.

А — влияние атмосферного увлажнения на злаки в низкотравной прерии США, шт. Канзас: Бизонова трава *Buchloe dactyloides* (черные кружки) как более мезофильный вид, заметно снижает обилие в засушливые годы, но быстро восстанавливает численность во влажные периоды; более ксерофитная грамова трава *Bouteloua gracilis* (полые кружки) преобладает в засушливые годы (Weaver, Albertson, 1956); Б — влияние количества атмосферных осадков за теплый период (май—октябрь) на численность дождевых червей (*Allolobopora caliginosa*, *A. chlorotica*, *A. rosea* составляют 90% населения) в экосистеме пастбища в Уэльсе (по Satchell, 1967); В — связь между активностью размножения лугового тетерева *Tympanuchus cupido* (по численности токующих самцов весной) и количеством атмосферных осадков и продолжительностью солнечного сияния в апреле предшествующего года (по Shelford, Yeater, 1955); Г — зависимость размеров улова взрослых миног в южных притоках оз. Верхнее от суммы минимальных среднемесячных температур апреля—июня в г. Маркетт (шт. Мичиган), измеренных за 6 лет до лова (по Уатту, 1973)

понентов будут подробно рассмотрены в последующих двух главах учебника.

Подводя итог проблеме описания динамики популяции на уровне полного агрегирования, можно заключить, что успех этой работы определяется прежде всего достигнутой степенью адекватности выражения зависимостей рождаемости, смертности или удельной скорости роста популяции от наиболее существенных в той или иной ситуации экологических факторов. Когда такие связи удавалось установить, то построенные на их основе модели на уровне полного внутривидового агрегирования позволяли добиться удовлетворительного описания динамики плотности изучаемых популяций. Примером служат модели динамики популяций микроорганизмов (Monod, 1942, 1950), морского планктона (Riley et al., 1949) или промысловых рыб (Beverton, Holt, 1957). По сравнению с моделями типа «черного ящика», модели внутривидового агрегирования представляют собой значительный шаг вперед в направлении более совершенного описания реальных процессов, так как в них используются достаточно правдоподобные представления о механизмах экологических взаимодействий. Тем не менее для определенного круга задач метод полного внутривидового агрегирования оказывается слишком грубым, вследствие чего исследователям приходится обращаться к менее агрегированным моделям, отражающим наличие в популяции экологически различных групп особей. На внутривидовом уровне следует рассматривать динамику популяций с отчетливо выраженными особенностями возрастного и онтогенетического развития и связанного обычно с этими особенностями специфического функционирования в экосистеме.

ДИНАМИКА РАЗНОВОЗРАСТНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ. ВОЗРАСТНОЙ СОСТАВ ПОПУЛЯЦИИ

Метод полного внутривидового агрегирования с наибольшим успехом применяется при описании популяций, особи которых достаточно однородны в отношении возраста или стадий онтогенеза, как, например, однолетние растения, животные с непрерывающимися поколениями или микроорганизмы, в отношении которых вообще трудно говорить о возрасте отдельной особи. Однако имеется множество видов растений и животных, популяции которых в каждый момент времени состоят из особей разных возрастов или стадий онтогенетического развития, т. е. характеризуются разновозрастностью и онтогенетической гетерогенностью. В разном возрасте организмы предъявляют весьма различные требования к экологическим условиям и выполняют в экосистеме существенно различные функции, что особенно хорошо видно на примере насекомых. Для таких видов построение сколько-нибудь адекват-

ных популяционных моделей без учета возрастной гетерогенности оказывается невозможным.

Для обозначения возраста особи введем в употребление неотрицательную действительную переменную τ , которая в зависимости от выбираемого способа описания возрастных различий будет принимать дискретные или непрерывные значения и для каждого вида с индексом j ограничена максимальным для этого вида возрастом $\tau_{j, \max}$.

Рассмотрим сначала дискретный вариант, когда весь интервал возможных возрастов $[0, \tau_{\max}]$ с помощью возрастающей последовательности точек $0 < \tau^1 < \tau^2 < \dots < \tau^{m-1} < \tau^m = \tau_{\max}$ делится на m отрезков $[0, \tau^1], [\tau^1, \tau^2], \dots, [\tau^{m-1}, \tau^m]$. Все особи популяции распределяются на m возрастных групп таким образом, что организм, возраст которого τ попадает в интервал $[\tau_{i-1}, \tau_i]$, относится к группе с номером i ($i=1, \dots, m$).

Пусть общая численность популяции в момент времени t равна $x(t)$. Тогда, обозначая через $x_i(t)$ количество особей в i -той группе ($i=1, \dots, m$), общую численность $x(t)$ можно представить в виде суммы численностей всех возрастных групп:

$$x(t) = x_1(t) + \dots + x_m(t) = \sum_{i=1}^m x_i(t). \quad (\text{VII.34})$$

Теперь можно определить абсолютный возрастной состав популяции в момент времени t как m -мерный вектор

$$(x_1(t), \dots, x_m(t)), \quad (\text{VII.35})$$

координаты которого показывают значения численностей соответствующих возрастных групп в данный момент времени. Наряду с абсолютным для многих целей весьма показателен относительный возрастной состав популяции, который характеризуется вектором

$$(p_1(t), \dots, p_m(t)), \quad (\text{VII.36})$$

где $p_i(t) = \frac{x_i(t)}{x(t)}$ и выражает долю или процент, составляемый особями данной группы по отношению к общей численности популяции.

Для иллюстрации рассмотрим показатели абсолютного и относительного возрастного состава популяции калифорнийской секвойи (*Sequoia sempervirens*), представленные в табл. VII.1. Как видим, в количественном отношении преобладают особи первых двух возрастных групп, на которые приходится почти три четверти всей численности популяции. Это особенно хорошо видно на гистограмме возрастного распределения, приведенной на рис. VII.22. Казалось бы, выраженная левая асимметрия, отражающая преоб-

ладание молодых особей, свидетельствует о процветании популяции. Действительно, попытки получения оценки демографического состояния популяции по ее возрастному распределению неодно-

Таблица VII.1
Возрастной состав древостоя секвойи *Sequoia sempervirens*
(по Rog, 1966)

Номер возрастного класса i	Возрастной интервал (в годах) $\tau_{i-1} - \tau_i$	Число деревьев в данном классе x_i	Доля от общей численности p_i
1	0—20	1000	0.43
2	20—200	696	0.31
3	200—400	197	0.09
4	400—600	183	0.08
5	600—800	105	0.05
6	800—1000	65	0.03
7	1000	17	0.01
		2263	1.00

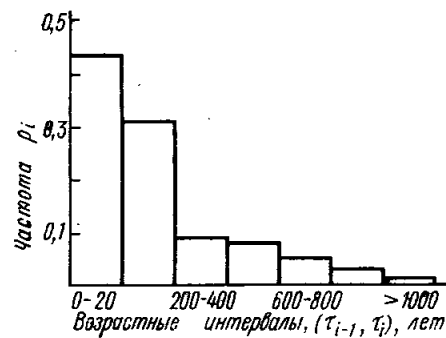


Рис. VII.22. Возрастной состав популяции калифорнийской секвойи *Sequoia sempervirens* (по данным табл. VII.1).

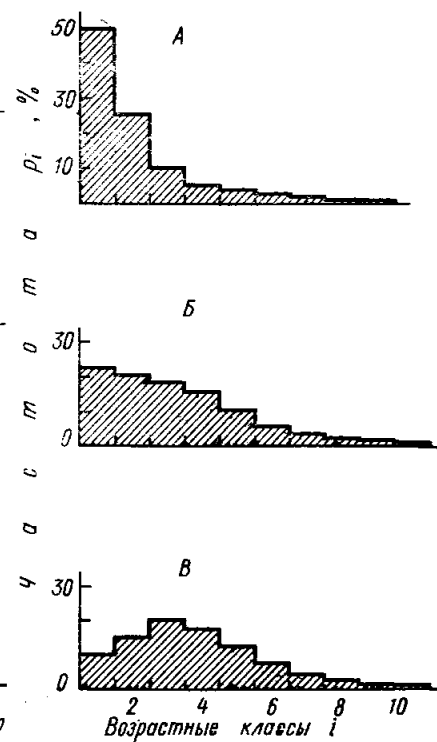


Рис. VII.23. Основные типы гистограмм возрастного состава популяций по Ф. Боденхеймеру. А — растущая, Б — стационарная, В — сокращающаяся популяция (по Bodenheimer, 1938, с изменениями)

кратно предпринимались различными исследователями. Например, для популяций животных Ф. Боденхеймер (Bodenheimer, 1938) выделял три основных типа возрастного распределения в популяции (рис. VII.23), полагая, что первый тип относится к растущим, второй к стационарным, а третий — к сокращающимся популяциям. На первый взгляд эти рассуждения представляются достаточно естественными, вследствие чего они были широко восприняты и вошли в учебники (например, Наумов, 1963). На самом

же деле эти рассуждения верны только односторонне, т.е. при переходе от I ко II и далее к III типу распределения по возрастам демографическое состояние популяции действительно ухудшается. Однако наличие у популяции возрастного распределения I типа еще отнюдь не свидетельствует о ее благополучии. В частности, упоминавшаяся выше популяция калифорнийской секвойи имеет именно такое распределение, тем не менее многие ученые считают положение североамериканских секвой далеко не благополучным и ставят вопрос о необходимости охраны этого уникального вида (Эренфельд, 1973). Как будет показано ниже, исчерпывающая характеристика демографического состояния популяции может быть дана только на основе сведений по возрастной рождаемости и смертности.

Деление популяции на возрастные группы осуществимо в тех случаях, когда организмы данного вида обладают признаками, позволяющими точно определить возраст особи, например годовичных колец деревьев и кустарников, слоев нарастания чешуи у рыб, рогов у копытных и т. д. К сожалению, подобные диагностические показатели существуют далеко не у всех видов. Кроме того, для эколога часто бывает важен не абсолютный возраст данной особи t , а достигнутая ею к этому возрасту стадия онтогенеза, в особенности для тех видов растений и животных, у которых скорость индивидуального развития определяется не столько возрастом, сколько условиями окружающей среды во время развития, например, для многих видов травянистых многолетников, для насекомых и т. д.

При популяционно-динамическом описании онтогенетического состава популяции необходимо прежде всего учитывать различия в способности особей к размножению. С этой целью обычно выделяется 3 группы особей: *a* — прегенеративных (молодых, еще не способных к размножению), *b* — генеративных (способных к размножению, хотя и необязательно размножающихся в данный момент) и *c* — постгенеративных (старческих, уже потерявших способность к размножению). В зависимости от особенностей жизненного цикла конкретного вида и при наличии надежных диагностических признаков каждая из этих больших групп, в свою очередь, может подразделяться на более мелкие категории. Например, при изучении популяций растений различают 11 онтогенетических состояний особей (Уранов, 1975): 1 — покоящийся зародыш; 2 — проростки и всходы; 3 — ювенильное; 4 — имматурное; 5 — виргинильное (в узком смысле) или молодое вегетативное; 6 — раннее генеративное; 7 — зрелое генеративное; 8 — позднее генеративное; 9 — субсенильное, или старое вегетативное, 10 — сенильное (старческое); 11 — состояние почти трупа.

Состояния 1—5 — прегенеративные, 6—8 — генеративные и 9—11 — постгенеративные.

Пусть все выделенные в популяции онтогенетические группы перенумерованы индексом i , изменяющимся от 1 до m , где 1 — но-

мер первой, а m — последней группы (в приведенной классификации А. А. Уранова $m=11$). Обозначив численность особей в каждой возрастной группе с номером i ($i=1, \dots, m$) в данный момент времени t через $x_i(t)$, по аналогии с вектором возрастного состава (VII.35), можно ввести вектор абсолютного онтогенетического состава

$$(\tilde{x}_1(t), \dots, \tilde{x}_m(t)) \quad (\text{VII.37})$$

и вектор относительного онтогенетического состава

$$(\tilde{p}_1(t), \dots, \tilde{p}_m(t)), \quad (\text{VII.38})$$

$$\text{где } \tilde{p}_i(t) = \frac{\tilde{x}_i(t)}{\tilde{x}(t)}$$

Примером подробного описания онтогенетического состава популяции многолетнего растения служат данные табл. VII.2, где показаны численность и процентное содержание всех перечисленных выше онтогенетических групп.

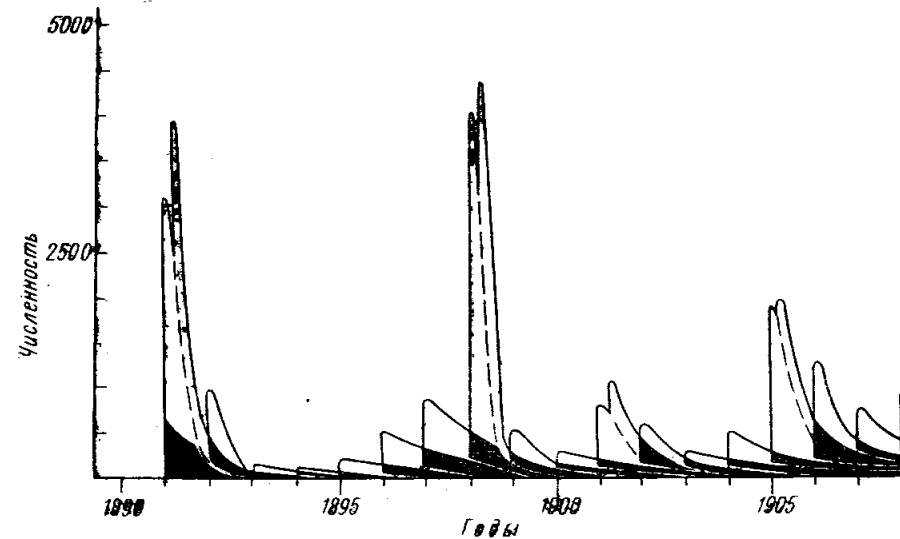


Рис. VII.24. Динамика численности и возрастного состава популяции белки в Гатчине (по Северцову, 1941)

С течением времени возрастной и онтогенетический состав популяции может существенно изменяться, как это видно из примеров, представленных на рис. VII.24 и в табл. VII.2, что приводит к необходимости количественного описания этого важнейшего с экологической точки зрения процесса. В зависимости от специфики изучаемого вида и задачи исследования целесообразно использование дискретной или непрерывной формы описания динамики возрастного состава.

Таблица VII.2

Поводничная динамика плотности $x(t)$ (особей на 50 м²) и онтогенетического состава $p_i(t)$ (%) целопопуляции овсеца Шелля *Helictotrichon Schellianum* в экосистеме заповедной горноклеверово-кострово-типчаковой степи в Пензенской области (по Чебуровой, 1977)

Годы t	Плотность популяции x	Онтогенетический состав (без учета семян)								
		прегенеративные				генеративные			постгенеративные	
		(p) p_a	(j) p_b	(im) p_c	(v) p_d	(g ₁) p_e	(g ₂) p_f	(g ₃) p_g	(s) p_h	(ss) p_{10}
1970	558	0.3	9.7	18.0	10	2.5	7.0	18.8	26.7	6.8
1971	306	1.7	2.6	14.8	15.6	1.7	2.9	8.2	32.3	20.6
1972	61	0.0	0.0	6.6	6.6	1.6	16.3	39.3	19.7	9.9
1973	302	1.9	2.9	0.6	2.4	0.0	8.7	28.9	42.1	12.5
1974	144	0.0	6.2	5.5	4.8	5.6	14.6	21.6	38.8	2.8

ДИСКРЕТНОЕ ОПИСАНИЕ ДИНАМИКИ ВОЗРАСТНОГО СОСТАВА ПОПУЛЯЦИИ

Будем, как и прежде, для простоты рассматривать популяцию, изолированную от других популяций того же вида, т. е. предположим, что иммиграция и эмиграция отсутствуют. Пусть популяция интересующего нас вида (его индекс в нумерации всех популяций экосистемы j предполагается фиксированным и ниже будет выписываться лишь в специально оговоренных случаях) подразделяется на m возрастных классов продолжительности $\Delta\tau_i = \tau_i - \tau_{i-1}$ и имеющих в каждый момент времени t численность $x_i(t)$ ($\tau_0 = 0 < \tau_1 < \dots < \tau_m = \tau_{\max}$; $i = 1, \dots, m$).

Задача описания динамики популяции с возрастным составом заключается в построении функций времени $x_1(t), \dots, x_m(t)$, характеризующих изменение численности всех возрастных групп, а следовательно, и общей численности популяции $x(t) = \sum_{i=1}^m x_i(t)$ на за-

данном интервале времени $t_0 \leq t \leq t_1$. Например, можно попытаться воспроизвести кривые динамики сеголеток, годовалых, двухлеток и т. д. для популяции белки в Гатчине в 1891—1908 гг. (см. рис. VII.24).

Наиболее надежный путь решения этой задачи состоит в построении количественного описания основных популяционно-динамических процессов, составлении на их основе динамических уравнений, отражающих совокупное влияние этих процессов на численность возрастных групп и, наконец, в решении и последующем исследовании этих уравнений.

Отличительная особенность задачи описания динамики популяции с возрастным составом заключается в том, что процессы размножения и гибели особей в ней определяются не только внешними для этой (j -той) популяции экологическими факторами ($v_1, \dots, v_k, x_1, \dots, x_{j-1}, x_{j+1}, \dots, x_n$) и ее суммарной численностью $x_j(t)$, как это было в модели полного внутривидового агрегирования (см. VII.7), но и зависят от возраста каждого класса и возрастного состава всей популяции. Говоря более формально, рождаемость и смертность в i -том возрастном классе j -той популяции представляют собой функции вида

$$b_{ji} = b_{ji}(v_1, \dots, v_k, x_1, \dots, x_{j-1}, x_{j+1}, \dots, x_n), \quad (VII.39)$$

$$d_{ji} = d_{ji}(v_1, \dots, v_k, x_1, \dots, x_{j-1}, x_{j+1}, \dots, x_n)$$

где (x_{j1}, \dots, x_{jm}) — вектор абсолютного возрастного состава.

Кроме процессов размножения и гибели в моделях разновозрастных популяций приходится учитывать возрастной переход (взросление, старение) особей из младших групп в старшие.

Переходя к количественным величинам, обозначим, как и раньше, через $B_i(\dots)$ и $D_i(\dots)$ абсолютные скорости увеличения и сокращения популяции за счет размножения и гибели особей в возрастной группе с номером i , т. е. с возрастом в интервале $[\tau_{i-1}, \tau_i)$. Далее, для $i=1, \dots, m-1$ введем в функцию $A_i(\dots)$, обозначающую скорость возрастного перехода особей из i -той в $(i+1)$ группу.

Примем во внимание, что новорожденные от родителей из всех возрастных классов попадают в первый возрастной класс и что уже существующие особи всех возрастов, кроме последнего, могут либо умереть, либо перейти в следующий возрастной класс, либо, наконец, пока остаться в прежнем классе. Учтем также, что особи последнего возрастного класса либо умирают, либо продолжают жить, оставаясь в том же классе. Тогда нетрудно убедиться в справедливости следующей системы дифференциальных уравнений, выражающей количественный баланс процессов увеличения и снижения численностей возрастных групп:

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx_{j1}}{dt} &= \sum_{i=1}^m B_i(\dots) - D_1(\dots) - A_1(\dots) \\ \frac{dx_{ji}}{dt} &= A_{i-1}(\dots) - D_i(\dots) - A_i(\dots) \quad (i = 2, \dots, m-1) \\ \frac{dx_{jm}}{dt} &= A_{m-1}(\dots) - D_m(\dots) \end{aligned} \right\} \quad (VII.40)$$

где в общем случае все функции $B_i(\dots)$, $D_i(\dots)$ и $A_i(\dots)$ могут зависеть как от внешних экологических факторов ($v_1, \dots, v_k, x_1, \dots, x_{j-1}, x_{j+1}, \dots, x_n$), так и от внутреннего возрастного состава популяции, т. е. от компонентов вектора (x_{j1}, \dots, x_{jm}) .

В дальнейшем для упрощения обозначений экзогенные переменные v_1, \dots, v_k и плотности отличных от j -той популяций $x_1, \dots,$

..., x_{j-1} , x_{j+1} , ..., x_n (от которых, в общем случае, зависят популяционно-динамические характеристики $B_j(\dots)$, $D_j(\dots)$ и $A_j(\dots)$), в явном виде фигурировать не будут, а для обозначения вектора возрастного состава рассматриваемой (j -той) популяции вместо (x_{j_1} , ..., x_{j_m}) будет применяться запись (x_1 , ..., x_m).

Поскольку по самому биологическому смыслу функций B_i , D_i и A_i они пропорциональны численности i -той возрастной группы целесообразно использовать соответствующие им удельные величины b_i , d_i , a_i , называемые функциями рождаемости, смертности и возрастного перехода для i -того возрастного класса и определяемые равенствами:

$$\left. \begin{aligned} B_i(\dots) &= b_i(\dots) \cdot x_i \\ D_i(\dots) &= d_i(\dots) \cdot x_i \\ A_i(\dots) &= a_i(\dots) \cdot x_i \end{aligned} \right\} \quad (\text{VII.41})$$

С помощью этих функций система уравнений динамики популяции с возрастным составом (5.40) может быть переписана в виде

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= \sum_{i=1}^m b_i(\dots) \cdot x_i - [d_1(\dots) + a_1(\dots)] x_1 \\ \frac{dx_i}{dt} &= a_{i-1}(\dots) x_{i-1} - [d_i(\dots) + a_i(\dots)] x_i \quad i = 2, \dots, m-1 \\ \frac{dx_m}{dt} &= a_{m-1}(\dots) x_{m-1} - d_m(\dots) x_m \end{aligned} \right\} \quad (\text{VII.42})$$

Для решения этой системы необходимо идентифицировать возрастно-специфические (т. е. для каждого $i=1, \dots, m$) функции рождаемости данной популяции, смертности и удельной скорости демографического перехода, зависящие от экологических факторов и возрастного состава популяции. В такой чрезвычайно общей постановке эта задача представляется весьма трудоемкой. В настоящее время известно ограниченное число примеров, для которых она решена с достаточной полнотой, т. е. для отдельных популяций учтено много экологических факторов и возрастных групп. Однако из этого было бы неправильным делать вывод о бесполезности уравнений (VII.40) — (VII.42). Напротив, они выражают собой то исчерпывающее описание, к которому надлежит стремиться при изучении конкретных популяций, постепенно охватывая все большее число влияющих на них факторов.

В то же время, как и при анализе агрегированной модели (VII.4) — (VII.13), весьма полезным оказывается качественное исследование частных случаев, получающихся при тех или иных упрощающих предположениях относительно системы (VII.42). Ограничимся анализом некоторых наиболее простых ситуаций¹.

¹ Для более глубокого изучения следует обратиться к специальной литературе (например, см.: «Динамическая теория биологических популяций», 1974; Свирежев, Логофет, 1978).

Прежде всего заметим, что при равенстве коэффициентов рождаемости и смертности для всех возрастов, т. е. когда $b_1=b_2=\dots=b_m=b$, $d_1=d_2=\dots=d_m=d$ и когда практически отсутствует возрастная гетерогенность особей (так как и старые и молодые имеют одинаковые шансы иметь потомство и умереть), система (VII.42) сводится к агрегированной модели (VII.12).

Действительно, при сложении уравнений системы (VII.42) члены вида $a_i(\dots)x_i$, встречающиеся один раз с отрицательным, а другой — с положительным знаком, взаимно уничтожаются. Коэффициенты b и a , не зависящие от индекса суммирования i , выносятся за знак суммы. В результате этого получаем

$$\frac{dx_1}{dt} + \dots + \frac{dx_m}{dt} = (b-d)(x_1 + \dots + x_m), \quad (\text{VII.43})$$

или, поскольку $x = x_1 + \dots + x_m$, $\frac{dx}{dt} = \frac{dx_1}{dt} + \dots + \frac{dx_m}{dt}$, одно уравнение вида (VII.12)

$$\frac{dx}{dt} = (b-d) \cdot x. \quad (\text{VII.44})$$

Пусть теперь рождаемость и смертность в разных классах различаются, но для каждого класса эти величины постоянные, не зависящие от других факторов, т. е.:

$$\left. \begin{aligned} b_i(\dots) &= b_i = \text{const} \\ d_i(\dots) &= d_i = \text{const} \end{aligned} \right\} (i = 1, \dots, m). \quad (\text{VII.45})$$

Выберем некоторый шаг по времени Δt и заменим в уравнениях (VII.42) производные $\frac{dx_i}{dt}$ отношениями конечных разностей $\frac{x_i(t + \Delta t) - x_i(t)}{\Delta t}$.

Подставляя вместо функций $b_i(\dots)$, $d_i(\dots)$ постоянные величины b_i , d_i и умножая каждое уравнение на Δt , получаем:

$$\left. \begin{aligned} x_1(t + \Delta t) &= x_1(t) + \left(\sum_{i=1}^m b_i x_i(t) - d_1 x_1(t) - a_1(\dots) x_1(t) \right) \cdot \Delta t \\ x_i(t + \Delta t) &= x_i(t) + (a_{i-1}(\dots) x_{i-1}(t) - d_i x_i(t) - a_i(\dots) x_i(t)) \cdot \Delta t \\ &(i = 2, \dots, m-1) \\ x_m(t + \Delta t) &= x_m(t) + (a_{m-1}(\dots) x_{m-1}(t) - d_m x_m(t)) \cdot \Delta t \end{aligned} \right\} \quad (\text{VII.46})$$

Раскрывая скобки и приводя подобные члены, приходим к системе:

$$\left. \begin{aligned} x_1(t + \Delta t) &= \sum_{i=1}^m b_i \Delta t \cdot x_i(t) + (1 - d_1 \Delta t) x_1(t) - a_1(\dots) \Delta t \cdot x_1(t) \\ x_i(t + \Delta t) &= a_{i-1}(\dots) \Delta t x_{i-1}(t) + (1 - d_i \Delta t) x_i(t) - a_i(\dots) \Delta t x_i(t) \\ (i = 2, \dots, m-1) \\ x_m(t + \Delta t) &= a_{m-1}(\dots) \Delta t x_{m-1}(t) + (1 - d_m \Delta t) x_m(t) \end{aligned} \right\} \quad (\text{VII.47})$$

По сравнению с (VII.42) эта система конечно-разностных уравнений отличается гораздо большей простотой, однако для облегчения ее исследования целесообразно сделать некоторые дальнейшие упрощения. А именно, предположим, что все возрастные классы, на которые разбита популяция, имеют одну и ту же длительность:

$$\Delta \tau_i = \tau_i - \tau_{i-1} = \Delta \tau = \text{const.} \quad (\text{VII.48})$$

Выберем в уравнении (VII.47) шаг, по времени равный длительности возрастного класса: $\Delta t = \Delta \tau$. Оказывается, при этих предположениях коэффициенты возрастного перехода $a_i(\dots)$, которые в общем случае зависят от длительности соответствующего возрастного класса $\Delta \tau_i$, должны быть равны коэффициентам выживаемости для этого класса, т. е. $a_i \Delta \tau = 1 - d_i \Delta \tau$. Действительно, из $x_i(t)$ особей, насчитывавшихся в возрастном классе i в начале промежутка времени $[t, t + \Delta t]$, к его окончанию $d_i \Delta t x_i(t)$ особей отомрет, а в живых останется $(1 - d_i) \Delta t x_i(t)$ особей. Однако, поскольку $\Delta t = \Delta \tau$, в конце интервала $t + \Delta t$ все они будут иметь возраст $\tau_{i-1} + \Delta \tau = \tau_i$, т. е. перейдут в следующую возрастную группу, откуда и вытекает, что $a_i \Delta \tau = 1 - d_i \Delta \tau$. Кроме того, за время $\Delta \tau$ все особи последнего возрастного класса должны умереть, так что $d_m \Delta \tau = 1$ и $(1 - d_m \Delta \tau) = 0$.

Учитывая сказанное, преобразуем уравнения (VII.47) к виду:

$$\left. \begin{aligned} x_1(t + \Delta t) &= \sum_{i=1}^m b_i \Delta t \cdot x_i(t), \\ x_i(t + \Delta t) &= (1 - d_{i-1} \Delta t) x_{i-1}(t) \quad (i = 2, \dots, m) \end{aligned} \right\} \quad (\text{VII.49})$$

Наконец, выбирая для удобства единицу измерения времени, равной длительности возрастного класса, т. е. $\Delta t = \Delta \tau = 1$, и вводя коэффициенты выживаемости $s_i = 1 - d_{i-1}$ ($i = 1, \dots, m$), приходим к общепринятой форме уравнений динамики популяции с возрастным составом и постоянными возрастными специфическими коэффициентами рождаемости и выживаемости:

$$\left. \begin{aligned} x_1(t + 1) &= \sum_{i=1}^m b_i x_i(t), \\ x_i(t + 1) &= s_{i-1} x_{i-1}(t) \quad (i = 2, \dots, m) \end{aligned} \right\} \quad (\text{VII.50})$$

Переход от непрерывной системы (VII.42) к ее дискретному варианту (VII.46) и далее к эквивалентной ей при сделанных предположениях системе (VII.49) связан с некоторыми погрешностями, возникающими при замене производной $\frac{dx_i}{dt}$ ее конечно-разност-

ным аналогом $\frac{x_i(t + \Delta t) - x_i(t)}{\Delta t}$, а также при последующем приравнивании этой величины к функции от возрастного состава, взятого в момент времени t (используя значения $x_i(t)$), хотя в действительности на протяжении интервала $[t, t + \Delta t]$ значения $x_i(t)$ могли изменяться. Для частичного улучшения точности аппроксимации вместо коэффициентов b_i в уравнении (VII.50) разные авторы рекомендуют использовать скорректированные тем или иным способом величины \tilde{b}_i (см. Leslie, 1945; Emlen, 1973; Коли, 1978), хотя, к примеру, Р. Пул считает допустимым использование самих значений b_i (Pool, 1974).

Полагая для простоты $t_0 = 0$ и задавшись некоторым начальным распределением $(x_1(0), \dots, x_m(0))$ путем непосредственного вычисления по уравнениям (VII.50) нетрудно определить вектор $(x_1(1), \dots, x_m(1))$, по нему вычислить вектор $(x_1(2), \dots, x_m(2))$ и т. д. до любого желаемого момента времени t , получая таким образом требуемое описание динамики возрастного состава.

Однако, как показали оригинальные работы А. Лотки (Lotka, 1907a, 1907b, 1913) и П. Лесли (Leslie, 1945, 1948), многие важные черты динамики численности и возрастного состава популяций с постоянными возрастными специфическими коэффициентами рождаемости и смертности можно получить, не прибегая к непосредственным вычислениям возрастного состава в последовательные моменты времени, а оперируя только некоторыми специальными показателями, определяемыми по коэффициентам $b_1, \dots, b_m, d_1, \dots, d_m$.

Важная роль в построениях А. Лотки принадлежит так называемой функции выживания, обозначаемой через l_i и показывающей долю новорожденных, доживших до i -того возрастного класса. Количественное выражение для l_i удобнее всего получить с помощью коэффициентов удельной выживаемости каждого класса s_i , они показывают долю особей i -того класса, доживающих до конца возрастного интервала $[\tau_{i-1}, \tau_i]$ по отношению к начальной численности этого же класса и связанных с коэффициентами смертности очевидным соотношением

$$s_i = 1 - d_i. \quad (\text{VII.51})$$

Для первого возрастного класса ($i = 1$) значение функции выживания l_1 полагается равным единице:

$$l_1 = 1, \quad (\text{VII.52})$$

так как все новорожденные по определению попадают в первый возрастной класс. Для всех последующих возрастов значения l_i нетрудно получить по индукции, принимая во внимание, что доля

доживших до i -того возрастного класса ($i \geq 2$) равна произведению доли доживших до $(i-1)$ -того класса на выживаемость особей $(i-1)$ -того класса, т. е.

$$l_i = l_{i-1} \cdot s_{i-1}. \quad (\text{VII.53})$$

Исходя из (VII.52) и последовательно применяя формулу (VII.53), получаем:

$$\left. \begin{aligned} l_2 &= l_1 \cdot s_1 = 1 \cdot s_1 = s_1, \\ l_3 &= l_2 \cdot s_2 = s_1 \cdot s_2, \\ l_4 &= l_3 \cdot s_3 = (s_1 s_2) \cdot s_3, \\ &\dots \\ l_m &= l_{m-1} \cdot s_{m-1} = (s_1 \dots s_{m-2}) \cdot s_{m-1} \end{aligned} \right\} \quad (\text{VII.54})$$

или в общем виде для произвольного i ($i=2, \dots, m$):

$$l_i = \prod_{j=1}^{i-1} s_j = \prod_{j=1}^{i-1} (1 - d_j). \quad (\text{VII.55})$$

На рис. VII.25 изображаются графики функций выживаемости некоторых известных видов животных. Оказалось, что наиболее информативны графики, построенные в логарифмическом масштабе по оси ординат, так как при этом для видов, смертность которых мало меняется с возрастом, график функции выживания оказывается близким к прямой линии, как это имеет место для ящерицы на рис. VII.25, 1. Для других видов графики функций выживания могут принимать разнообразную форму, но всегда убывающая от 1 при $\tau=0$ до нуля (в случае логарифмической шкалы — до 10^{-k} с достаточно большим k , обычно $k > 3$) при $\tau = \tau_{\max}$. Выделяют также три типа кривых выживания, обозначенных на рис. VII.25 метками 2, 3 и 4. Кривая 2 свойственна ви-

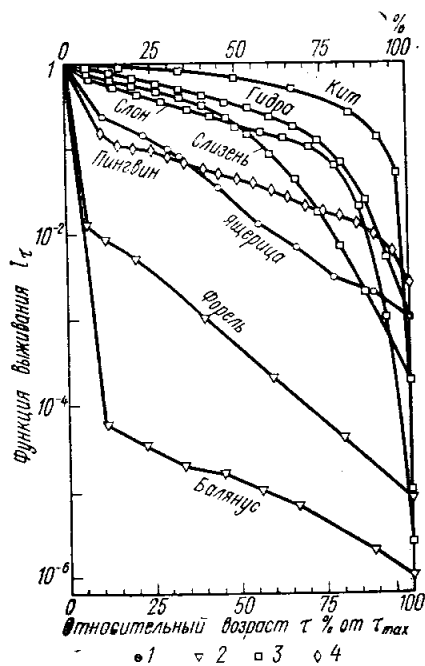


Рис. VII.25. Основные типы кривых выживаемости организмов разных видов. 1 — постоянная смертность в любом возрасте; 2 — наибольшая смертность в начале жизни; 3 — наибольшая смертность в конце жизни; 4 — преимущественная смертность в первые и последние годы жизни (по данным разных авторов)

дам с высокой семенной продуктивностью и высокой смертностью на первых стадиях жизненного цикла, например, многим растениям, беспозвоночным животным, рыбам, некоторым земноводным. S-образная кривая 4 наблюдается у видов с высокой смертностью в начале и в конце жизни и относительно небольшой смертностью в средних возрастах (что соответствует U-образной зависимости смертности от возраста). Как показал Г. Коли (Caughley, 1966, Коли, 1979), подобная кривая выживания свойственна большинству млекопитающих и некоторым пресмыкающимся. Наконец, кривая типа 3 характерна для видов, у которых смертность приходится на последние годы жизни, как это имеет место для кита, гидры, слона. Близкой к 3 типу оказывается кривая смертности человека, населяющего высокоразвитые страны.

Как показывают формулы (VII.51) и (VII.55), векторы (s_1, \dots, s_m) , (d_1, \dots, d_m) и (l_1, \dots, l_m) эквивалентны по заключающейся в них информации в том смысле, что, зная один из них, можно без труда определить два других с помощью простых арифметических расчетов.

В 1907 г. А. Лотка впервые показал, что численности возрастных групп популяций с постоянными возрастными характеристиками с течением времени изменяются по закону, асимптотически (т. е. при $t \rightarrow \infty$) стремящемуся к экспоненциальному закону с показателем степени r . Его значение находится как корень трансцендентного уравнения, зависящего от коэффициентов b_1, \dots, b_m и l_1, \dots, l_m как от параметров:

$$\Phi(r, b_1, \dots, b_m, l_1, \dots, l_m) = 1, \quad (\text{VII.56})$$

где функция $\Phi(\dots)$ имеет вид

$$\Phi(r, b_1, \dots, b_m, l_1, \dots, l_m) = \sum_{j=1}^m b_j l_j e^{-lr}. \quad (\text{VII.57})$$

При этом относительный возрастной состав популяции $(p_1(t), \dots, p_m(t))$ будет асимптотически сходиться к постоянному возрастному распределению (p_1^*, \dots, p_m^*) , параметры которого определяются так:

$$p_i^* = \frac{l_i e^{-lr}}{\sum_{j=1}^m l_j e^{-lr}}. \quad (\text{VII.58})$$

Это утверждение об экспоненциальном характере роста популяции с постоянными b_1, \dots, b_m и l_1, \dots, l_m и о сходимости возрастного состава к постоянному распределению (VII.58) в последующем изложении будет для краткости именоваться «теоремой А. Лотки».

Обозначим через t^* момент времени, после которого изменение численности всех возрастных групп будет практически точно про-

исходить по экспоненциальному закону². Если общая численность популяции в этот момент равна $x(t^*)$, то численности возрастных групп, очевидно, будут выражаться как

$$x_i(t^*) \approx p_i^* \cdot x(t^*). \quad (\text{VII.59})$$

Представляя для всех $t > t^*$ общую численность в виде суммы численностей всех возрастных групп, каждая из которых, по теореме А. Лотки растет по экспоненциальному закону

$$x_i(t) \approx x_i(t^*) \cdot e^{r(t-t^*)}, \quad (\text{VII.60})$$

получаем

$$\begin{aligned} x(t) &= \sum_{i=1}^m x_i(t) \approx \sum_{i=1}^m x_i(t^*) \cdot e^{r(t-t^*)} = \\ &= e^{r(t-t^*)} \sum_{i=1}^m p_i^* \cdot x(t^*) = x(t^*) \cdot e^{r(t-t^*)} \sum_{i=1}^m p_i^*. \end{aligned} \quad (\text{VII.61})$$

Наконец, вспоминая, что сумма относительных частот p_i^* равна 1, приходим к важному выводу, что с течением времени не только численности отдельных возрастных групп, но и суммарная численность популяции $x(t)$ начинает изменяться по экспоненте с тем же показателем r :

$$x(t) \approx x(t^*) \cdot e^{r(t-t^*)}. \quad (\text{VII.62})$$

Таким образом, величина r , найденная как корень уравнения (VII.56), есть не что иное, как удельная скорость изменения общей численности популяции с гетерогенным возрастным составом.

Как нам уже известно из анализа агрегированной модели, величина r является важнейшей динамической характеристикой популяции: при $r > 0$ численность популяции увеличивается, при $r = 0$ остается постоянной и при $r < 0$ популяция сокращается. Поэтому не случайно, многие исследователи предпринимали попытки поиска новых методов определения r , исходя из эмпирически определяемых демографических параметров. При этом наиболее интересные результаты получил П. Лесли (Leslie, 1945, 1948), который, исследуя систему динамических уравнений (VII.50), предложил новый способ определения коэффициента r , в котором используются величины рождаемости и выживаемости, фигурирующие в (VII.50). С помощью методов теории матриц П. Лесли показал, что численности возрастных групп и всей популяции в целом, при условии постоянства векторов рождаемости и выживаемости, начиная с некоторого времени $t = t^*$ начинают изменяться по закону геометрической прогрессии:

$$x_i(t) \approx x_i(t^*) \cdot \lambda^{t-t^*} \quad (\text{VII.63})$$

² t^* зависит от начального возрастного состава ($p_1(t_0), \dots, p_m(t_0)$) и от коэффициентов $b_1, \dots, b_m, l_1, \dots, l_m$.

и

$$x(t) \approx x(t^*) \cdot \lambda^{t-t^*}, \quad (\text{VII.64})$$

где величина λ представляет собой максимальный по абсолютной величине действительный корень алгебраического уравнения, коэффициенты которого находятся с помощью векторов рождаемости и выживаемости:

$$\Phi(\lambda) = \lambda^m - b_1 \lambda^{m-1} - b_2 s_1 \lambda^{m-2} - b_3 s_1 s_2 \lambda^{m-3} - \dots - b_m s_1 \dots s_{m-1} = 0. \quad (\text{VII.65})$$

Сравнивая (VII.62) и (VII.64), убеждаемся, что величина λ , определяемая по уравнению (VII.65), представляет собой коэффициент умножения численности популяции за единицу времени, введенный выше формулой (VII.23), что позволяет, пользуясь формулой $r = \ln \lambda$, получить значение удельной скорости изменения численности популяции r . В отличие от первого способа, предложенного А. Лоткой, этот второй способ оценки r мы будем для краткости называть способом П. Лесли.

Кроме коэффициента r для демографической характеристики биологических популяций применяется ряд других показателей, которые подробно обсуждаются в специальной литературе (Keyfitz, 1968, 1971; Mertz, 1970). Из них наибольший интерес представляют такие параметры, как ожидаемая продолжительность жизни особей каждого возраста i ($i = 1, \dots, m$), обозначаемая через e_i , и среднее время генерации популяции — T_g . Для популяций с постоянными во времени возрастными-специфическими коэффициентами рождаемости и смертности вычисление этих показателей производится следующим образом.

Для определения ожидаемой продолжительности жизни особей i -того возрастного класса заметим, что в популяциях с неизменной во времени смертностью значения функции выживания l_i можно интерпретировать как вероятности доживания новорожденных до i -того возрастного класса.

Рассмотрим произвольную особь, стоящую на пороге i -того возрастного класса. Ее дальнейшая судьба может состоять из следующих взаимоисключающих событий, вероятности осуществления которых обозначены ниже через q_k ($k = 0, 1, \dots, m-i$):

Событие	Вероятности осуществления
$\omega_0 = \{\text{прожить более 0, но менее 1 года и умереть в } i\text{-том возрастном классе}\}$	$q_0 = (1 - s_i)$
$\omega_1 = \{\text{прожить более 1, но менее 2 лет, т. е. перейти из } i\text{-того в } (i+1)\text{-й класс и умереть в нем}\}$	$q_1 = s_i (1 - s_{i+1})$
$\omega_2 = \{\text{прожить более 2, но менее 3 лет, т. е. перейти из } i\text{-того через } (i+1)\text{-й в } (i+2)\text{-й класс и умереть в нем}\}$	$q_2 = s_i s_{i+1} (1 - s_{i+2})$

$$q_k = \{ \text{прожить более } k, \text{ но менее } (k+1) \text{ года, т. е. дожить от } i\text{-го до } (i+k)\text{-го класса и умереть в нем} \} \quad q_k = s_i \cdot \dots \cdot s_{i+k-1} \cdot (1 - s_{i+k})$$

$$q_{m-i} = \{ \text{прожить более } (m-i), \text{ но менее } (m-i+1) \text{ лет, т. е. дожить от } i\text{-го до } m\text{-го возрастного класса и умереть в нем} \} \quad q_{m-i} = s_i \cdot \dots \cdot s_{m-1} \cdot (1 - s_m)$$

Подставив в формулы для вероятностей q_k ($k=0, 1, \dots, m-i-1$) выражение выживаемости с помощью функции выживания: $s_i = l_{i+1}/l_i$ после сокращения дробей получаем:

$$\left. \begin{aligned} q_0 &= \frac{l_i - l_{i+1}}{l_i} \\ q_1 &= \frac{l_{i+1} - l_{i+2}}{l_i} \\ \dots \\ q_{m-i-1} &= \frac{l_{m-1} - l_m}{l_i} \end{aligned} \right\} \quad (\text{VII.66})$$

Поскольку для последнего класса ($i=m$) выживаемость равна нулю ($s_m=0$), выражение q_{m-i} через функцию выживания приобретает вид

$$q_{m-i} = \frac{l_m}{l_i} \quad (\text{VII.67})$$

Нижней оценкой для ожидаемой продолжительности жизни особей i -го класса будет сумма произведений чисел лет от начала i -го до начала $(i+k)$ -го класса, т. е. k , на вероятность дожить от i -го до $(i+k)$ -го класса и умереть в нем, т. е. q_k :

$$\begin{aligned} e_i &= \sum_{k=0}^{m-i} k \cdot q_k = 0 \cdot q_0 + 1 \cdot q_1 + \dots + (m-i-1) \cdot q_{m-i-1} + (m-i) \cdot q_{m-i} = \\ &= \frac{l_{i+1} - l_{i+2} + 2l_{i+2} - 2l_{i+3} + \dots + (m-i-1)l_{m-1} - (m-i-1)l_m + (m-i)l_m}{l_i} = \\ &= \frac{l_{i+1} + l_{i+2} + \dots + l_{m-1} + l_m}{l_i} \quad (\text{VII.68}) \end{aligned}$$

Аналогично верхней оценкой для e_i будет сумма произведений чисел лет от начала i -го класса до конца $(i+k)$ -го, т. е. $(k+1)$, на вероятность дожить от i -го до $(i+k)$ -го класса и умереть в нем:

$$e_i = \sum_{k=0}^{m-i} (k+1)q_k = 1 \cdot q_0 + 2q_1 + \dots + (m-i)q_{m-i-1} + (m-i+1)q_{m-i} =$$

$$\begin{aligned} &= \frac{l_i - l_{i+1} + 2l_{i+1} - 2l_{i+2} + \dots + (m-i)l_{m-1} - (m-i)l_m + (m-i+1)l_m}{l_i} = \\ &= \frac{l_i + l_{i+1} + \dots + l_{m-1} + l_m}{l_i} \quad (\text{VII.69}) \end{aligned}$$

Очевидно,

$$\underline{e}_i < e_i < \bar{e}_i \quad (\text{VII.70})$$

Поэтому в качестве определения ожидаемой продолжительности жизни особей i -го возрастного класса принимается полусумма нижней и верхней оценок, т. е.

$$e_i = \frac{e_i + \bar{e}_i}{2} = \frac{\frac{l_i}{2} + l_{i+1} + \dots + l_m}{l_i} \quad (\text{VII.71})$$

Отметим, что с помощью величин

$$L_i = \frac{l_i + l_{i+1}}{2} \quad (i = 1, \dots, m-1) \text{ и } L_m = \frac{l_m}{2}, \quad (\text{VII.72})$$

которые можно рассматривать как вероятности доживания новорожденных до середины i -го класса, определение e_i можно представить в более симметричной форме, которая обычно и используется при практических вычислениях:

$$e_i = \frac{L_i + L_{i+1} + \dots + L_m}{l_i} = \frac{\sum_{k=i}^m L_k}{l_i} \quad (\text{VII.73})$$

Для обсуждения понятия ожидаемой продолжительности жизни особей разных возрастов обратимся к табл. VII.3, где представлены данные Д. Тинкла (Tinkle, 1973) для ящерицы *Sceloporus graciosus*. Как видим, ожидаемая продолжительность жизни новорожденных здесь меньше, чем у особей, уже доживших до одного или двухлетнего возраста, что объясняется высокой смертностью на первом году жизни ($d_1=0,77$).

В то время как для организмов с неперекрывающимися поколениями определение понятия о времени генерации не представляет особых трудностей для видов, способных размножаться несколько раз на протяжении жизни одной особи, определение этого понятия оказывается менее очевидным. В этом случае, следуя П. Лесли (Leslie, 1966), можно определить время генерации популяции (или среднюю продолжительность поколения) T_g как средний возраст всех самок в популяции, взвешенный в соответствии с количеством производимого потомства. Другими словами, если популяция имеет возрастной состав (p_1, \dots, p_m) и распределение по возрастам (b_1, \dots, b_m), то время ее генера-

Таблица VII.3

Демографическая таблица ящерицы *Sceloporus graciosus*
(Tinkle, 1973)

Номер возрастного класса i	Границы воз- растного класса $\tau_{i-1} - \tau_i$, годы	Рождаемость b_i , год ⁻¹	Смертность d_i , год ⁻¹	Выживаемость s_i , год ⁻¹	Функция выживания l_i	Ожидаемая продолжитель- ность жизни e_i , годы
1	0—1	0.0	0.770	0.230	1.000	1.011
2	1—2	0.0	0.378	0.622	0.230	1.722
3	2—3	2.9	0.469	0.531	0.143	1.462
4	3—4	3.9	0.553	0.447	0.076	1.303
5	4—5	4.4	0.618	0.382	0.034	1.294
6	5—6	4.4	0.462	0.538	0.013	1.538
7	6—7	4.4	0.571	0.429	0.007	1.429
8	7—8	4.4	0.333	0.667	0.003	1.500
9	8—9	4.4	0.500	0.500	0.002	1.000
10	9—10	4.4	1.000	0.000	0.001	0.500

$$R_0 = 0.978; T_c = 4.064; \hat{r} = -0.005 \text{ год}^{-1}$$

ции рассчитывается по формуле

$$T_g = \sum_{i=1}^m i \cdot b_i p_i. \quad (\text{VII.74})$$

Например, для популяции, экспоненциально растущей с показателем r , уже достигшей постоянного возрастного состава (p_1^*, \dots, p_m^*) (см. формулу VII.58), время генерации оказывается равным

$$T_g = \frac{\sum_{i=1}^m i \cdot b_i l_i \exp(-ir)}{\sum_{i=1}^m b_i l_i \exp(-ir)}. \quad (\text{VII.75})$$

Как показали Даблин и Лотка (Dublin, Lotka, 1925), приближенную оценку времени генерации популяции дает величина

$$T_c = \frac{\sum_{i=1}^m i b_i l_i}{\sum_{i=1}^m b_i l_i}, \quad (\text{VII.76})$$

которую можно использовать для ориентировочного нахождения удельной скорости изменения популяции r по формуле

$$r \approx \hat{r} = \frac{\ln \sum_{i=1}^m b_i l_i}{T_c} = \frac{\ln R_0}{T_c}, \quad (\text{VII.77})$$

где $R_0 = \sum_{i=1}^m b_i l_i$.

Как подсказывает формула (VII.77), между величинами биотического потенциала r и временем генерации T_g ($\approx T_c$) должно существовать определенное соотношение. Действительно, дважды логарифмируя приближенное равенство $R_0 \approx e^{r \cdot T_g}$, получаем

$$\log r \approx \log(\log R_0) - \log T_g. \quad (\text{VII.78})$$

Поэтому, если, следуя А. Херону (Heron, 1972; см. рис. VII.26), нанести на график в координатах $x_1 = \log T_g$, $x_2 = \log r$ точки ($x_2^{(i)}, x_1^{(i)}$), соответствующие показателям $r^{(i)}$ и $T_g^{(i)}$ для различных видов, то организмы, имеющие одинаковую величину R_0 , но отличающиеся показателями r и T , расположатся на одной линии, которая отвечает этому значению R_0 (см. рис. VII.26).

Величина $R_0 = \sum_{i=1}^m b_i l_i$ показывает ожидаемое число потомков

от каждой особи популяции за время ее жизни. Поэтому R_0 называют коэффициентом размножения за одно поколение. Как показывает рис. VII.26, задача достижения одной и той же величины R_0 решается по-разному разными видами организмов: одноклеточные отличаются высоким биотическим потенциалом r , но живут очень мало, тогда как позвоночные и некоторые насекомые размножаются сравнительно медленно, но, благодаря высокой продолжительности жизни, обеспечивают расширенное воспроизводство своего вида от поколения к поколению ($R_0 > 1$).

Обычно сведения о рождаемости, смертности и производных от них показателях s_i , l_i , e_i , R_0 и T_g объединяются в сводную таблицу, которая представляет собой достаточно полную демографическую характеристику популяции, существующей в стационарных условиях окружающей среды. Примеры подобных демографических описаний представлены в табл. VII.4—VII.7.

Для иллюстрации методов точного и приближенного расчета удельной скорости изменения численности популяции r рассмотрим следующий пример. В табл. VII.7 представлены демографические параметры американской красной белки (*Tamiasciurus hudsonicus*), полученные Дж. Кемпом и Л. Кейсом (Kemp, Keith, 1970) для популяции смешанного леса в Альберте (Канада). Комментируя эти данные, заметим, что коэффициенты рождаемости для разных репродуктивных возрастов приняты равными ($b_2 = b_3 = b_4 = b_5 = b_6 = \text{const}$), так как данные наблюдений не показали достоверных различий плодовитости разных возрастов.

Поскольку в табл. VII.7 принят возрастной интервал, равный одному году, а белка может давать два (в исключительных случаях — три) помета за год, то вычисление годовой рождаемости следует проводить по формуле

$$b = f \cdot g \cdot h \cdot v, \quad (\text{VII.79})$$

где f — среднее число эмбрионов на одну самку за одну беременность, g — доля размножающихся самок среди всех самок, h —

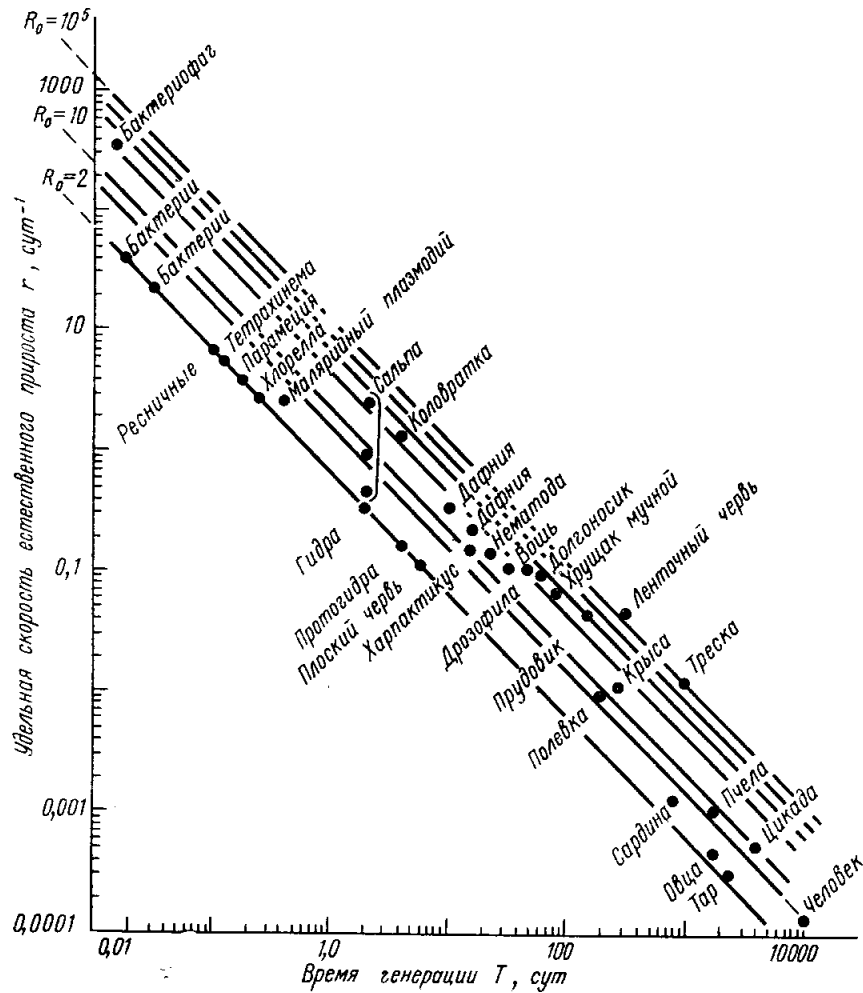


Рис. VII.26. Соотношение между биотическим потенциалом r^m и временем генерации T_g у различных видов; диагональные прямые соответствуют фиксированным значениям коэффициентов размножения за одно поколение R_0 от 2 до 10^5 (по Негон, 1972)

доля самок в общей численности популяции, v — число пометов на одну самку за год. Используя данные Дж. Кемпа и Л. Кейса для белок, отловленных в 1968 г., когда эти параметры были равны: $f=4,3$; $g=0,88$; $h=0,5$; $v=1$, получаем значение $b=1,89 \approx 1,9$,

Таблица VII.4

Демографическая таблица тихоокеанской сардины *Sardinops caerulea* (по Murphy, 1967)

Номер возрастного класса i	Границы возрастного класса $\tau_{i-1} - \tau_i$, годы	Рождаемость $b_i, 10^7 \text{ год}^{-1}$	Смертность $d_i, \text{ год}^{-1}$	Выживаемость $s_i, \text{ год}^{-1}$	Функция выживания $l_i, 10^{-7}$	Ожидаемая продолжительность жизни $e_i, \text{ годы}$
1	0—1	0.000	—	—	1.107	—
2	1—2	0.000	—	—	—	—
3	2—3	3.654	0.330	0.670	140.8	2.511
4	3—4	9.669	0.329	0.671	94.4	2.500
5	4—5	11.941	0.330	0.670	63.3	2.482
6	5—6	13.359	0.330	0.670	42.4	2.458
7	6—7	14.382	0.327	0.673	28.4	2.423
8	7—8	15.164	0.330	0.670	19.1	2.356
9	8—9	15.873	0.328	0.672	12.8	2.266
10	9—10	16.107	0.337	0.663	8.6	2.128
11	10—11	16.107	0.333	0.667	5.7	1.947
12	11—12	16.107	0.316	0.684	3.8	1.658
13	12—13	16.107	0.346	0.654	2.6	1.192
14	13—14	16.107	1.000	0.000	1.7	0.500

$$R_0 = 4.012; T_c = 5.84; \hat{r} = 0.24$$

Таблица VII.5

Демографическая таблица куропатки *Lagopus leucurus* (по Schwerdtfeger, 1968)

Номер возрастного класса i	Границы возрастного класса $i-1$, годы	Рождаемость $b_i, \text{ год}^{-1}$	Смертность $d_i, \text{ год}^{-1}$	Выживаемость $s_i, \text{ год}^{-1}$	Функция выживания l_i	Ожидаемая продолжительность жизни $e_i, \text{ годы}$
1	0—1	0.0	0.85	0.15	1.000	1.0
2	1—2	2.3	0.25	0.75	0.150	2.9
3	2—3	2.3	0.28	0.72	0.112	2.7
4	3—4	2.1	0.30	0.70	0.081	2.6
5	4—5	1.6	0.32	0.68	0.057	2.5
6	5—6	1.3	0.34	0.66	0.039	2.4
7	6—7	1.2	0.35	0.65	0.026	2.3
8	7—8	1.5	0.35	0.65	0.017	2.3
9	8—9	1.4	0.35	0.65	0.011	2.3
10	9—10	1.4	0.35	0.65	0.007	2.3
11	10—11	1.0	0.35	0.65	0.005	2.0
12	11—12	0.0	0.35	0.65	0.003	2.3
13	12—13	0.0	0.50	0.50	0.002	1.5
14	13—14	0.0	1.00	0.00	0.001	0.5

Таблица VII.6

Демографическая таблица косули *Capreolus capreolus*
(по Schwerdtfeger, 1968)

Номер возрастного класса i	Границы возрастного класса $\tau_{i-1} - \tau_i$, годы	Рождаемость b_i , год ⁻¹	Смертность d_i , год ⁻¹	Выживаемость s_i , год ⁻¹	Функция выживания l_i	Ожидаемая продолжительность жизни e_i , годы
1	0—1	0.00	0.55	0.45	1.000	1.9
2	1—2	0.55	0.33	0.67	0.450	2.6
3	2—3	0.72	0.33	0.67	0.300	2.6
4	3—4	0.94	0.33	0.67	0.200	2.5
5	4—5	0.94	0.33	0.67	0.133	2.4
6	5—6	0.96	0.33	0.67	0.089	2.4
7	6—7	0.88	0.33	0.67	0.059	2.4
8	7—8	0.88	0.33	0.67	0.039	2.3
9	8—9	0.81	0.33	0.67	0.026	2.3
10	9—10	0.71	0.33	0.67	0.017	2.2
11	10—11	0.73	0.36	0.64	0.011	2.1
12	11—12	0.72	0.39	0.61	0.007	2.0
13	12—13	0.80	0.40	0.60	0.005	1.6
14	13—14	0.67	0.33	0.67	0.003	1.3
15	14—15	0.50	0.50	0.50	0.002	0.8
16	15—16	—	1.00	0.00	0.001	0.5

Таблица VII.7

Демографическая таблица красной американской белки *Tamiasciurus hudsonicus*
(по Kemp, Keith, 1970)

Номер возрастного класса i	Граница возрастного класса $\tau_{i-1} - \tau_i$, годы	Рождаемость b_i , год ⁻¹	Смертность d_i , год ⁻¹	Выживаемость s_i , год ⁻¹	Функция выживания l_i	Ожидаемая продолжительность жизни e_i , годы	Отклонение (невязки)		
							расчетный p_i^*	наблюдаемый \tilde{p}_i	$\frac{ p_i^* - \tilde{p}_i }{\tilde{p}_i} \cdot 100\%$
1	0—1	0.0	0.665	0.335	1.00	1.197			
2	1—2	1.9	0.342	0.658	0.335	1.579			
3	2—3	1.9	0.635	0.365	0.220	1.142			
4	3—4	1.9	0.263	0.737	0.081	1.235			
5	4—5	1.9	1.000	0.000	0.059	0.500			
							Среднее	18.0	

$$R = 1.321; T_c = 2.804; \hat{r} = 0.099 \text{ год}^{-1}$$

которое и было использовано при построении демографической таблицы.

Сначала рассчитаем приближенную оценку \hat{r} по формуле (VII.76). Проведя необходимые вычисления, получаем:

$$R_0 = \sum_{i=1}^5 b_i l_i = 1.321,$$

$$T_c = \frac{\sum_{i=1}^5 b_i l_i}{R_0} = \frac{3.704}{1.321} = 2.804, \quad (\text{VII.80})$$

$$\hat{r} = \frac{\ln R_0}{T_c} = 0.099.$$

Для более точного определения r воспользуемся способом П. Лесли. С этой целью, считая величину $\hat{\lambda} = e^{\hat{r}} = 1.104$ за начальное приближение, построим в некоторой ее окрестности, например, в интервале $1.05 \leq \lambda \leq 1.15$, график функции

$$\varphi(\lambda) = \lambda^5 - b_1 l_1 \lambda^4 - b_2 l_2 \lambda^3 - b_3 l_3 \lambda^2 - b_4 l_4 \lambda - b_5 l_5, \quad (\text{VII.81})$$

которую для удобства вычислений целесообразно переписать в виде

$$\varphi(\lambda) = (((((\lambda - b_1 l_1) \lambda - b_2 l_2) \lambda - b_3 l_3) \lambda - b_4 l_4) \lambda - b_5 l_5). \quad (\text{VII.82})$$

Как показывает рис. VII.27, график функции $\varphi(\lambda)$ пересекает ось Оλ вблизи значения $\lambda = 1.107$, которое и можно принять за более точную оценку коэффициента умножения численности попу-

Таблица VII.8

Номер возраст-ной группы i	Возрастной состав		Отклонение (невязки)	
	расчет-ный p_i^*	наблю-даемый \tilde{p}_i		
1	0.632	0.609	3.8	
2	0.194	0.159	22.0	
3	0.112	0.135	17.0	
4	0.037	0.061	39.9	
5	0.025	0.027	7.4	
			Среднее	18.0

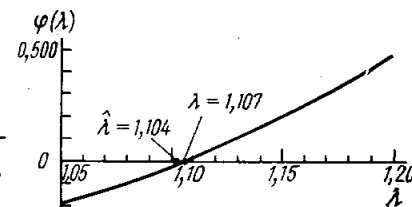


Рис. VII.27. Графическое решение характеристического уравнения $\varphi(\lambda) = 0$; $\lambda = 1.104$ — первое приближение по методу Даблина—Лотки

ляции за единицу времени (1 год). Отсюда следует, что скорость прироста численности популяции американской красной белки в рассматриваемых условиях при однократном размножении за год равна $r = \ln \lambda = 0.102$.

Если в некотором году условия для размножения белки будут более благоприятными и самки принесут по два помета за год (т. е. $v=2$), а смертность останется на прежнем уровне, то удельная скорость размножения достигнет величины $b=3.8$ 1/год. Подставляя эту величину в демографическую таблицу и проводя необходимые вычисления, получаем, что $\lambda=1.44$ и $r=0.36$. Таким образом, двукратное увеличение плодовитости при неизменной

смертности приводит к почти четырехкратному увеличению удельной скорости прироста популяции.

Заканчивая рассмотрение этого примера, рассчитаем по формуле (VII.58) стационарный возрастной состав (p_1^*, \dots, p_3^*) и сравним его с эмпирическими данными $(\tilde{p}_1, \dots, \tilde{p}_3)$, приводимыми теми же авторами для реальной популяции американской красной белки (табл. VII.8). Как видим, в целом эмпирическое распределение по возрастам весьма близко к расчетному стационарному: максимальное относительное отклонение достигается в возрастной группе 4 и составляет 39,9%, а в среднем по всем возрастам величина относительного отклонения равна 18%. Таким образом, рассматриваемая популяция в отношении возрастного состава находится в состоянии, достаточно близком к стационарному.

Итак, в наиболее общем случае, когда коэффициенты рождаемости и смертности в разных возрастах таковы, что характеристическое уравнение (VII.65) имеет единственный максимальный по абсолютной величине действительный корень λ_1 , такой что,

$$\varphi(\lambda) = (\lambda - \lambda_1) \cdot \psi(\lambda), \quad \psi(\lambda_1) \neq 0, \quad (\text{VII.83})$$

численность популяции будет асимптотически возрастать, стремиться к постоянной величине или же убывать в зависимости от того, будет ли величина λ_1 больше, равна или меньше единицы (соответственно r больше, равен или меньше нуля).

Ситуации, когда характеристическое уравнение (VII.65) имеет несколько одинаковых по модулю корней, т. е. представимо в виде

$$\varphi(\lambda) = (\lambda - \lambda_1) \cdot \dots \cdot (\lambda - \lambda_h) \cdot \psi(\lambda), \quad (\text{VII.84})$$

где $|\lambda_1| = \dots = |\lambda_h|$, $\psi(\lambda_1) \neq 0, \dots, \psi(\lambda_h) \neq 0$, случаются несравненно реже, однако они представляют интерес в том отношении, что при этом в популяции возникают незатухающие колебания численности и возрастного состава, имеющие чисто эндогенную природу. Для объяснения механизма возникновения таких колебаний рассмотрим сначала, следуя Г. Бернаделли (Bernadelli, 1941), гипотетическую популяцию из трех возрастных групп, которая имеет следующую демографическую таблицу:

	$\tau_{i-1} - \tau_i$	b_i	d_i	s_i	l_i	$b_i l_i$
1	0-1	0	1/2	1/2	1	0
2	1-2	0	2/3	1/3	1/2	0
3	2-3	6	1	0	1/6	1

$$R_0 = 1$$

Особенность данной популяции состоит в том, что способностью к размножению обладают только особи последней возрастной

группы. Система разностных уравнений, определяющая динамику такой популяции, имеет вид:

$$\left. \begin{aligned} x_1(t+1) &= 6 \cdot x_3(t) \\ x_2(t+1) &= \frac{1}{2} x_1(t) \\ x_3(t+1) &= \frac{1}{3} x_2(t) \end{aligned} \right\} \quad (\text{VII.85})$$

Характеристическое уравнение для определения коэффициента λ в данном случае принимает форму

$$\varphi(\lambda) = \lambda^3 - b_3 l_3 = 0, \quad (\text{VII.86})$$

или, после подстановки $b_3 = 6$ и $l_3 = \frac{1}{6}$,

$$\lambda^3 - 1 = 0. \quad (\text{VII.87})$$

Это уравнение имеет три корня, из которых первый действителен и равен единице, а второй и третий — комплексные сопряженные:

$$\left. \begin{aligned} \lambda_1 &= 1 \\ \lambda_2 &= -\frac{1}{2} - i \frac{\sqrt{3}}{2} \\ \lambda_3 &= -\frac{1}{2} + i \frac{\sqrt{3}}{2} \end{aligned} \right\} \quad (\text{VII.88})$$

Таким образом, для этой популяции $r = \ln \lambda_1 = \ln 1 = 0$ экспоненциальный рост отсутствует, так как в зависимости от исходного возрастного состава в момент времени t_0 численности возрастных групп с течением времени будут оставаться неизменными или давать периодические колебания. Действительно, непосредственными вычислениями по уравнениям (VII.85) нетрудно убедиться, что популяция с исходным составом $(x_1(t_0), x_2(t_0), x_3(t_0)) = (12, 6, 2)$ (или пропорциональным ему) будет оставаться неизменной во времени:

$$\begin{aligned} x_1(t_0+1) &= 6x_3(t_0) = 6 \cdot 2 = 12, \\ x_2(t_0+1) &= \frac{1}{2} x_1(t_0) = \frac{1}{2} \cdot 12 = 6, \\ x_3(t_0+1) &= \frac{1}{3} x_2(t_0) = \frac{1}{3} \cdot 6 = 2. \end{aligned} \quad (\text{VII.89})$$

$$\begin{aligned} x_1(t_0+2) &= 6 \cdot x_3(t_0+1) = 6 \cdot 2 = 12, \\ x_2(t_0+2) &= \frac{1}{2} x_1(t_0+1) = \frac{1}{2} \cdot 12 = 6, \\ x_3(t_0+2) &= \frac{1}{3} x_2(t_0+1) = \frac{1}{3} \cdot 6 = 2. \end{aligned}$$

.....

Вместе с тем для любого другого состава, непропорционального составу (12, 6, 2), численности возрастных групп и всей популяции испытывают циклические колебания с периодом $T=3$. Например, цикл, начинающийся из состояния $x_1(t_0), x_2(t_0), x_3(t_0) = (12, 0, 0)$, имеет вид: $(12, 0, 0) \rightarrow (0, 6, 0) \rightarrow (0, 0, 2) \rightarrow (12, 0, 0) \rightarrow \dots$ Этот элементарный пример иллюстрирует сущность эндогенного (обусловленного свойствами самой популяции) механизма возникновения колебаний численности разновозрастной изолированной популяции, существующей в стационарной среде. Более глубокое теоретическое исследование возможных типов циклического поведения решений системы (VII.50) показывает (см. Свирижев, Логофет, 1978, с. 55—77) для существования периодических колебаний возрастного состава популяции необходимость представления характеристического уравнения VII.65 в виде

$$\varphi(\lambda) = (\lambda - \lambda_1) \cdot \dots \cdot (\lambda - \lambda_h) \cdot \psi(\lambda). \quad (\text{VII.90})$$

В уравнении (VII.90) величина h равна наибольшему общему делителю номеров всех возрастных групп, рождаемость в которых отлична от нуля, а период колебаний T равен одному из делителей числа h . Из этого следует, что $T \leq h \leq m$, а его точное значение зависит от исходного возрастного состава $(x_1(t_0), \dots, x_m(t_0))$. Отсюда ясно, что периодические колебания с периодом $T > 1$ невозможны, если рождаемость не равна нулю в первом классе ($b_1 \neq 0$) или в каких-нибудь двух последовательных классах $b_i \neq 0, b_{i+1} \neq 0$ для какого-либо $i=1, \dots, m-1$. С другой стороны, если размножаются только особи последнего возрастного класса ($b_m \neq 0, b_1 = \dots = b_{m-1} = 0$), то $T=h=m$ и через m шагов по времени популяция вновь возвращается в любое исходное состояние, как мы это уже видели выше в примере Г. Бернаделли. Таким образом, дискретная модель типа (VII.50) позволяет объяснить возникновение эндогенных колебаний с периодом, не превосходящим продолжительности жизни одного поколения. Показано, что непрерывная модель описывает эндогенные колебания с периодом, не превосходящим двойного максимального репродуктивного возраста («Динамическая теория...», 1974). По-видимому, некоторые наблюдаемые в лаборатории и в природных условиях колебания разновозрастных популяций, продолжительность которых сравнима со временем жизни особей, имеют подобное происхождение. Среди лабораторных экспериментов, имеющих отношение к рассматриваемой нами проблеме, необходимо в первую очередь выделить исследование А. Никольсона (Nicholson, 1954), который регистрировал динамику численности различных возрастных стадий (яиц, личинок, куколок и взрослых) лабораторной популяции австралийской овечьей зеленой падальной мухи *Lucilia cuprina*. Хотя физические условия и обеспеченность кормом (рубленая печень и сахар для взрослых мух и мясо для личинок) в течение всего эксперимента поддерживались на постоянном уровне,

численность и возрастной состав популяции испытывали сильные колебания, период которых был близок к максимальной продолжительности жизни мух — 30 сут (рис. VII.28). Хотя основной причиной колебаний в данном случае выступает возрастная гетерогенность, существенный вклад вносится также, как показал А. Никольсон, зависящими от плотности внутривидовыми взаимодействиями, в первую очередь значительным увеличением

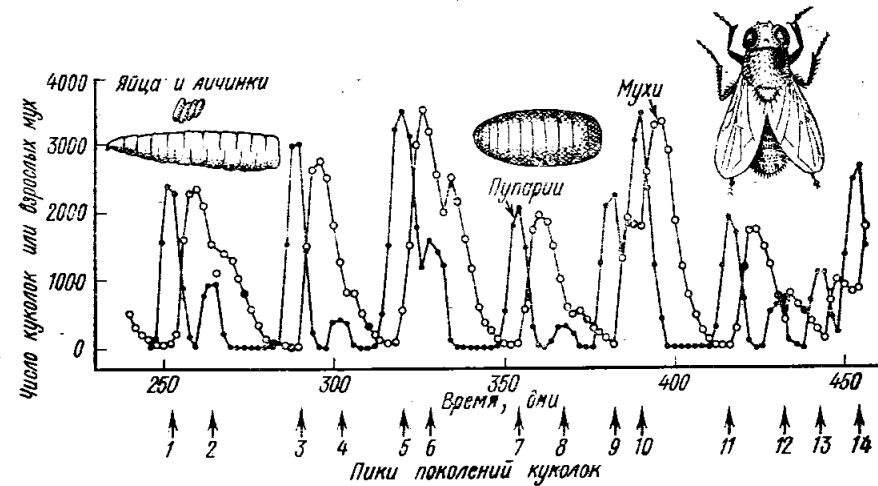


Рис. VII.28. Динамика численности куколок и взрослых мух в опытах А. Никольсона с австралийской овечьей зеленой падальной мухой *Lucilia cuprina* (по Варли и др., 1978)

смертности яиц и личинок при высокой плотности популяции. Именно этим отчасти объясняется отклонение фактически наблюдаемой формы колебаний от синусоидальных кривых, которые следовало бы ожидать исходя из чисто «возрастной» теории.

Таким образом, как и в случае агрегированной модели с постоянными коэффициентами b и d , модель (VII.50) с постоянными возрастными коэффициентами рождаемости и смертности b_1, \dots, b_m и d_1, \dots, d_m допускает полное качественное исследование. Однако, как и в случае агрегированной модели, область непосредственной применимости результатов этого исследования оказывается весьма ограниченной. Даже для объяснения результатов полностью контролируемого эксперимента с *Lucilia cuprina* приходится учитывать влияние плотности популяции, т. е. отказываться от модели с неизменными во времени демографическими характеристиками.

БИОЦЕНОЗ ЭКОСИСТЕМЫ. УТОЧНЕНИЕ ПОНЯТИЯ БИОЦЕНОЗА

Понятие о биоценозе, введенное К. Мёбиусом в 1877 г., сыграло важную роль в становлении системной концепции в экологии, сосредоточивая внимание исследователей на взаимодействиях между видами и возникающими вследствие этого целостными свойствами биологических сообществ. В то же время, как нередко случается с научными категориями большого содержания, разные авторы стали придавать этому термину различное значение. Высказывались весьма противоположные точки зрения — от представлений Ф. Клементса (Clements, 1928) и его последователей (McDougall, 1927; Emerson, 1939) о биотическом сообществе (биоценозе) как организме высшего порядка (суперорганизме), до практического отрицания объективных оснований для концепции биоценоза, вытекающего из работ Л. Г. Раменского (1924), Г. Глизона (Gleason, 1926) и некоторых других исследователей.

В рамках системной экологии наиболее целесообразно применять понятие «биоценоз» только к уровню экосистемы для обозначения ее живой части, придавая, таким образом, этому термину фиксированный биохорологический ранг, в отличие от таких безранговых понятий, как биотическое сообщество или группировка видов. Его следует также отличать от понятий «консорция» и «гильдия», имеющих по сравнению с «биоценозом» более низкий, подчиненный ранг, соответствующий его структурно-функциональной единице, элементарной выраженности (по аналогии соотношений дема и популяции).

Таким образом, биоценоз — это совокупность всех популяций биологических видов, принимающих существенное (постоянное или периодическое) участие в функционировании данной экосистемы. Следовательно, в биоценоз включаются не только виды растений, животных и микроорганизмов, постоянно обитающие в рассматриваемой экосистеме, но и виды, проводящие в ней только часть своего жизненного цикла, но оказывающие существ-

венное воздействие на жизнь экосистемы. Например, многие насекомые размножаются в водоемах, где служат важным источником питания рыб и некоторых других животных, а во взрослом состоянии ведут наземный образ жизни, т. е. выступают как элементы сухопутных биоценозов. Некоторые виды птиц, гнездящиеся в дубравах лесостепного ландшафта, питаются не только в лесу, но и в окружающей луговой степи, участвуя таким образом в функционировании нескольких экосистем одновременно. То же самое можно сказать относительно многих животных, ведущих кочевой образ жизни.

В каждый момент времени t биоценоз имеет определенное *видовое богатство* (видовую насыщенность), которое измеряется числом входящих в него популяций различных видов — $n(t)$, и *количественный состав*, характеризуемый набором из $n(t)$ чисел $x_1(t), \dots, x_{n(t)}(t)$, обозначающих численности или плотности этих популяций.

Определение видового богатства, а тем более количественного состава биоценоза — чрезвычайно трудоемкая работа, требующая участия широкого круга специалистов и больших затрат времени и средств. Поэтому обычно приходится ограничиваться определением видового богатства отдельных групп видов (сообществ) внутри биоценоза, выделяемых по тем или иным признакам. Например, можно определять число видов цветковых растений, насекомых, млекопитающих и других, образующих таксономические группы; число фотосинтезирующих организмов, растительных, облигатно хищных видов и прочих — трофические группы, или сообщество трофического уровня (ассоциацию); число видов в травяном ярусе леса, число видов планктона в столбе воды под 1 м² площади или в 1 м³ — пространственные группы. Выделение более узких групп достигается с помощью комбинации ограничительных признаков. Так выделена, например, группа беспозвоночных хищников, обитающих в почве, или группа диатомовых водорослей в морском планктоне.

Биоценозы разных экосистем могут сильно различаться как по общей видовой насыщенности, так и по числу видов в отдельных группировках. На суше к наиболее бедным по числу видов относятся биоценозы арктических и антарктических пустынь, высокогорных ледников, некоторых типов тундр и аридных экосистем на засоленных почвах, а среди водных биоценозов можно отметить сообщества ультраосоленных озер и солоноватых эстуариев. Число видов животных и растений в этих биоценозах (исключая микроскопические формы) редко превосходит десяток. На другом конце шкалы видового богатства находятся наземные и водные экосистемы тропического пояса, где общее число видов достигает 10 000 и более.

В наземных условиях важным и информативным компонентом общего видового богатства служит число видов цветковых растений, которые на суше являются основными производителями орга-

Таблица VIII.1

Видовая насыщенность сообществ цветковых растений некоторых наземных экосистем

Экосистема	Количество видов	Автор и год
Ультрахолодная антарктическая пустыня	0—3	Голлербах, Сыроечковский (1958)
Встречово-осоковое сообщество на столбчатом солонце	2—4	Сукачев (1975, т. 3, с. 46, 56)
Моховая тундра	5—10	Алехин (1951, с. 121)
Верещатник	18	Uvessalo (1922)
Сфагновое болото	20	Сукачев (1975, т. 3, с. 53)
Ельник-черничник	31	Гроздов, Обновленский (1931, цит. по Алехину, 1951, с. 158)
Смешанный лес (пихта — бук — ель)	34	Вальтер (1974, т. 2, с. 338—339)
Дубрава орешниково-медунично-зеленчуковая	39	Алехин (1951, с. 242)
Луг на высокой пойме	60	Поплавская (1915, цит. по Сукачеву, 1975, т. 3, с. 44)
Луговая степь	118	Алехин (1951, с. 280—281)
Ковыльная степь	70	Крылов (1913, цит. по Алехину, 1951, с. 302—303)
Южная степь	30	Дохман, Рыбакова (1933, цит. по Алехину, 1951, с. 307)
Черносаксаульник илаковый	60	Мирошниченко и др., (1975, с. 277)
Польничник	23	Момотов (1975, с. 133)
Ризофоровая мангрова	20	Ильинский (1937, с. 277)
Саванна	53	Lind, Morrison (1974)
Дождевой тропический лес (Берег Слоновой Кости)	>600	Леме (1976, с. 265)
Дождевой тропический лес (Амазония)	>500	Beck, (1974)
Дождевой тропический лес	>2000	Леме (1976, с. 265)

нического вещества. Как видно из табл. VIII.1, этот показатель варьирует от 0—3 в ультрахолодных антарктических пустынях, а также на солонцах до 2000 и более в дождевом тропическом лесу.

Столь же интересны показатели видового богатства некоторых групп животного и микробного населения, что для разных типов экосистем иллюстрируется данными таблиц VIII.2 и VIII.3 и рис. VIII.1.

Среди разнообразных группировок видов в пределах биоценоза наибольшее теоретическое и практическое значение имеют консорции, выделяемые на основе трофических и топических отношений, гильдии, отражающие функциональную близость между видами.

Современные представления о консорциях были сформулированы В. Н. Беклемишевым (1951) и Л. Г. Раменским (1952), а впоследствии получили развитие в трудах В. В. Мазинга (1966, 1969). Консорцией называется совокупность видов, связанных

Таблица VIII.2

Показатели видового богатства сообществ позвоночных животных в наземных экосистемах основных природных зон СССР (по Ходяковой, 1966)

Группа	Зона										
	тундра	тайга средняя центральная-якутская		тайга средняя восточноарктическая		хвойно-лиственные леса		леса степные и широколиственные леса		сухие степи	глинистые пустыни
		фон-вых	всего	фон-вых	всего	фон-вых	всего	фон-вых	всего		
Млекопитающие	16	14	13	41	37	30	67	46	38	15	10
в том числе оседлые	15	13	13	36	34	23	54	32	35	15	10
зимоспящие	—	—	2	4	1	3	11	7	9	3	4
Птицы (не связанные с водами)	38	26	30	95	59	100	116	73	39	22	17
в том числе оседлые	1—3	1—3	8	35	25	31	40—49	25	6	2	1
пролетные	35	23	24	63	63	65	76	48	47	20	16
зимующие	—	—	0	4	0	4	14	5	11	2	—
Рептилии	—	—	0	5	2	4	8	6	12	11	9
Амфибии	2	0	1	4	2	5	7	7	6	4	3
Всего	56	40	44	145	100	139	299	132	109	52	97

Таблица VIII.3

Видовая насыщенность сообществ почвенных водорослей некоторых наземных экосистем (по Штихой и Геллербаху, 1976)

Экосистема	Количество видов
Лесные	
Дриадово-осоково-моховая тундра на тундровой глееватой почве . . .	157
Ельник-черничник на подзоле	28
Елово-пихтовый лес на дерново-подзолистой почве	43
Дубрава на темно-серой лесной почве	60
Травяные	
Луг суходольный злаково-разнотравный на дерново-подзолистой почве .	105
Луг разнотравно-мятликовый на дерново-карбонатной почве	48
Степь злаково-разнотравная на мощном черноземе	44
Степь типчаково-ковыльная на темно-каштановой почве	76
Степь полынно-типчаковая на светло-каштановой почве	55
Степь полынная на бурой пустынно-степной почве	60
Степь полынно-разнотравная на степном солонце	134

пищевыми или прочими (например, топическими, фабрическими и др.; см. Беклемишев, 1951) связями с некоторым видом, называемым эдификатором или детерминантом консорции, в качестве

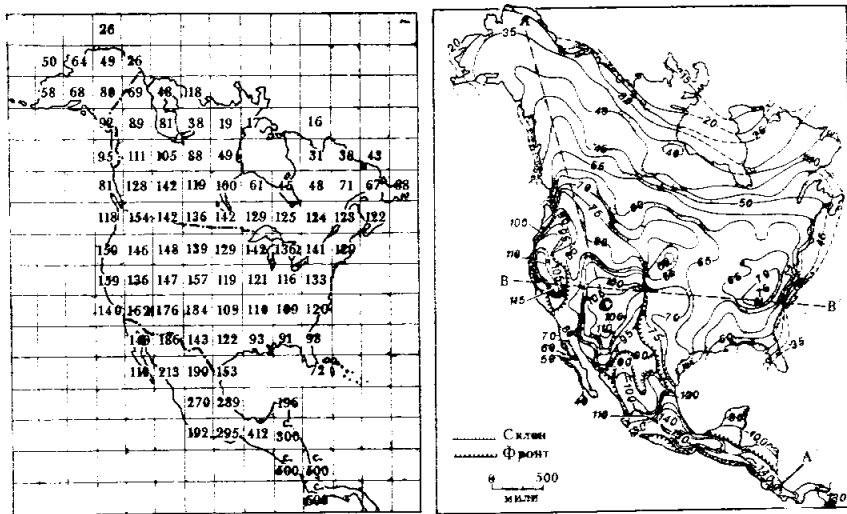


Рис. VIII.1. Видовое богатство птиц и млекопитающих в экосистемах различных природных зон Северной Америки. Слева — количество видов гнездящихся на суше птиц (по MacArthur, Wilson, 1967); справа — изолинии видового богатства современных млекопитающих (по Simpson, 1964). Отмечается увеличение видового богатства с севера на юг (линия AA') и его падение с запада на восток (линия BB')

которого обычно выступает растение-автотроф. Примером консорции служит ель (вид — эдификатор) со всеми организмами, связанными с нею общностью судьбы, т. е., иными словами, сочетание разнородных организмов, образующих с елью переплетение топических, вещественных, энергетических и информационных связей, по которым обеспечивается возможность трансформации (или даже круговорота) веществ в этой различной структурной единице биоценоза. И. А. Селиванов (1977), уточняя понятие консорции, именует этим термином эволюционно сложившуюся систему таких разнородных организмов, которые в течение всей жизни или хотя бы на некоторых фазах жизненного цикла находятся в тесных контактных отношениях и через эндо-, эпи- и экзобионтную формы жизни взаимно (или односторонне) зависят друг от друга.

В противоположность понятию консорции, акцентирующему внимание на структурном аспекте взаимодействия видов в биоценозе, образующих совокупность взаимопользующих организмов, понятие «гильдия», предложенное Р. Руттом в 1967 г., служит для выделения групп видов, близких в функциональном отношении. Гильдия определяется как группа видов, использующих один и тот же класс ресурсов среды одинаковым способом. Этот термин объединяет виды, экологические ниши которых существенно перекрываются в их «нишевых» потребностях (независимо от их таксономического положения), т. е. виды одной «профессии», одной трофической группировки. Так, к гильдии «питающихся членистоногими, обитающими в кроне дубового леса», будут, по мнению Рута, относиться птицы, основная часть рациона которых состоит из членистоногих, добытых в листьях дуба. Следовательно, птицы, использующие зону листвы случайно, исключается, даже если они могут оказывать некоторое влияние на обеспеченность пищей членов данной гильдии (Root, 1967). Таким образом, понятия «гильдия» и «трофическая группировка» (ассоциация) оказываются синонимами, и преимущества первого термина в этом сопоставлении определяются только большей лаконичностью.

В общем случае число плотности (численности) всех популяций в экосистеме изменяется с течением времени, т. е. $n(t) = n = \text{const}$ и $n = n(t)$ и $x_1 = x_1(t), \dots, x_n(t) = x_n(t)$. Описание, объяснение и предсказание этих изменений относятся к важнейшим задачам экологии.

Как было показано в гл. VI.6, количество видов в различных группировках и, следовательно, видовое богатство биоценоза в целом с течением времени изменяются в результате процессов иммиграции и элиминации (эмиграции и вымирания) видов, непрерывно осуществляемых в экосистемах с той или иной интенсивностью. При рассмотрении больших промежутков времени, охватывающих многие поколения, к этому перечню следует добавить и процессы видообразования. Обозначив через I_m , E_m , S_p и E_x скорости иммиграции, эмиграции, видообразования и вымира-

ния видов, для определения числа видов в биоценозе в некоторый момент времени t можно предложить формулу:

$$n(t) = n(t_0) + \int_{t_0}^t (Im(t) - Em(t) + Sp(t) - Ex(t)) dt, \quad (\text{VIII.1})$$

где $n(t_0)$ — число видов в экосистеме в начальный момент времени. Выражение (VIII.1) показывает, что видовое богатство экосистемы может оставаться неизменным, т. е. $n(t) = n(t_0)$ не только при отсутствии миграции и эволюционных изменений ($Im = Em = 0, Sp = Ex = 0$), а также и в том случае, когда эти процессы идут с определенной интенсивностью, но взаимно уравновешиваются. Трудность практического применения уравнения (VIII.1) заключается в том, что величины Im, Em, Sp и Ex представляют собой весьма сложные функции внешних экологических факторов и внутренних свойств экосистемы. Однако прежде чем приступать к изучению этих зависимостей во всей их сложности, необходимо отметить, что целый ряд весьма содержательных выводов и интересных закономерностей, свойственных различным экосистемам, может быть установлен с помощью сведений только о видовом богатстве и количественном составе биоценоза. Это прежде всего относится к экосистемам, находящимся в стационарном состоянии, когда общее число видов в экосистеме и численность каждого из них остаются постоянными с течением времени, т. е. $n(t) = n = \text{const}$ и $x_i(t) = x_i(t_0) = \text{const}$ ($i = 1, \dots, n$).

ХАРАКТЕРИСТИКИ СТАЦИОНАРНЫХ БИОЦЕНОЗОВ

Рассмотрим некоторый биоценоз, состоящий из n видов, и в нем группировку близких в некотором отношении популяций (сообщество), состоящую из s видов ($s < n$). Например, это могут быть цветковые растения изучаемой экосистемы. Предположим для простоты, что эти виды занимают первые s мест в принятой нумерации видов биоценоза, так что его количественный состав задается набором чисел

$$(x_1, \dots, x_s, x_{s+1}, \dots, x_n), \quad (\text{VIII.2})$$

из которых первые s чисел характеризуют количественный состав рассматриваемой группировки.

С каждым из этих s видов сопоставим некоторый показатель значимости P_j ($j = 1, \dots, s$), рассматриваемый как мера относительного доминирования или участия данного вида в сообществе или в его функционировании. Например, для сообщества высших растений это могут быть процентные доли видов в первичной продукции сообщества, фитомассе или проективном покрытии фитоценоза; при рассмотрении участия видов-гетеротрофов в энергетических процессах в качестве P_j целесообразно использовать долю дыхания данного вида в общем дыхании видов биоценоза;

наконец, для сообщества, содержащего организмы сравнимого габитуса (размеры, площадь поверхности, объем и т. д.) и метаболизма (например, организмы фитопланктона), в качестве показателя доминирования допустимо использовать просто индекс относительного обилия, выраженный в процентах:

$$P_j = \frac{x_j}{\sum_{i=1}^s x_i} \cdot 100\%. \quad (\text{VIII.3})$$

Прямое вычисление показателей доминирования на основе полного количественного учета всех особей сообщества осуществимо только в исключительных случаях, например при учете деревьев и крупных позвоночных на некотором участке. Обычно же приходится пользоваться всевозможными выборочными оценками. Их корректное получение связано с целым рядом серьезных методических проблем, которые с достаточной полнотой рассмотрены в монографиях П. Грейг-Смита (1967), В. И. Василевича (1969), Г. Коли (1979).

Пусть мы располагаем набором достоверных оценок показателей относительного доминирования видов в рассматриваемом сообществе: P_1, \dots, P_s . Будем предполагать, что мы уже провели необходимое ранжирование, в результате чего показатели доминирования упорядочены по убыванию, т. е. $P_1 > P_2 > \dots > P_s$. Теперь можно построить так называемый график относительного доминирования, отложив по оси абсцисс значения ранга j ($j = 1, \dots, s$), а по оси ординат — величину показателя P_j для вида, имеющего этот ранг (рис. VIII.2).

Исследование кривых относительного доминирования для различных сообществ позволило установить интересные соотношения между их формой и некоторыми особенностями взаимоотношений видов в сообществах. На рис. VIII.3 представлены три основных типа кривых, которым соответствуют различные интерпретации взаимодействий между видами, предложенные Р. Уиттекером (Whittaker, 1965). Кривая I отвечает ситуации, когда члены сообщества находятся в сильной зависимости от некоторого ресурса, распределенного вдоль одномерного континуума, причем имеет место случайное, но без пересечений распределение частных ниш видов вдоль координатной оси данного ресурса (так называемая модель «разломанного стержня» Р. Мак-Артура). В качестве показателя доминирования в данном случае используется относительное обилие P_j (формула VIII.3), причем, как показал Р. Мак-Артур (MacArthur, 1957), численное значение P_j однозначно определяется для каждого ранга j при фиксированном общем числе видов в сообществе (s) выражением

$$P_j = \frac{1}{s} \sum_{i=1}^{s-(j-1)} \frac{1}{s-(i-1)}. \quad (\text{VIII.4})$$

Оказалось, что подобный тип рангового распределения наиболее часто встречается в немногочисленных по числу видов (относительно малые s , обычно не более 20) группировках таксономиче-

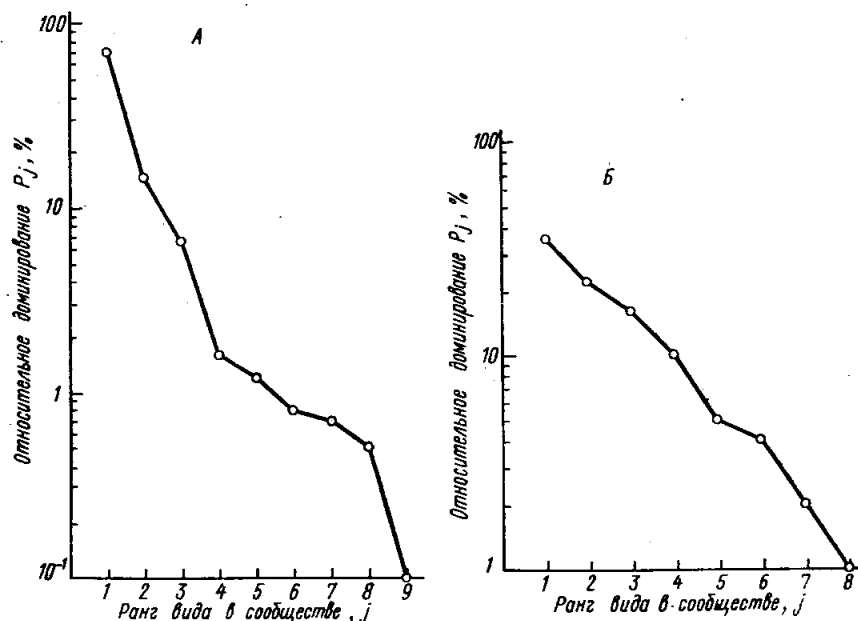


Рис. VIII.2. Кривые относительного доминирования для сообщества почвенных членистоногих (А) и сообщества птиц (Б) в экосистеме высокогорного влажного луга на Тянь-Шане (по Злотину, 1975)

ски близких животных в четко отграниченных однородных биоценозах, как, например, группировка птиц, гнездящихся на ограниченном участке леса. Более или менее удовлетворительное согласие с формулой (VIII.4) наблюдается для высших животных с активной конкуренцией, устойчивой численностью и высокой продолжительностью жизни.

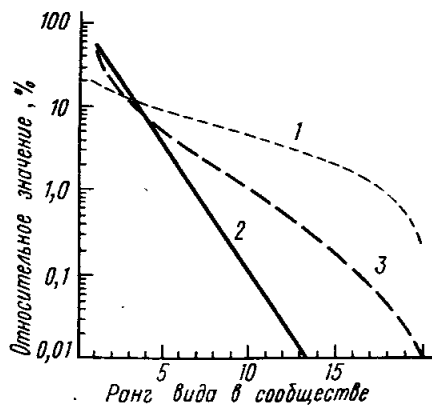


Рис. VIII.3. Основные типы кривых относительного доминирования в гипотетическом сообществе из 20 видов, соответствующие моделям случайного распределения ресурсов по Мак-Артуру (1), геометрического распределения (2) и логнормального распределения (3) (по Whittaker, 1965)

Линия 2 на рис. VIII.3, представляющая собой прямую, изображает случай так называемого «геометрического» распределения и соответствует следующей схеме относительного доминирования: существует фиксированное число c ($0 \leq c \leq 1$), такое, что на долю первой доминанты приходится c -тая часть суммарной величины $P = \sum_{j=1}^s P_j$, принятой за 100%:

$$P_1 = c \cdot P, \quad (\text{VIII.5})$$

на долю второй доминанты — c -тая часть того, что останется после первой:

$$P_2 = c(P - P_1) = c(P - cP) = c(1 - c)P, \quad (\text{VIII.6})$$

для третьей — аналогично:

$$P_3 = c(P - P_1 - P_2) = c(P - cP - c(1 - c)P) = c(1 - c)^2 P, \quad (\text{VIII.7})$$

и так далее, так что, очевидно, общая формула для величины показателя относительного доминирования j -того члена ранжированного ряда имеет вид

$$P_j = c(1 - c)^{j-1} P, \quad (\text{VIII.8})$$

или в логарифмическом виде

$$\log P_j = (j - 1) \log(1 - c) + \log c + \log P, \quad (\text{VIII.9})$$

откуда видно, что величина P_j как функция ранга j изображается на полулогарифмической шкале прямой линией с угловым коэффициентом $\log(1 - c)$.

Геометрическое распределение относительного доминирования обнаруживается в группировках, состоящих из небольшого числа видов, которые состоят в жесткой конкуренции за ограниченные ресурсы, нередко в суровых условиях внешней среды. Получаемую круто падающую прямую 2 можно рассматривать в качестве альтернативы для относительно пологой кривой 1, соответствующей распределению Мак-Артура.

Наконец, распределение, изображаемое кривой 3, называется логнормальным. Интерпретация этого типа распределения требует более детального анализа аргументов. Пусть имеется достаточно большой, ранжированный по убыванию набор показателей относительного доминирования $P_1 > P_2 > \dots > P_s$ (обычно s бывает более 20). Возьмем логарифмическую ось координат (рис. VIII.4, слева) и нанесем на нее шкалу, каждое значение которой соответствует двукратному увеличению показателя относительного доминирования P_j , выраженного в процентах, например, $P_j = \dots, 1/16, 1/8, 1/4, 1/2, 1, 2, 4, 8, 16 \dots$. Далее изобразим на этой оси все имеющиеся точки P_1, P_2, \dots, P_s и построим гистограмму их распределения по интервалам указанной выше шкалы, называемым ок-

тавами (так как длина каждой последующей в обычном, нелогарифмическом масштабе вдвое больше предыдущей). В результате над каждой октавой будет построен столбик, высота которого пропорциональна числу попавших в нее точек P_j . Выберем октаву, в которую попало наибольшее число точек, и присвоим ей номер $i=0$, а соответствующее число точек обозначим через n_0 .

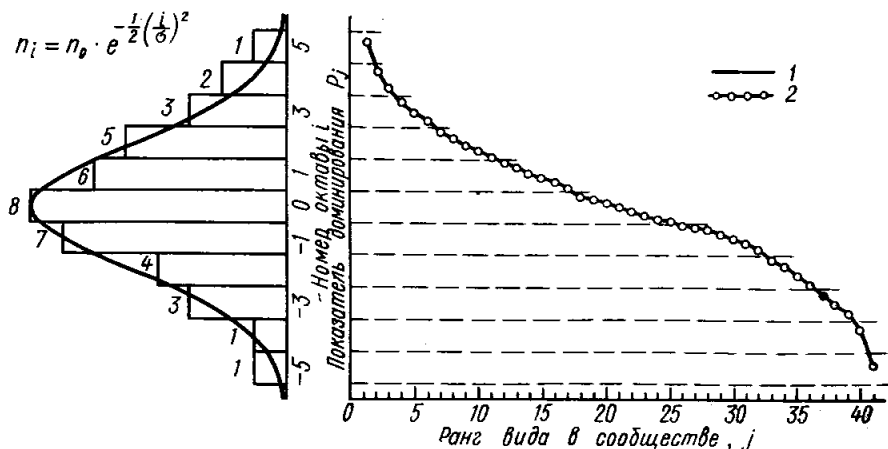


Рис. VIII.4. График относительного доминирования для гипотетического сообщества из 41 вида (кривая 1) при логнормальном распределении значений показателя относительной значимости P_j вдоль процентной шкалы P (кривая 2).

Выделено 11 октав, пронумерованных индексом $i = -5, -4, \dots, 4, 5$, в каждую из которых попало по n_i различных значений показателей P_i (при $j=1, 2, \dots, 41$). Например, в центральную октаву, имеющую индекс $i=0$, попало $n_0=8$ точек, а именно: точки $P_{18}, P_{19}, P_{20}, P_{21}, P_{22}, P_{23}, P_{24}, P_{25}$. Полученное таким образом распределение частот n_i в классах (октавах) $i = -5, -4, \dots, 4, 5$ хорошо аппроксимируется зависимостью $n_i = n_0 \cdot \exp\{-\frac{1}{2}(i/\sigma)^2\}$, где $n_0=8$; $\sigma = s/(2.5 \cdot n_0) = 41/(2.5 \cdot 8) = 2.05$.

Октавы вправо от нулевой занумеруем по возрастанию: $i=1, 2, \dots$, а влево — по убыванию индекса i : $i=-1, -2, \dots$. Число точек, попавших в i -тую октаву, обозначим через n_i .

Как установил Ф. Престон (Preston, 1948), для многих сообществ гистограммы распределения логарифмов $\ln P_j$ по октавам приближаются по форме к нормальному распределению (отсюда термин «логнормальное распределение») и значения n_i для различных классов обилия $i = \dots, -2, -1, 0, 1, 2, \dots$ могут аппроксимироваться выражением

$$n_i = n_0 \cdot e^{-\frac{1}{2} \left(\frac{i}{\sigma}\right)^2}, \quad (\text{VIII.10})$$

где σ — мера рассеяния относительно модального класса $i=0$, которая для большинства анализируемых видовых группировок находится в пределах $1 \leq \sigma \leq 5$ (Ricklefs, 1973, p. 732).

Поскольку сумма величин n_i должна равняться общему числу видов сообщества s , получаем

$$\sum_{i=-\infty}^{+\infty} n_i = n_0 \sum_{i=-\infty}^{+\infty} e^{-\frac{1}{2} \left(\frac{i}{\sigma}\right)^2} = s. \quad (\text{VIII.11})$$

С помощью интеграла вероятности входящую сюда сумму можно приближенно оценить выражением

$$\sum_{i=-\infty}^{+\infty} e^{-\frac{1}{2} \left(\frac{i}{\sigma}\right)^2} \approx \int_{-\infty}^{+\infty} e^{-\frac{1}{2} \left(\frac{u}{\sigma}\right)^2} du = \sqrt{2\pi} \cdot \sigma, \quad (\text{VIII.12})$$

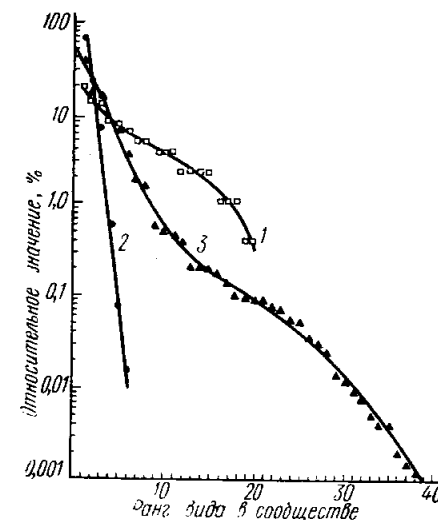
откуда для оценки σ получаем соотношение

$$\sigma \approx \frac{s}{\sqrt{2\pi} \cdot n_0} \approx \frac{s}{2.5 \cdot n_0}. \quad (\text{VIII.13})$$

При логнормальном распределении показателей относительного обилия график рангового распределения видов в сообществе при-

Рис. VIII.5. Три примера графиков относительного доминирования для естественных сообществ.

1 — сообщество гнездящихся птиц лиственного леса в Западной Вирджинии, ранжированное по плотности популяций, описывается случайным распределением по Мак-Артуру; 2 — сообщество сосудистых растений субальпийского елового леса в Грейт Смоки Маунтинз, Теннесси, характеризуется геометрическим распределением относительных значений чистой первичной продукции входящих в него видов; 3 — сообщество сосудистых растений лиственного леса в ущелье в Грейт Смоки Маунтинз, Теннесси, имеет близкое к логнормальному распределению относительных значений чистой первичной продуктивности входящих в него видов (по Whittaker, 1975)



нимает форму кривой 3 на рис. VIII.3, что более подробно иллюстрирует рис. VIII.4, (справа), Б. Логнормальное распределение относительного доминирования характерно для сообществ с высокой видовой насыщенностью, в условиях, когда «успех» того или иного вида определяется большим числом относительно независимых и однородных по силе влияния факторов.

На рис. VIII.5 представлены примеры сообществ, иллюстрирующие рассмотренные типы кривых относительного доминирования.

Нет сомнения, что у многих сообществ кривые доминирования будут отличаться от трех указанных выше типов, однако эти последние представляют собой в известной степени характерные случаи, так что о характере биотических отношений в сообществах с кривыми доминирования промежуточного типа можно судить по степени их близости к рассмотренным трем вариантам в последовательности от 1 к 2 через 3.

В то же время, давая общую оценку методу анализа сообществ с помощью ранговых распределений, Р. Уиттэкер справедливо отметил, что «рассмотренные выше интерпретации являются только правдоподобными, но отнюдь не необходимыми. На основе этих кривых нельзя делать далеко идущих выводов, и они не привели к значительному углублению нашего понимания взаимоотношений видов в сообществах» (Whittaker, 1975, p. 94).

Попытки связать картину падения относительного обилия в ранжированном ряду с общей плотностью особей группы симпатрических видов (Федоров, 1978) свидетельствуют о существовании количественных форм зависимостей, с одной стороны, между типами кривых относительного доминирования и обеспеченностью пищей (Барабашева и др., 1978, 1980) и, между типами рангового распределения и неблагоприятным воздействием загрязнителей на организмы, — с другой (Федоров и др., 1977, Левич, 1979).

Кроме видового богатства и типа рангового распределения для характеристики сообществ используется несколько так называемых показателей разнообразия, величины которых отражают не только общее число видов, но и особенности количественного состава сообществ. Хотя в настоящее время известно около десятка различных показателей разнообразия (Pielou, 1969, 1975), мы остановимся только на трех, употребляемых наиболее часто. К их числу относится показатель разнообразия по Симпсону — D , по Шэннону — H и показатель выровненности E .

Пусть p_1, \dots, p_s — нормированные ($\sum_{i=1}^s p_i = 1$) величины относительной значимости видов рассматриваемого сообщества, состоящего из s видов. В частности, можно полагать, что p_j равны относительным численностям особей видов сообщества, если последние сравнимы по размерам и метаболизму. При этих предположениях показатель разнообразия по Симпсону определяется формулой

$$D_s(p_1, \dots, p_s) = 1 - \sum_{i=1}^s p_i^2, \quad (\text{VIII.14})$$

а показатель разнообразия по Шэннону — формулой

$$H_s(p_1, \dots, p_s) = - \sum_{i=1}^s p_i \ln p_i. \quad (\text{VIII.15})$$

Как нетрудно проверить, оба показателя обладают тем свойством, что они принимают максимальное значение при равенстве долей всех видов в сообществе, т. е. при $p_1 = p_2 = \dots = p_s^* = \frac{1}{s}$

$$\begin{aligned} \max_{(p_1, \dots, p_s)} D_s(p_1, \dots, p_s) &= D_s\left(\frac{1}{s}, \dots, \frac{1}{s}\right) = (s-1)/s, \\ \max_{(p_1, \dots, p_s)} H_s(p_1, \dots, p_s) &= H_s\left(\frac{1}{s}, \dots, \frac{1}{s}\right) = \\ &= - \underbrace{\left(\frac{1}{s} \ln \frac{1}{s} + \dots + \frac{1}{s} \ln \frac{1}{s}\right)}_{s \text{ раз}} = - \ln \frac{1}{s} = \ln s. \end{aligned} \quad (\text{VIII.16})$$

С другой стороны, когда доля какого-нибудь одного вида, например j -того, стремится к 1, а всех остальных — к нулю, оба показателя также стремятся к нулю:

$$\left. \begin{aligned} \lim_{p_j \rightarrow 1} D_s(p_1, \dots, p_j, \dots, p_s) &= 0 \\ \lim_{p_j \rightarrow 1} H_s(p_1, \dots, p_j, \dots, p_s) &= 0, \end{aligned} \right\} \quad (\text{VIII.17})$$

Как видно из (VIII.16), с увеличением числа видов в сообществе s максимальные значения обоих показателей, в особенности показателя Шэннона, увеличиваются. Поэтому для получения не зависящих от числа видов s характеристик прибегают к нормированию путем деления на максимальное значение того или иного показателя. В частности, широко применяется так называемый показатель выровненности («эквитабильности»), рассчитываемый как

$$E(p_1, \dots, p_s) = \frac{H_s(p_1, \dots, p_s)}{H_s^{\max}} = \frac{H_s(p_1, \dots, p_s)}{\ln s} \quad (\text{VIII.18})$$

и принимающий значения в интервале от 0 до 1.

Интересный анализ связей разнообразия биоценозов с некоторыми другими характеристиками экосистем провел Ю. Одум (Odum, 1975). Он использовал литературные данные, а также результаты собственных исследований по видовому богатству и количественному составу биоценозов более чем 150 различных экосистем, включая водные и наземные, естественные и разной степени окультуренности из холодных, умеренных и жарких климатических областей, опубликованные в литературе. Для каждого из биоценозов было рассчитано значение показателя разнообразия по Симпсону $D_s = 1 - \sum_{i=1}^s p_i^2$ и построена гистограмма распределения полученных значений на отрезке 0—1. Полученная гистограмма оказалась бимодальной: выделилась одна большая

группа биоценозов с низким разнообразием (0.05—0.2) и другая большая группа со сравнительно высоким разнообразием (0.7—0.85). Во всей выборке не оказалось биоценоза с примерно равными значениями показателей относительного доминирования видов (случай $p_1 = \dots = p_s = \frac{1}{s}$), когда индекс разнообразия приближается к своему максимальному значению — 1.

В группу с низким биотическим разнообразием попали: 1) экосистемы, находящиеся в состоянии стресса (например, деградирующие) под действием внешних сил или притоков (вещества или

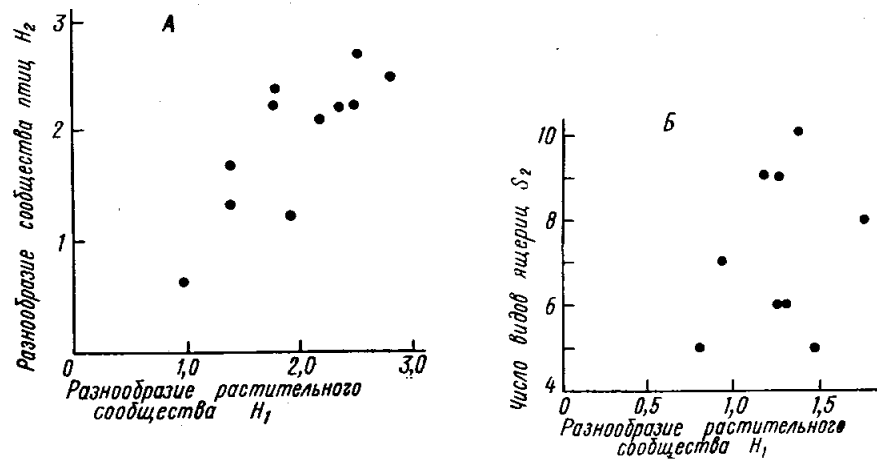


Рис. VIII.6. Влияние видового разнообразия растительности на разнообразие птиц в лиственных лесах (А) и ящериц в пустынях США (Б) (по Pianka, 1966)

энергии), как в случае загрязненных рек или заливов, или экосистемы, активно регулируемые человеком, как посевы сельскохозяйственных культур или лесные плантации; 2) экосистемы, постоянно получающие большие количества высококачественной энергии и (или) полезных веществ, как, например, прибрежные марши. Биоценозов со средним (порядка 0.5) разнообразием оказалось сравнительно мало.

Группы с высоким разнообразием образованы многими естественными экосистемами, не получающими извне концентрированной энергии и биогенных материалов и живущими только за счет рассеянной энергии солнечного излучения. Примером служат многие степи, леса на водоразделах и озера, получающие сток с выработанных и бедных питательными элементами водосборных бассейнов. В эту же группу попали многие биоценозы, существующие в очень стабильных условиях среды, например на дне океанов или во влажных тропиках.

Как указывает Ю. Одум, данные свидетельствуют о том, что видовое богатство и разнообразие биоценозов формируются в результате приспособления к силе и качественному составу приходящего энергетического потока и связанного с ним поступления ресурсов питания. «Стратегия» природы состоит в увеличении разнообразия, но только до пределов, пока это не приводит к снижению эффективности использования ресурсов компонентами биоценоза. Следовательно, существует некоторый оптимум разнообразия, определяемый эффективностью экосистемы как энергетической машины. Когда наличие источников легкодоступной энергии сочетается с поступлением биогенных элементов в количествах, превышающих потребность в них функционирующих организмов биоценоза, более эффективным оказывается низкое видовое разнообразие. В этом случае простая, но специализированная структура способна использовать эти благоприятные условия эффективнее, чем более сложная, но менее специализированная совокупность видов. Экосистемы с низким биотическим разнообразием, живущие за счет легкодоступной внешней энергии, могут быть достаточно устойчивы во времени и способны противостоять внешним возмущающим факторам, если поступление веществ извне сохраняется на одном уровне в течение достаточно продолжительного времени, как на маршах приливной зоны. В этих условиях низкое разнообразие порядка 0.1—0.2 является оптимальным.

В условиях ограниченного энергетического притока (в случае использования только солнечной энергии) более выгодным для поддержания стационарного состояния экосистемы представляется высокий уровень разнообразия: порядка 0.7—0.8. В этом случае достигается определенная надежность использования дефицитного источника энергии благодаря наличию многих альтернативных путей ее обеспечения.

Рассматривая видовое богатство и разнообразие биоценозов в связи с другими свойствами экосистем, можно обнаружить еще целый ряд иных взаимосвязей и закономерностей, которые частично иллюстрируются рисунками VIII.6—VIII.8. Однако в целом

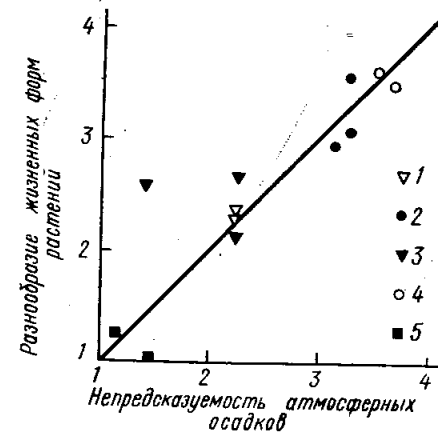


Рис. VIII.7. Зависимость разнообразия жизненных форм растений от непредсказуемости атмосферных осадков в различных типах экосистем (по Givnish, 1975).

1 — арктические тундры; 2 — широколиственные леса; 3 — субтропические леса; 4 — пустыни; 5 — влажные тропические леса

на уровне этих категорий невозможно полностью раскрыть основные закономерности структуры и функционирования биоценоза в экосистеме, что заставляет обращаться к построению и исследованию динамических моделей биоценозов.

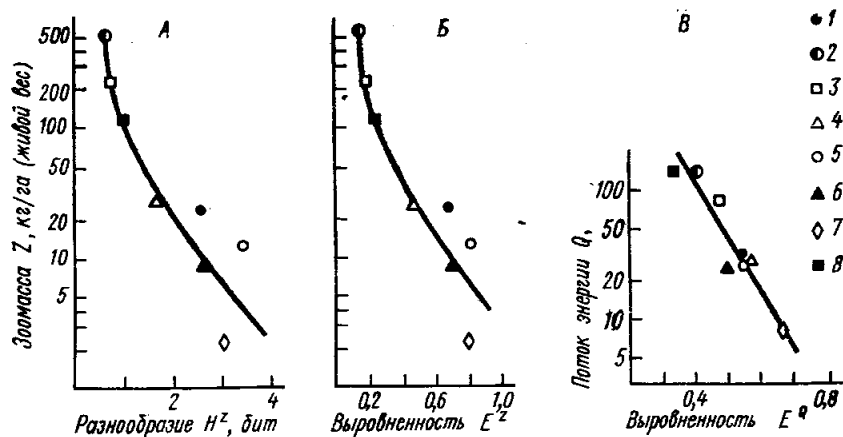


Рис. VIII.8. Соотношение между показателями разнообразия и массово-энергетическими характеристиками животного населения высокогорных экосистем Тянь-Шаня.

A — разнообразие по Шеннону $H_s = -\sum_{i=1}^s p_i \log p_i$ и суммарная живая зоомасса

$Z = \sum_{i=1}^s Z_i$, где s — число видов животных; Z_i — зоомасса i -того вида; B — выровненность $E_s = H_s / \log s$ и суммарная зоомасса Z ; V — выровненность E_s и суммарный поток энергии через зоомассу за год $Q = \sum_{i=1}^s Q_i$, где Q_i — поток

энергии через популяцию i -того вида, ккал/м²/год (по Злотяну, 1975).

1 — тундровые подушечники; 2 — влажные луга; 3 — остепненные луга; 4 — холодные степи; 5 — сухие степи; 6 — полупустыни; 7 — пустыни; 8 — болота

**ДИНАМИКА БИОЦЕНОЗА
КАК РЕЗУЛЬТАТ МЕЖВИДОВЫХ
ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ**

При решении задачи описания и предсказания изменений видового богатства биоценоза $n(t)$ и численностей входящих в него популяций различных видов $x_1(t), \dots, x_{n(t)}(t)$ возможны такие подходы, когда популяции рассматриваются на том или ином уровне агрегирования и учитывается более или менее широкий перечень внешних и внутренних абиотических факторов. Иногда бывает необходимо учитывать изменения метеорологических и геохимических факторов, возрастную и генетическую гетерогенность популяций, вследствие чего решение задачи чрезвычайно затрудняется. В то же время некоторые весьма важные экологические проблемы могут быть удовлетворительно решены даже в предположении, что глобальные входы экосистемы и ее внутренние абиотические переменные поддерживаются на определенных фиксированных уровнях или меняются по заранее известному закону, а динамика биоценоза определяется в первую очередь биотическим взаимодействием между популяциями биоценоза, каждая из которых может рассматриваться на уровне полного внутривидового агрегирования.

Для формализации перечисленных предположений обозначим, как обычно, переменными v_1, \dots, v_k глобальные внешние факторы экосистемы, а переменными $x_1, \dots, x_n, x_{n+1}, \dots, x_N$ — ее внутренние переменные состояния. Нумерацию выберем таким образом, что первые n переменных x_1, \dots, x_n обозначают численности (плотности) всех популяций экосистемы, а остальные x_{n+1}, \dots, x_N — ее абиотические свойства. Задавшись некоторыми фиксированными значениями или режимами входов v_1, \dots, v_k и внутренних абиотических переменных x_{n+1}, \dots, x_N , динамику биоценоза, вызываемую межвидовыми (межпопуляционными) взаимодействиями, можно описать с помощью системы дифференциальных уравнений вида

$$\frac{dx_i}{dt} = f_i(x_1, \dots, x_n) \quad (i = 1, \dots, n), \quad (\text{IX.1})$$

где функции $f_i(\dots)$, стоящие в правых частях, представляют собой частные функции отклика абсолютных скоростей изменения плотности популяций на значения самих этих плотностей, равные разности абсолютных скоростей размножения и гибели при фиксированных значениях или режимах остальных переменных:

$$f_i(x_1, \dots, x_n) = B_i(v_1^*, \dots, v_k^*, x_1, \dots, x_n, x_{n+1}^*, \dots, x_N^*) - D_i(v_1^*, \dots, v_k^*, x_1, \dots, x_n, x_{n+1}^*, \dots, x_N^*). \quad (IX.2)$$

Модель (IX.1) воспроизводит динамику видового состава биоценоза под влиянием одних биотических взаимодействий между популяциями, каждая из которых описывается на уровне полного внутривидового агрегирования, поскольку функции $f_i(\dots)$ в правой части системы (IX.1) зависят только от плотностей популяций. На этом основании модели подобного типа мы будем называть *биоценологическими моделями* динамики популяций.

В данной главе будут рассматриваться только биоценологические модели, поэтому во всех нижеследующих формулах звездочка при функциях $B_i^*(\dots)$ и $D_i^*(\dots)$, обозначающая, что рассматривается частная функция отклика на плотности популяций при заданных внешних входах и внутренних абиотических переменных, будет опускаться, хотя мы по-прежнему будем пользоваться звездочкой, если будут фиксироваться некоторые из плотностей x_1, \dots, x_n .

Уровень адекватности модели (IX.1) определяется тем, насколько точно функции $B_i(\dots)$ и $D_i(\dots)$ и, следовательно, их результирующая $f_i(\dots)$ дают количественное выражение биотических взаимодействий между видами. Однако, перед тем как рассматривать конкретные способы количественного выражения этих взаимодействий, необходимо более подробно остановиться на общей характеристике и классификации биотических отношений между популяциями в биоценозе.

КЛАССИФИКАЦИЯ БИОТИЧЕСКИХ ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ

Биотические отношения между популяциями разных видов, составляющих биоценоз, чрезвычайно многообразны и поэтому ни одна из предлагавшихся классификаций биотических отношений между видами, учитывающих реальные биологические механизмы, не получила всеобщего признания. Научную основу изучения межвидовых отношений в природных сообществах заложил Ч. Дарвин, который на многих ярких примерах показал, «как сложны и неожиданны препятствия и взаимные отношения между органическими существами, борющимися за жизнь в одной и той же стране». Дальнейшее развитие этой области биологической

науки связано с именами Э. Геккеля, К. Мёбиуса, Ф. Клементса, В. Шелфорда, Ч. Элтона. Крупным вкладом в разработку учения о межвидовых взаимодействиях в биоценозах явились труды отечественных ученых Г. Ф. Морозова (1912), В. Н. Сукачева (1915, 1953), Л. Г. Раменского (1938), Д. Н. Кашкарова (1938), В. Н. Беклемишева (1951), Г. А. Новикова (1959). В американской и западноевропейской литературе широко известна классификация межвидовых взаимодействий Клементса и Шелфорда (Clements, Shelford, 1939; см. также Alee et al., 1949). Оценку предпринимаемых попыток классификации биотических отношений на основе конкретных биологических механизмов дал М. Уильямсон. «Если представить себе все огромное разнообразие возможных взаимодействий: химические взаимодействия, существующие, по-видимому, между бактериями и между планктонными водорослями (Fogg, 1965), различные взаимодействия грибов с другими организмами, симбиоз грибов и водорослей в лишайниках, сукцессии растительных сообществ, связанные в частности, с конкуренцией за солнечный свет и с эволюцией почв, и в особенности поразительное разнообразие образа жизни животных, способов добывания пищи и т. п., то становится ясной полная безнадёжность такого подхода. Простая классификация была бы наивной, ее несостоятельность выявлялась бы при попытках найти в ней место для конкретных примеров, тогда как всеобъемлющая классификация оказалась бы совершенно необозримой» (Уильямсон, 1975, с. 155—156).

Преодолеть указанные трудности оказалось возможным, классифицируя взаимодействия не по качественному разнообразию их механизмов, а по количественным эффектам. Одна из первых попыток такого рода была предпринята П. Беркхолдером (Burkholder, 1952) и развита далее Ю. Одумом (Odum, 1953) и Г. Кларком (Clarke, 1957). Для классификации взаимодействий между видами по таким общепринятым категориям, как нейтрализм, аменсализм, комменсализм, конкуренция, хищничество (в широком смысле, включая паразитизм) и мутуализм, этими исследователями была предложена следующая формальная процедура: каждой паре видов рассматриваемого сообщества сопоставляется комбинация из двух символов, каждый из которых может быть плюсом («+»), нулем («0») или минусом («-»), в зависимости от направления влияния численности одного на скорость роста другого вида. После чего классификация проводится по табл. IX.1.

Подчеркнем, что эта классификация относится именно к случаю описания популяций на уровне полного внутривидового агрегирования в рамках биоценологического подхода, так как она проводится только в терминах численностей (плотностей) взаимодействующих популяций и скоростей их изменения. Поэтому к конкуренции (в обобщенном смысле) будут относиться любые взаимодействия, будь то борьба, соперничество за свет, влагу или элементы минерального питания между растениями, или

Таблица IX.1

Классификация межвидовых биотических отношений в зависимости от влияния численности каждого из видов пары на скорость изменения численности другого*

№	Тип взаимодействия	Влияние	
		первого вида на второй	второго вида на первый
1	нейтрализм	0	0
2	амениализм	—	0
3	комменсализм	+	0
4	конкуренция	—	—
5	жертва — эксплуататор	+	—
6	мутуализм	+	+

* «+» — увеличение (уменьшение) численности одного вызывает увеличение (уменьшение) численности другого; «0» — отсутствие влияния; «—» — увеличение (уменьшение) численности одного вызывает уменьшение (увеличение) численности другого.

аллелопатическое взаимное подавление различных видов растений, животных и микроорганизмов, или же, наконец, непосредственные агрессивные столкновения животных в борьбе за пищу, территорию или укрытие.

Применение этой стройной классификации, охватывающей все возможные типы количественных эффектов межвидовых взаимодействий, осложняется лишь тем, что тип взаимодействия данной пары видов может меняться с течением времени в связи с изменением как самих популяций (возрастной состав, фенология и т. п.), так и экологической обстановки (абиотические условия и численности других видов). Для учета этого обстоятельства мы вынуждены обратиться к более строгой математической характеристике классификации, которая была неформально представлена в табл. IX.1.

Для этого заметим, что в любой момент времени t влияние j -го вида на динамику i -го вида определяется реакцией скорости изменения плотности последнего, т. е. величины dx_i/dt , на бесконечно малое изменение плотности популяции первого вида — величины $x_j(t)$. Математическим выражением этого влияния служит величина частной производной скорости dx_i/dt по плотности x_j , взятая в момент времени t , которую мы будем обозначать через $c_{ij}(t)$:

$$c_{ij}(t) = \frac{\partial \left[\frac{dx_i}{dt} \right]}{\partial x_j} \quad (\text{IX.3})$$

Знак $c_{ij}(t)$ характеризует направление (увеличение или уменьшение), а абсолютная величина — силу влияния j -го вида на i -тый

в данный момент времени t , когда биоценоз имеет состав $x_1(t), \dots, \dots, x_n(t)$. Для практического вычисления коэффициентов $c_{ij}(t)$ необходимо вместо $\frac{dx_i}{dt}$ подставить в формулу (IX.3) функции $f_i(x_1, \dots, x_n)$, стоящие в правых частях системы уравнений динамики биоценоза (IX.1) и дающие непосредственное количественное выражение влияния численностей x_1, \dots, x_n на скорости изменения рассматриваемых видов, и вслед за этим произвести вычисление соответствующих частных производных:

$$c_{ij}(t) = \left. \frac{\partial f_i(x_1, \dots, x_n)}{\partial x_j} \right|_{x_1(t), \dots, x_n(t)} \quad (\text{IX.4})$$

В частности, если функция $f_i(\dots)$ представлена в виде

$$f_i(x_1, \dots, x_n) = r_i(x_1, \dots, x_n) \cdot x_i, \quad (\text{IX.5})$$

где $r_i(\dots)$ — удельная скорость изменения плотности популяции i -того вида, то при $i \neq j$ мы имеем

$$c_{ij}(t) = \left. \frac{\partial r_i(x_1, \dots, x_n)}{\partial x_j} \right|_{x_1(t), \dots, x_n(t)} \cdot x_i(t), \quad (\text{IX.6})$$

а при $i = j$

$$c_{ii}(t) = \left. \frac{\partial r_i(x_1, \dots, x_n)}{\partial x_i} \right|_{x_1(t), \dots, x_n(t)} \cdot x_i(t) + r_i(x_1(t), \dots, x_n(t)). \quad (\text{IX.7})$$

Составив из величин $c_{ij}(t)$, соответствующих всевозможным парам индексов (i, j) при $i=1, \dots, n, j=1, \dots, n$ квадратную матрицу

$$C(t) = \begin{pmatrix} c_{11}(t) & c_{12}(t) & \dots & c_{1n}(t) \\ c_{21}(t) & c_{22}(t) & \dots & c_{2n}(t) \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ c_{n1}(t) & c_{n2}(t) & \dots & c_{nn}(t) \end{pmatrix}, \quad (\text{IX.8})$$

можно получить исчерпывающую количественную характеристику всей совокупности биотических отношений между популяциями биоценоза в рассматриваемый момент времени t , так как для каждой пары видов (i, j) мы знаем, как один из них влияет на другой по величине и направлению. Именно поэтому матрица частных производных $C(t)$ называется структурной матрицей биоценоза.

В качестве примера вычисления структурной матрицы биоценоза рассмотрим гипотетическое сообщество из n видов, в котором биотические отношения между видами таковы, что в рассматриваемой области изменения их плотностей $\{x_i \leq x_i(t) \leq \bar{x}_i, i=1, \dots, n\}$ удельные скорости изменения каждой популяции достаточно точно аппроксимируются линейными функциями плотностей, т. е.

$$r_i(x_1, \dots, x_n) = \beta_{i0} + \beta_{i1}x_1 + \beta_{i2}x_2 + \dots + \beta_{in}x_n. \quad (\text{IX.9})$$

Чтобы воспользоваться формулой (IX.6), вычисляем частные производные $\frac{\partial r_i}{\partial x_j}$, которые, очевидно, равны $\frac{\partial r_i}{\partial x_j} = \beta_{ij}$. Таким образом, для $i \neq j$

$$c_{ij}(t) = \beta_{ij} \cdot x_i, \quad (\text{IX.10})$$

а для случая $i = j$ имеем

$$c_{ii}(t) = \beta_{ii} \cdot x_i(t) + \beta_{i0} + \beta_{i1}x_1(t) + \dots + \beta_{in}x_n(t). \quad (\text{IX.11})$$

Последняя формула интересна в том отношении, что влияние каждого члена биоценоза на самого себя оказывается зависимым не только от его собственной плотности, но и от плотности других популяций, что служит примером одного из так называемых эмерджентных свойств, порождаемых не элементом (в данном случае — популяцией j -того вида) как таковым, а его связями с другими элементами.

Как правило, не все члены биоценоза непосредственно влияют друг на друга, т. е. для многих пар (i, j) имеет место $c_{ij}(t) = 0$. В частности, если переменная x_i вообще не входит в число существенных аргументов функции $f_j(\dots)$ или $r_j(\dots)$, для случая $\partial f_j / \partial x_i = 0$, то коэффициент воздействия i -того вида на j -тый будет тождественно равен нулю: $c_{ji}(t) = 0$.

Наличие нулей в структурной матрице свидетельствует об отсутствии непосредственных биотических связей между соответствующими видами, причем возможны варианты, когда для некоторой пары видов (i, j) имеет место $c_{ij}(t) = 0$, но $c_{ji}(t) \neq 0$, т. е. в общем случае структурная матрица биоценоза будет несимметричной.

Ненулевые элементы структурной матрицы имеют положительные или отрицательные значения, отвечающие «положительным» или «отрицательным» связям между соответствующими популяциями в текущий момент времени t . Так как (в общем случае) с течением времени плотности популяций биоценоза изменяются, меняются и функции $f_j(x_1(t), \dots, x_n(t))$, ($j = 1, \dots, n$), а следовательно, могут изменяться и элементы структурной матрицы $C(t) = (c_{ij}(t))$. При этом возможно изменение не только величин, но и знаков коэффициентов $c_{ij}(t)$, т. е. может происходить изменение знаковой структуры матрицы $C(t)$. Однако, если изменение плотностей происходит непрерывно, то знаковая структура биоценоза меняется скачкообразно, в некоторые «критические» моменты времени t_1, t_2, t_3, \dots , оставаясь неизменной внутри промежутков $[t_0, t_1), [t_1, t_2), [t_2, t_3), \dots$

В каждом интервале постоянства знаковой структуры матрицы $C(t)$ допустимо применение рассмотренной выше классификации биоценологических связей посредством присвоения каждой паре ви-

дов (i, j) комбинации символов $(\text{sign}(c_{ij}(t)), \text{sign}(c_{ji}(t)))$, где функция $\text{sign}(x)$, читаемая как «знак x », задается по правилу

$$\text{sign}(x) = \begin{cases} -1, & \text{при } x < 0 \\ 0, & \text{при } x = 0 \\ +1, & \text{при } x > 0. \end{cases} \quad (\text{IX.12})$$

Анализ структурных матриц различных биоценозов открывает путь к решению одного из наиболее спорных вопросов экологии — вопроса о степени целостности биоценоза. Являются ли межвидовые взаимодействия в биоценозе действительно системообразующими отношениями, определяющими его качественную специфику, как считал еще К. Мёбиус (Möbius, 1877), что дает основание рассматривать биоценоз как своего рода суперорганизм (Clements 1916; Thieme, 1925) или квазиорганизм (Tansley, 1920). Не является ли биоценоз, напротив, просто статистическим объединением относительно независимых видов, оказавшихся вместе только потому, что они нуждаются в сходных абиотических условиях, а взаимодействия между ними — лишь неизбежным побочным продуктом их совместного существования (Petersen, 1911—1913, 1915; Раменский, 1926; Gleason, 1926). В терминах формальных представлений этот вопрос сводится к установлению преобладания сильных или слабых взаимодействий между образующими биоценоз видами, количественным выражением которых служат элементы структурной матрицы $C(t) = (c_{ij}(t))$.

Рассмотрим такую матрицу в некоторый момент времени t и определим для нее величину $s(C)$, равную числу ее недиагональных элементов, отличных от нуля. Очевидно, $s(C)$ не превосходит числа всех недиагональных элементов, т. е. $s(C) \leq n(n-1)$. Более того, в большинстве случаев $s(C)$ будет заведомо меньше $n(n-1)$, так как маловероятно, чтобы в биоценозе реализовывались бы абсолютно все логически возможные связи.

Чтобы сравнивать биоценозы с разным числом видов, отнесем $s(C)$ к его максимальному значению $n(n-1)$ и результат выразим в процентах, что даст величину

$$S(C) = \frac{s(C)}{n(n-1)} \cdot 100\%, \quad (\text{IX.13})$$

которую можно рассматривать как показатель относительной связности биоценоза (ср. Gardner, Ashby, 1970).

Представим себе некоторую репрезентативную выборку из множества всех существующих биоценозов. Для каждого биоценоза (элемента выборки) построим структурную матрицу C и рассчитаем показатель связности $S(C)$. Для полученной таким образом совокупности чисел S_1, S_2, \dots, S_N , лежащих на отрезке от 1 до 100%, построим эмпирическую функцию плотности распределения. При этом для удобства графического анализа на оси $1 \leq S \leq 100\%$ используем логарифмический масштаб, так как в

обычном масштабе распределение будет сильно скошенным влево.

На рис. IX.1 представлены гипотетические распределения, соответствующие концепции об экологической индивидуальности видов (кривая 1, средняя связность биоценоза порядка 5%) и представлению о многочисленности взаимодействий в сообществе (кривая 2, средняя связность порядка 50%). Действительное распределение значений коэффициентов связности по всем биоценозам экосферы пока что остается неизвестным, однако в качестве правдоподобной гипотезы можно принять кривую 3, средний коэффициент связности которой равен 10%, и вместе с тем достаточно хорошо выражены «плечи» распределения, заходящие как в область

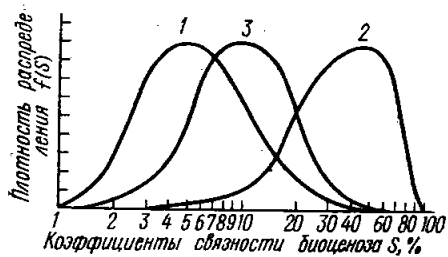


Рис. IX.1. Гипотетические кривые плотности распределения значений коэффициентов связности S для различных биоценозов (объяснение в тексте)

малых, так и больших значений коэффициента связности, мотивируя это тем, что среди реальных биоценозов можно найти примеры с высокими и низкими значениями.

Рассмотрим некоторый биоценоз из n видов, плотности популяций в которых $x_1(t), \dots, x_n(t)$ удовлетворяют системе динамических уравнений вида

$$\frac{dx_i}{dt} = f_i(x_1, \dots, x_n). \quad (\text{IX.14})$$

Зафиксируем исходный видовой состав $(x_1(t_0), \dots, x_n(t_0))$ и вычислим соответствующую ему матрицу связей биоценоза $C(t_0) = (c_{ij}(t_0))$, где

$$c_{ij}(t_0) = \left. \frac{\partial f_i(x_1, \dots, x_j, \dots, x_n)}{\partial x_j} \right|_{x_1(t_0), \dots, x_n(t_0)}. \quad (\text{IX.15})$$

С ростом времени t в результате взаимодействия видов плотности $x_1(t), \dots, x_n(t)$ могут изменяться; следовательно, могут изменяться и коэффициенты связи $c_{ij}(t)$. Однако, если переменные $x_j(t)$ и $c_{ij}(t)$ с течением времени t меняются непрерывно, то изменение знаковой структуры матрицы $C(t)$ может произойти только в некоторый дискретный момент $t_1 > t_0$, когда впервые изменится знак одного из элементов $c_{ij}(t)$. Внутри же интервала $t_0 \leq t \leq t_1$ знаковая структура матрицы связей биоценоза будет оставаться неизменной, так что допустимо применение классификации межвидовых отношений по Беркгольдеру — Одуму.

В целях простоты изложения рассмотрим поведение двухвидовых систем, которые, с одной стороны, имеют по сравнению с изо-

лированными популяциями гораздо более богатый репертуар динамического поведения (например, в них возможны автоколебательные режимы), а с другой стороны, они допускают наглядную графическую интерпретацию с помощью метода фазовых портретов. При этом в качестве исходной основы оказалось удобным использовать логистическое уравнение для динамики численности каждого вида в отдельности.

Системы более высокой размерности ($n \geq 3$) также могут быть исследованы существующими теоретическими методами или с помощью численных расчетов на ЭВМ. Подробное рассмотрение этих вопросов можно найти в специальных работах («Динамическая теория...», 1974; Алексеев, 1975; Свирижев, Логофет, 1978).

НЕЙТРАЛИЗМ (0, 0)

Популяции двух видов (i -того и j -того) связаны отношением нейтрализма, если они не оказывают непосредственного воздействия друг на друга. Формально это выражается в том, что переменная x_i отсутствует в числе аргументов функции $f_j(\dots)$, стоящей в правой части дифференциального уравнения для плотности x_j , а переменной x_j нет среди аргументов функции $f_i(\dots)$. При этом косвенные влияния этих видов друг на друга могут быть весьма существенными. Рассмотрим аналитический пример совместного существования трех видов, связанных друг с другом трофически зависимостями. Пусть, например, первый вид служит пищей второму, а второй — третьему. Система уравнений динамики этого трехвидового сообщества имеет вид

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= f_1(x_1, x_2) \\ \frac{dx_2}{dt} &= f_2(x_1, x_2, x_3) \\ \frac{dx_3}{dt} &= f_3(x_2, x_3) \end{aligned} \right\} \quad (\text{IX.16})$$

Тогда, очевидно, отношение между первым и третьим видом является нейтрализмом, так как $c_{13} = \frac{\partial f_1}{\partial x_3} \equiv 0$ и $c_{31} = \frac{\partial f_3}{\partial x_1} \equiv 0$.

В то же время между первым и третьим видом имеется сильная опосредованная связь, осуществляющаяся через второй вид.

Говоря об отношении нейтрализма, уместно еще раз повторить упоминавшееся выше положение, согласно которому отражение в модели биотических отношений между видами существенно зависит от уровня агрегирования и степени точности, принятых при описании реальной экосистемы. В частности, если при большом агрегировании и невысокой точности описания отношения между некоторыми видами были отнесены к типу нейтрализма

(0, 0), то при более детальном отображении действительных взаимодействий они могут квалифицироваться как аменсализм (—, 0), комменсализм (+, 0), интерференция (—, —) и т. д. В каждой конкретной модели находят отражение лишь некоторые из всего многообразия взаимодействий между видами в биоценозе. Поэтому, как уже было сказано, в структурных матрицах биоценологических моделей всегда имеется много нулевых элементов, а коэффициент связности $S(C)$ редко превосходит 50% и чаще всего имеет величину порядка 10%.

АМЕНСАЛИЗМ (—, 0)

К этому типу относятся межвидовые отношения самой различной природы, проявляющиеся в том, что один из видов взаимодействующей пары в биоценозе оказывает отрицательное воздействие на рост другого ($c_{12} < 0$), хотя сам не испытывает существенного влияния с его стороны ($c_{21} = 0$).

Односторонние отрицательные взаимодействия известны между растениями, между микроорганизмами, а также между парами видов, представляющих различные царства органического мира, например, между растениями и животными, растениями и микроорганизмами и, наконец, животными и микроорганизмами.

Из взаимоотношений между растениями наиболее широко известна конкуренция за свет, воду и питательные элементы, однако эти отношения в большинстве случаев носят взаимно-отрицательный характер, т. е. являются (—, —)-отношениями и будут рассматриваться ниже. Наряду с этим среди взаимодействующих растений можно выделить пары видов, один из которых сильно подавляет рост другого, не испытывая с его стороны сколько-нибудь заметного ответного влияния. Чаще всего в подобных случаях имеет место аллелопатическое воздействие первого вида на второй, осуществляющееся посредством выделения в окружающее пространство специфических органических ингибиторов, так называемых «колинов», которые тормозят рост или препятствуют размножению других растений.

Известным примером такого рода являются растения рода орех (*Juglans*), про который еще Плиний Старший писал, что его тень отравляет растения, на которые она падает. В настоящее время твердо установлено, что в листьях, скорлупе и корнях ореха содержится юглон (5-окси-1,4-нафтохинон), который из корней, с опадающей скорлупой или вымываясь из листьев осадками попадает в почву и там подавляет рост многих видов растений. Разнообразные примеры аменсализма между растениями на основе аллелопатии содержатся в сводках А. М. Гродзинского (1965, 1973), К. М. Хайлова (1971), Э. Райса (1978), Е. Зондхеймера и Дж. Симеона (Sondheimer, Simeone, 1970).

Аменсализм между микроорганизмами тесно связан с выделением микробами специфических веществ — антибиотиков, отри-

цательно воздействующих на другие микроорганизмы (антибиоз). В случаях, когда продуцент антибиотика сам не испытывает ответного отрицательного воздействия со стороны ингибируемого вида, можно с полным правом говорить о наличии аменсализма.

Среди продуцентов антибиотиков наиболее широко известны грибы и актиномицеты, однако отношения типа аменсализма часто встречаются и между бактериями. Например, как показывает

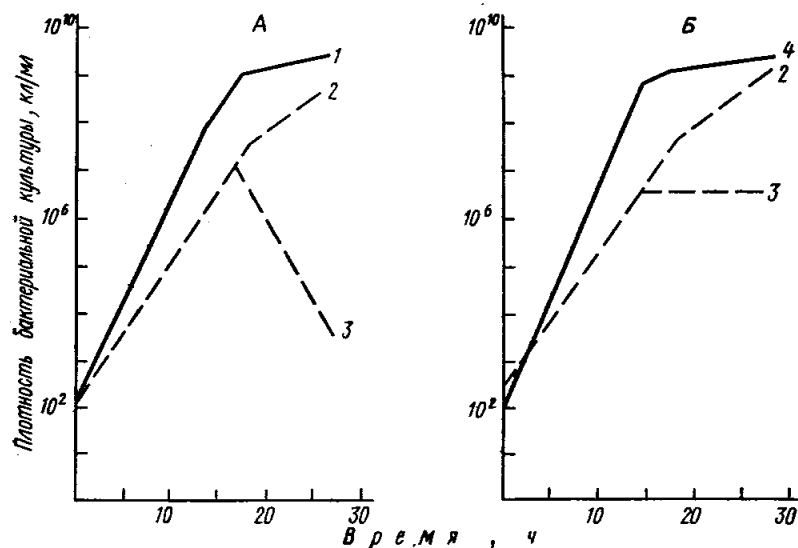


Рис. IX.2. Аменсализм между бактериями.

При совместном культивировании с *Escherichia coli* (А) или с *Klebsiella* sp. (Б) бактерия *Shigella flexneri* испытывает подавление роста, но сама не оказывает на них заметного влияния (по Hentges, 1969).

Графики показывают рост бактерий в чистой и смешанной культуре: 1 — *E. coli*; 2 — *Sh. flexneri*; 3 — *Klebsiella* sp.

рис. IX.2, при совместном культивировании с коли-бактериями (*Escherichia coli* или *Klebsiella*) шигелла (*Shigella flexneri*) выступает в роли аменсала, так как ее рост в смешанных культурах заметно подавляется, в то время как оба вида коли-бактерий не испытывают ингибирования со стороны шигеллы.

Отношение аменсализма между растением и микроорганизмом, когда аменсалом оказывается микроорганизм, связано с выделением растениями антимикробных токсинов (бактерицидов, фунгицидов и т. п.). Из многочисленных примеров укажем на важное с экологической точки зрения явление ингибирования нитрифицирующих бактерий в почвах под травянистой растительностью (рис. IX.3). Обобщив многочисленные литературные данные и результаты собственных исследований, Э. Райс (1978) пришел к выводу, что прогрессирующее ингибирование нитрификации и все

более полный переход к усвоению аммонийного азота представляет собой общую закономерность сукцессионного процесса в наземных экосистемах. Вследствие этого достигается экономия энергии и сохранение азота как важнейшего питательного элемента, так как в климаксных экосистемах, где процесс нитрификации заторможен и резервы доступного азота представлены аммонийными формами, растениям не приходится тратить энергию на

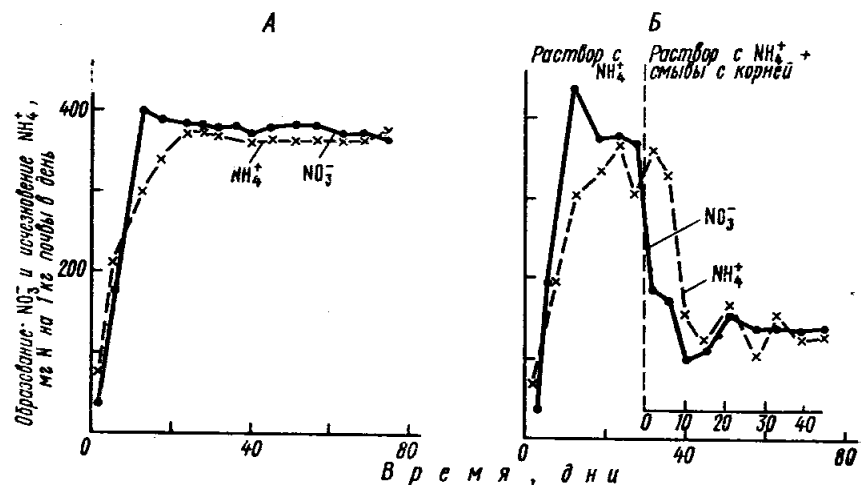


Рис. IX.3. Аменсализм почвенных нитрифицирующих бактерий по отношению к райграсу.

При ежедневном пропускании через суглинистую почву растворов $\text{H}\text{N}\text{H}_4^+$ и питательных солей происходило полное окисление аммония до нитратов (А), но при дополнительной обработке почвы смывом с живых корней райграса скорость нитрификации существенно понизилась (Б) вследствие ингибирования нитрифицирующих бактерий райграсом (по Moore, Waid, 1971)

восстановление нитратов до аммония. При этом также отсутствуют потери азота путем вымывания легкорастворимых нитратов, так как аммоний достаточно прочно удерживается в корнеобитаемом слое почвы.

Не менее широко распространены случаи аменсализма между растениями и микроорганизмами, когда в качестве аменсала выступают растения, рост и развитие которого подавляется токсинами, выделяемыми микроорганизмами — маразмиями. Например, различные виды грибов *Fusarium* продуцируют микомаразмин и аспергилломаразмин — соединения, вызывающие у растений нарушение водного обмена. Крупный вклад в изучение ингибирующего действия на растения бактерий, грибов и актиномицетов внес Н. А. Красильников. В 1958 г. был опубликован его фундаментальный труд «Микроорганизмы почвы и высшие растения». Некоторые данные из этой книги представлены в табл. IX.2—IX.4.

Таблица IX.2

Влияние продуктов жизнедеятельности бактерий на рост растений (учет на 30-е сут роста) (Красильников, 1958, с. 340)

Бактерии	Длина, см			
	клевер		вика	
	ростки	корешки	ростки	корешки
Контроль	5.0	4.0	24.5	12.0
<i>Bacillus subtilis</i>	5.5	0.5	22.0	3.5
<i>B. brevis</i>	4.8	0—0.2	25.0	2.0
<i>B. mesentericus</i>	5.2	0	25.5	1.0

Таблица IX.3

Влияние фильтратов актиномицетов на прорастание растений (Красильников, 1958, с. 344)

Актиномицеты	Длина, см					
	пшеница		кукуруза		фасоль	
	ростки	корешки	ростки	корешки	ростки	корешки
Контроль	15.0	14.0	12.0	15.0	14.0	18.5
<i>Actinomyces griseus</i>	10.5	12.4	15.0	13.7	8.8	11.0
<i>Actinomyces aurantiacus</i>	7.5	1.5	3.5	0.7	3.8	1.7

Таблица IX.4

Влияние фильтратов грибов на прорастание семян растений (Красильников, 1958, с. 345)

Грибы	Длина, см			
	рожь		ячмень	
	ростки	корешки	ростки	корешки
Контроль	4.25	21.5	3.6	29.8
<i>Fusarium poae</i>	2.5	11.7	2.3	11.8
<i>Fusarium sporitrichioides</i>	3.2	11.3	1.5	6.0

Аменсализм между растениями и животными ярко иллюстрируется явлением так называемого цветения воды, когда поступление в воду токсинов, выделяемых размножающимися планктонными водорослями (в пресных водоемах ведущее место принадлежит сине-зеленым водорослям) или образующихся при разложении отмерших клеток, приводит к массовой гибели или вытеснению многих видов водных животных.

Интересным примером аменсализма между животными и микроорганизмами служит муравей-листорез *Atta sexdens*, который

«выращивает» в своих гнездах грибы, используемые в пищу. В специальных железах этого муравья вырабатываются и постоянно разбрызгиваются по его гнезду фенилуксусная кислота и мирмикацин. Первое из этих веществ препятствует росту бактерий, а второе ингибирует прорастание спор грибов, не пригодных для питания листореза (цит. по Барбье, 1978, с. 66).

Один из способов получения количественного описания отношения аменсализма между двумя видами заключается в модификации логистического уравнения динамики популяции. Если бы два сосуществующих и размножающихся по логистическому закону вида не оказывали бы влияния друг на друга, их совместный рост можно было бы описать системой независимых уравнений

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= f_1(x_1) \\ \frac{dx_2}{dt} &= f_2(x_2) \end{aligned} \right\} \quad (\text{IX.17})$$

где $f_j(x_j) = r_j x_j \left(1 - \frac{x_j}{K_j}\right)$, r_j — удельная скорость роста, а K_j — емкость среды j -того вида. Если же второй вид является аменсалом по отношению к первому, то функция скорости роста популяции $f_2(\dots)$ в правой части уравнения для $\frac{dx_2}{dt}$ должна зависеть не только от x_2 , но и от x_1 , причем так, чтобы соблюдалось условие аменсализма: $\frac{\partial f_2}{\partial x_1} < 0$.

Тогда можно предположить, что с увеличением численности первого вида x_1 уменьшается емкость среды по отношению ко второму. В простейшем случае это выражается линейной зависимостью вида

$$K_2(x_1) = K_2 - a_{21}x_1, \quad (\text{IX.18})$$

где K_2 — емкость среды для второго вида при отсутствии первого, а коэффициент a_{21} показывает, на сколько уменьшается емкость среды при увеличении плотности первого вида на единицу. При этих предположениях для описания динамики двухвидовой системы с аменсализмом получаем уравнения:

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= r_1 x_1 \left(1 - \frac{x_1}{K_1}\right) \\ \frac{dx_2}{dt} &= r_2 x_2 \left(1 - \frac{x_2}{K_2 - a_{21}x_1}\right) \end{aligned} \right\} \quad (\text{IX.19})$$

Несложный анализ этой системы показывает, что при положительных (по их биологическому смыслу) значениях коэффициентов $r_1, r_2, K_1, K_2, a_{21}$ поведение решения $(x_1(t), x_2(t))$ определяется соотношением коэффициентов K_1, K_2 и a_{21} . При $\frac{K_2}{K_1} > a_{21}$ су-

ществует единственное устойчивое стационарное состояние $(x_1^*, x_2^*) = (K_1, K_2 - a_{21}K_1)$, при котором сосуществуют оба вида и к которому сходятся решения из любого начального состояния (x_1^0, x_2^0) с положительными численностями обоих видов ($x_1^0 > 0; x_2^0 > 0$) (см. рис. IX.4.A). При $\frac{K_2}{K_1} < a_{21}$ система имеет един-

ственное устойчивое стационарное состояние $(x_1^*, x_2^*) = (K_1, 0)$, при котором численность второго вида равна нулю и к которому сходятся решения из любого начального состояния (x_1^0, x_2^0) с поло-

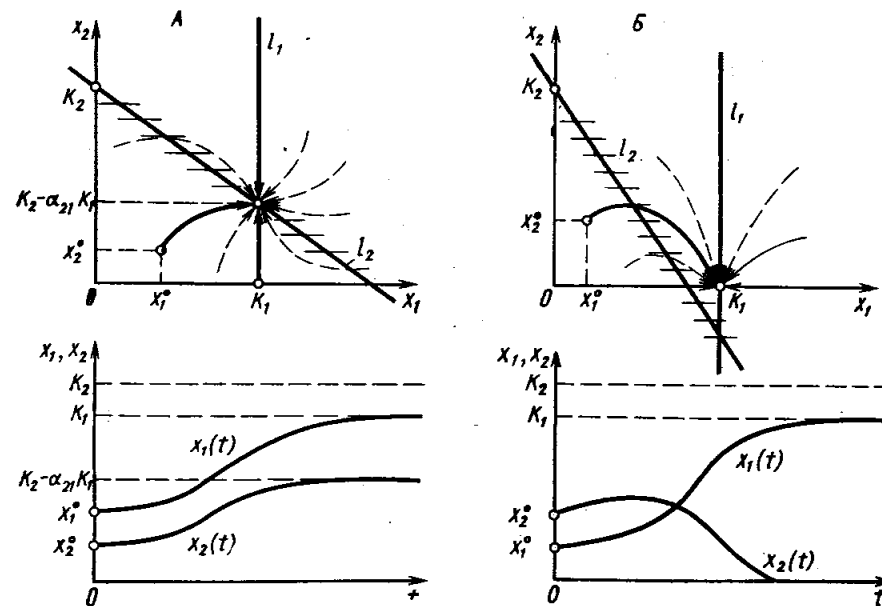


Рис. IX.4. Фазовый портрет и временная развертка динамики двухвидовой системы с аменсализмом (IX.19).

При слабом ингибировании второго вида (аменсала) первым (когда $a_{21} < K_2/K_1$) система стремится к устойчивому стационарному состоянию, в котором численность второго вида будет меньше, чем при его свободном росте (A); при сильном ингибировании ($a_{21} > K_2/K_1$) популяция аменсала полностью элиминируется (B)

жительными значениями численностей обоих видов (рис. IX.4,Б).

Таким образом, если коэффициент ингибирования a_{21} относительно мал (точнее, не превосходит отношения $\frac{K_2}{K_1}$), оба вида могут сосуществовать, хотя стационарное значение численности аменсала снижается (по сравнению с емкостью среды для него

K_2 при отсутствии первого вида) до более низкого значения $K_2 - \alpha_{21} K_1$. Если же коэффициент ингибирования достаточно велик ($\alpha_{21} > \frac{K_2}{K_1}$), то происходит полное вытеснение вида-аменсала.

Результаты наблюдений над лабораторными культурами микроорганизмов показывают примеры реализации как первого, так и второго варианта динамики двухвидовой системы с аменсализмом. Как видно из рис. IX.2, в паре с клебсиеллой шигелла вполне может существовать, хотя стационарная плотность ее популяции в смешанной культуре снижается почти на три порядка по сравнению с монокультурой. В отличие от этого, при выращивании совместно с кишечной палочкой шигелла практически полностью вытесняется. Очевидно, во втором случае коэффициент ингибирования α_{21} имеет большую величину.

КОММЕНСАЛИЗМ (+,0)

К этой категории относятся разнообразные случаи отношений между двумя видами, когда первый вид, называемый «хозяином», положительно воздействует на второй, называемый «комменсалом», хотя последний никак не влияет на «хозяина». Наиболее распространенная форма комменсализма (которую порой не совсем правильно называют «нахлебничеством»), когда комменсал тем или иным способом получает от хозяина пищу, обеспечивая тем самым свое существование. Это может быть питание остатками пищи хозяина, его экскрементами или прижизненными выделениями. Кроме того, положительное влияние хозяина на комменсала может заключаться в предоставлении жилища («квартиранство»), укрытия, места для прикрепления; наконец, хозяин может способствовать распространению и размножению комменсала, выполняя роль переносчика его взрослых особей или зародышей («форезия»).

Явление комменсализма встречается преимущественно среди животных, для которых этот термин и был впервые введен ван Бенеденом (Van Beneden, 1876), и микроорганизмов. Растения, будучи автотрофами, выступают преимущественно в качестве хозяев. Например, существенную роль в круговороте органического вещества играют микроорганизмы, живущие на поверхности листьев (в филлосфере) и в прикорневой зоне (в ризосфере) растений и перерабатывающие их прижизненные выделения. Те из микроорганизмов, которые не оказывают положительного влияния на растение-хозяина (например, снабжают его азотом или нейтрализуют токсичные продукты его метаболизма), могут рассматриваться как комменсалы.

Комменсализм животных по отношению к растениям также распространен чрезвычайно широко и имеет самые разные фор-

мы, от использования в пищу живых или мертвых тканей и выделений растений до квартиранства и форезии.

Многочисленны случаи комменсализма между животными разных видов. Например, у льва — наиболее крупного хищника в экосистеме африканской саванны — имеется целый ряд комменсалов: гиены, шакалы, птицы-падальщики и другие, питающиеся объедками, которые оставляет этот хищник. В норах млекопитающих, гнездах птиц, в муравейниках, в жилищах других животных обитает множество сожителей, извлекающих из этого соседства большую выгоду, но нейтральных по отношению к хозяевам. Встречаются комменсалы, живущие на наружных покровах своих хозяев, в особенности в водной среде — на рыбах, моллюсках и др., или обитающие в их внутренних полостях, причем в последнем случае комменсализм нередко приближается к паразитизму или мутуализму.

Наконец, среди комменсалов животных заметное место занимают микроорганизмы, главным образом бактерии, обитающие на коже, в пищеварительном тракте и т. д.

В зависимости от способности комменсала существовать самостоятельно, не пользуясь услугами хозяина, различают факультативный и облигатный комменсализм. Например, гиена и шакал по отношению ко льву являются факультативными комменсалами, так как они вполне способны самостоятельно добывать себе пропитание. В противоположность им птицы-падальщики, например грифы, практически потеряли способность к самостоятельной охоте и поэтому являются облигатными комменсалами хищников. Весьма тесно связаны с хозяевами многочисленные микроскопические комменсалы — бактерии и простейшие, живущие в пищеварительном тракте животных. Разве есть уверенность, что животные не извлекают при этом выгоду для себя?

В результате длительной сопряженной эволюции хозяина и комменсала у последнего могут сформироваться весьма специфические анатомические, морфологические, физиологические, биохимические приспособления и видоизменения жизненного цикла, повышающие его шансы на выживание. Например, многие комменсалы, связанные с хозяевами отношением форезии, выработали разнообразные приспособления (щетки, крючочки, присоски, выделение слизи и т. п.), обеспечивающие прочный контакт с хозяином. Интересный пример биохимической адаптации демонстрируют некоторые рыбы, выработавшие иммунитет к ядовитым выделениям медуз и актиний, благодаря чему они укрываются от хищников между их щупальцами.

Так же как в случае аменсализма, для математического описания комменсализма может быть использовано логистическое уравнение с той разницей, что с возрастанием плотности популяции хозяина емкость среды для комменсала будет возрастать:

$$K_2(x_1) = K_2 + \beta_{21}x_1, \quad (\text{IX.20})$$

где $K_2 = K_2(0)$ — емкость среды для комменсала при отсутствии хозяина, β_{21} — коэффициент, показывающий, насколько увеличивается $K_2(x_1)$ при увеличении плотности x_1 на единицу. Очевидно, случай, когда $K_2 = K_2(0) = 0$, соответствует облигатному комменсализму. Принимая эти допущения, для описания динамики двухвидовой системы с комменсализмом получаем уравнения:

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= r_1 x_1 \left(1 - \frac{x_1}{K_1} \right), \\ \frac{dx_2}{dt} &= r_2 x_2 \left(1 - \frac{x_2}{K_2 + \beta_{21} x_1} \right). \end{aligned} \right\} \quad (\text{IX.21})$$

Исследование этой модели показывает, что при положительных r_1, r_2, K_1, K_2 и β_{21} существует единственное устойчивое стационарное состояние с положительными плотностями обоих видов $(x_1^*, x_2^*) = (K_1, K_2 + \beta_{21} K_1)$ (рис. IX.5), к которому сходятся решения из любого начального состояния (x_1^0, x_2^0) с положительными плотностями ($x_1^0 > 0, x_2^0 > 0$).

В качестве примера реальной системы с динамикой указанного типа можно привести культуру из *Chlorella pyrenoidosa* и *Fla-*

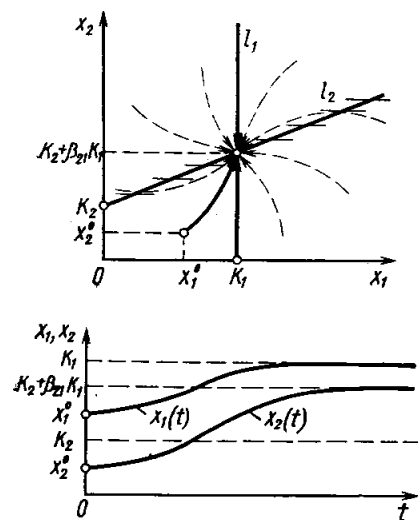


Рис. IX.5. Фазовый портрет и временная развертка динамики двухвидовой системы с комменсализмом. Благодаря влиянию первого вида (хозяина) численность второго вида (комменсала) в стационарном состоянии устанавливается на уровне $x_2^* = K_2 + \beta_{21} K_1$, превышающем его максимальную численность при свободном росте (K_2)

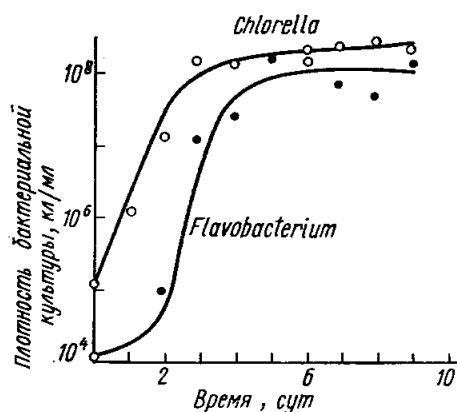


Рис. IX.6. Комменсализм *Flavobacterium* sp. по отношению к *Chlorella pyrenoidosa*.

При выращивании в неорганической питательной среде на свету единственным источником пищи для флавобактерий, являющихся гетеротрофами, служат прижизненные органические выделения хлореллы (по Vela, Guerra, 1966)

vobactrium sp., содержащуюся на свету в неорганической питательной среде (рис. IX.6). Энергетическим источником для флавобактерий, неспособных к автотрофному существованию, служат прижизненные выделения хлореллы.

КОНКУРЕНЦИЯ В ШИРОКОМ СМЫСЛЕ, ИЛИ ИНТЕРФЕРЕНЦИЯ (—, —)

Конкуренцией в широком смысле (предпочтительнее употреблять термин «интерференция») мы будем называть любое взаимно отрицательное отношение между видами. Ее частными случаями являются: 1) конкуренция (в узком смысле слова) за тот или иной ограниченный ресурс (-соперничество); 2) взаимное аллелопатическое ингибирование (антагонизм) и 3) непосредственная «борьба» между представителями разных видов (агрессия).

Взаимно отрицательные отношения между видами издавна привлекали к себе внимание ученых и естествоиспытателей. Например, ясные представления о наличии конкуренции среди животных и ее значении в связи с вопросом о происхождении организмов можно найти уже у Лукреция (99—55 г. до н. э.), который был близок к идее выживания наиболее приспособленных (см. Берг, 1977, с. 57—58).

По свидетельству Ф. Клемента с соавт. (Clements, Weaver, Hanson, 1924, 1929), о борьбе за существование между растениями в лесу писал еще в 1605 г. Петрус де Крестцентийус. В следующем столетии аналогичные проблемы обсуждались французским ученым Дюгамелем дю Монсо (1760, 1764).

Как указывал Ч. Дарвин, начало научной разработки проблемы межвидовой конкуренции связано с именами О. П. Де Кандоля (De Candolle, 1820) и Ч. Ляйеля (Lyell, 1830—1833). Поскольку наиболее очевидны и важны с практической точки зрения взаимно отрицательные отношения между растениями, первые работы по конкуренции относились именно к этой области. Например, английский лесовод П. Метью (Mettew, 1831) рассматривал конкуренцию между деревьями в лесу и ее роль в формировании древостоя, в результате чего он пришел к выводам относительно происхождения видов, во многом приближающимся ко взглядам Ч. Дарвина. Характеризуя взаимосвязи между растениями, А. Де Кандоль во «Введении к изучению ботаники» писал: «Можно сказать, что растения, почти так же, как и животные, ведут открытую войну одни с другими. Животные оспаривают друг у друга пищу или взаимно пожирают друг друга; растения оспаривают друг у друга преимущественно место и освещение солнцем» (1838, с. 355—356).

Ч. Дарвин в вопросе о происхождении видов придавал решающее значение внутривидовой конкуренции, а в качестве одной из

основных причин элиминации видов выдвигал различные формы межвидовой конкуренции (соревнование, «борьба за существование» в узком смысле слова). Ч. Дарвин отмечал, что виды одного и того же рода обычно сходны в своих привычках и всегда сходны по строению, вследствие чего борьба между ними, если только они вступают в состязание, обычно бывает более жестокой, чем между видами различных родов (1937, с. 167). Однако отсутствие надежных эмпирических данных, а тем более прямых экспериментальных доказательств, раскрывающих механизмы конкурентных взаимодействий между видами и их селективное значение, побудило Ч. Дарвина признать, что: «Мы смутно понимаем, почему соревнование должно быть наиболее жестоко между близкими формами, занимающими почти то же место в экономике природы; но, по всей вероятности, ни в одном случае мы не могли бы с точностью определить, почему именно один вид оказался победителем над другим в жизненной борьбе» (там же, с. 168). В то же время Ч. Дарвин признавал возможность существенной конкуренции между видами, далеко отстоящими друг от друга на ступенях органической лестницы, как, например, в случае соревнования за пищу между саранчой и травоядными четвероногими.

Начало целенаправленного экспериментального изучения межвидовой конкуренции между растениями было положено оригинальными работами Н. Леваковского (1871, 1872), который в опытных условиях воспроизводил явление конкурентного вытеснения одних видов другими. Продолжались исследования конкуренции между растениями в условиях леса. Из работ в области лесоведения, опубликованных в конце XIX в., выделяется работа Г. Крафта (Krafft, 1884), предложившего классификацию деревьев в лесу по мощности их развития, которая до сих пор широко применяется лесоводами.

Начало XX столетия было ознаменовано появлением трудов Ф. Клементса (Clements, 1907; Clements, Weaver, Hanson, 1924, 1929) и Г. Ф. Морозова (1912), в которых были обобщены обширные данные результатов наблюдений и экспериментов по конкуренции между растениями за свет, влагу и питательные элементы. В работе Г. Каулса (Cowles, 1911) рассматривалась роль конкуренции при экологической сукцессии и, в частности, указывалось на возможное значение аллелопатических взаимодействий между растениями. Продолжали накапливаться и обобщаться данные о биотических отношениях (в том числе, взаимно отрицательных) между животными (Grinnell, 1904, 1917, 1924; Shelford, 1913; Doflein, 1914; Cuénot, 1921; Hesse, 1924; Elton, 1927).

Все это подготовило почву для появления первых математических моделей явления межвидовой конкуренции, предложенных А. Лоткой (Lotka, 1925) и независимо от него В. Вольтеррой (Volterra, 1926).

Применяя обозначения, общепринятые для логистического уравнения, модель Лотки — Вольтерры для двухвидовой системы с конкуренцией можно записать в следующем виде:

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= r_1 x_1 \left(1 - \frac{x_1}{K_1} - \frac{a_{12} x_2}{K_1} \right) \\ \frac{dx_2}{dt} &= r_2 x_2 \left(1 - \frac{x_2}{K_2} - \frac{a_{21} x_1}{K_2} \right) \end{aligned} \right\} \quad (\text{IX.22})$$

где r_i — удельная скорость роста и K_i — емкость среды для i -того вида при отсутствии конкурента ($i=1, 2$), а положительные безразмерные коэффициенты a_{12} и a_{21} служат мерой относительного влияния видов друг на друга. Например, значения $a_{21}=1$, $a_{12}=2$ означают, что особи первого вида ингибируют рост второго так же, как его собственные, а отрицательное влияние каждой особи второго вида на рост популяции первого вдвое сильнее, чем влияние на свою популяцию особей первого вида.

В том, что система (IX.22) действительно описывает конкуренцию, нетрудно убедиться, заметив, что член $\frac{a_{ij} x_j}{K_i}$ входит в правую часть уравнения для $\frac{dx_i}{dt}$ с отрицательным знаком, или же, вычислив частную производную от каждой из функций:

$$\left. \begin{aligned} f_1(x_1, x_2) &= r_1 x_1 \left(1 - \frac{x_1}{K_1} - \frac{a_{12} x_2}{K_1} \right) \\ f_2(x_1, x_2) &= r_2 x_2 \left(1 - \frac{x_2}{K_2} - \frac{a_{21} x_1}{K_2} \right) \end{aligned} \right\} \quad (\text{IX.23})$$

по переменной x_2 или x_1 соответственно:

$$\left. \begin{aligned} \frac{\partial f_1}{\partial x_2} &= \frac{\partial}{\partial x_2} \left[r_1 x_1 - \frac{r_1}{K_1} x_1^2 - \frac{r_1 a_{12}}{K_1} x_1 x_2 \right] = - \frac{r_1 a_{12}}{K_1} x_1 < 0, \\ \frac{\partial f_2}{\partial x_1} &= \frac{\partial}{\partial x_1} \left[r_2 x_2 - \frac{r_2}{K_2} x_2^2 - \frac{r_2 a_{21}}{K_2} x_1 x_2 \right] = - \frac{r_2 a_{21}}{K_2} x_2 < 0. \end{aligned} \right\} \quad (\text{IX.24})$$

Как и следовало ожидать, обе полученные производные отрицательны.

Система (IX.22) не имеет аналитического решения, однако поведение ее решений может быть полностью охарактеризовано с помощью метода фазовых портретов на плоскости с координатами (x_1, x_2) .

Прежде всего, заметим, что в каждой точке траектории решения $(x_1(t), x_2(t))$ на фазовой плоскости вектор скорости имеет координаты $\left(\frac{dx_1}{dt}, \frac{dx_2}{dt} \right)$ (рис. IX.7). Кроме того, как следует из

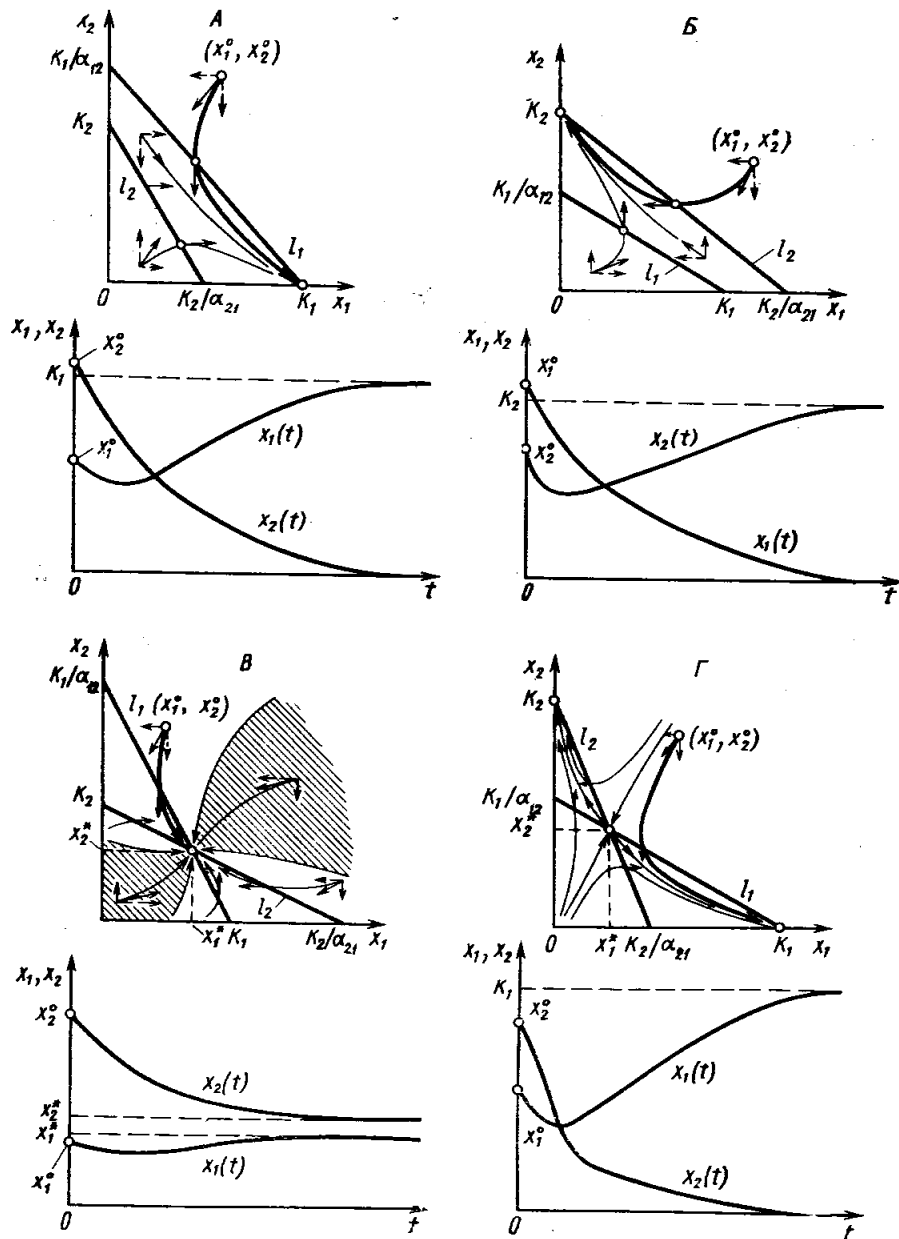


Рис. IX.7. Графический анализ поведения решений уравнений конкуренции Лотки-Вольтеры в зависимости от соотношения емкостей среды и коэффициентов взаимного ингибирования. А — при $\alpha_{12} > K_1/K_2$ и $\alpha_{21} < K_2/K_1$ побеждает первый вид; Б — при $\alpha_{12} > K_1/K_2$ и $\alpha_{21} < K_2/K_1$ побеждает второй вид; В — при $\alpha_{12} < K_1/K_2$ и $\alpha_{21} < K_2/K_1$ реализуется устойчивое равновесие; Г — при $\alpha_{12} > K_1/K_2$ и $\alpha_{21} > K_2/K_1$ исход конкуренции определяется начальным соотношением численностей

(IX.22), знаки производных $\frac{dx_1}{dt}$ и $\frac{dx_2}{dt}$ совпадают со знаками соответствующих линейных функций:

$$\begin{aligned} l_1(x_1, x_2) &= K_1 - x_1 - \alpha_{12}x_2, \\ l_2(x_1, x_2) &= K_2 - x_2 - \alpha_{21}x_1, \end{aligned} \quad (\text{IX.25})$$

а комбинации плотностей (x_1, x_2) , при которых $\frac{dx_1}{dt}$ или $\frac{dx_2}{dt}$ обращаются в нуль, на фазовой плоскости представляют собой геометрическое место точек, удовлетворяющих линейным уравнениям

$$l_1(x_1, x_2) = K_1 - x_1 - \alpha_{12}x_2 = 0 \quad (\text{для } \frac{dx_1}{dt} = 0) \quad (\text{IX.26})$$

$$l_2(x_1, x_2) = K_2 - x_2 - \alpha_{21}x_1 = 0 \quad (\text{для } \frac{dx_2}{dt} = 0)$$

и изображающихся прямыми линиями (см. рис. IX.7). При этом для каждого $i=1, 2$ производная $\frac{dx_i}{dt}$ будет положительной под прямой $l_i(x_1, x_2)=0$, равной нулю — на прямой, и отрицательной — над ней (рис. IX.7). Используя эти данные, в каждой точке (x_1, x_2) мы можем качественно определить направление движения на проходящей через нее траектории. Воспользуемся этим для анализа возможных типов поведения решений системы (IX.22).

Если пренебречь вырожденными случаями параллельности и совпадения, то возможны следующие четыре варианта взаимного расположения прямых l_1 и l_2 на фазовой плоскости, показанные на рис. IX.7:

А. Если l_1 целиком располагается выше l_2 , т. е. $K_1 > \frac{K_2}{\alpha_{21}}$ и $\frac{K_1}{\alpha_{12}} > K_2$, что эквивалентно $\alpha_{21} > \frac{K_2}{K_1}$ и $\alpha_{12} < \frac{K_1}{K_2}$, то первый вид как более сильный конкурент всегда будет вытеснять второй, независимо от начальных плотностей (x_1^0, x_2^0) .

Б. Если l_2 целиком лежит выше l_1 , т. е. $K_1 < \frac{K_2}{\alpha_{21}}$ и $\frac{K_1}{\alpha_{12}} < K_2$, что эквивалентно $\alpha_{21} < \frac{K_2}{K_1}$ и $\alpha_{12} > \frac{K_1}{K_2}$, то всегда побеждает второй вид.

В. Если l_1 и l_2 пересекаются в положительном квадранте и при этом l_1 падает круче, чем l_2 , т. е. $K_1 < \frac{K_2}{\alpha_{21}}$ и $\frac{K_1}{\alpha_{12}} > K_2$, что эквивалентно $\alpha_{21} < \frac{K_2}{K_1}$ и $\alpha_{12} < \frac{K_1}{K_2}$, то существует единственное

положение равновесия (x_1^*, x_2^*) , координаты которого удовлетворяют системе линейных уравнений

$$\begin{cases} K_1 - x_1 - a_{12}x_2 = 0 \\ K_2 - x_2 - a_{21}x_1 = 0 \end{cases} \quad (\text{IX.27})$$

и равны

$$\begin{cases} x_1^* = \frac{K_1 - a_{12}K_2}{1 - a_{12}a_{21}} \\ x_2^* = \frac{K_2 - a_{21}K_1}{1 - a_{12}a_{21}} \end{cases} \quad (\text{IX.28})$$

и которое устойчиво, так что из любого начального состояния с положительными плотностями (x_1^0, x_2^0) система с течением времени переходит в равновесное состояние (x_1^*, x_2^*) .

Г. Если l_1 и l_2 пересекаются в положительном квадранте так, что l_2 падает круче, чем l_1 , т. е. $K_1 > \frac{K_2}{a_{21}}$ и $K_2 > \frac{K_1}{a_{12}}$, что эквивалентно $a_{12} > \frac{K_1}{K_2}$ и $a_{21} > \frac{K_2}{K_1}$, то в зависимости от начального соотношения плотностей (x_1^0, x_2^0) произойдет вытеснение первого или второго вида.

В середине 30-х гг. Г. Ф. Гаузе выполнил цикл работ по лабо-

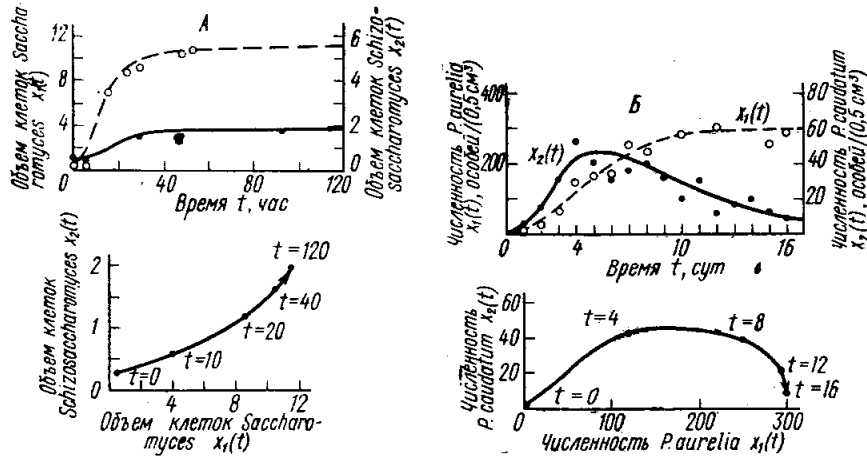


Рис. IX.8. Лабораторные эксперименты Г. Ф. Гаузе по конкуренции. А — конкурентное равновесие между дрожжами *Saccharomyces cerevisiae* и *Schizosaccharomyces cerevisiae* «Kerphig» в смешанной культуре; Б — вытеснение *Paramecium caudatum* при культивировании совместно с *P. aurelia* на среде Остерхаута при ежедневном добавлении фиксированного количества корма — бактерий *Pseudomonas aeruginosa*, не размножающихся на этой среде; для подсчета численности ежедневно начиная со второго дня изымалось и более не возвращалось около 10% инфузорий каждого вида (по Gause, 1932; Гаузе, 1934 а)

раторному воспроизведению явления межвидовой конкуренции, в которых впервые была экспериментально доказана возможность реализации всех описанных выше вариантов конкурентных взаимодействий между видами (рис. IX.8). Вслед за Г. Ф. Гаузе лабораторные эксперименты по конкуренции стали проводиться многими другими исследователями. Эти работы имели исключительно важное значение для развития экологии. Однако, как показал критический анализ результатов этих исследований (Hutchinson, 1948, 1958; Andrewartha, Birch, 1954; Макфедьен, 1965;

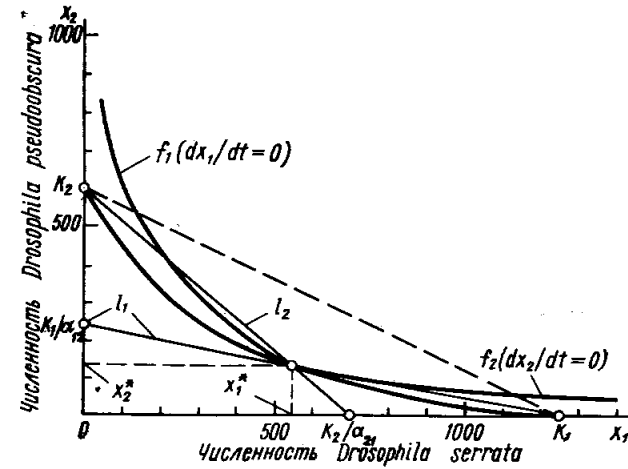


Рис. IX.9. Лабораторные эксперименты по совместному выращиванию *Drosophila serrata* и *D. pseudoobscura* СН.

Наблюдалось устойчивое сосуществование изучаемых видов при численностях $x_1^* = 550$, $x_2^* = 130$, тогда как при выращивании по отдельности их численности достигали величин $K_1 = 1250$ и $K_2 = 600$. Рассчитанные по уравнениям Лотки—Вольтерры оценки коэффициентов конкуренции $a_{21} = (K_2 - x_2^*)/x_1^* = 0.86$ и $a_{12} = (K_1 - x_1^*)/x_2^* = 5.33$, оказались больше соответствующих величин $K_2/K_1 = 0.48$ и $K_1/K_2 = 2.08$, что противоречит условиям конкурентного равновесия для уравнений Лотки—Вольтерры. Этот результат может быть следствием нелинейного характера взаимодействия конкурирующих видов, когда точки, в которых производные $dx_1/dt = 0$ и $dx_2/dt = 0$, образуют кривые линии f_1 и f_2 такие, что в точке их пересечения (x_1^*, x_2^*) кривая f_1 падает круче, чем кривая f_2 , откуда вытекает устойчивость этого стационарного состояния (по Ayala, 1969; Gilpin, Justice, 1972)

Уильямсон, 1975; Смит, 1976), простые уравнения вида (IX.22) в большинстве случаев не позволяют описывать и тем более предсказывать исход конкуренции даже в контролируемых условиях лаборатории. В этом отношении весьма интересна работа Ф. Айалы (Ayala, 1969), который, изучая динамику двухвидовой системы из *Drosophila pseudoobscura* и *Drosophila serrata*, конкурирующих за пищу и пространство, получил данные, показывающие, что,

хотя между изучаемыми видами устанавливалось устойчивое равновесие (случай 3), вычисленные по результатам наблюдений оценки коэффициентов α_{12} и α_{21} оказались больше соответствующих значений $\frac{K_1}{K_2}$ и $\frac{K_2}{K_1}$ (рис. IX.9). Это показывает, что урав-

нения Лотки — Вольтерры не дают адекватного описания конкуренции между *D. serrata* и *D. pseudoobscura* (Ayala, 1969, с. 1076). Как считают М. Джилпин и К. Джастис (Gilpin, Justice, 1972), результат Ф. Айалы можно рассматривать как свидетельство на-

личия нелинейных конкурентных взаимодействий. Данные о нелинейном характере взаимодействия конкурирующих видов существуют и для организмов из других, отличных от насекомых, таксономических групп, например для мелких грызунов (рис. IX.10). В подобных случаях более подходящее описание конкуренции получается с помощью уравнений.

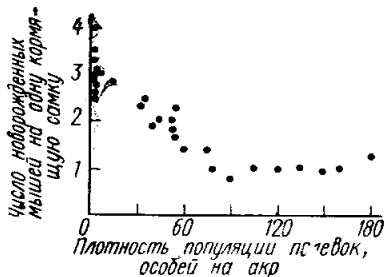


Рис. IX.10. Нелинейный характер влияния полевков *Microtus* на размножение домовых мышей *Mus* в злаковых центральной Калифорнии (по De Long, 1966)

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= x_1 \cdot r_1(x_1, x_2) \\ \frac{dx_2}{dt} &= x_2 \cdot r_2(x_1, x_2) \end{aligned} \right\} \quad (IX.29)$$

где функции $r_1(x_1, x_2)$ и $r_2(x_1, x_2)$ выражают нелинейную зависимость удельной скорости роста каждой из популяций от плотностей x_1 и x_2 , причем имеет место:

$$\frac{\partial r_i}{\partial x_i} < 0 \quad (i = 1, 2) \text{ (самоингибирование),}$$

$$\frac{\partial r_i}{\partial x_j} < 0 \quad (i \neq j) \text{ (конкуренция).} \quad (IX.30)$$

В этом случае зависимость x_2 от x_1 , соответствующая условию $\frac{dx_1}{dt} = 0$, выражается неявной функцией

$$r_1(x_1, x_2) = 0, \quad (IX.31)$$

а условию $\frac{dx_2}{dt} = 0$ — неявной функцией

$$r_2(x_1, x_2) = 0. \quad (IX.32)$$

Обозначим соответствующие им явные зависимости x_2 от x_1 через:

$$x_2 = f_1(x_1) \quad \left(\text{для } \frac{dx_1}{dt} = 0 \right),$$

$$x_2 = f_2(x_1) \quad \left(\text{для } \frac{dx_2}{dt} = 0 \right). \quad (IX.33)$$

Например, выбирая функцию $r_i(x_1, x_2)$ в виде

$$r_i(x_1, x_2) = \alpha_i - \beta_i x_1 - \gamma_i x_2 - \delta_i x_1 x_2, \quad (IX.34)$$

где $\alpha_i, \beta_i, \gamma_i, \delta_i$ — известные коэффициенты, получаем из неявной зависимости x_2 от x_1 $r_i(x_1, x_2) = 0$ явную дробно-линейную зависимость:

$$x_2 = f_i(x_1) = \frac{\alpha_i - \beta_i x_1}{\gamma_i + \delta_i x_1}. \quad (IX.35)$$

Пусть система (IX.33) имеет единственное положительное решение (x_1^*, x_2^*) , соответствующее пересечению графиков функций $x_2 = f_1(x_1)$ и $x_2 = f_2(x_1)$ (см. рис. IX.9). Рассматривая направления компонент вектора скорости $\left(\frac{dx_1}{dt}, \frac{dx_2}{dt} \right)$ над и под каждым из этих графиков, так же как и в случае (3) для уравнения Лотки — Вольтерры, получаем, что для устойчивости конкурентного равновесия достаточно, чтобы наклон графика $x_2 = f_1(x_1)$ в этой точке был больше (круче), чем графика $x_2 = f_2(x_1)$, т. е.

$$\left| \frac{df_1}{dx_1} \right| > \left| \frac{df_2}{dx_1} \right|. \quad (IX.36)$$

По известному из курса математического анализа правилу дифференцирования неявной функции получаем:

$$\left. \begin{aligned} \frac{df_1}{dx_1} &= - \frac{\frac{\partial r_1}{\partial x_1}}{\frac{\partial r_1}{\partial x_2}} < 0 \\ \frac{df_2}{dx_1} &= - \frac{\frac{\partial r_2}{\partial x_1}}{\frac{\partial r_2}{\partial x_2}} < 0 \end{aligned} \right\} \quad (IX.37)$$

Подставляя (IX.37) в (IX.36) и пользуясь тем, что для отрицательного числа x его абсолютная величина $|x|$ равна $-x$, приходим к неравенству

$$\frac{\frac{\partial r_1}{\partial x_1}}{\frac{\partial r_1}{\partial x_2}} > \frac{\frac{\partial r_2}{\partial x_1}}{\frac{\partial r_2}{\partial x_2}}, \quad (IX.38)$$

из которого окончательно следует

$$\frac{\partial r_1}{\partial x_1} \cdot \frac{\partial r_2}{\partial x_2} > \frac{\partial r_1}{\partial x_2} \cdot \frac{\partial r_2}{\partial x_1}. \quad (IX.39)$$

Это неравенство означает, что для обеспечения устойчивости конкурентного равновесия в системе (IX.29), если оно существует,

достаточно, чтобы самоингибирование каждой из популяций (характеризуемое производными $\frac{\partial r_i}{\partial x_i}$) было более сильным, чем взаимное подавление $\frac{\partial r_i}{\partial x_j}$.

Заслуживает упоминания еще одно важное свойство конкурентной системы (IX.29)—(IX.30): отсутствие колебательных режимов. Действительно, на любой траектории, соответствующей колебательному режиму с постоянной или переменной амплитудой, обязательно найдется участок (например, между точками 1 и 2 на рис. IX.11), на котором возрастание численности одного вида происходит одновременно с возрастанием скорости роста другого, т. е. производная $\frac{\partial r_i}{\partial x_j}$ будет положительной, что противоречит определению конкуренции.

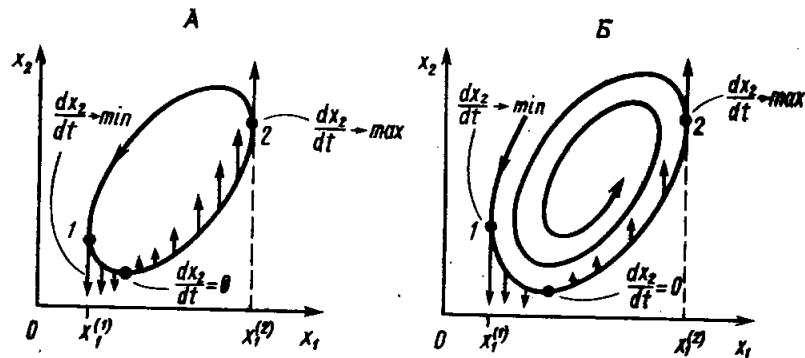


Рис. IX.11. Невозможность колебаний при чисто конкурентных отношениях в двухвидовой системе. На любой колебательной траектории, как замкнутой (А), так и незамкнутой (Б), обязательно есть участок (между точками 1 и 2), на котором возрастание численности одного вида происходит с увеличением скорости изменения другого, что невозможно при конкуренции

Нелинейная модель вида (IX.29) значительно расширяет возможности описания конкурентных явлений. Тем не менее, как и при попытках моделирования динамики популяций одного вида (даже в лабораторных условиях) с помощью агрегированных моделей с двумя переменными даже в нелинейной форме далеко не всегда удается получить удовлетворительное описание конкуренции, обладающее предсказательными возможностями. Например, в классических экспериментах Т. Парка (Park, 1948, 1954, 1957) по конкуренции между двумя видами малого мучного хрущака — *Tribolium castaneum* и *Tribolium confusum* — было установлено, что в этой системе: 1) возникают колебания, вызываемые неравновесностью возрастного состава популяции; 2) существен-

ное значение имеет каннибализм по отношению к младшим возрастам своей и хищничество — к младшим возрастам чужой популяции; 3) необходимо учитывать возможную роль паразитов, поразному влияющих на успех того или иного вида в конкурентной борьбе; 4) исход конкуренции менялся с изменением температуры и влажности, причем в некотором диапазоне условий окончательный результат конкуренции оказывался непредсказуемым и можно было только указать вероятность победы каждого вида.

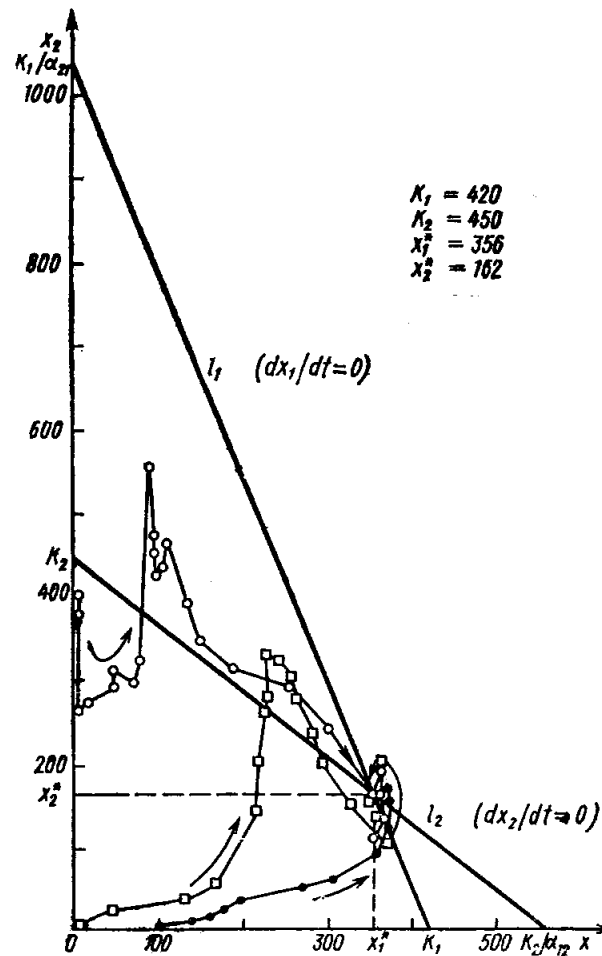


Рис. IX.12. Конкурентное равновесие между малым мучным хрущакком *Tribolium confusum* и суринамским мукоедом *Oryzaephilus surinamensis*. Из таких разных начальных состояний (x_1^0, x_2^0) , как (4, 4) и (4, 100) или (400, 4), система неизменно приходит в стационарное состояние $(x_1^*, x_2^*) = (356, 162)$. Траектории движения напоминают теоретические кривые рис. IX.7. В (по Crombie, 1946)

Из большого числа лабораторных экспериментов по конкуренции, проведенных различными авторами, только в некоторых случаях, как, например, в опытах Г. Ф. Гаузе с дрожжами *Saccharomyces cerevisiae* и *Schizosaccharomyces* «Кернig» (см. рис. IX.8, А) или в работе А. Кромби по конкуренции малого мучного хрущака *Tribolium confusum* и суринамского мукоеда *Oryzaephilus surinamensis* (рис. IX.12), оказалось возможным подобрать коэффициенты r_i, K_i и a_{ij} для уравнений Лотки — Вольтерры, которые позволяли бы сколько-нибудь правдоподобно (хотя и а posteriori) воспроизводить наблюдавшуюся динамику конкуренции (см. также Vandermeer, 1969).

В полевых условиях применимость уравнений Лотки — Вольтерры и даже более общих нелинейных уравнений вида (IX.29) для описания конкурентных взаимодействий реальных популяций представляется еще менее перспективным. Пожалуй, одной из немногих успешных попыток такого рода является цикл работ Де Вита (Де Вит, 1964; de Wit, 1960, 1970) по изучению конкуренции в смешанных посевах сельскохозяйственных культур. Применяя уравнения

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= r_1(t) \cdot x_1 \left(1 - \frac{x_1}{K_1} - \frac{x_2}{K_2} \right) \\ \frac{dx_2}{dt} &= r_2(t) \cdot x_2 \left(1 - \frac{x_1}{K_1} - \frac{x_2}{K_2} \right) \end{aligned} \right\} \quad (\text{IX.40})$$

весьма близкие к уравнениям Лотки — Вольтерры, где $r_i(t)$ и $r_2(t)$ — эмпирические функции времени, автору удалось получить достаточно хорошее описание роста конкурирующих растений.

В целом, несмотря на немногочисленность удовлетворительных результатов, теоретические и экспериментальные исследования конкурентных взаимодействий, проведенные в связи с уравнениями Лотки — Вольтерры, оказались необходимым и весьма полезным шагом, приблизившим нас к более глубокому пониманию явления конкуренции и к более реалистическому его описанию с помощью новых, еще более адекватных моделей биоэкологического и экосистемного уровня.

В этих новых моделях должны быть отражены все существенные факторы, определяющие условия существования конкурирующих видов, наиболее полным выражением которых выступает понятие экологической ниши. Напомним, что фундаментальной нишей i -го вида в экологическом пространстве

$$\mathcal{E} = \{(v_1, \dots, v_k, x_1, \dots, x_N)\}, \quad (\text{IX.41})$$

где v_1, \dots, v_k — глобальные входные переменные, а x_1, \dots, x_N — внутренние переменные состояния экосистемы, из которых первые n переменных — x_1, \dots, x_n — обозначают биотические характери-

стики, например плотности популяций различных видов, называется $(k+n)$ -мерный параллелепипед:

$$\mathfrak{N}_i^i = \{(v_1, \dots, v_k, x_1, \dots, x_N)\}:$$

$$\underline{v}_j^i \leq v_j \leq \bar{v}_j^i, (j = 1, \dots, k), \underline{x}_l^i \leq x_l \leq \bar{x}_l^i (l = 1, \dots, N), \quad (\text{IX.42})$$

каждое ребро которого представляет собой максимальный интервал толерантности i -того вида по соответствующему внешнему ($v_j, j=1, \dots, k$) или внутреннему ($x_l, l=1, \dots, N$) экологическому фактору, так что вне фундаментальной ниши продолжительное существование популяции рассматриваемого вида невозможно. Реализованная же ниша того же вида, обозначаемая через \mathfrak{N}_r^i , представляет собой множество точек экологического пространства, характеризующего все комбинации экологических факторов (и, в частности, возможные при этом плотности конкурирующих видов), при которых популяция i -того вида может существовать неограниченно долгое время.

Из данного определения ниши непосредственно вытекает, что если ниши двух видов не пересекаются, то их сосуществование заведомо невозможно. При этом, если текущая точка ($v_1(t), \dots, v_k(t), x_1(t), \dots, x_N(t)$) под влиянием внешних сил и внутрисистемных взаимодействий будет изменяться, все время оставаясь в нише первого вида \mathfrak{N}^1 (рис. IX.13, А), то выживет только первый вид. Если в нише второго — \mathfrak{N}^2 , то выживет только второй вид; если будут поддерживаться условия, соответствующие точкам за пределами обеих ниш (рис. IX.13, Б), то произойдет вымирание обоих видов. Наконец, если изображающая точка будет попеременно проходить все три зоны (рис. IX.13, В), исход конкуренции может оказаться различным в зависимости от особенностей данного экологического режима и конкурентных свойств видов.

При пересечении ниш рассматриваемых видов в области экологического пространства, соответствующей этому пересечению (рис. IX.13, Г), оба вида могут сосуществовать неограниченно долго, хотя в разных точках этой области уровни их благополучия могут быть весьма различными, что связано с гетерогенностью функций благополучия внутри экологических ниш. Например, в точке 1 на рис. IX.13, Г условия более благоприятны для первого вида, а в точке 2 — для второго.

Заметим, что в отличие от других трактовок понятия экологической ниши из принятого нами определения отнюдь не следует, что виды с близкими экологическими нишами обязательно будут жестокими конкурентами, как считают сторонники так называемого «принципа конкурентного исключения» (Hardin, 1960). Скорее наоборот, возможность устойчивого сосуществования подразумевает общность требований к условиям жизни. В то же время в терминах рассматриваемой концепции экологической ниши находят отражение представления Ч. Дарвина и некоторых других ученых о возможности сильной конкуренции между близкими ви-

дами: это соответствует ситуации, когда в результате конкурентных взаимодействий между видами переменные состояния экосистемы (плотности конкурирующих видов, их пищи, хищников, паразитов, хозяев) — $x_1(t), \dots, x_n(t)$, и (или) абиотические переменные $x_{n+1}(t), \dots, x_N(t)$ изменяются таким образом, что точка, изображающая состояние экосистемы в экологическом пространстве, переходит из области пересечения ниш \mathfrak{R}^1 и \mathfrak{R}^2 в зону, благо-

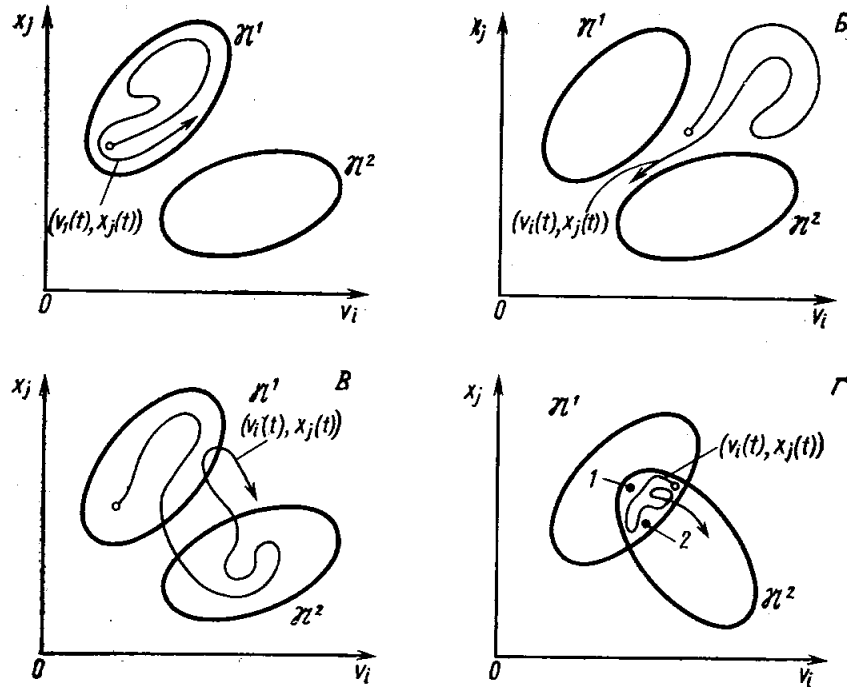


Рис. IX.13. Положение траектория точки $(v_i(t), x_j(t))$ при изменении условий существования видов с течением времени.

Указанная точка, характеризующая текущие значения экологических факторов, может оставаться целиком в нише одного из видов (А), находиться за пределами ниш обоих видов (Б), попеременно заходить в нишу каждого вида (В) или сосредотачиваться в области пересечения ниш обоих видов (Г), в соответствии с чем возможно вымирание одного или обоих видов, а также их неустойчивое или устойчивое сосуществование

приятную только для одного из них (например, для второго, как показано на рис. IX.13, Г). Раскрытие и изучение этих механизмов требует как кропотливых наблюдений и экспериментов в природе, так и математического исследования построенных по этим данным математических моделей, например дифференциальных уравнений вида

$$\frac{dx_i}{dt} = f_i(v_1, \dots, v_k, x_1, \dots, x_n), \quad (\text{IX.43})$$

$$x_i(t_0) = x_i^0 \quad (i = 1, \dots, n),$$

где $v_1(t), \dots, v_k(t)$ — входные переменные, заданные на рассматриваемом отрезке времени $t_0 \leq t \leq t_1$, а функции $f_i(\dots)$ служат математическим выражением указанных механизмов.

ОТНОШЕНИЯ ТИПА «ЖЕРТВА — ЭКСПЛУАТОР» (+, —)

К этой категории биотических отношений принадлежат любые отношения между двумя видами, при которых увеличение (уменьшение) плотности популяции первого («жертвы») влечет за собой увеличение (уменьшение) скорости роста популяции второго («эксплуатора»), тогда как увеличение (уменьшение) плотности популяции второго вызывает уменьшение (увеличение) скорости роста популяции первого вида. Наиболее важными примерами такого рода являются отношения: 1) растения и травоядного животного; 2) жертвы и хищника (в узком смысле этих терминов) и 3) хозяина и паразита.

Будучи чрезвычайно широко распространенными, очевидными и в некоторых случаях жизненно важными для человека, (+, —)-отношения между организмами в первую очередь привлекали внимание наблюдателей и исследователей живой природы уже со времен античности (см. Lenz, 1856). Так, выражая представления об универсальности хищничества в мире живого, Феокрит писал:

«За волком гонится лвица,
Волк — за козой, а коза похотливая
тянется к дреку...
(«Идиллии», 28, 68)

В «Истории животных» Аристотеля описываются различные виды хищных животных и их отношения с жертвами. В частности, он признавал определенную, хотя и не решающую, роль хищников — лисец и хорей, — в сдерживании размножения мышевидных грызунов. Расширению и углублению знаний о явлении хищничества в определенной мере способствовали труды писателей античности и средневековья (Плиния Старшего, 23—79 г. н. э.; Фридриха II Гогенштауфена (Барбароса), 1194—1250; Альберта фон Бельштадта, 1193—1280) и естествоиспытателей нового времени (Ж. Л. Бюффона, 1707—1788) и др. Образным выражением взглядов этих ученых является следующая картина всеобщности отношений типа «жертва — эксплуататор», принадлежащая Эразму Дарвину (деду великого Ч. Дарвина) и нарисованная, по обычаю эпохи, в стихотворной форме в поэме «Храм природы»:

«Свирепый волк с кормящею волчат
Волчицею — гроза невинных стад;
Орел, стремясь из-под небес стрелою,
Грозит голубке слабой смертью злою;
Голубка ж, как овца, опять должна,
Кормясь губить ростки и семена;
Охотнице-сове, средь ночи темной,

Не жаль певца любви и неги томной,
 А соловей съедает светляка,
 Не посмотрев на прелесть огонька;
 Светляк же, ночи светоч оживленный,
 Всплзая вверх, цветок съедает сонный.

В воде, на суше, в воздухе — могила
 Всеобщая; кровь все собой покрыла!
 Вкруг стрелы смерти Голод разметал,
 И мир одной огромной бойней стал!

(Э. Дарвин, 1954, с. 57—58)

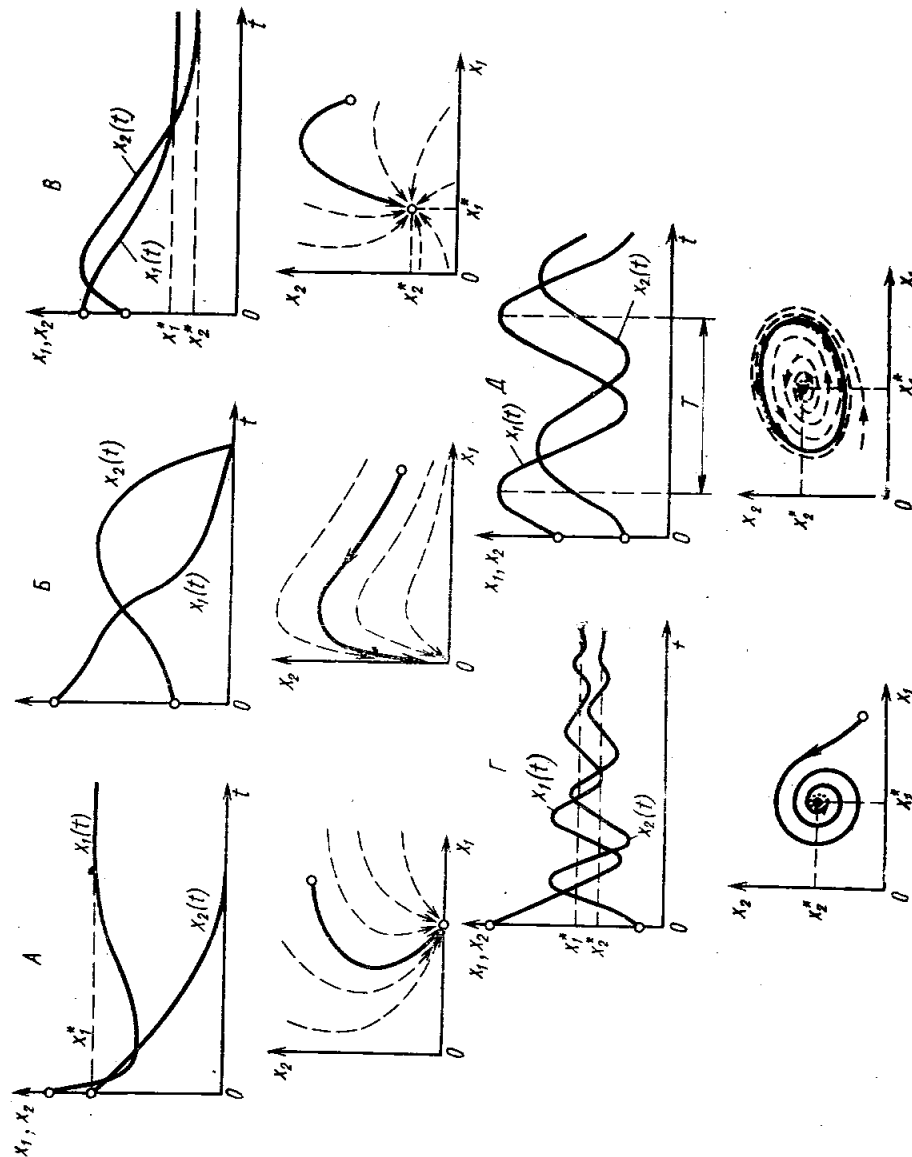
Ч. Дарвин сделал качественно новый шаг от простого описания и систематизации различных случаев фитофагии, хищничества и паразитизма к глубокому раскрытию роли этих взаимодействий в образовании «сети жизни» («web of life»), связывающей в целостный комплекс (который К. Мебиус позднее назвал биоценозом) виды, населяющие каждую местность. Читая «Происхождение видов», нетрудно заметить, что многие из примеров, использованные Ч. Дарвином для обоснования теории естественного отбора, касаются как раз отношений между «эксплуатируемым» и «эксплуатирующим» видами. При этом, в частности, указывалось, что в некоторых случаях эксплуататор может эффективно контролировать численность своей жертвы, как, например, при действии скота на всходы сосны, или мелких хищников на тетеревиных птиц.

После Ч. Дарвина изучение отношений типа «жертва — эксплуататор» развивалось как в направлении: (1) все более полного описания совокупности пищевых связей между популяциями в биоценозе, образующих трофические сети, (2) получения количественных оценок непосредственного участия травоядных, хищников, паразитов и сапротитов в трансформации первичной биологической продукции, создаваемой автотрофными организмами, и (3) выяснения «регуляторной» (как стали говорить позднее) роли эксплуатирующего вида.

Первые количественные модели взаимодействия жертвы и эксплуататора появились в 20-х гг. в работах В. Томпсона (Thompson, 1922, 1923, 1924), А. Лотки (Lotka, 1925), В. Вольтерры (Volterra, 1926). Эти модели были основаны на чрезвычайно упрощенных представлениях, вследствие чего они давали только грубое, приближенное описание некоторых сторон изучаемых биологических процессов, а ко многим популяциям оказывались вовсе неприменимыми.

Ниже мы рассмотрим более общие и реалистичные модели, из которых модели ранних исследователей могут быть получены в качестве частных случаев. Однако сначала целесообразно несколько формализовать известные эмпирические сведения о возможных типах динамического поведения системы «жертва — эксплуататор», попутно затрагивая историю изучения этого типа биотических отношений.

Рис. IX.14. Различные варианты динамики двухвидовой системы «жертва — эксплуататор». А — «ускоряющее» жертвы от неэффективного эксплуататора; Б — эксплуататор полностью истребляет жертву, после чего сам погибает от голода; В — наличие «жестко» устойчивого стационарного состояния; Г — наличие «мягко» устойчивого стационарного состояния, переход к которому осуществляется через затухающие колебания; Д — наличие устойчивого колебательного режима типа «предельного цикла».



Из наблюдений над природными и антропогенными экосистемами известно, что при взаимодействиях типа «жертва — эксплуататор» возможны следующие основные «сценарии», изображающиеся характерными типами фазовых портретов на плоскости (x_1, x_2) , где x_1 — плотность популяции жертвы, а x_2 — эксплуататора:

1. Вид-эксплуататор не способен прокормиться за счет данной жертвы и со временем вымирает ($x_2(t) \rightarrow 0$ при $t \rightarrow \infty$), а сама жертва после некоторого переходного процесса достигает определенной стационарной численности $x_1^* = \text{const}$ (рис. IX.14, А).

Такое развитие событий нередко имеет место при попытках применения «биологического» метода борьбы с вредителями путем введения в рассматриваемую экосистему хищника или паразита, который должен был бы ограничивать численность некоторого вредного вида (предполагаемой жертвы), однако в силу разных причин оказался неспособным существовать в новых условиях. Например, по данным П. Де Баха (De Bach, 1971), из 223 попыток биологической борьбы с вредными насекомыми путем интродукции их естественных врагов, предпринимавшихся во всем мире до 1969 г. включительно, только в 42 случаях был достигнут полный успех, в 48 — существенный успех, в 30 — частный успех, а в 103 случаях попытки интродукции оказались неудачными.

Г. Ф. Гаузе удалось экспериментально воспроизвести ситуацию «ускользания» жертвы от хищника, выращивая *Paramecium caudatum* и питающихся ими *Didinium nasutum* в пробирке, содержащей необходимую пищу и убежище для жертвы (овсяной отвар). Как видно из рис. IX.15, в этих условиях *P. caudatum* могла размножаться, но *D. nasutum* оказалась лишенной возможности эффективно охотиться (из-за наличия убежища для жертвы) и в конце концов погибла.

2. Вид-эксплуататор слишком эффективен в поисках жертвы, прожорлив и быстро размножается, в результате чего он полностью истребляет жертву, после чего и сам погибает от голода (рис. IX.14, А). Этот сценарий, описывающий ситуацию типа «козел в огороде» или «волк в овчарне», также неоднократно наблюдался как в природе, так и в лабораторных условиях. Хорошо известны примеры, как копытные, заселенные на острова, покрытые пригодной им в пищу растительностью и лишенные крупных хищников, быстро размножались, полностью уничтожая растительность, а затем и сами вымирали.

На более крупных островах интродукция травоядных также может вызывать опустошительные последствия, как в случае завоза коз на о. Св. Елены, описанном Ч. Дарвиным (1975, с. 403—406).

К этой же категории относятся случаи заноса возбудителей «смертельных» болезней, а также ряд примеров успешной «биологической» борьбы с вредителями, когда жертва полностью уничтожается, что влечет за собой и гибель эксплуататора (паразита).

Начиная со знаменитых опытов Г. Ф. Гаузе (рис. IX.16), явление полного истребления жертвы эксплуататором неоднократно воспроизводилось в искусственных условиях; более того, этот вариант оказался наиболее типичным для лабораторных опытов по совместному культивированию пар

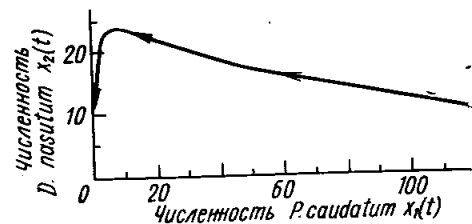
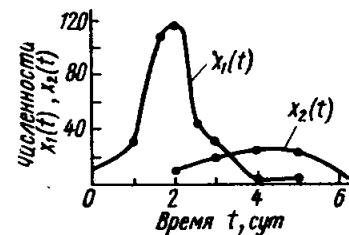
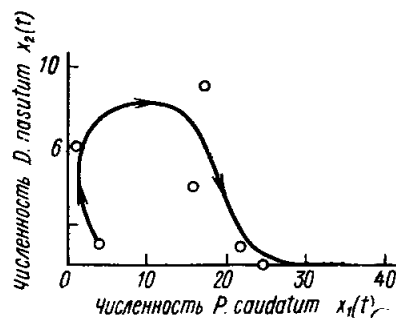
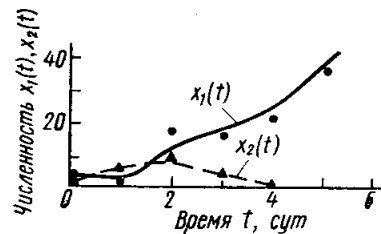


Рис. IX.15. Экспериментальное воспроизведение явления ускользания жертвы от хищника в системе из *Paramecium caudatum* (жертва) и *Didinium nasutum* (хищник).

Виды культивируются в пробирке, содержащей пищу и убежище (овсяной отвар) для жертвы. Убежище для жертвы помещало *D. nasutum* эффективно охотиться и в конце концов ее популяция погибла (по Гаузе, 1934)

Рис. IX.16. Истребление жертвы *Paramecium caudatum* хищником *Didinium nasutum* при совместном культивировании в однородной среде без пополнения жертвы извне (по Гаузе, 1934)

«жертва — эксплуататор» в тех случаях, когда не принимались специальные меры по созданию укрытия для жертвы.

Известны случаи подобного исхода взаимодействия хищника и жертвы в результате «непреднамеренных экспериментов», поставленных человеком в природных условиях. Например, при образовании Рыбинского водохранилища при поднятии воды образовался ряд островов, на которых спасались животные. Лисы, оказавшиеся на одном из островов, уничтожили мышей и некоторых птиц, выкапывали из земли личинок насекомых и, истребив всю возможную пищу, сами погибли от голода (Северцов, 1951, с. 106).

3. Существует единственная устойчивая комбинация плотностей жертвы и эксплуататора (x_1^*, x_2^*) и из любого другого начального состояния (x_1^0, x_2^0) система жестко (т. е. без колебаний) переходит в стационарную точку (x_1^*, x_2^*) (рис. IX.14, B). Этот вариант соответствует ситуации, когда эксплуататор достаточно эффективен и может быстро снижать численность жертвы до низкого стационарного уровня x_1^* , вблизи которого начинают действовать некоторые механизмы, препятствующие полному истреблению жертвы, как, например, наличие укрытий, трудность обнаружения редких экземпляров, наличие иммунной прослойки и резкое ограничение числа контактов в иррегулярной популяции жертвы.

Один из наиболее широкоизвестных примеров жесткого взаимодействия описанного типа — это история использования кактусовой огневки *Cactoblastis cactorum* для подавления нашествия кактусов рода *Opuntia* на Австралийском континенте. Согласно А. Додду (Dodd, 1959), кактусы *Opuntia* были ввезены в Австралию в начале века для использования в качестве живых изгородей. Однако вскоре в благоприятных почвенно-климатических условиях при отсутствии в местной флоре и фауне эффективных фитофагов, сильных конкурентов или паразитов, способных ограничить их численность, опунции сильно размножились и превратились в злостный сорняк, наносящий большой ущерб скотоводству и земледелию. В наиболее густых зарослях плотность опунций достигала 500 особей на 1 акр (~0,4 га). Предпринимавшиеся в течение первых двух десятилетий нашего века попытки ограничить численность кактусов оказывались безуспешными, пока в 1925 г. из Южной Америки, места происхождения опунции, не были привезены в Австралию несколько видов чешуекрылых, гусеницы которых кормятся сочными кладодиями этих кактусов. Особенно эффективной оказалась кактусовая огневка, которая дает в условиях Австралии две генерации в год и обладает высокой способностью к распространению. Под влиянием огневки средняя плотность популяции кактуса за два года снизилась почти в 50 раз (с 500 до 11 растений на 1 акр). Однако полного истребления кактусов не произошло, что, согласно Дж. Монро (Monro, 1967, 1975), объясняется присущей огневкам особенностью при низкой плотности кактусов размещать яйцекладки (в каждой из которых по 30—100 яиц) не равномерно или случайно, а контагиозно, т. е. группами по две или более (в среднем — 2,44) кладки на растения, оставляя некоторую часть кактусов свободной от яйцекладок. Достигнутое к началу 30-х гг. стационарное состояние, при котором уничтожение кактусов огневками компенсируется размножением незараженной части популяции опунций, устойчиво сохраняется уже многие десятилетия.

Не менее ярким примером быстрого жесткого установления равновесия жертвы и эксплуататора служит происшедшая также

в Австралии (которая с момента заселения ее европейцами явилась ареной целого ряда весьма поучительных экологических экспериментов) история ограничения численности чрезмерно размножившихся кроликов путем заражения их вирусом миксоматоза (рис. IX.17).

Однако не следует думать, что подобные примеры наблюдались только в Австралии. Известно, что для борьбы с завезенной в Западную Европу и СССР из США кровяной тлей (*Erisoma lanigerum* Hausm.), вредителем яблони, был успешно применен интродуцированный также из США ее специализированный пара-

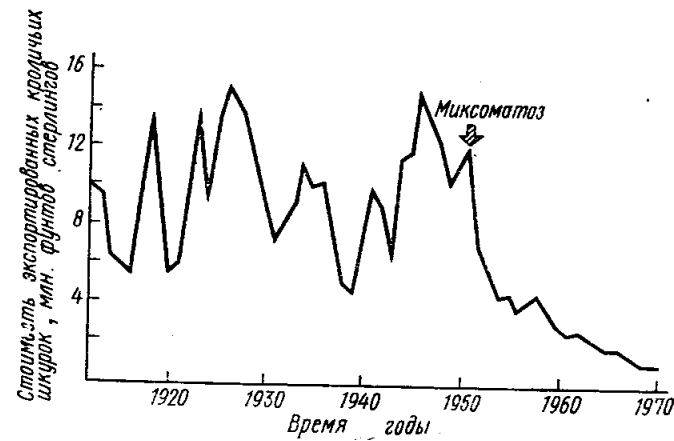


Рис. IX.17. Динамика экспорта кроличьих шкурок из Австралии в 1905—1970 гг. Выделяется резкий спад добычи кроликов после начала эпидемии миксоматоза в 1950 г. (по Myers, 1970)

зит — афелинус (*Aphelinus mali* Hald.) из хальцидовых, в результате чего во многих местах численность кровяной тли упала до безопасного уровня. Еще один количественно описанный пример успешного использования паразитов для ограничения численности вредителя относится к Канаде. После случайного завоза в восточные районы этой страны зимней пяденицы (*Operohthera brumata* L.) она быстро стала серьезным вредителем лиственных лесов и садов. Развертывание в 1954 г. программы биологической борьбы с этим вредителем путем использования тахины *Cyzenis albicans* и наездника *Agrypon flaveolatum*, паразитирующих на гусеницах пяденицы, увенчалась успехом, что иллюстрируется рис. IX.18.

4. Существует единственная устойчивая комбинация плотностей популяции жертвы и эксплуататора (x_1^*, x_2^*) и из любого другого начального состояния (x_1^0, x_2^0) после переходного процесса с затухающими колебаниями система стремится к своему стационар-

нарному состоянию, в котором жертва и эксплуататор могут устойчиво сосуществовать неограниченно долго (см. рис. IX.14).

Как отмечает Г. Коли (Коли, 1979, с. 207—211; Caughley, 1976), такой режим весьма характерен для взаимодействия растений и копытных растительноядных. В качестве примера на рис. IX.19 приведены данные по динамике численности поголовья

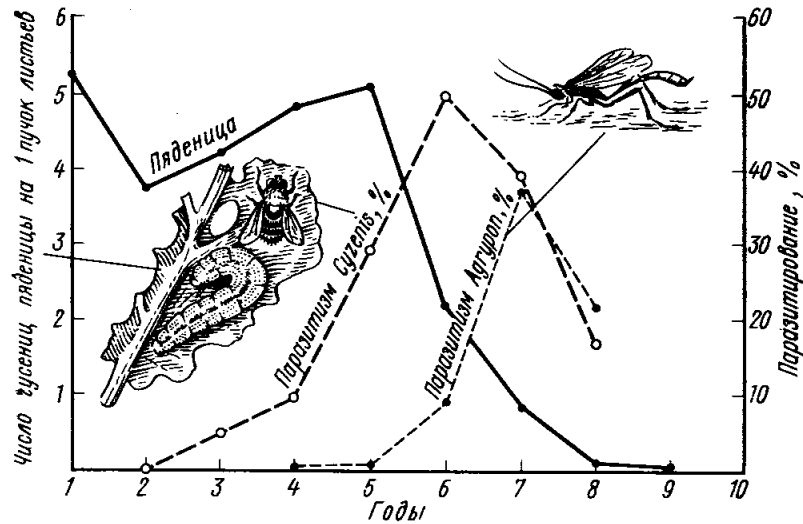


Рис. IX.18. Сокращение популяции зимней пяденицы в Восточной Канаде после интродукции паразитов ее гусениц — тахины *Cyzenis albicans* и наездника *Agyron flaveolatum* (по Варли и др., 1978)

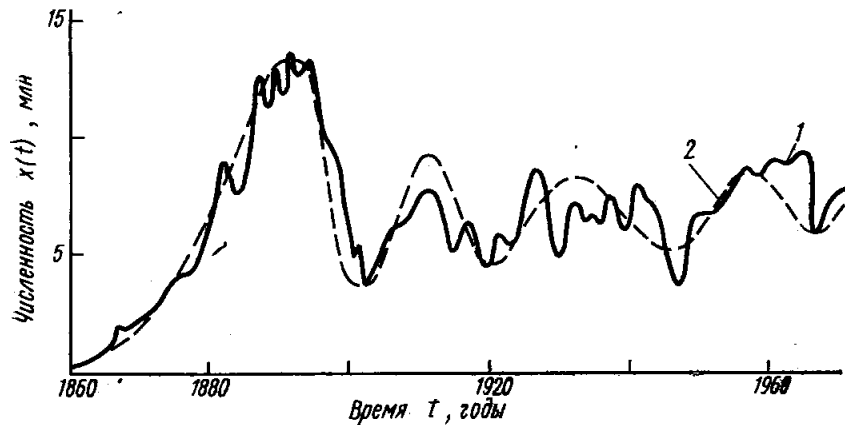


Рис. IX.19. Динамика поголовья овец в западной части Нового Южного Уэльса (Австралия) за период 1860—1972 гг. (по Caughley, 1976). 1 — фактические данные; 2 — гипотетический режим типа затухающих колебаний

овец в восточной части Нового Южного Уэльса (Австралия): не трудно видеть, что после первой вспышки размножения через переходный колебательный процесс система возвращается к численности овец порядка $x_2^* \approx 7$ млн., отклонения от которой в последующие годы носят сравнительно нерегулярный характер и объясняются, по-видимому, внешними (климат, хозяйственная деятельность человека) причинами.

5. Из любого начального состояния (x_1^0, x_2^0) траектория системы стремится к единственной замкнутой траектории C , движение по которой осуществляется с периодом T :

$$C = \{(x_1(t), x_2(t)) : t_0 \leq t \leq t_0 + T\}$$

(рис. IX.14, Д). Траектория C , называемая «предельным циклом», характеризует внутренне присущий данной системе колебательный режим (так называемые автоколебания).

Изучение экологами колебательных явлений имеет длинную и весьма интересную историю. Прежде всего, известно, что многие колебательные явления в экосистемах генерируются внешними периодическими факторами, как, например, суточные и сезонные циклы, экологическое значение которых было впервые глубоко раскрыто Н. А. Северцовым в работе «Периодические явления в жизни зверей, птиц и гад Воронежской губернии» (1855). Разногодичные флуктуации численностей популяций в экосистемах одним из первых исследовал В. Хадсон (Hudson, 1892), который описал «волны жизни» в Пампасах Южной Америки: «Летом 1872—1873 гг. в Пампасах было необыкновенное обилие солнечного света, сопровождавшееся частыми ливнями, так что, в отличие от большинства других годов, жара не убила в этот год дикой растительности. Обилие же цветов породило обилие шмелей, никогда прежде не видал я их в таком изобилии... Лето было настолько же благоприятно для мышей... Маленькие плодовые создания появились скоро в таком огромном количестве, что все собаки могли кормиться почти исключительно ими одними...»

Бентеви (*Pitangus sulphuricus*) и кукушки ничем, кроме мышей, и не кормились... К осени в Пампасах появилось бесчисленное множество аистов (*Ciconia maguari*) и болотных сов (*Otus brachyotus*). Они тоже приняли участие в общем пиршестве» (Хадсон, 1896, с. 56).

В 1895 г. Р. Коллетт опубликовал первую сводку данных о сильных колебаниях численности норвежского лемминга (Collett, 1895). В том же году С. С. Четвериков описал «волны жизни» среди насекомых Подмосковья; при этом он впервые выдвинул положение о широком распространении этого явления среди животных самых разных видов. Важно подчеркнуть, что С. С. Четвериков не сводил дело только к влиянию внешних климатических факторов, хотя и признавал их большое значение. Однако в его распоряжении еще не было надежных фактических данных, которые позволили бы поставить вопрос о регулярности «волн жиз-

ни» и таким образом отделить периодические колебания от нерегулярных флуктуаций.

Такие материалы впервые стали достоянием научного мира после опубликования данных компании Гудзонова залива о динамике заготовок шкурок пушных зверей в лесах Канады (MacFarlane, 1905) и их обсуждения в работах Е. Сетона (Seton, 1911), Г. Хьюита (Hewitt, 1921) и особенно Ч. Элтона (Elton, 1924, 1925, 1927) (рис. IX.20). В этот же период появляются и первые обобщения данных о колебаниях численности морских рыб (Howell, 1921).

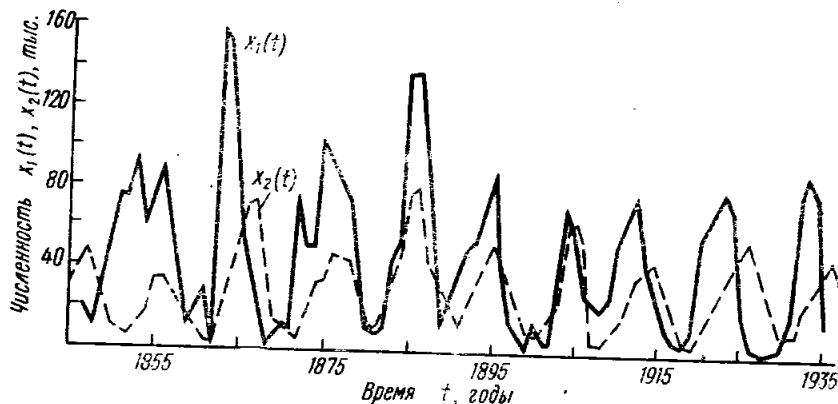


Рис. IX.20. Колебания численности американского зайца-беляка (*Lepus americanus*) $x_1(t)$ и охотящейся на него рыси (*Lynx canadensis*) $x_2(t)$ в хвойных лесах Канады — по данным заготовок пушнины компанией Гудзонова залива (по MacLulich, 1937)

Перед экологами во всей сложности встала задача объяснения этих колебаний. Что касается нерегулярных флуктуаций, наподобие описанных В. Хадсоном, то их в большинстве случаев удавалось хорошо объяснить благоприятными климатическими условиями и связанными с ними особенностями взаимодействия организмов. Гораздо более сложной оказалась задача раскрытия механизма периодических или близких к периодическим колебаний численностей видов и свойств неживых компонентов в экосистемах. Попытки отыскания внешних (космических, солнечных, атмосферных и т. п.) факторов, которые представлялись в 20—30-х гг. столь перспективным для объяснения колебаний в экосистемах, не увенчались успехом. Уже известные к тому времени внутривидовые механизмы, связанные с неравновесностью возрастного состава, также не могли объяснить сравнительно высокую регулярность наблюдаемых колебаний.

В этой атмосфере чрезвычайно интересными показались результаты теоретических исследований А. Лотки (Lotka, 1925, 1927) и В. Вольтерры (Volterra, 1926, 1927), которые независимо

друг от друга предложили модель системы «жертва — эксплуататор» (А. Лотка сначала рассмотрел систему «хозяин — паразит», а В. Вольтерра — систему «жертва — хищник»), которая воспроизводит периодический колебательный режим, возникающий в результате межвидовых взаимодействий (+, —)-типа, без какого бы то ни было внешнего периодического воздействия (см. ниже, с. 286). Первоначально модель Лотки — Вольтерры была благосклонно принята в научных кругах (отчасти под влиянием высокого научного авторитета В. Вольтерры — знаменитого математика) и даже вошла в некоторые учебники (см. Фридерикс, 1932, с. 261—262; 287—289). Были предприняты и попытки экспериментальной проверки этой модели (Гаузе, Витт, 1934; Gause, 1934), результаты которых, однако, не поддавались однозначной оценке. В то же время стали появляться публикации, в которых обоснованно подвергалась сомнению применимость к реальным биоценозам исходных положений, использованных при выводе уравнений Лотки — Вольтерры (см. Bodenheimer, 1932, 1938). Отношение ведущих экологов довоенного периода к уравнениям Лотки — Вольтерры характеризует тот факт, что в фундаментальном труде Ф. Клементса и Шелфорда «Биоэкология» (Clements, Shelford, 1939) работы Лотки и Вольтерры вовсе не упомянуты.

Однако справедливость требует признать, что критика относилась прежде всего к конкретной форме уравнений, предложенных Лоткой и Вольтеррой для описания взаимодействия жертвы и эксплуататора. Сама же идея математического описания динамики взаимодействующих популяций многими учеными признавалась весьма перспективной и заслуживающей дальнейшей разработки. В 1931 г. самим В. Вольтеррой была опубликована работа, где излагается гораздо более общий, по сравнению с первоначальным, вариант математической теории межвидовых взаимодействий (русск. перевод: Вольтерра, 1976). Заметным вкладом в развитие этой теории стали работы В. А. Костицына (Kostizin, 1934, 1935, 1937), которого можно считать одним из первых системных экологов, так как в его моделях было впервые дано сопряженное описание динамики биомасс видов и абиотических переменных (климатических факторов, содержания химических элементов и др.).

Следующей крупной вехой в развитии теории экологического моделирования стала работа А. Н. Колмогорова (Kolmogoroff, 1936; Колмогоров, 1972), в которой было дано глубокое исследование системы «жертва — хищник» при достаточно общих предположениях о характере их взаимодействий. Были сформулированы условия, при которых в системе «жертва — хищник» реализуется устойчивое стационарное состояние (сценарий 3 и 4, рассмотренные выше) или устойчивый предельный цикл (сценарий 5), однако необходимого и достаточного условия наличия устойчивого предельного цикла получить не удалось. Ниже мы

более подробно остановимся на исследованиях А. Н. Колмогорова и их дальнейшем развитии другими авторами.

Параллельно с работами математиков учеными-экологами продолжалось накопление и теоретическое осмысление фактического материала по колебаниям численностей видов в биоценозах, причем особое внимание уделялось изучению грызунов и пушных зверей северной тайги (Виноградов, 1934; Формозов, 1935; MacLulich, 1937; Северцов, 1941; Elton, 1942; Elton, Nicholson, 1942). Важным этапом в поисках решения проблемы популяционных циклов явились работы Л. Кола (Cole, 1951, 1954, 1956), в которых была продемонстрирована необходимость строго отличать регулярные колебания, обусловленные экологическими механизмами, от чисто случайных флуктуаций, имеющих квазирегулярный вид.

Из множества других работ по проблеме популяционных циклов, опубликованных за послевоенный период, выделяются сводки Д. Лэка (1957) и Л. Кейта (Keith, 1963), которые содержат сравнительный анализ обширного эмпирического материала и теоретических концепций, объясняющих периодические колебания в системе «жертва — эксплуататор».

С середины 60-х гг. на базе современной вычислительной техники исследования по моделированию взаимодействия «жертва — эксплуататор» развернулись с новой силой. Полученные с тех пор результаты обобщены в публикациях Р. Мэя (May, 1973, и др.), М. Уильямсона (1975), Дж. М. Смита (1976), Ю. М. Свирижева и Д. О. Логофета (1978).

После этого краткого исторического очерка обратимся к примерам периодических колебаний в системе «жертва — эксплуататор». Во многих работах прошлых лет по этой проблеме (см., например, Моган, 1953) в качестве примера колебаний, обусловленных (+, —)-взаимодействием между жертвой и хищником, приводились уже упоминавшиеся выше многолетние данные компании Гудзонова залива по динамике заготовок шкурок американского зайца-беляка и рыси, для которой он является основной пищей (рис. IX.20). Однако, как было впоследствии убедительно доказано целым рядом исследователей, если колебания численности рыси безусловно вызваны колебаниями обилия зайцев, то последние никак не могут быть объяснены воздействием рыси. Например, Л. Кейт приводит данные, что отношение численности зайцев в год максимума их обилия в канадских штатах Альберта и Саскатчеван в 1942 г. к максимуму численности рыси составило приблизительно 4900:1. При таком соотношении численностей жертвы и хищника происшедшее в последующие годы падение численности зайца-беляка никак не может быть вызвано одним хищничеством рыси (Keith, 1963, p. 116).

Учитывая приводимые Ч. Элтоном и А. Никольсоном (Elton, Nicholson, 1942) сведения о наличии типичных колебаний численности зайца-беляка на одном из свободных от рыси островов,

представляется правдоподобной гипотезы Д. Лэка (1957) о том, что эти колебания порождаются взаимодействием типа «жертва — эксплуататор» между растениями и питающимися ими зайцами. В то же время имеется ряд гипотез о внутривидовом прохождении 10-летнего цикла численности зайца-беляка (см. Лэк, 1957, с. 259—263).

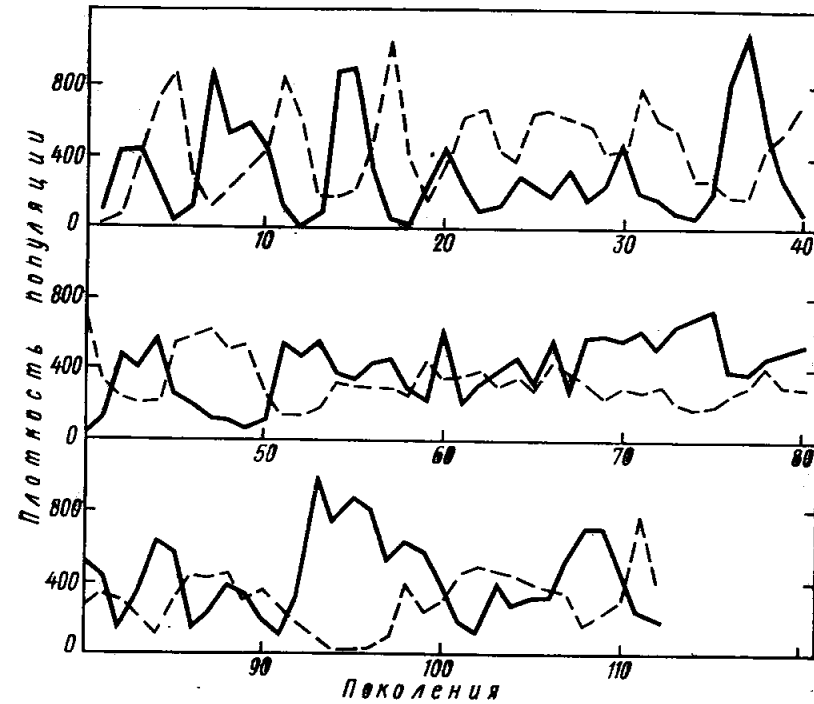


Рис. IX.21. Колебания численности соевого долгоносика *Callosobruchus chinensis* и его паразита — наездника *Heterospilus prosopidis* в лабораторном эксперименте (по Utida, 1957)

Одним из первых убедительных примеров колебаний в системе «жертва — эксплуататор» явились результаты лабораторных наблюдений за динамикой численности растительноядных насекомых, обеспеченных пищей, и их специфических паразитов или хищников.

Например, С. Ютида (Utida, 1957) воспроизвел сильные колебания численности соевого долгоносика *Callosobruchus chinensis* и его паразита-наездника *Heterospilus prosopidis* (рис. IX.21). В опытах К. Хаффейкера (Huffaker, 1958) были продемонстри-

рованы автоколебания в системе из растительноядного клеща *Eotetranychus sexmaculatus*, выращиваемого на апельсинах, и его хищника — клеща *Typhlodromus occidentalis* (рис. IX.22).

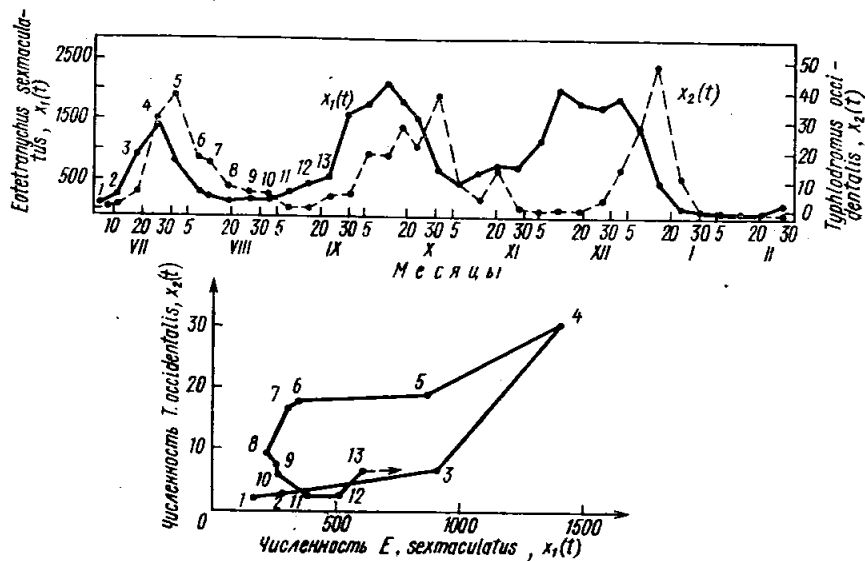


Рис. IX.22. Колебания численности растительноядного клеща *Eotetranychus sexmaculatus*, выращиваемого на апельсинах, и его хищника — клеща *Typhlodromus occidentalis* в лабораторном эксперименте (по Huffaker, 1958)

Динамические модели системы «жертва — эксплуататор»

Пусть плотность популяции жертвы обозначена через $x_1(t)$, а эксплуататора, живущего за ее счет, — через $x_2(t)$. Предположим, что общая численность популяций как жертвы, так и эксплуататора на рассматриваемой территории (акватории) достаточно велика, так что можно пренебречь дискретностью числа особей. Считая все другие экологические факторы, отличные от плотностей x_1 и x_2 , постоянными, для описания скоростей размножения и гибели обеих популяций введем функции $B_i(x_1, x_2)$ и $D_i(x_1, x_2)$ ($i=1, 2$). Если, кроме того, предположить отсутствие миграции, то динамику двухвидовой системы $(x_1(t), x_2(t))$ можно описать уравнениями

$$\begin{cases} \frac{dx_1}{dt} = B_1(x_1, x_2) - D_1(x_1, x_2) \\ \frac{dx_2}{dt} = B_2(x_1, x_2) - D_2(x_1, x_2) \end{cases} \quad (\text{IX.44})$$

Степень адекватности описания явления эксплуатации первого вида вторым с помощью уравнений (IX.44) будет зависеть от того, насколько правильно функции $B_i(x_1, x_2)$ и $D_i(x_1, x_2)$ выражают влияние плотностей x_1 и x_2 на размножение и отмирание в рассматриваемых популяциях.

Обозначив для краткости разность скоростей размножения и отмирания через $f_i(x_1, x_2)$, где

$$f_i(x_1, x_2) = B_i(x_1, x_2) - D_i(x_1, x_2), \quad (\text{IX.45})$$

систему уравнений (IX.44) можно переписать в виде

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= f_1(x_1, x_2) \\ \frac{dx_2}{dt} &= f_2(x_1, x_2) \end{aligned} \right\} \quad (\text{IX.46})$$

Из определения связи типа «жертва — эксплуататор» вытекает, что функции $f_1(x_1, x_2)$ и $f_2(x_1, x_2)$ должны удовлетворять следующим требованиям:

$$\frac{\partial f_2}{\partial x_1} > 0 \quad (\text{жертва способствует размножению эксплуататора}),$$

$$\frac{\partial f_1}{\partial x_2} < 0 \quad (\text{эксплуататор препятствует размножению жертвы}).$$

Функции $B_i(x_1, x_2)$ и $D_i(x_1, x_2)$, удовлетворяющие этим условиям и правдоподобно описывающие зависимость рождаемости и смертности жертвы и хищника от плотностей x_1 и x_2 , могут быть сконструированы следующим образом.

Предположим, что рождаемость жертвы зависит только от ее плотности, т. е. $b_1 = b_1(x_1)$, так что абсолютная скорость размножения популяции жертвы равна:

$$B_1 = b_1(x_1) \cdot x_1. \quad (\text{IX.47})$$

Пусть, далее, в отсутствие эксплуататора ($x_2=0$) смертность жертвы задается функцией $d_1 = d_1(x_1)$, а при $x_2 \neq 0$ количество особей жертвы, погибающее под влиянием эксплуатации в расчете на каждую единицу эксплуататора за единицу времени, зависит от текущей численности жертвы, и эта зависимость выражается функцией $\varphi(x_1)$. Эта функция, называемая функцией выедания, обычно представляет собой ограниченную функцию, равную нулю при $x_1=0$ и возрастающую до некоторого предельного значения φ_{\max} при увеличении x_1 (см. ниже с. 289, также рис. IX.25—30).

Таким образом, абсолютная скорость элиминации жертвы $D_1(x_1, x_2)$ представляется в виде суммы двух слагаемых:

$$D_1(x_1, x_2) = d_1(x_1) \cdot x_2 + \varphi(x_1) \cdot x_2, \quad (\text{IX.48})$$

первое из которых описывает гибель от внутривидовой конкуренции, а второе — потери под влиянием давления эксплуататора, равные произведению функции выедания (эффект одного эксплуататора) на плотность популяции эксплуататора.

Рождаемость в популяции вида-эксплуататора примем пропорциональной удельной скорости потребления им пищи: $b_2 = v \cdot \varphi(x_1)$, где v — коэффициент эффективности, показывающий, на сколько увеличивается рождаемость в популяции эксплуататора при увеличении скорости потребления им пищи на единицу. После этого абсолютную скорость размножения эксплуататора можно представить в виде

$$B_2(x_1, x_2) = v \cdot \varphi(x_1) \cdot x_2. \quad (\text{IX.49})$$

Наконец, предполагая, что в популяции эксплуататора нет внутривидовой конкуренции и его смертность есть известная функция от количества пищи $d_2 = d_2(x_1)$, получаем для абсолютной скорости элиминации эксплуататора выражение

$$D_2(x_1, x_2) = d_2(x_1) \cdot x_2. \quad (\text{IX.50})$$

Подставляя в (IX.44) полученные таким образом выражения для функций B_i и D_i , приходим к следующей системе уравнений для динамики взаимодействия жертвы и эксплуататора:

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= (b_1(x_1) - d_1(x_1)) \cdot x_1 - \varphi(x_1) \cdot x_2 \\ \frac{dx_2}{dt} &= (v \cdot \varphi(x_1) - d_2(x_1)) \cdot x_2 \end{aligned} \right\} \quad (\text{IX.51})$$

Вводя для краткости обозначения

$$\left. \begin{aligned} r_1(x_1) &= b_1(x_1) - d_1(x_1), \\ r_2(x_1) &= v \cdot \varphi(x_1) - d_2(x_1), \end{aligned} \right\} \quad (\text{IX.52})$$

получаем окончательно:

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= r_1(x_1) \cdot x_1 - \varphi(x_1) \cdot x_2 \\ \frac{dx_2}{dt} &= r_2(x_1) \cdot x_2 \end{aligned} \right\} \quad (\text{IX.53})$$

Эта система уравнений исследовалась А. Н. Колмогоровым (Kolmogoroff, 1936; Колмогоров, 1972). Он показал, что если функции $r_1(x_1)$, $r_2(x_1)$ и $\varphi(x_1)$ удовлетворяют условиям:

$$1) \frac{dr_1}{dx_1} < 0; r_1(0) > 0 > r_1(\infty) \text{ — внутривидовая конкуренция в}$$

популяции жертвы усиливается с ростом численности и препятствует ее чрезмерному увеличению ($r_1(\infty) < 0$);

$$2) \frac{dr_2}{dx_1} > 0; r_2(0) < 0 < r_2(\infty) \text{ — в отсутствие жертвы эксплуата-}$$

тор погибает ($r_2(0) < 0$), а увеличение ее численности ускоряет прирост численности эксплуататора;

3) $\varphi(x_1) > 0$ при $x_1 > 0$ — при наличии жертвы эксплуататор всегда способен ее обнаружить и только при $x_1 = 0$ функция выедания обращается в нуль, то система (IX.53) может иметь только решения, описываемые сценариями (1), (3), (4) и (5) в зависимости от свойств функций $r_1(x_1)$, $r_2(x_1)$ и $\varphi(x_1)$.

Что же касается случая полного истребления жертвы эксплуататором, после чего последний также вымирает, лишившись источника существования (сценарий 2), то, как показал А. Н. Колмогоров, уравнения (IX.53) могут описывать подобные события только при условии, что функция $\varphi(x_1)$ остается отличной от нуля при $x_1 = 0$, т. е. $\varphi(0) > 0$. Однако, если по-прежнему интерпретировать $\varphi(x_1)$ как функциональную реакцию эксплуататора на плотность популяции жертвы x_1 , а член $\varphi(x_1) \cdot x_2$ рассматривать как количественное выражение давления эксплуататора на жертву (как, например, суммарную скорость выедания популяции жертв популяцией хищников или как скорость нанесения ущерба от паразитизма), то условие $\varphi(0) > 0$ не имеет биологического смысла, поскольку при отсутствии жертвы ($x_1 = 0$) зависящее от ее плотности воздействие эксплуататора также должно равняться нулю, так как некого эксплуатировать (съесть, заразить и т. д.). В то же время, путем непосредственных расчетов нетрудно убедиться в том, что при использовании дискретного аналога уравнения (IX.53) для получения эффекта истребления жертвы не требуется выполнения условия $\varphi(0) > 0$ и можно использовать функцию $\varphi(x_1)$, более реалистически отражающую реакцию эксплуататора на обилие жертвы, когда последнее устремляется к нулю. Оставаясь же в рамках непрерывной модели, задаваемой при помощи дифференциальных уравнений, для описания сценария (2) вместо системы (IX.53) необходимо привлечь другие уравнения, которые допускают траектории, пересекающие ось x_2 при $x_2 \neq 0$ и в то же время достаточно приемлемы с биологической точки зрения.

Возвращаясь к уравнениям (IX.53), которые все же позволяют воспроизводить весьма богатый репертуар динамических режимов, заметим, что, как следует из результатов А. Н. Колмогорова, поведение возможных решений существенно зависит от типа функциональной реакции $\varphi(x_1)$, которая вместе с производной $\frac{d\varphi}{dx_1}$ используется при формулировке условий, определяющих тот или иной вариант фазового портрета. Этот чисто математический результат легко поддается содержательной трактовке, так как именно с помощью функции $\varphi(x_1)$ в модели выражается трофическое взаимодействие между жертвой и эксплуататором. В этой связи становится вполне понятным большое внимание, уделяемое исследователями проблеме определения формы и параметров функцио-

нальной реакции для различных пар «жертва — эксплуататор».

В первых работах А. Лотки и В. Вольтерры в середине 20-х гг. использовалась простейшая, а именно однородная линейная форма функции выедания:

$$\varphi(x_1) = \lambda_1 x_1, \quad (\text{IX.54})$$

где $\lambda_1 = \text{const} > 0$. Кроме того, в этих моделях рождаемость жертвы и смертности жертвы и эксплуататора принимались постоянными:

$$\begin{aligned} b_1 &= \text{const} > 0, \\ d_1 &= \text{const} > 0, \\ d_2 &= \text{const} > 0. \end{aligned} \quad (\text{IX.55})$$

При этих предположениях система (IX.53) принимает вид

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= r_1 x_1 - \lambda_1 x_1 x_2 \\ \frac{dx_2}{dt} &= -d_2 x_2 + \lambda_2 x_1 x_2 \end{aligned} \right\} \quad (\text{IX.56})$$

где для краткости обозначено $r_1 = b_1 - d_1$ и $\lambda_2 = \nu \cdot \lambda_1$.

Подробное исследование этой системы, выполненное В. Вольтеррой (1976, с. 22—43), показывает, что ее траектории на плоскости (x_1, x_2) представляют собой замкнутые кривые, concentрические располагающиеся вокруг стационарной точки (x_1^*, x_2^*) , которая лежит на пересечении изоклин:

$$\begin{aligned} l_1 &= \left\{ (x_1, x_2) : \frac{dx_1}{dt} = 0 \right\}, \\ l_2 &= \left\{ (x_1, x_2) : \frac{dx_2}{dt} = 0 \right\} \end{aligned} \quad (\text{IX.57})$$

(рис. IX.23). Из любого начального состояния (x_1^0, x_2^0) система начинает периодическое движение по единственной проходящей через него замкнутой траектории C (x_1^0, x_2^0) с определенным периодом $T = T(x_1^0, x_2^0)$. При этом стационарные значения x_1^* и x_2^* являются средними для численностей жертвы и эксплуататора соответственно за период T , т. е.

$$\begin{aligned} x_1^* &= \frac{1}{T} \int_{t_0}^{t_0+T} x_1(\tau) d\tau, \\ x_2^* &= \frac{1}{T} \int_{t_0}^{t_0+T} x_2(\tau) d\tau. \end{aligned} \quad (\text{IX.58})$$

Кроме того, как показал В. Вольтерра, в непосредственной близости от стационарной точки (x_1^*, x_2^*) траектории близки к эллипсам (рис. IX.23), период движения по которым почти одинаков и равен приблизительно:

$$T_0 = 2\pi / \sqrt{r_1 \cdot d_2}. \quad (\text{IX.59})$$

Отличительная особенность системы (IX.56) заключается в том, что поведение ее решений очень чувствительно к небольшим

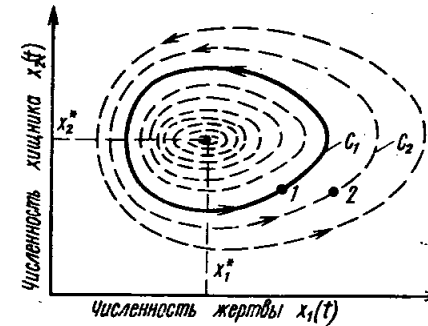
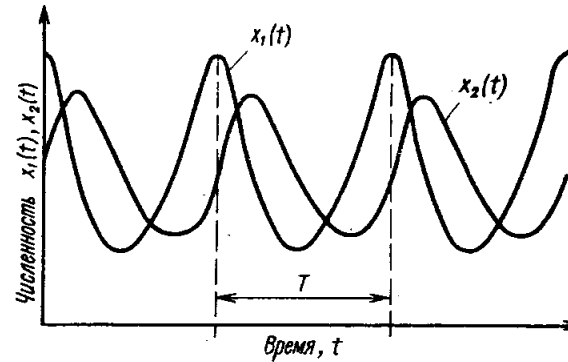


Рис. IX.23. Временная развертка решений и фазовый портрет уравнений Лотки—Вольтерры без самоограничения жертвы (IX.56); T — период колебаний; (x_1^*, x_2^*) — стационарная точка

возмущениям. Например, переход из точки 1, лежащей на кривой C_1 , в точку 2 на кривой C_2 приводит к необратимому изменению амплитуды и периода колебаний, после чего (в отсутствие других возмущений) система будет двигаться по новой траектории C_2 и уже никогда самопроизвольно не возвратится на траекторию C_1 .

Эта черта противоречит известным сведениям об относительной нечувствительности реальных экосистем к небольшим возмущениям их состояния.

Указанную неадекватность модели (IX.56) можно устранить, если вместо постоянной смертности $d_1 = \text{const}$ ввести линейную зависимость смертности жертвы от ее плотности:

$$d_1(x_1) = d_{01} + d_{11}x_1, \quad (\text{IX.60})$$

отражающую внутривидовую конкуренцию в популяции жертвы. Подставляя это выражение вместо d_1 в уравнение (IX.56) и обозначая для краткости $r_1 = b_1 - d_{01}$, получаем:

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= r_1x_1 - d_{11}x_1^2 - \lambda_1x_1x_2 \\ \frac{dx_2}{dt} &= -d_2x_2 + \lambda_2x_1x_2 \end{aligned} \right\} \quad (\text{IX.61})$$

Фазовый портрет этой системы вблизи стационарной точки (x_1^*, x_2^*) , получаемый при допустимых значениях параметров $r_1, d_{11}, \lambda, d_2, \lambda_2$, показан на рис. IX.24. Как видим, он существенно отличается от предыдущего случая (рис. IX.23): введение внутривидовой конкуренции среди жертв привело к стабилизации системы, так как теперь из любого исходного состояния (не очень удаленного от стационарного состояния (x_1^*, x_2^*)) посредством затухающих колебаний система возвращается в стационарную точку (x_1^*, x_2^*) .

Тем не менее уравнения (IX.61) также нельзя признать удовлетворительным описанием отношений между жертвой и эксплуататором, так как в нем использована линейная форма

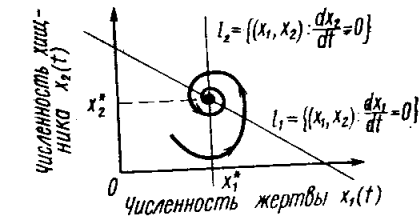
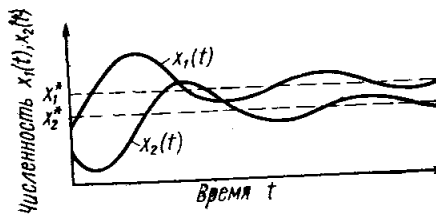


Рис. IX.24. Временная развертка решения и фазовый портрет уравнений Лотки-Вольтерры с самоограничением жертвы (IX.61).

l_1 и l_2 — нулевые изоклины численности жертвы и хищника; (x_1^*, x_2^*) — устойчивая стационарная точка

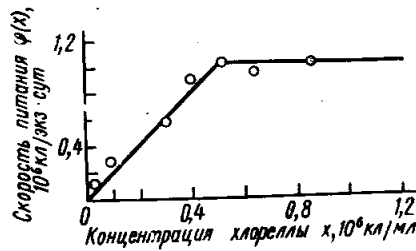


Рис. IX.25. Зависимость скорости питания $\varphi(x)$ босмины *Bosmina longirostris* от концентрации хлореллы, служащей ей пищей x (по данным Сушени, 1975)

функции выедания $\varphi(x_1) = \lambda_1 x_1$, которая не описывает явления насыщения при увеличении плотности популяции жертвы, в результате чего при больших значениях x получаются неправдоподобно большие величины функциональной реакции эксплуататора.

Как показывают экспериментальные исследования, линейный рост скорости выедания жертвы хищником с увеличением концентрации пищи действительно встречается в природе, например, среди рачков-фильтраторов (рис. IX.25). Но и в этих случаях линейный рост продолжается только до некоторой предельной плотности популяции жертвы, которую мы обозначим через \hat{x}_1 , после чего $\varphi(x_1)$ стабилизируется на уровне $\hat{\varphi} = \varphi(\hat{x}_1)$. Органи-

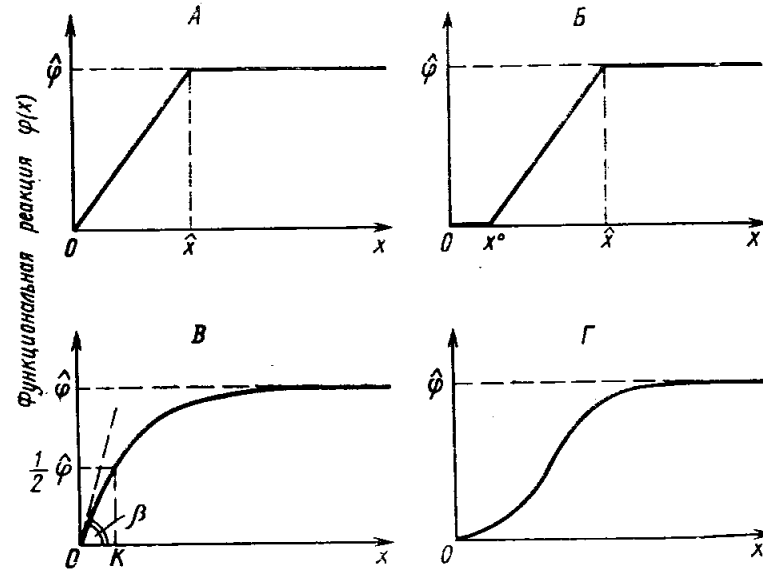


Рис. IX.26. Основные типы функциональной реакции эксплуататора $\varphi(x)$ на плотность популяции жертвы x . А — тип I; Б — тип II; В — тип III; Г — тип IV (по Holling, 1965, с дополнениями)

мы, обнаруживающие функциональную реакцию такого типа (назовем его тип I, см. рис. IX.26, А), способны эксплуатировать жертву даже при самых малых плотностях последней. Функциональная реакция I типа характеризуется двумя параметрами: плотностью насыщения \hat{x}_1 и соответствующей ей высотой плато насыщения $\hat{\varphi} = \varphi(\hat{x}_1)$ и математически выражается формулой:

$$\varphi(x_1) = \begin{cases} 0, & \text{при } x_1 \leq 0, \\ \hat{\varphi} \cdot \frac{x_1}{\hat{x}_1}, & \text{при } 0 < x_1 < \hat{x}_1, \\ \hat{\varphi}, & \text{при } x_1 \geq \hat{x}_1. \end{cases} \quad (\text{IX.62})$$

С другой стороны, для некоторых хищников или паразитов установлено, что они прекращают охоту или поиск, становятся неэффективными (т. е. $\varphi(x_1)$ обращается в нуль) уже при ненулевых значениях плотности жертвы, что может быть следствием наличия убежища для жертвы, особенностей способа охоты хищника или других причин. Например, в экспериментах Парсонса с соавт. (Parsons et al., 1967) у зуфаузид, питающихся фитопланктоном, была обнаружена функция выедания, представленная на рис. IX.27. Такие функции, которые мы будем относить к типу II, характеризуются тремя параметрами: минимальной (критической) плотностью x_1^0 , плотностью насыщения \hat{x}_1 и высотой плато насыщения $\hat{\varphi}$. Математически они описываются формулой:

$$\varphi(x_1) = \begin{cases} 0, & \text{при } x_1 \leq x_1^0, \\ \hat{\varphi} \cdot \frac{(x_1 - x_1^0)}{(\hat{x}_1 - x_1^0)}, & \text{при } x_1^0 < x_1 < \hat{x}_1, \\ \hat{\varphi}, & \text{при } x_1 \geq \hat{x}_1. \end{cases} \quad (\text{IX.63})$$

Кроме функций I и II типа, для которых имеет место линейное возрастание в определенном интервале плотности популяции жертвы, широкое распространение имеют криволинейные аналоги этих функций, представленные графиками III и IV на рис. IX.26, B, Г. Они отличаются постепенным выходом на плато насыщения при увеличении плотности жертвы, что более соответствует реальности, а функция типа IV, кроме того, описывает ситуацию, когда при уменьшении плотности жертвы x_1 до нуля функциональная реакция эксплуататора уменьшается также до нуля, но не пропорционально x_1 , а более быстро.

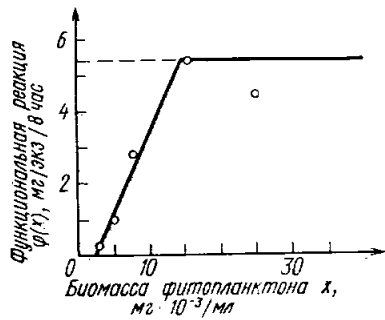


Рис. IX.27. Зависимость скорости питания $\varphi(x)$ молоди зуфаузид *Euphausia pacifica* фитопланктоном от биомассы водорослей x (функциональная реакция II типа) (по Parsons et al., 1967)

Функциональная реакция типа III обнаружена у ряда наземных и водных беспозвоночных (как хищников, так и паразитов), а также у рыб (рис. IX.28). Для математического описания кривых указанной формы предлагались различные формулы, из которых в экологии наиболее часто используются экспоненциальная и дробно-линейная функции.

Экспоненциальная формула В. С. Ивлева (1955), предложенная им для описания зависимости рациона рыб от плотности популяции жертвы (см. рис. V.11), имеет вид

$$\varphi(x_1) = \hat{\varphi} \cdot (1 - e^{-\alpha x_1}) \quad (\text{IX.64})$$

и характеризуется двумя параметрами: высотой плато насыщения $\hat{\varphi}$ и постоянным коэффициентом α , равным $\frac{1}{\hat{\varphi} - \varphi(x_1)} \cdot \frac{d\varphi}{dx_1}$, который определяет крутизну кривой $\varphi(x_1)$.

Дробно-линейная зависимость φ от x_1 также определяется двумя параметрами и применяется в двух вариантах. Первый из них — формула Михаэлиса — Ментен:

$$\varphi(x_1) = \hat{\varphi} \frac{x_1}{K + x_1}, \quad (\text{IX.65})$$

где $\hat{\varphi}$ — высота плато насыщения, а параметр K , называемый константой Михаэлиса, равен значению x_1 , при котором функция $\varphi(x_1)$ равна половине своего максимального значения, т. е. $\varphi(K) = 0,5 \cdot \hat{\varphi}$ (см. рис. IX.26, B).

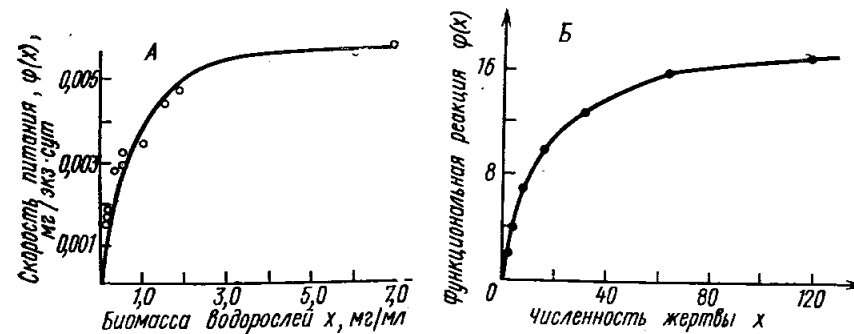


Рис. IX.28. Примеры функциональной реакции III типа. А — зависимость скорости питания *Diaphanosoma brachyurum* от биомассы водорослей в среде (по Сушеня, 1975); Б — относительная интенсивность питания личинок кокцинелид II возраста (*Harmonia axyridis*) при разной численности жертвы — *Aphis craccivora* (по Mogi, 1969)

Второй вариант дробно-линейной функции, параметры которого также имеют наглядную содержательную интерпретацию, задается формулой

$$\varphi(x_1) = \hat{\varphi} \frac{b \cdot x_1}{\hat{\varphi} + b x_1}, \quad (\text{IX.66})$$

где $\hat{\varphi}$ — высота плато насыщения, а параметр b , равный значению производной $\frac{d\varphi}{dx_1}$ при $x_1=0$, определяет наклон функции $\varphi(x_1)$ в начале координат.

Функциональная реакция типа IV, отличающаяся S-образной формой, встречается как у беспозвоночных, так и у позвоночных животных (рис. IX.29). По мнению Холлинга (Holling, 1959,

1965), который внес крупный вклад в разработку проблемы функциональной реакции эксплуататора на плотность популяции жертвы, S-образная форма функции выедания свойственна сравнительно высокоорганизованным хищникам, которые обнаруживают элементы обучения при поисках жертвы: они заметно увеличивают интенсивность охоты только после того, как концентрация пищи достигнет достаточно большой величины.

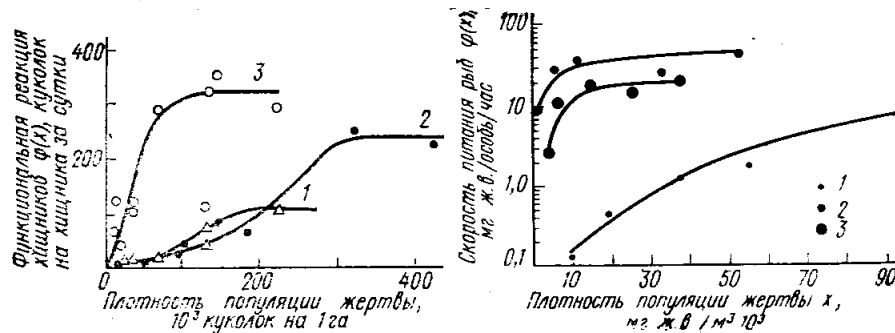


Рис. IX.29. Функциональная реакция трех насекомоядных млекопитающих на плотность популяции соснового пилильщика *Neodiprion sertifer* в подстилке соснового леса. 1 — обыкновенная бурозубка *Sorex araneus*; 2 — оленья мышь *Peromyscus maniculatus*; 3 — короткохвостая бурозубка *Blarina brevicauda* (по Holling, 1959)

Рис. IX.30. Функциональная реакция молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* на концентрацию пищи в зависимости от размеров жертвы. 1 — *Pseudocalanus*; 2 — *Calanus*; 3 — *Euphausia* (Parsons, LeBrasseur, 1970)

Для математического представления S-образных кривых также используются различные формулы. Одной из часто применяемых является предложенная М. П. Хасселом и Дж. Варли функция

$$\varphi(x_1) = \hat{\varphi} \frac{x_1^2}{K^2 + x_1^2}, \quad (\text{IX.67})$$

где $\hat{\varphi}$ — высота плато насыщения, а параметр K — аналог константы Михаэлиса, так как $\varphi(K) = 0,5 \cdot \hat{\varphi}$ (Hassel, Varley, 1969). По аналогии с (IX.67) для описания более широкого множества S-образных кривых можно рекомендовать трехпараметрическую формулу:

$$\varphi(x_1) = \hat{\varphi} \frac{x_1^p}{K^p + x_1^p}, \quad (\text{IX.68})$$

где параметр p определяет порядок касания графика функции к оси x_1 при $x_1 = 0$.

Приведем также параметрический аналог формулы В. С. Ивлева, также имеющий S-образный график:

$$\varphi(x_1) = \hat{\varphi} \cdot (1 - e^{-\alpha \cdot x_1^\beta}), \quad (\text{IX.69})$$

где третий параметр $\beta > 1$ используется для придания графику более или менее выраженной S-образной формы.

Заметим, что форма и параметры функциональной реакции для одного и того же вида хищника существенно зависят от свойств жертвы, что убедительно иллюстрируется данными по питанию молоди горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) ракообразными различного размера, показанными на рис. IX.30.

Представляется достаточно очевидным, что системы «жертва — эксплуататор», в которых функциональная реакция относится к типу II или IV, будут более устойчивыми (жизнеспособными), чем системы с функцией $\varphi(x_1)$ I или III типа. Действительно, быстрое снижение давления эксплуататора при уменьшении плотности популяции жертвы препятствует ее полному уничтожению и тем самым гарантирует длительное сосуществование обоих видов. Для одного простого класса моделей типа «жертва — эксплуататор» это утверждение удалось доказать теоретически (см.: Свирежев, Логофет, 1978, с. 103—108). С другой стороны, достаточно быстрое усиление воздействия эксплуататора в некотором интервале плотностей жертвы, имеющее место при функциональной реакции IV типа, обеспечивает эксплуататору возможность эффективно ограничивать чрезмерный рост численности жертвы, т. е. выполнять регуляторную роль.

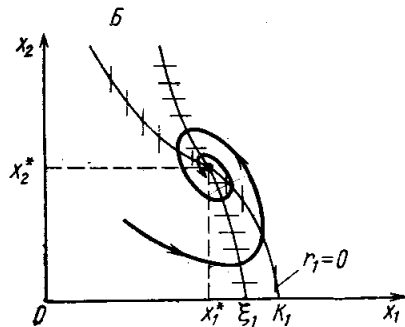
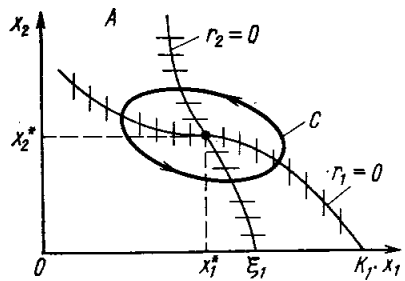
Завершая рассмотрение агрегированных моделей взаимодействия между жертвой и эксплуататором, остановимся на одной достаточно общей модели, исследованной рядом авторов (Rescigno, Richardson, 1967; May, 1973; Christiansen, Fenchel, 1977):

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= r_1(x_1, x_2) \cdot x_1 \\ \frac{dx_2}{dt} &= r_2(x_1, x_2) \cdot x_2 \end{aligned} \right\} \quad (\text{IX.70})$$

где $r_1(x_1, x_2)$ и $r_2(x_1, x_2)$ — удельные скорости роста жертвы и эксплуататора соответственно, заданные как функции от плотностей x_1 и x_2 . Методами качественной теории дифференциальных уравнений удалось доказать, что если функции $r_1(x_1, x_2)$ и $r_2(x_1, x_2)$ удовлетворяют условиям:

- 1) численность жертв возрастает, когда оба вида малочисленны (в пределе $r_1(0, 0) > 0$);
- 2) удельная скорость прироста популяции жертвы является убывающей функцией численности эксплуататора ($\frac{\partial r_1}{\partial x_2} < 0$);
- 3) размножение эксплуататоров замедляется с ростом их численности ($\frac{\partial r_2}{\partial x_2} < 0$);

4) при постоянном отношении численностей жертв и эксплуататоров размножение жертв замедляется с увеличением числа эксплуататоров, а размножение эксплуататоров стимулируется увеличением числа жертв ($\frac{\partial r_1}{\partial x_1} \cdot x_1 + \frac{\partial r_2}{\partial x_2} \cdot x_2 < 0$ и $\frac{\partial r_2}{\partial x_1} \cdot x_1 + \frac{\partial r_1}{\partial x_2} \cdot x_2 > 0$); другими словами, с удалением от начала координат,



возможное число встреч между жертвами и эксплуататорами, отчего первые проигрывают, а вторые выигрывают;

5) существует критическая для эксплуататора численность жертвы ξ_1 , ниже которой он не может размножаться ($r_2(\xi_1, 0) = 0$);

6) существуют предельно высокие численности жертвы K_1 и

Рис. IX.31. Фазовые портреты системы «жертва—эксплуатор» (IX.70) в зависимости от соотношения емкости среды для жертвы K_1 и ее стационарной численности при существовании с эксплуататором x_1^* .

А — при $K_1 \gg x_1^*$ наблюдается предельный цикл; Б — при K_1 , близком к x_1^* — устойчивое стационарное состояние (x_1^*, x_2^*)

эксплуататора K_2 , после достижения которых рост жертвы прекращается

$$(r_1(K_1, 0) = 0, r_2(0, K_2) = 0),$$

то необходимым и достаточным условием существования в модели (IX.70) устойчивого стационарного состояния (сценарии 3 и 4) или устойчивого колебательного режима (предельного цикла, сценарий 5) будет выполнение неравенства

$$\xi_1 < K_1 \quad (\text{IX.71})$$

(рис. IX.31). При этом, когда K_1 — емкость среды для жертвы, намного превосходит плотность популяции жертвы в стационарном состоянии x_1^* , то можно ожидать наличия устойчивого предельного цикла (рис. IX.31, А). Если же K_1 и x_1^* различаются не очень сильно, то точка (x_1^*, x_2^*) будет устойчивым стационарным

состоянием (рис. IX.31, Б). В частности, достаточное условие существования предельного цикла вокруг точки (x_1^*, x_2^*) — это отсутствие двух действительных отрицательных или комплексных с отрицательными действительными частями корней следующего характеристического уравнения относительно λ :

$$\begin{vmatrix} x_1^* \left(\frac{\partial r_1}{\partial x_1} \right)^* - \lambda & x_1^* \left(\frac{\partial r_1}{\partial x_2} \right)^* \\ x_2^* \left(\frac{\partial r_2}{\partial x_1} \right)^* & x_2^* \left(\frac{\partial r_2}{\partial x_2} \right)^* - \lambda \end{vmatrix} = 0, \quad (\text{IX.72})$$

где все частные производные вычислены в стационарной точке (x_1^*, x_2^*) .

В этом контексте определенный интерес представляют данные табл. IX.5, в которой сравниваются некоторые параметры и на-

Таблица IX.5

Сравнение некоторых параметров и наблюдаемых динамических режимов для различных пар «жертва — хищник» в природных условиях (по Дж. Тэджеру, цит. по Мау, 1976)

Жертва — хищник	Географическое положение	Является ли емкость среды для жертвы относительно большой (да, нет)	Приближенная оценка отношения биотических потенциалов жертвы и хищника (r_1/r_2)	Наблюдаемый динамический режим
1. Воробей—ястреб	Европа	нет	2	стационарная точка
2. Ондатра—норка	центральные области Северной Америки	нет	3	»
3. Заяц-беляк — рысь	бореальная зона Северной Америки	да	1	колебания
4. Чернохвостый олень — пума	Скалистые горы	да	0.5	стационарная точка
5. Белохвостый олень — волк	Онтарио	да	0.6	»
6. Лось — волк	о. Ройал	да	0.4	»
7. Карibu — волк	Аляска	да	0.4	»
8. Белый баран — волк	Аляска	да	0.2	»

блюдаемый динамический режим для некоторых пар «жертва — хищник» в природных условиях. В случаях 1 и 2 отсутствие циклов, вероятно, связано с низким значением емкости среды для жертвы K_1 ; в случаях 4—8 емкость среды K_1 относительно велика, однако хищники (пума или волк) являются весьма эффективными охотниками, которые к тому же способны к быстрому размножению ($r_1/r_2 < 1$), в результате чего они могут эффективно регулировать численность жертвы. В единственном случае 3, когда на-

лицо колебательный режим — пара «заяц-беляк — рысь», параметры системы не противоречат сформулированным выше условиям существования предельного цикла, так как емкость среды для жертвы K_1 достаточно высока, а отношение биотических потенциалов r_1/r_2 близко к 1, так что жертва не может «ускользнуть» от хищника, а последний не может чрезмерно размножиться и истребить жертву. Однако, как уже указывалось выше, этих данных недостаточно для полного объяснения циклов численности зайца-беляка с помощью автоколебательного механизма в системе «жертва — хищник».

МУТУАЛИЗМ (+, +)

Отношением мутуализма между двумя видами (1) и (2) называется взаимно положительное влияние или (+, +)-взаимодействие между ними, которое в конечном счете проявляется в том, что увеличение (снижение) численности любого из них вызывает увеличение (снижение) скорости изменения численности другого.

В настоящее время твердо установлено, что мутуалистические отношения между видами достаточно широко распространены в природе и играют заметную роль в функционировании и эволюции экосистем. Однако, как показывает весьма полный обзор истории изучения проблемы взаимно положительных межвидовых взаимодействий с времен античности до середины прошлого века, содержащийся в известной книге А. Эспинаса «Сообщества животных» (Espinosa, 1877), в додарвиновский период подобные явления не привлекали к себе большого внимания ученых и естествоиспытателей. Не было и специального термина для их обозначения.

Только в условиях небывалого подъема биологической науки после выхода в свет «Происхождения видов» Ч. Дарвина, который продемонстрировал всю плодотворность естественнонаучного изучения многообразия отношений между совместно обитающими видами, были достигнуты первые успехи в исследовании (+, +)-связей между различными видами. Уже сам Ч. Дарвин неоднократно затрагивал явления этой категории. Так, в «Происхождении видов» он анализирует результаты исследований П. Губера и своих собственных наблюдений над взаимоотношениями травяных тлей и «пасущих» их муравьев, которые он квалифицировал как взаимовыгодные (Дарвин, 1936, с. 328—329). Позднее в специальных работах Дарвин рассмотрел обоюдopoлезные отношения между цветковыми растениями и опыляющими их насекомыми и птицами (Darvin, 1862, 1876); этой же проблеме посвящено фундаментальное исследование Г. Мюллера (Müller, 1873). Крупным событием того же периода стало раскрытие С. Швенденером в 1867 г. строения лишайников, который, как оказалось,

представляет собой взаимовыгодное сожительство водоросли и гриба¹.

Термин «мутуализм» для обозначения взаимовыгодных отношений между организмами разных видов впервые предложил П. Ван Бенеден (Van Beneden, 1875). Однако приведенные им примеры положительных взаимосвязей — случаи сожительства одних животных (хозяев) с другими, которые используют в пищу прижизненные выделения, отмершие ткани и экскременты хозяев и, таким образом, выполняют полезную для последних санитарную функцию — нельзя признать особенно удачным, так как нередко их весьма трудно отграничить от паразитизма или комменсализма.

Более широкое рассмотрение этой проблемы мы находим у ботаника А. Де Бари (De Bary, 1879) и зоологов К. Ф. Кесслера (1880), О. Гертвига (Hertwig, 1883) и К. Семпера (Semper, 1887). В частности, Де Бари ввел в биологию понятие о симбиозе. В строгом смысле термин «симбиоз» охватывает все случаи тесного и устойчивого сожительства организмов разных видов, т. е. комменсализм, эксплуатацию (паразитизм) и мутуализм. В то же время, некоторыми авторами это понятие применяется в более узком смысле, как синоним мутуализма.

Примеры мутуалистических отношений описаны между видами, представляющими практически все пять царств органического

Таблица IX.6

Примеры мутуалистических отношений между организмами из различных царств органического мира (по данным Henry (ed.), 1966 и др. источников)

Царство	Monera	Protista	Plantae	Fungi	Animalia
Monera	+	+	+	+	+
Protista		+	?	?	+
Plantae			+	+	+
Fungi				?	+
Animalia					+

Примечание. Знаком (+) показаны случаи, когда между представителями соответствующих царств достоверно известны отношения типа мутуализма.

¹ Заметим, что сам С. Швенденер первоначально считал, что в слоевище лишайника гриб паразитирует на водоросли.

го мира (см. табл. IX.6). Особенно важными с точки зрения влияния на функционирование экосистем являются мутуалистические взаимодействия зеленых растений — главных производителей органического вещества — с азотфиксирующими прокариотами и микоризообразующими грибами.

Биологическая фиксация атмосферного азота микроорганизмами — обитателями прикорневой зоны (ризосферы) или поверхности листьев (филлосферы) служит существенным, а в ряде случаев основным путем поступления в экосистему этого жизненно необходимого элемента. Наиболее полно изучено взаимовлияние бобовых растений с обитающими в их ризосфере и корнях азотфиксирующими бактериями рода *Rhizobium*, которые вызывают появление на корнях характерных образований — так называемых клубеньков, которые были впервые описаны в 1866 г. М. С. Ворониным. Выдающийся вклад в изучение этих бактерий, называемых клубеньковыми, внес М. Бейеринк. Как установлено более поздними исследованиями, растения снабжают бактерий углеводами и рядом других соединений, используемых микроорганизмами для существования и ферментативного восстановления молекулярного азота, который затем усваивается растениями. Благодаря этому бобовые способны расти на почвах, бедных минеральным азотом, если в них есть клубеньковые бактерии.

Кроме того, известен мутуализм высших растений с актиномицетами (например, разные виды ольхи — *Alnus*) и с цианобактериями (например, симбиоз водного папоротника *Azolla* с сине-зеленой водорослью *Anabaena azolla*, описанный еще Де Бари :De Bary, 1879).

Явление взаимовыгодного сожительства высшего растения с грибом было впервые описано нашим отечественным ботаником Каменским (Kamensky, 1881), который обнаружил, что корни подбельника обыкновенного (*Hyporhizus monotropa*) с поверхности густо покрыты мицелием базидиальных грибов, причем это сожительство облигатное, так как растения не могут развиваться из семян при отсутствии контакта с грибами. Термин «микориза» («грибокорень») был предложен в 1885 г. Б. Франком, который установил наличие этого явления у многих древесных растений и взаимовыгодный характер сожительства грибов и растений в подобных случаях. Дальнейшие исследования многих отечественных и зарубежных ученых привели к глубокому раскрытию физиологических и экологических особенностей явления микоризообразования, его распространения и значения в различных естественных и антропогенных экосистемах (см. Селиванов, 1975, 1977). В частности, из трех с половиной тысяч изученных в этом отношении сосудистых растений СССР около 80% имеют ту или иную форму микоризы, в том числе среди споровых — 60%, голосеменных — 100%, покрытосеменных — около 80%.

Так же как при комменсализме или эксплуатации, при мутуализме встречаются разные степени тесноты сожительства взаи-

модействующих видов от необязательных, спорадических взаимовлияний видов, вполне способных к независимому существованию, и до строго облигатного мутуализма, когда один или оба вида не могут развиваться или размножаться в отсутствие партнера. Широко известным примером облигатного мутуализма служат тропические орхидеи и их грибные симбионты. После того как в эпоху географических открытий европейцы узнали о существовании этих растений, отличающихся цветами удивительной красоты, в течение нескольких столетий предпринимались попытки искусственного выращивания некоторых видов орхидей из привозимых

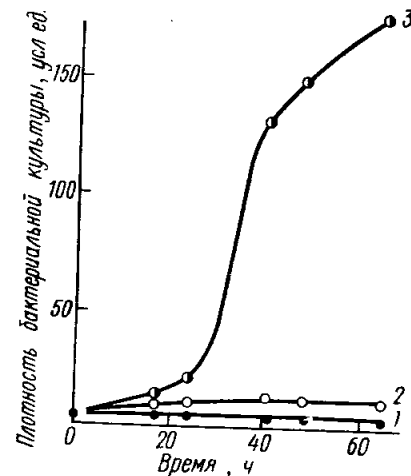


Рис. IX.32. Мутуализм между *Lactobacillus arabinosus* 17-5 и *Streptococcus faecalis* R, выращиваемых на синтетической среде, лишенной фенилаланина и фолиевой кислоты. 1 — *S. faecalis* (штамм, нуждающийся в фолиевой кислоте); 2 — *L. arabinosus* (нуждается в фенилаланине); 3 — оба вида при совместном культивировании (по Nurmikko, 1956)

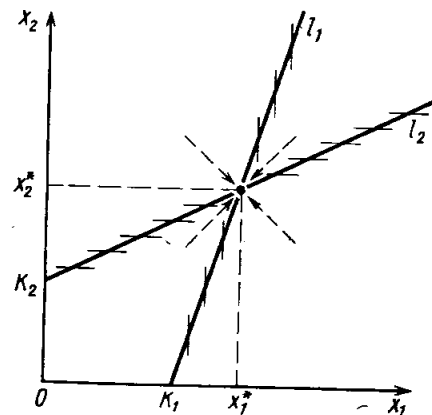


Рис. IX.33. Фазовый портрет системы уравнений мутуализма (IX.74). Для случая устойчивого стационарного состояния с координатами $x_1^* = K_1 + \alpha_{12}K_2$; $x_2^* = K_2 + \alpha_{21}K_1$

в Европу семян. Однако подобные попытки оканчивались неудачами, пока в 1904 г. Ноэль Бернар не установил,

что для прорастания семян и последующего существования орхидей необходимо взаимодействие с определенными симбиотическими грибами, которые не способны жить в европейских почвах.

Если, как говорилось выше, мутуалистические отношения между организмами самых различных видов на качественном уровне описаны достаточно полно, то в количественном отношении явления этой категории изучены несравненно слабее. Одним из немногих количественно охарактеризованных примеров мутуализма представлен на рис. IX.32, где изображены результаты экспери-

ментов по лабораторному культивированию молочной палочки *Lactobacillus arabinosus* 17—5 и стрептококка *Streptococcus faecalis* R. Указанный штамм молочной палочки неспособен синтезировать фенилаланин, а стрептококк нуждается в фолиевой кислоте. Поэтому на среде, не содержащей этих соединений, оба вида по отдельности растут очень плохо. В то же время, молочная палочка образует фолиевую кислоту, а стрептококк продуцирует фенилаланин. Таким образом, при совместном выращивании каждый из этих видов обогащает среду соединением, необходимым для другого, в результате чего смешанная культура дает хороший S-образный рост.

При математическом описании динамики мутуализма целесообразно, так же как и при аменсализме, комменсализме и конкуренции, исходить из логистического уравнения (см. Мау, 1976). Пусть популяция каждого из двух видов ($i=1, 2$) при отсутствии другого растет по логистическому уравнению с биотическим потенциалом r_i и емкостью среды K_i :

$$\frac{dx_i}{dt} = x_i r_i \left(1 - \frac{x_i}{K_i} \right) \quad (i = 1, 2). \quad (\text{IX.73})$$

Если взаимное влияние видов проявляется в том, что при увеличении численности каждого из них пропорционально увеличивается и емкость среды для другого (например, путем образования новых укрытий, мест для прикрепления, гнездования и т. д.), то вместо системы (IX.73) можно предложить систему

$$\frac{dx_i}{dt} = x_i r_i \left(1 - \frac{x_i}{K_i + \alpha_{ij} x_j} \right) \quad (i = 1, 2), \quad (\text{IX.74})$$

где коэффициенты $\alpha_{ij} > 0$, фигурирующие в знаменателе, показывают, на сколько увеличится емкость среды для i -того вида при увеличении численности j -того на единицу.

В других случаях взаимодействие симбионтов может происходить таким образом, что каждый производит вещества, необходимые для роста другого (как в примере, показанном на рис. IX.32), т. е. непосредственно увеличивает удельную скорость роста его популяции. При этом описание мутуализма естественно строить, исходя из другой (эквивалентной) формы логистического уравнения, а именно:

$$\frac{dx_i}{dt} = x_i (r_i - \beta_{ii} x_i) \quad (i = 1, 2), \quad (\text{IX.75})$$

где коэффициент $\beta_{ii} = \frac{1}{K_i}$ показывает, на сколько замедляется удельная скорость роста популяции i -того вида при увеличении его численности на единицу. Если бы теперь мы располагали аналогичными коэффициентами (обозначим их β_{12} и β_{21}), показывающими, на сколько изменяется удельная скорость роста каждой из популяций при изменении численности другой на единицу, то

систему уравнений динамики мутуализма было бы возможным описать следующим образом:

$$\frac{dx_i}{dt} = x_i (r_i - \beta_{ii} x_i + \beta_{ij} x_j) \quad (i, j = 1, 2; i \neq j). \quad (\text{IX.76})$$

Наконец, возможны случаи, когда влияние первого на второй удобнее описывать через увеличение емкости среды, а второго на первый — непосредственно через изменение удельной скорости роста. Это приводит к системе

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= x_1 (r_1 - \beta_{11} x_1 + \beta_{12} x_2) \\ \frac{dx_2}{dt} &= x_2 r_2 \left(1 - \frac{x_2}{K_2 + \alpha_{21} x_1} \right) \end{aligned} \right\} \quad (\text{IX.77})$$

Нетрудно убедиться, что при биологически содержательных значениях входящих в них параметров $r_i, K_i, \alpha_{ij}, \beta_{ij} > 0$ все системы (IX.74)—(IX.77) имеют фазовый портрет, представленный на рис. IX.33 и характеризующийся наличием единственной устойчивой стационарной точки (x_1^*, x_2^*) , координаты которой для (IX.74) равны:

$$\left. \begin{aligned} x_1^* &= K_1 + \alpha_{12} K_2, \\ x_2^* &= K_2 + \alpha_{21} K_1. \end{aligned} \right\} \quad (\text{IX.78})$$

Для случаев в (IX.76) и (IX.77) читатель найдет стационарное состояние путем решения системы

$$\left. \begin{aligned} \beta_{11} x_1 - \beta_{12} x_2 &= r_1 \\ \beta_{22} x_2 - \beta_{21} x_1 &= r_2 \end{aligned} \right\} \quad (\text{IX.79})$$

или

$$\left. \begin{aligned} \beta_{11} x_1 - \beta_{12} x_2 &= r_1 \\ x_2 - \alpha_{21} x_1 &= K_2 \end{aligned} \right\} \quad (\text{IX.80})$$

получаемых приравнением нулю правых частей соответствующих уравнений. Вопрос об устойчивости этих стационарных состояний и других свойствах решений уравнений мутуализма анализировался в работе Б. Гоха (Goh, 1979).

ДИНАМИКА МНОГОВИДОВЫХ СООБЩЕСТВ

Рассмотрев различные варианты динамики двухвидовой системы с той или иной формой парных взаимодействий, обратимся к исследованию n -видового сообщества $\{x_1(t), \dots, x_n(t)\}$, совместная

динамика которого определяется системой обыкновенных дифференциальных уравнений общего вида:

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx_i}{dt} &= f_i(x_1, \dots, x_n) \\ x_i(t_0) &= x_i^0 \quad (i = 1, \dots, n) \end{aligned} \right\} \quad (\text{IX.81})$$

Между различными видами сообщества, отвечающими всевозможным парам (i, j) при $i, j = 1, \dots, n$, могут в общем случае реализовываться различные формы парных взаимодействий, определяющиеся, как известно, парой частных производных $\left(\frac{\partial f_i}{\partial x_j}, \frac{\partial f_j}{\partial x_i}\right)$, а структура сообщества в целом задается функциональной матрицей $C = (c_{ij})$, где

$$c_{ij} = \frac{\partial f_i}{\partial x_j}. \quad (\text{IX.82})$$

Элементы структурной матрицы характеризуют лишь мгновенные (локальные во времени) взаимодействия между видами. Вместе с тем известно, что и виды, не состоящие друг с другом в непосредственной связи (т. е. виды с номерами i, j , для которых $\frac{\partial f_i}{\partial x_j} = \frac{\partial f_j}{\partial x_i} \equiv 0$), могут оказывать друг на друга весьма сильное косвенное воздействие, передаваемое через посредство других видов.

Такие межвидовые отношения, которые мы, следуя В. Н. Сукачеву, будем называть *трансбиотическими*, возникают благодаря наличию связей между элементами сообщества и, таким образом, служат проявлением его целостных свойств.

Ярким примером трансбиотической связи служит описанная Ч. Дарвином зависимость анютиных глазок и красного клевера в сельских районах Англии от количества кошек в населенных пунктах. «Не могу воздержаться от искушения», — писал Ч. Дарвин в III главе «Происхождения видов», — привести еще один пример, показывающий, как растения и животные, расположенные на далекоотстоящих ступенях органической лестницы, бывают тесно оплетены сетью сложных взаимных отношений... На основании произведенных опытов я убедился, что шмели почти необходимы для оплодотворения анютиных глазок (*Viola tricolor*), так как другие пчелы их не посещают. ... Только шмели посещают красный клевер, так как другие пчелы не могут добраться до его нектара ... Отсюда мы вправе заключить, что если бы весь вид шмелей вымер или стал бы очень редок в Англии, то и анютины глазки и красный клевер стали бы также редки или совсем исчезли бы. Число шмелей в стране зависит в значительной мере от численности полевых мышей, истребляющих их гнезда и соты ... Но число мышей, как всякий знает, в значительной степени зависит от численности кошек... Отсюда становится вполне вероятным, что присутствие

большого числа животных кошачьей породы в известной местности определяет через посредство, во-первых, мышей, а затем шмелей изобилие в этой местности некоторых цветковых растений» (Дарвин, 1937, с. 165—166).

Несмотря на некоторую абсолютизацию, допущенную Ч. Дарвином при описании отношений между указанными видами², этот пример прекрасно иллюстрирует идею существования сильной опосредованной связи между видами, не состоящими друг с другом в прямых взаимодействиях.

Как будет показано ниже, путем специального выбора функций $f_i(\dots)$ в рамках биоэкологического описания с помощью системы (IX.81) возможно воспроизведение весьма широкого спектра трансбиотических отношений в сообществе. Однако, перед тем как рассматривать общие подходы к решению системы (IX.81), целесообразно подробнее остановиться на некоторых частных случаях, позволяющих продемонстрировать применение общих положений и методов.

Начнем с анализа динамики 3-видового сообщества, в котором виды связаны друг с другом только конкурентными отношениями, что обобщает рассмотренный выше случай системы из двух конкурирующих видов. Пусть при данных условиях существования каждый из видов ($i = 1, 2, 3$) характеризуется биотическим потенциалом r_i и емкостью среды K_i , так что в отсутствие конкурентов его численность изменяется по логистическому закону:

$$\frac{dx_i}{dt} = x_i \frac{r_i}{K_i} (K_i - x_i). \quad (\text{IX.83})$$

Предположим, далее, что ингибирующее влияние конкурентов на рост каждого вида пропорционально их плотностям, т. е. функции $f_i(\dots)$ в правых частях системы (IX.81) имеют вид:

$$\begin{aligned} f_1(x_1, x_2, x_3) &= x_1 \frac{r_1}{K_1} (K_1 - x_1 - \alpha_{12}x_2 - \alpha_{13}x_3), \\ f_2(x_1, x_2, x_3) &= x_2 \frac{r_2}{K_2} (K_2 - \alpha_{21}x_1 - x_2 - \alpha_{23}x_3), \\ f_3(x_1, x_2, x_3) &= x_3 \frac{r_3}{K_3} (K_3 - \alpha_{31}x_1 - \alpha_{32}x_2 - x_3), \end{aligned} \quad (\text{IX.84})$$

где положительные коэффициенты $\alpha_{ij} > 0$ измеряют относительное воздействие на i -тый вид со стороны j -того вида по сравнению с

² Как заметил К. Фридерикс: «...У красного клевера имеются еще многочисленные другие опылители, обладающие таким же длинным хоботком, как у шмелей... К таким опылителям принадлежат многие дикие пчелы, бабочки, а также длиннохоботные расы домашней пчелы. Так же дело обстоит и с другими членами этой цепи. Последняя, конечно, существует в действительности, но только не в том виде, как предполагал Дарвин, именно будто непременно каждый последующий фактор является решающим по отношению к предыдущему...» (1932, с. 248).

самолимитированием i -того вида, относительная величина которого принята за 1. Обозначив для единообразия $\alpha_{ii}=1$ ($i=1, 2, 3$), функции $f_1(\dots)$, $f_2(\dots)$ и $f_3(\dots)$ можно переписать в общем виде:

$$f_i(x_1, x_2, x_3) = x_i \frac{r_i}{K_i} \left(K_i - \sum_{j=1}^3 \alpha_{ij} x_j \right) \quad (i=1, 2, 3). \quad (\text{IX.85})$$

Подставляя это выражение в общую систему (IX.81), получаем уравнения:

$$\frac{dx_i}{dt} = x_i \frac{r_i}{K_i} \left(K_i - \sum_{j=1}^3 \alpha_{ij} x_j \right) \quad (i=1, 2, 3), \quad (\text{IX.86})$$

которые представляют собой систему уравнений Лотки—Вольтерры для трех конкурирующих видов.

Если внести множитель $\frac{r_i}{K_i}$ в скобки и под знак суммы в правой части и определить новые коэффициенты

$$\beta_{ij} = \frac{r_i}{K_i} \alpha_{ij} \quad (i, j=1, 2, 3), \quad (\text{IX.87})$$

получим другую, также часто применяемую, форму уравнений конкуренции Лотки—Вольтерры:

$$\frac{dx_i}{dt} = x_i \left(r_i - \sum_{j=1}^3 \beta_{ij} x_j \right) \quad (i=1, 2, 3). \quad (\text{IX.88})$$

Как коэффициенты α_{ij} , фигурирующие в (IX.86), так и β_{ij} , используемые при втором способе записи, называются коэффициентами конкуренции, однако в каждом конкретном случае их следует различать, так как первые имеют размерность (особь _{i}) · (особь _{j})⁻¹, а вторые— (особь _{j})⁻¹ · (время)⁻¹.

Представляет интерес нахождение стационарного состояния системы (IX.86), т. е. такой комбинации плотностей (x_1^* , x_2^* , x_3^*), при которой производные $\frac{dx_i}{dt}$ обращаются в нуль. Как следует из (IX.86), стационарное состояние является решением следующей системы линейных алгебраических уравнений:

$$\sum_{j=1}^3 \alpha_{ij} x_j = K_i \quad (i=1, 2, 3). \quad (\text{IX.89})$$

Например, для гипотетической конкурентной системы с коэффициентами относительной конкуренции

$$(\alpha_{ij}) = \begin{pmatrix} 1.0 & 0.5 & 0.3 \\ 0.7 & 1.0 & 1.5 \\ 0.4 & 0.6 & 1.0 \end{pmatrix} \quad (\text{IX.90})$$

и емкостями среды $K_1=1.8$, $K_2=3.2$ и $K_3=2.0$ получаем систему

$$\left. \begin{aligned} 1.0 \cdot x_1 + 0.5 \cdot x_2 + 0.3 \cdot x_3 &= 1.8 \\ 0.7 \cdot x_1 + 1.0 \cdot x_2 + 1.5 \cdot x_3 &= 3.2 \\ 0.4 \cdot x_1 + 0.6 \cdot x_2 + 1.0 \cdot x_3 &= 2.0 \end{aligned} \right\} \quad (\text{IX.91})$$

которая имеет решение (x_1^* , x_2^* , x_3^*) = (1.0, 1.0, 1.0).

Решая систему (IX.89) методом Крамера:

$$\begin{aligned} x_1^* &= \frac{\begin{vmatrix} K_1 & \alpha_{12} & \alpha_{13} \\ K_2 & \alpha_{22} & \alpha_{23} \\ K_3 & \alpha_{32} & \alpha_{33} \end{vmatrix}}{\Delta}, \\ x_2^* &= \frac{\begin{vmatrix} \alpha_{11} & K_1 & \alpha_{13} \\ \alpha_{21} & K_2 & \alpha_{23} \\ \alpha_{31} & K_3 & \alpha_{33} \end{vmatrix}}{\Delta}, \\ x_3^* &= \frac{\begin{vmatrix} \alpha_{11} & \alpha_{12} & K_1 \\ \alpha_{21} & \alpha_{22} & K_2 \\ \alpha_{31} & \alpha_{32} & K_3 \end{vmatrix}}{\Delta}, \end{aligned} \quad (\text{IX.92})$$

где

$$\Delta = \begin{vmatrix} \alpha_{11} & \alpha_{12} & \alpha_{13} \\ \alpha_{21} & \alpha_{22} & \alpha_{23} \\ \alpha_{31} & \alpha_{32} & \alpha_{33} \end{vmatrix}.$$

нетрудно заключить, что (при $\Delta \neq 0$) для неотрицательности всех координат стационарного состояния необходимо совпадение знаков определителей в числителях формул (IX.92) со знаком определителя Δ матрицы из коэффициентов конкуренции (α_{ij}).

Если в конкурентном сообществе, определяемом системой (IX.86), существует стационарное состояние со всеми положительными координатами, то оно единственно. При этом особую важность имеет вопрос о его устойчивости, т. е. будет ли система самопроизвольно возвращаться в это состояние после небольших отклонений или нет. Как показал К. Стробек (Strobeck, 1973), условие локальной устойчивости положительного стационарного состояния (x_1^* , x_2^* , x_3^*) системы (IX.86) выражается через ее параметры следующим образом:

$$a_1 \cdot a_2 - a_3 > 0, \quad (\text{IX.93})$$

где

$$\begin{aligned} a_1 &= x_1^* \frac{r_1}{K_1} \alpha_{11} + x_2^* \frac{r_2}{K_2} \alpha_{22} + x_3^* \frac{r_3}{K_3} \alpha_{33}, \\ a_2 &= x_1^* x_2^* \frac{r_1 r_2}{K_1 K_2} \begin{vmatrix} \alpha_{11} & \alpha_{12} \\ \alpha_{21} & \alpha_{22} \end{vmatrix} + x_1^* x_3^* \frac{r_1 r_3}{K_1 K_3} \begin{vmatrix} \alpha_{11} & \alpha_{13} \\ \alpha_{31} & \alpha_{33} \end{vmatrix} + \end{aligned}$$

$$+ x_2^* x_3^* \frac{r_2 r_3}{K_2 K_3} \begin{vmatrix} a_{22} & a_{23} \\ a_{32} & a_{33} \end{vmatrix},$$

$$a_3 = x_1^* x_2^* x_3^* \frac{r_1 r_2 r_3}{K_1 K_2 K_3} \begin{vmatrix} a_{11} & a_{12} & a_{13} \\ a_{21} & a_{22} & a_{23} \\ a_{31} & a_{32} & a_{33} \end{vmatrix}. \quad (\text{IX.94})$$

В отличие от случая конкуренции двух видов (см. (IX.22)), когда условие устойчивости стационарного состояния формулируется только с помощью коэффициентов a_{ij} и K_i без учета значений биотических потенциалов (благодаря чему при $n=2$ возможен полный графический анализ методом изоклин), условие устойчивого конкурентного сосуществования в системе из трех (и более) видов уже включает их биотические потенциалы. По этой причине, как заметил К. Стробек, чисто графический анализ устойчивости стационарного состояния конкурентной системы Лотки — Вольтерры при $n \geq 3$ уже неосуществим. Для иллюстрации этого положения рассмотрим, следуя К. Стробеку, конкурентное сообщество из трех видов, описываемое уравнениями Лотки — Вольтерры с матрицей коэффициентов конкуренции

$$(a_{ij}) = \begin{pmatrix} 1 & 2 & 4 \\ 1/3 & 1 & 2 \\ 1/3 & 1/3 & 1 \end{pmatrix}. \quad (\text{IX.95})$$

биотическими потенциалами $r_1 = \frac{19}{3}$, $r_2 = \frac{3}{2}$, $r_3 = 4$ и емкостями среды $K_1=19$, $K_2=9$ и $K_3=4$. При этих параметрах система имеет стационарное состояние с положительными координатами $(x_1^*, x_2^*, x_3^*) = (3.0, 6.0, 1.0)$. Вычисляя значения a_1 , a_2 и a_3 по формулам (IX.94), убеждаемся, что $a_1 a_2 - a_3 = 3 \cdot \frac{1}{3} - \frac{1}{9} = \frac{8}{9} > 0$, (IX.93), следовательно, стационарное состояние (x_1^*, x_2^*, x_3^*) устойчиво к малым возмущениям.

Если же мы, оставив неизменными коэффициенты конкуренции и емкости среды, увеличим в 3 раза биотические потенциалы первого и третьего вида, т. е. положим $r_1 = 19$, $r_2 = \frac{3}{2}$ и $r_3 = 12$, то получаем $a_1 a_2 - a_3 = 7(-1) - 1 = -8 < 0$ (IX.93), так, что при новых значениях биотических потенциалов стационарное состояние становится неустойчивым.

По сравнению с конкуренцией двух видов конкурентные сообщества при $n \geq 3$ имеют еще одну интересную особенность: при определенных значениях параметров они могут иметь циклические колебательные режимы, в то время как в конкурентной двухвидовой системе возникновение колебаний невозможно. Сказанное иллюстрируется следующим примером, принадлежащим Р. Мэю и

В. Леонарду (May, Leonard, 1975). Пусть конкурентное трехвидовое сообщество описывается уравнениями Лотки — Вольтерры специального вида

$$\frac{dx_i}{dt} = x_i \left(1 - \sum_{j=1}^3 a_{ij} x_j \right) \quad (i = 1, 2, 3). \quad (\text{IX.96})$$

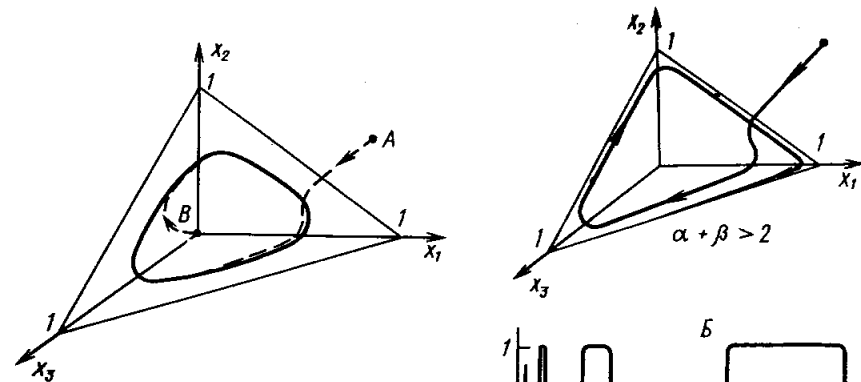


Рис. IX.34. Фазовый портрет конкурентной системы (IX.96) с матрицей (IX.97) при $a+b=2$.

Все траектории системы сходятся к предельному циклу, лежащему на плоскости $x_1+x_2+x_3=1$ (по May, Leonard, 1974)

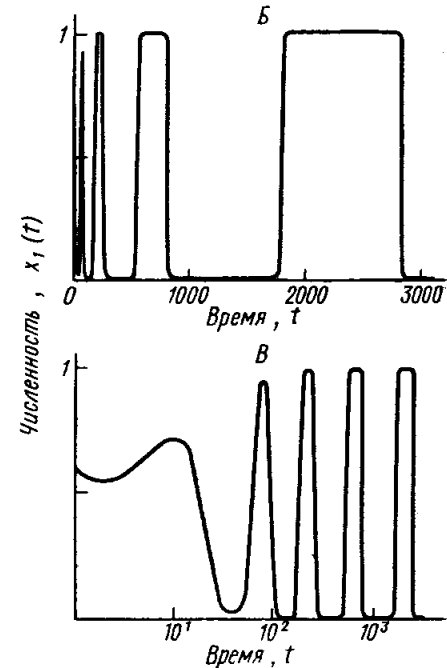


Рис. IX.35. Фазовый портрет (A) и временная развёртка (B, B) решенной (IX.96) при $a+b>2$.

Траектории асимптотически приближаются к треугольнику с вершинами $(1, 0, 0)$, $(0, 1, 0)$ и $(0, 0, 1)$, проводя все больше времени в окрестностях этих точек (по May, Leonard, 1974)

где $r_i = K_i = 1$ ($i = 1, 2, 3$), а матрица коэффициентов конкуренции задана следующим образом:

$$(a_{ij}) = \begin{pmatrix} 1 & b & a \\ a & 1 & b \\ b & a & 1 \end{pmatrix}, \quad a < 1, b > 1. \quad (\text{IX.97})$$

Система (IX.96) имеет симметричную стационарную точку с положительными координатами, $x_1^* = x_2^* = x_3^* = \frac{1}{1+a+b}$. Проведенное авторами исследование показало, что при $a+b < 2$ точка (x_1^*, x_2^*, x_3^*) является состоянием конкурентного равновесия. Если же $a+b = 2$, то траектории системы с течением времени приближаются к плоскости $\{x_1 + x_2 + x_3 = 1\}$ и вращаются по замкнутым кривым, концентрически расположенным вокруг стационарной точки (x_1^*, x_2^*, x_3^*) (рис. IX.34). Наконец, при $a+b > 2$ траектории также приближаются к плоскости $\{x_1 + x_2 + x_3 = 1\}$, проводя все больше

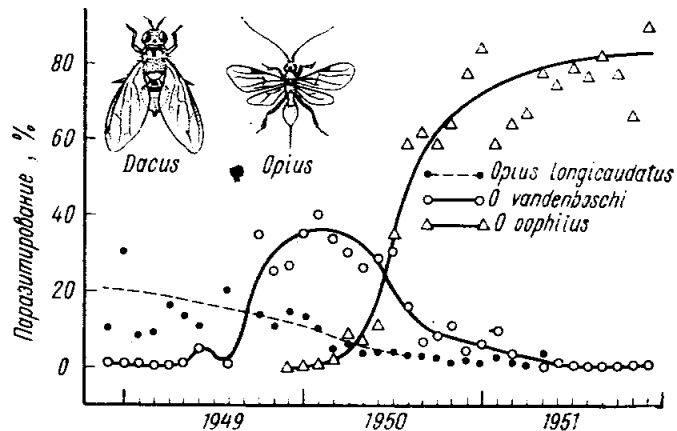


Рис. IX.36. Конкурентное исключение среди паразитических браконид рода *Opius*, интродуцированных для борьбы с восточной плодовой мухой *Dacus dorsalis*. *Opius longicaudatus*, использованной вначале, оказался малоэффективным и был вытеснен ввезенным позднее *O. vandenboschi*, который в свою очередь уступил место еще более эффективному виду *O. oophilus*, заражающему наибольший процент мух (по Варли и др., 1978)

времени в окрестностях точек $(1, 0, 0)$, $(0, 1, 0)$ и $(0, 0, 1)$ (рис. IX.35). При этом временная развертка динамики переменных $x_i(t)$ обнаруживает колебания постоянной амплитуды и все увеличивающегося периода, возрастающего приблизительно пропорционально логарифму времени (рис. IX.35, B).

В этой связи заслуживает упоминания также установленный М. Джильпиним (Gilpin, 1975) факт существования устойчивого предельного цикла в системе типа (IX.96), дополненной постоянным притоком особей извне:

$$\frac{dx_i}{dt} = x_i \left(1 - \sum_{j=1}^3 a_{ij} x_j \right) + c, \quad (i = 1, 2, 3), \quad (\text{IX.98})$$

где $c > 0$.

Кроме случаев устойчивого сосуществования конкурирующих видов (при наличии стационарной точки, предельного цикла и т. п.) не меньший интерес вызывает явление конкурентного исключения, когда в результате межвидовых взаимодействий происходит элиминация некоторых конкурентов (рис. IX.36). Как показал В. Вольтерра, ситуации такого рода могут описываться системой уравнений типа (IX.88), когда соответствующее ему уравнение для стационарной точки (IX.89) имеет решение (x_1^*, x_2^*, x_3^*) , некоторые координаты которого равны нулю. При этом если стационарное состояние (x_1^*, x_2^*, x_3^*) устойчиво в пространстве (x_1^*, x_2^*, x_3^*) , то происходит конкурентное вытеснение вида (видов), для которого $x_i^* = 0$.

Чистая конкуренция представляет собой крайний случай межвидовых отношений, когда в сообществе наблюдаются, так сказать, только «горизонтальные» (т. е. одноуровневые) связи. Другой крайностью, в некотором смысле противоположной конкуренции, является чисто «вертикальное» взаимодействие между видами, составляющими так называемую трофическую цепь, когда первый вид служит единственным продуцентом, а каждый последующий питается только предыдущим и служит пищей последующему, кроме верховного хищника, у которого нет врагов.

Как и понятие чисто конкурентного сообщества, понятие идеальной трофической цепи представляет собой абстракцию, отражающую (причем в нарочито гипертрофированном виде) лишь одну из категорий межвидовых связей в реальных сообществах. В то же время некоторые случаи межвидовых отношений, в особенности в относительно простых экосистемах, могут быть достаточно адекватно описаны на языке трофических цепей. Так, в тундре хорошо известна цепочка лишайник — северный олень — волк; в тайге — растительность — заяц — рысь; в океане описана цепочка фитопланктон — криль — кит; важное значение для человека имеют наблюдаемые в посевах сельскохозяйственных культур трофические цепи из растений, питающихся на них насекомых-вредителей и поражающих их хищников или паразитов.

Наиболее простые предположения относительно взаимодействия между видами в трофической цепи длины n приводят к следующей системе динамических уравнений:

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= x_1 (r_1 - \beta_{12} x_2) \\ \frac{dx_i}{dt} &= x_i (-r_i + \beta_{i,i-1} x_{i-1} - \beta_{i,i+1} x_{i+1}) \quad (i = 2, \dots, n-1) \\ \frac{dx_n}{dt} &= x_n (-r_n + \beta_{n,n-1} x_{n-1}) \end{aligned} \right\} \quad (\text{IX.99})$$

Здесь принято, что первый вид (автотроф) в отсутствие других размножается экспоненциально с биотическим потенциалом r_1 ,

а каждый из остальных (гетеротрофов) в отсутствие других видов экспоненциально вымирает с удельной скоростью r_i ($i=2, \dots, n$); трофические взаимодействия жертв с хищниками осуществляются по схеме Лотки — Вольтерры, т. е. пропорционально произведению численностей.

Однако, как показал В. Вольтерра (1976), система (IX.99) не имеет биологически содержательных решений, и одной из причин этого является отсутствие в уравнениях членов, описывающих самоограничение в популяциях. Влияние введения самоограничения рассмотрим на примере трехвидовой трофической цепи, рассмотренном В. Вольтеррой. Им было установлено, что в трехвидовой системе, заданной уравнениями

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= x_1 (r_1 - \beta_{12}x_2) \\ \frac{dx_2}{dt} &= x_2 (-r_2 + \beta_{21}x_1 - \beta_{23}x_3) \\ \frac{dx_3}{dt} &= x_3 (-r_3 + \beta_{32}x_2) \end{aligned} \right\}, \quad (\text{IX.100})$$

не существует ограниченных положительных решений, так как в зависимости от значений коэффициентов происходит либо исчезновение верховного хищника ($x_3(t) \rightarrow 0$), либо неограниченное увеличение численности продуцента ($x_1(t) \rightarrow +\infty$).

Действительно, система (IX.100) не имеет стационарного состояния, так как линейная система для определения (x_1^*, x_2^*, x_3^*) оказывается вырожденной:

$$\begin{vmatrix} 0 & \beta_{12} & 0 \\ -\beta_{21} & 0 & \beta_{23} \\ 0 & -\beta_{32} & 0 \end{vmatrix} = 0. \quad (\text{IX.101})$$

Кроме того, сложив первое уравнение, умноженное на β_{32} с третьим умноженным на β_{12} , и производя интегрирование по времени, получаем соотношение

$$(x_1(t))^{\beta_{32}} \cdot (x_3(t))^{\beta_{12}} = e^{(r_1\beta_{32} - r_3\beta_{12}) \cdot t}, \quad (\text{IX.102})$$

из которого очевидна невозможность существования ограниченного положительного решения, кроме практически невероятного случая, когда $r_1\beta_{32} = r_3\beta_{12}$.

В свете вышесказанного представляется целесообразным в той или иной форме ввести в систему явления самоограничения.

Например, вводя самоограничение в популяции продуцента, получаем систему

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= x_1 (r_1 - \beta_{11}x_1 - \beta_{12}x_2) \\ \frac{dx_2}{dt} &= x_2 (-r_2 + \beta_{21}x_1 - \beta_{23}x_3) \\ \frac{dx_3}{dt} &= x_3 (-r_3 + \beta_{32}x_2) \end{aligned} \right\}, \quad (\text{IX.103})$$

которая при определенных условиях, накладываемых на коэффициенты, уже имеет устойчивое положительное стационарное состояние:

$$\left. \begin{aligned} x_1^* &= \frac{r_1\beta_{32} - r_3\beta_{12}}{\beta_{11}\beta_{32}}, \\ x_2^* &= \frac{r_3}{\beta_{32}}, \\ x_3^* &= \frac{r_1\beta_{21}\beta_{32} - r_2\beta_{11}\beta_{32} - r_3\beta_{12}\beta_{21}}{\beta_{11}\beta_{23}\beta_{32}} \end{aligned} \right\}, \quad (\text{IX.104})$$

Другой способ модификации системы (IX.100) заключается во введении самоограничения в популяции верховного хищника. Получаемая при этом система позволяет, кроме того, продемонстрировать эффект стабилизирующего влияния хищника на динамику низших трофических уравнений. Рассмотрим систему

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= x_1 (r_1 - \beta_{12}x_2) \\ \frac{dx_2}{dt} &= x_2 (-r_2 + \beta_{21}x_1 - \beta_{23}x_3) \\ \frac{dx_3}{dt} &= x_3 (-r_3 + \beta_{32}x_2 - \beta_{33}x_3) \end{aligned} \right\}, \quad (\text{IX.105})$$

где $\beta_{33} > 0$ — коэффициент самоограничения третьего вида. Координаты стационарной точки имеют вид:

$$\left. \begin{aligned} x_1^* &= \frac{r_2}{\beta_{21}} + \frac{(r_1\beta_{32} - r_3\beta_{12}) \cdot \beta_{23}}{\beta_{12}\beta_{21}\beta_{33}}, \\ x_2^* &= \frac{r_1}{\beta_{12}}, \\ x_3^* &= \frac{r_1\beta_{32} - r_3\beta_{12}}{\beta_{12}\beta_{33}} \end{aligned} \right\}, \quad (\text{IX.106})$$

Заметим, что при $x_3 = 0$ система превращается в уже известную нам систему «жертва — хищник» без самоограничения (см. с. 286), которая имеет стационарную точку с координатами $\tilde{x}_1^* = \frac{r_2}{\beta_{21}}$ и $\tilde{x}_2^* = \frac{r_1}{\beta_{12}}$ и траектории, изображаемые на плоскости

(x_1, x_2) замкнутыми кривыми эллипсоидной формы, охватывающими точку $(\tilde{x}_1, \tilde{x}_2)$. После введения третьего вида — хищника система приобретает устойчивую стационарную точку с координатами (IX.106), а колебательный режим двухвидовой системы переходит в стационарное состояние системы из трех видов. Заметим, что после введения хищника стационарная численность x_1 жертвы увеличилась по сравнению с величиной \tilde{x}_1 в двухвидовой системе на величину

$$x_1^* - \tilde{x}_1^* = \frac{(r_1\beta_{32} - r_3\beta_{12})}{\beta_{12}\beta_{33}} \frac{\beta_{23}}{\beta_{21}} = x_3^* \frac{\beta_{23}}{\beta_{21}}, \quad (\text{IX.107})$$

которая будет положительна при $x_3^* > 0$ и тем больше, чем больше коэффициент выедания второго вида третьим β_{23} . Для трофической цепочки из сельскохозяйственного растения, вредителя-фитофага и его хищника этот эффект выражает сохранение урожая в результате подавления вредителя вследствие успешной интродукции его врага, в чем, как известно, и состоит биологический метод борьбы с вредителями.

Специального рассмотрения заслуживает еще один частный случай взаимодействия между видами, а именно влияние хищничества на конкуренцию. Из наблюдений в природе известно, что хищник, питающийся несколькими видами жертв, может воздействовать на них таким образом, что будет предотвращать конкурентное исключение, которое было бы возможным в отсутствие хищника (см. обзор Connell, 1971). Из наблюдений такого рода особенно широко известны данные Р. Пейна (Paine, 1966) о способности хищной морской звезды *Pisaster ochraceus* предотвращать конкурентное исключение между моллюсками в литоральном сообществе.

Изучая пищевые отношения между беспозвоночными обитателями литорали тихоокеанского побережья США в шт. Вашингтон, Пейн описал сообщество из 15 видов, в котором морская звезда выступает в качестве верховного хищника. В результате ряда экспериментов он обнаружил, что удаление морских звезд из сообщества приводит к обострению межвидовой конкуренции и вытеснению одних видов другими, более сильными конкурентами, так что после завершения переходного процесса сообщество переходило в новое состояние, насчитывающее только 8 видов по сравнению с 15 видами в исходном сообществе при наличии верховного хищника.

Следуя К. Фуджи (Fujii, 1977), рассмотрим воспроизведение подобных явлений средствами моделирования на примере простой системы из двух конкурирующих видов (x_1 и x_2) и питающегося ими хищного третьего вида (x_3). Принимая вольтерровскую схему взаимодействий между видами, для описания временной динамики подобного сообщества получаем систему дифференциальных уравнений

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= x_1 (r_1 - \beta_{11}x_1 - \beta_{12}x_2 - \beta_{13}x_3) \\ \frac{dx_2}{dt} &= x_2 (r_2 - \beta_{12}x_1 - \beta_{22}x_2 - \beta_{23}x_3) \\ \frac{dx_3}{dt} &= x_3 (-r_3 + \beta_{31}x_1 + \beta_{32}x_2) \end{aligned} \right\} \quad (\text{IX.108})$$

Здесь r_1 и r_2 — биотические потенциалы первого и второго видов, r_3 — удельная скорость вымирания хищника при отсутствии пищи, β_{11} и β_{22} — коэффициенты самоограничения, а β_{12} и β_{21} — межвидовой конкуренции для первого и второго видов, β_{13} и β_{23} — коэффициенты выедания первого и второго видов хищником, а β_{31} и β_{32} — коэффициенты использования хищником пищи первого и второго видов. Заметим, что в модели не учитывается самоограничения в популяции хищника.

Исследуя уравнение (IX.108), Н. Крамер и Р. Мэй (Cramer, May, 1972), установили, что в предположении неизбирательного хищничества (при $\beta_{13} = \beta_{23}$ и $\beta_{31} = \beta_{32}$) для устойчивого сосуществования всех трех видов необходимо выполнение условия

$$\beta_{11} + \beta_{22} > \beta_{12} + \beta_{21}. \quad (\text{IX.109})$$

В то же время, как нам известно (см. с. 263), условием сосуществования двух конкурирующих видов при отсутствии хищника является выполнение неравенства

$$\beta_{11} \cdot \beta_{22} > \beta_{12} \cdot \beta_{21}. \quad (\text{IX.110})$$

Авторам удалось найти значения параметров β_{ij} , при которых условие (IX.109) выполнено, а условие (IX.110) нарушается, что и доказывает возможность воспроизведения явления предотвращения конкурентного вытеснения под влиянием хищника в рамках рассматриваемой модели.

Дальнейшее исследование системы (IX.108), проведенное К. Фуджи (Fujii, 1977), показало, что при $\beta_{13} = \beta_{31}$ и $\beta_{23} = \beta_{32}$ необходимое и достаточное условие устойчивого стационарного сосуществования всех трех видов дается неравенством

$$(\beta_{11} \cdot \beta_{22} - \beta_{12} \cdot \beta_{21}) (\beta_{11}x_1^* + \beta_{22}x_2^*) \cdot x_1^*x_2^* + \beta_{13}\beta_{31}x_1^* [\beta_{11}(x_2^*)^2 + \beta_{22}(x_1^*)^2] + (\beta_{12} + \beta_{21})x_1^*x_2^* > 0, \quad (\text{IX.111})$$

где (x_1^*, x_2^*, x_3^*) — стационарное состояние системы (IX.108) с положительными координатами ($x_i^* > 0$), если оно существует.

Для некоторых значений параметров, не удовлетворяющих условиям сосуществования (IX.109) и (IX.110), один из конкурирующих видов может исчезнуть и трехвидовое сообщество перейдет в двухвидовую систему типа хищник — жертва (см. Parrish,

Saila, 1970). Однако, как показано в цитированной работе К. Фуджи, существуют значения параметров системы (IX.108), при которых условие конкурентного равновесия (IX.111) нарушается, но тем не менее ни один из видов не исчезает полностью. В этом случае система характеризуется наличием особой замкнутой траектории — так называемого предельного цикла, к которому

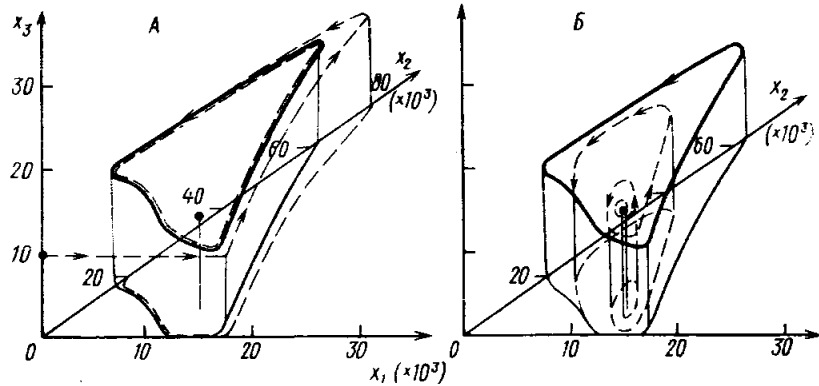


Рис. IX.37. Траектории системы (IX.108) из двух жертв и одного хищника при разных начальных условиях.

А — $(x_1^0, x_2^0, x_3^0) = (10, 10, 10)$; Б — $(x_1^0, x_2^0, x_3^0) = (11\ 666, 8333, 11.3)$. В обоих случаях значения параметров были: $r_1=3$; $r_2=2.1$; $r_3=0.01$; $\beta_{11}=9 \cdot 10^{-5}$; $\beta_{12} = -\beta_{21} = 3 \cdot 10^{-5}$; $\beta_{22}=0.6 \cdot 10^{-5}$; $\beta_{13}=\beta_{23}=0.15$ и $\beta_{31}=\beta_{32}=0.5 \cdot 10^{-6}$. Им соответствует неустойчивое стационарное состояние (x_1^0, x_2^0, x_3^0) , равное $(11 \frac{2}{3} \cdot 10^3,$

$8 \frac{1}{3} \cdot 10^3, 11 \frac{1}{3})$, показанное на рисунке жирной точкой. Ее охватывает жирная замкнутая кривая, которая изображает устойчивый предельный цикл уравнения (IX.108), реализующийся при указанных значениях параметров, к которому стремятся все остальные траектории (по Fujii, 1977)

стремятся все решения, начинающиеся в других точках (x_1^0, x_2^0, x_3^0) с положительными координатами, не принадлежащих предельному циклу (рис. IX.37).

После этих частных случаев рассмотрим более общий вариант модели Лотки — Вольтерры, позволяющий описывать любые комбинации из всех шести типов биотических отношений в биоценозе из n видов и задаваемый системой

$$\frac{dx_i}{dt} = x_i \left(r_i + \sum_{j=1}^n b_{ij} x_j \right) \quad (i = 1, \dots, n), \quad (IX.112)$$

где r_i — удельная скорость изменения численности i -того вида при малой его численности (т. е. без самоограничения) и в отсутствие других видов, а коэффициенты b_{ij} характеризуют влияние на i -тый вид со стороны j -того ($i, j=1, \dots, n$). Действительно, выбирая определенные значения параметров r_i и b_{ij} с помощью системы (IX.112) можно пытаться воспроизводить любые комбинации всех

возможных типов межвидовых взаимодействий в сообществе. В частности, при отрицательности всех коэффициентов b_{ij} модель описывает чисто конкурентное сообщество; в случае противоположности знаков величин b_{ij} и b_{ji} для каждой пары (i, j) получаем сообщество видов, связанных отношениями эксплуатации; если при $i \neq j$ все величины b_{ij} положительны, то получаем мутуалистическое сообщество. В общем случае для разных пар (i, j) комбинации коэффициентов (b_{ij}, b_{ji}) могут быть самыми разными, характеризующая сообщество с богатым набором межвидовых связей. Например, в гипотетическом 4-видовом сообществе с матрицей (b_{ij})

$$(b_{ij}) = \begin{pmatrix} -0.9 & -0.5 & -0.3 & 0.1 \\ -0.3 & -1.2 & -0.2 & 0.0 \\ 0.1 & 0.1 & -0.6 & -0.2 \\ 0.0 & 0.0 & 0.1 & -1.1 \end{pmatrix} \quad (IX.113)$$

представлены четыре типа межвидовых связей: конкуренция между первым и вторым видом, эксплуатация первого и второго вида третьим, а третьего — четвертым, комменсализм четвертого по отношению к первому и нейтраллизм между вторым и четвертым видом.

При исследовании системы (IX.112) наиболее интересен случай, когда существует положительное стационарное состояние, которое, очевидно, является решением системы линейных уравнений:

$$\sum_{j=1}^n b_{ij} x_j = -r_i \quad (i = 1, \dots, n), \quad (IX.114)$$

получаемой из (IX.112) при условии $\frac{dx_i}{dt} = 0$.

Для решения вопроса о локальной устойчивости получаемого таким образом стационарного состояния установим вид структурной матрицы системы Лотки — Вольтерры в точке (x_1^*, \dots, x_n^*) . Обозначив

$$f_i(x_1, \dots, x_n) = x_i \left(r_i + \sum_{j=1}^n b_{ij} x_j \right),$$

находим элементы структурной матрицы $C = (c_{ij})$ по формуле:

$$c_{ij} = \left(\frac{\partial f_i}{\partial x_j} \right)_{x_1^*, \dots, x_n^*} = x_i^* b_{ij}. \quad (IX.115)$$

Теперь вопрос о локальной устойчивости точки (x_1^*, \dots, x_n^*) может быть решен путем применения одного из известных критериев (например, критерия Рауса — Гурвица) (Демидович, 1967).

Однако из локальной устойчивости стационарного состояния отнюдь не обязательно следует его глобальная устойчивость, т. е.

сходимость решения к точке (x_1^*, \dots, x_n^*) из любой точки (x_1^0, \dots, x_n^0) с положительными координатами. Например, для сообщества из трех конкурирующих видов, подчиняющегося уравнениям (Goh, 1977)

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= x_1(2.0 - 0.8x_1 - 0.7x_2 - 0.5x_3) \\ \frac{dx_2}{dt} &= x_2(2.1 - 0.2x_1 - 0.9x_2 - x_3) \\ \frac{dx_3}{dt} &= x_3(1.5 - x_1 - 0.3x_2 - 0.2x_3) \end{aligned} \right\} \quad (\text{IX.116})$$

его стационарная точка $(x_1^*, x_2^*, x_3^*) = (1.0, 1.0, 1.0)$ является локально устойчивой, однако из начальной точки $(x_1^0, x_2^0, x_3^0) = (0.5, 1.0, 2.0)$ система переходит не в точку $(1.0, 1.0, 1.0)$, а в точку $(0.0, 0.0, 0.75)$, что свидетельствует об отсутствии в данном случае глобальной устойчивости стационарного состояния. С другой стороны, как нам известно из примера К. Фуджи (IX.108), при неустойчивости стационарного состояния в некоторых случаях виды все-таки могут сосуществовать в определенном колебательном режиме.

Детальное рассмотрение проблемы экологической устойчивости мы отложим до специальной главы во второй части настоящего учебника, однако одну весьма важную теорему, определяющую некоторое семейство вольтерровских уравнений, для которых из локальной устойчивости стационарного состояния всегда вытекает и его глобальная устойчивость в положительном ортанте пространства с координатами (x_1, \dots, x_n) , целесообразно рассмотреть уже сейчас. Речь идет о семействе уравнений (IX.112), которые В. Вольтерра назвал *диссипативными*. Этим же термином нередко обозначаются и сообщества, описываемые диссипативными системами.

Система уравнений (IX.112) называется диссипативной по В. Вольтерре, если существует такой набор из n положительных чисел $\omega_1, \dots, \omega_n$, что квадратичная форма

$$\Phi(x_1, \dots, x_n) = \sum_{i,j=1}^n \omega_i b_{ij} x_i x_j \quad (\text{IX.117})$$

при любых действительных x_1, \dots, x_n принимает отрицательные значения, т. е. является отрицательно определенной: $\Phi(x_1, \dots, x_n) < 0$.

Как впервые доказал В. Вольтерра (Вольтерра, 1976; см. также: Goh, 1977; Свиричев, Логофет, 1978), положительное стационарное состояние диссипативной системы является глобально устойчивым.

Заметим, что в общем случае матрица коэффициентов $(\omega_i b_{ij})$ квадратичной формы $\Phi(x_1, \dots, x_n)$ несимметрична, вследствие чего

непосредственная проверка диссипативности представляет некоторые технические трудности. Поэтому целесообразно перейти к новому, эквивалентному способу записи формы $\Phi(x_1, \dots, x_n)$, преобразовав ее к виду

$$\Phi(x_1, \dots, x_n) = \sum_{i,j=1}^n \tilde{b}_{ij} x_i x_j, \quad (\text{IX.118})$$

где матрица $\tilde{B} = (\tilde{b}_{ij})$ с коэффициентами $(b_{ij}) = 1/2(\omega_i b_{ij} + \omega_j b_{ji})$ является уже симметричной. С помощью симметричной матрицы \tilde{B} условие отрицательной определенности квадратичной формы $\Phi(x_1, \dots, x_n)$ принимает достаточно простой вид, оно сводится к требованию, чтобы все ведущие главные миноры матрицы $-\tilde{B} = (-\tilde{b}_{ij})$ были положительными, т. е.

$$-\tilde{b}_{11} > 0, \quad \begin{vmatrix} -\tilde{b}_{11} & -\tilde{b}_{12} \\ -\tilde{b}_{21} & -\tilde{b}_{22} \end{vmatrix} > 0, \quad \dots, \quad \begin{vmatrix} -\tilde{b}_{11} & -\tilde{b}_{12} & \dots & -\tilde{b}_{1n} \\ -\tilde{b}_{21} & -\tilde{b}_{22} & \dots & -\tilde{b}_{2n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ -\tilde{b}_{n1} & -\tilde{b}_{n2} & \dots & -\tilde{b}_{nn} \end{vmatrix} > 0. \quad (\text{IX.119})$$

Как видно из приведенных примеров, уравнения типа Лотки — Вольтерры способны описывать достаточно богатый репертуар динамических режимов n -видового сообщества, как, например, элиминация видов, наличие устойчивого предельного цикла или устойчивого стационарного состояния. В то же время, как отметил уже сам В. Вольтерра и ряд последующих авторов, эти уравнения представляют весьма грубое описание реальных межвидовых отношений в сообществах, так как в них не учитывается внутривидовая гетерогенность (возрастная, половая и т. д.), не воспроизводятся эффекты насыщения (например, функция выедания взята в простейшей линейной форме: $\varphi(x_1) = \lambda \cdot x_1$) и запаздывания во времени. На этом основании в настоящее время при моделировании биотических отношений в сообществах на биоценотическом уровне описания применяют уравнения (IX.81) с функциями $f_i(\dots)$ более общего вида, например:

$$\dot{f}_i(x_1, \dots, x_i, \dots, x_n) = x_i \cdot r_i(x_1, \dots, x_i, \dots, x_n), \quad (\text{IX.120})$$

где функции удельной скорости роста $r_i(\dots)$ являются в отличие от уравнений Лотки — Вольтерры нелинейными функциями плотностей x_1, \dots, x_n (см., например, Полетаев, 1966; Меншуткин, 1971; Уатт, 1973; Мау, 1973; Austin, Cook, 1974; Алексеев, 1975).

Однако, как показывает опыт экологического моделирования, накопленный в 70-х гг., в рамках чисто биоценотической модели

вида (IX.81) получение адекватного воспроизведения динамики сообществ в реальных экосистемах не представляется возможным. Дело в том, что свойства абиотических компонентов экосистемы, оказывающие сильнейшее влияние на отдельные популяции и взаимодействия между ними, которые в рамках биоценотической модели (IX.81) предполагаются постоянными, в действительности с течением времени весьма существенно изменяются, и описание этих изменений выступает безусловно предпосылкой правильного воспроизведения биологических процессов.

Рассмотрению важнейших свойств основных абиотических компонентов экосистем и методов количественного описания их динамики посвящается следующая глава.

ГЛАВА X

АБИОТИЧЕСКИЕ КОМПОНЕНТЫ ЭКОСИСТЕМ

Вместе с популяциями живых организмов различных видов в состав экосистем входят определенные абиотические компоненты, связанные с биотическими компонентами, а также с внешними факторами разнообразными отношениями, которые наряду с биотическими отношениями образуют структуру экосистемы и играют немаловажную роль в функционировании ее как целого. Поэтому знакомство с основными свойствами, строением и связями абиотических компонентов и участием их в функционировании всей системы выступает необходимым условием изучения любой экосистемы.

Поскольку состав и относительное значение абиотических компонентов в наземных и водных экосистемах существенно различаются, целесообразно рассматривать их по отдельности.

АБИОТИЧЕСКИЕ КОМПОНЕНТЫ НАЗЕМНЫХ ЭКОСИСТЕМ

В общем случае абиотическая часть наземных экосистем состоит из приземного слоя атмосферы, почвы, подпочвенного слоя грунта и грунтовых вод. Однако если приземная атмосфера и почва играют первостепенную роль в каждой сухопутной экосистеме, то подстилающая порода или грунтовые воды приобретают заметное значение лишь в экосистемах некоторых, хотя и весьма примечательных типов, в которых свойства этих компонентов настолько характерны (многолетняя мерзлота, торф, карстовые породы) или подвержены таким быстрым изменениям (грунтовые воды в поймах и дельтах рек), что оказывают существенное влияние на динамику всей экосистемы.

ВНУТРЕННЯЯ АТМОСФЕРА ЭКОСИСТЕМЫ

Внутренняя атмосфера экосистемы, или ее аэротоп, представляет собой часть приземного слоя воздуха (как его понимают метеорологи)¹, состав и режим которого находится под непосредственным и определяющим воздействием внутренних компонентов экосистемы, прежде всего растительности и почвы (рис. X.1). В то же время, будучи нижней, пограничной с землей, частью всей атмосферы, аэротоп экосистемы испытывает сильное влияние внешних атмосферных процессов.

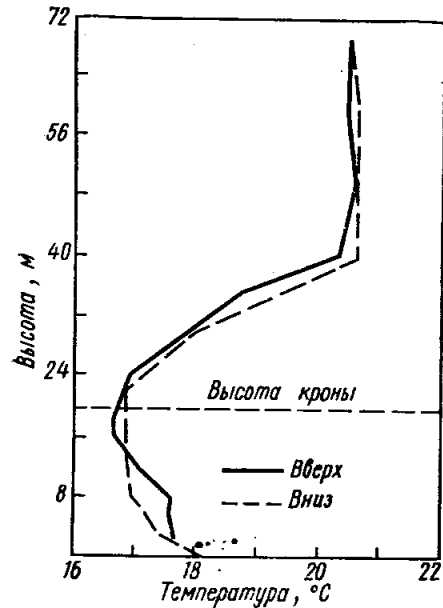


Рис. X.1. Вертикальный профиль температуры приземного слоя воздуха над дождевым тропическим лесом в Ла Мина, Пуэрто-Рико по данным измерений с помощью поднимаемого и опускаемого зонда (по Odum, Drewry, Kline, 1970).

Верхней границей аэротопа этой экосистемы целесообразно считать уровень ~ 40 м, где наблюдается резкий перелом температуры и, очевидно, других метеорологических характеристик приземного слоя воздуха, маркирующий область непосредственного влияния растительности и почвы

Для количественного описания состояния и режима внутренней атмосферы экосистемы используется обширный комплекс показателей, из которых мы рассмотрим только следующие, наиболее важные, а именно: интенсивность солнечной радиации Q , скорость ветра V , температуру воздуха T_a , влажность воздуха W_a и содержание углекислого газа C_a .

Замечание об обозначениях. В наиболее общем случае все эти переменные изменяются в пространстве и во времени и, следовательно, должны рассматриваться как функции трех пространствен-

¹ Приземным слоем атмосферы (над водной поверхностью — приводным слоем атмосферы) в метеорологии называется непосредственно прилегающий к подстилающей поверхности слой воздуха, в пределах которого метеорологические величины (температура, скорость ветра, влажность воздуха и др.) резко изменяются с высотой. Характерная особенность приземного слоя состоит в том, что в его пределах турбулентный поток тепла практически (с точностью 10%) неизменяется с высотой и равен тому потоку, который сформировался в непосредственной близости от подстилающей поверхности. Над разными экосистемами высота приземного слоя атмосферы изменяется от 10—20 до 200—250 м (наиболее часто от 50 до 100 м) (см. Матвеев, 1976).

ных координат x, y, z и времени t , например $Q=Q(x, y, z, t)$. Однако в большинстве случаев вертикальная изменчивость метеорологических переменных (по оси z) бывает выражена гораздо сильнее и имеет более важное экологическое значение, чем в обоих направлениях по горизонтали (по x и y). Поэтому при описании метеорологического режима экосистем на практике нередко ограничиваются рассмотрением только изменений по высоте и во времени, т. е. метеорологические переменные задаются как функции

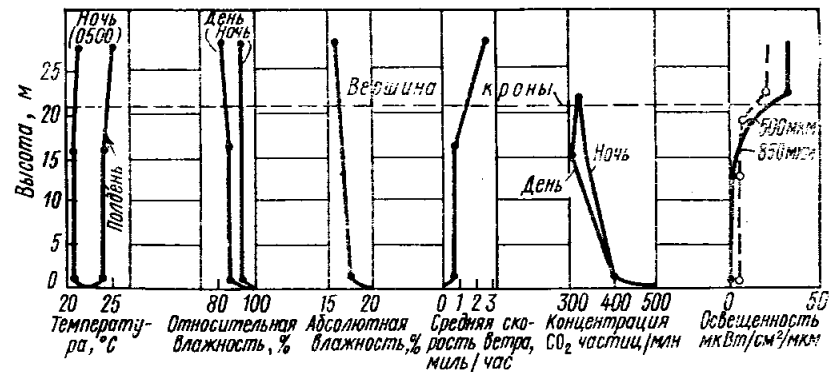


Рис. X.2. Эпюра вертикального распределения значений основных микрометеорологических характеристик внутренней атмосферы (аэротопа) экосистемы влажного тропического леса в Пуэрто-Рико (по Odum, Drewry, Kline, 1970)

вида $Q=Q(z, t)$, $V=V(z, t)$, $T_a=T_a(z, t)$, $W_a=W_a(z, t)$, $C_a=C_a(z, t)$. Для их графического представления применяется метод изолиний. В то же время такое развернутое описание микроклимата удастся получить далеко не всегда и придется ограничиваться частными функциями по одной из переменных (z или t) при фиксированных значениях другой, как, например, кривые динамики метеофакторов на фиксированных уровнях высоты или кривые вертикального распределения (так называемые эпюры) метеофакторов в заданные моменты времени на плоскости координат (z, t) .

Как показывают данные для экосистемы дождевого тропического леса, представленные на рис. X.2, а также ряд приведенных ниже примеров для других биоклиматических зон, переменные, характеризующие режим аэротопа, закономерно изменяются по высоте над поверхностью земли (z) и с течением времени (t), причем разные типы экосистем отличаются спецификой микрометеорологического режима.

Важнейшими агентами формирования микрометеорологического режима внутренней атмосферы экосистемы являются такие внешние атмосферные факторы, как солнечная радиация, скорость ветра, атмосферные осадки, температура и влажность воздуха на

верхней границе аэрозоля. Действие последних, опосредуясь и видоизменяясь под влиянием растительности и почвы, определяет ту или иную картину динамики внутренней атмосферы.

Радиационный режим экосистемы

В результате отражения и поглощения света в слое растительности интенсивность суммарной солнечной радиации в произвольной точке внутри растительного покрова на высоте z , измеряемая в каждый момент времени t величиной $Q(z, t)$, будет меньше, чем радиация на уровне максимальной высоты растительности z_p , а тем более на верхней границе экосистемы Z , где она имеет максимальную входную интенсивность $Q(Z, t) = Q_0(t)$. Пренебрегая ослаблением радиации в лиственном растительности слое аэрозоля [z_p, Z], т. е. принимая, что $Q(z_p, t) = Q(Z, t) = Q_0(t)$, интенсивность радиации на высоте z в слое растительности, равную $Q(z, t)$, обычно сравнивают с величиной неослабленного входного потока $Q_0(t)$. Для этого вводится так называемая *функция пропускания* радиации растительным покровом, обозначаемая через $a(z)$ и определяемая отношением

$$a(z) = \frac{Q(z, t)}{Q_0(t)} \quad (X.1)$$

Таблица X.1

Зависимость пропускания суммарной солнечной радиации $a(z)$ сомкнутым древесным пологом в насаждениях различных пород от кумулятивного индекса листовой поверхности $L(z), м^2/м^2$ и высоты солнца h
(по Рудневу, 1977)

L (z)	Дуб			Сосна			Клен		Липа		Осина	
	h 45°	h 30-40°		h 45°	h 30-40°		h 30°	h 30°	h 30°	h 30°	h 30°	h 30°
		h 30°	h 45°		h 30°	h 45°						
0.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0
0.5	0.95	0.89	0.72	0.98	0.89	0.79	0.90	0.86	0.98	0.96	0.94	0.92
1.0	0.87	0.76	0.60	0.96	0.81	0.68	0.82	0.76	0.94	0.92	0.87	0.86
1.5	0.78	0.63	0.51	0.89	0.75	0.57	0.75	0.68	0.89	0.78	0.80	0.78
2.0	0.70	0.52	0.43	0.84	0.69	0.42	0.68	0.62	0.80	0.76	0.74	0.71
2.5	0.62	0.43	0.35	0.78	0.63	0.35	0.62	0.57	0.56	0.58	0.67	0.65
3.0	0.54	0.36	0.29	0.72	0.56	0.29	0.56	0.52	0.33	0.44	0.58	0.56
3.5	0.45	0.29	0.24	0.63	0.49	0.23	0.50	0.48	0.22	0.28	0.50	0.47
4.0	0.38	0.23	0.19	0.54	0.41	0.18	0.44	0.44	0.18	0.20	0.30	0.29
4.5	0.30	0.18	0.15	0.45	0.34	0.15	0.37	0.40	0.06	0.05	0.17	0.15
5.0	0.21	0.14	0.11	0.36	0.26	0.12	0.30	0.34	—	—	0.14	0.12
5.5	0.12	0.10	0.08	0.27	0.19	0.10	0.23	0.26	—	—	0.12	0.11
6.0				0.20	0.14	0.09	0.17	0.17	—	—	0.11	0.10
6.5				0.13	0.11	0.08	0.09	0.06	—	—	0.10	0.10
7.0				0.09	0.08	0.08	—	—	—	—	0.08	0.08

Таблица X.2

Куммуляты относительной площади фитомассы $L(Z), м^2/м^2$ в насаждениях различных древесных пород
(по Раунеру, 1977)

$Z = \frac{z_p - z}{z_p}$	Дуб	Сосна	Клен	Липа	Осина
0.0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
0.1	1.57	0.75	0.60	1.20	0.45
0.2	3.40	1.72	1.45	2.45	1.35
0.3	4.55	3.17	2.75	3.30	3.10
0.4	5.02	4.97	5.15	4.00	3.92
0.5	5.22	6.07	6.00	4.20	4.35
0.6	5.32	6.57	6.37	4.30	4.70
0.7	5.40	6.80	6.45	4.30	5.40
0.8	5.45	6.90	6.50	4.32	6.55
0.9	5.50	7.00	6.50	4.40	7.05
1.0	5.50	7.00	6.50	4.40	7.20

Таблица X.3

Влияние высоты солнца h и облачности Cl на величину коэффициента пропускания a древостоями сосны разного возраста в Ленинградской обл.
(Алексеев, 1975)

Условия радиации (h, Cl)	Возраст древостоев сосны, в годах			
	30	60	90	120
0°, ясно	0.14	0.21	0.26	0.27
10°, то же	0.06	0.09	0.11	0.11
20°, »	0.06	0.10	0.13	0.14
30°, »	0.09	0.14	0.18	0.19
40°, »	0.13	0.20	0.25	0.26
50°, »	0.17	0.26	0.33	0.34
Сплошная облачность	0.17	0.26	0.33	0.34

Изменение функции пропускания солнечной радиации с высотой в некоторых древесных насаждениях иллюстрируется данными табл. X.1—X.2.

Всесторонними исследованиями явления пропускания радиации растительностью (Росс, 1975; Алексеев, 1975; Руднев, 1977; и др.) показано, что функция пропускания $a(z)$ в каждой конкретной экосистеме представляет собой результирующую целого ряда внешних и внутренних факторов. Ведущим среди первых является высота солнца над горизонтом $h(t)$ и облачность $Cl(t)$, а среди вторых — количество и распределение листовой поверхности по

высоте, форма, размеры, ориентация и оптические свойства листьев.

Влияние высоты солнца h иллюстрирует табл. X.3, где представлены данные по измерению пропускания фотосинтетически активной радиации (ФАР) в сосновых лесах разного возраста при разных значениях h . С увеличением облачности зависимость пропускания от высоты солнца постепенно ослабляется, при сплошной облачности коэффициент пропускания a уже не зависит от h .

Что касается влияния архитектуры растительности, то первый крупный шаг в изучении зависимости коэффициента пропускания a от фитометрических характеристик был сделан в начале 50-х гг. японскими исследователями М. Монси и Т. Саеки (Monsi, Saeki, 1953), которые для описания ослабления радиации растительностью предложили формулу

$$Q(z) = Q_0 \cdot e^{-k \cdot L(z)}, \quad (X.2)$$

и, следовательно, $a(z) = e^{-kL(z)}$, где $L(z)$ — суммарная площадь листьев в слое от верхней границы растительного полога z_p до рассматриваемого уровня z в расчете на единицу поверхности почвы, измеряемая в m^2 листовой поверхности на m^2 почвы (m^2 л. п./ m^2), а $k > 0$ — эмпирическая константа. Для формального определения зависимости $L(z)$ введем в рассмотрение функцию объемной плотности распределения листовой поверхности по высоте, обозначаемую через $l(z)$ и измеряющую площадь листы в единице объема на высоте z (размерность: m^2 л. п./ m^3 объема). Значения функций $l(z)$ для ряда экосистем представлены в табл. X.2. С помощью функции $l(z)$ определение суммарной относительной площади листовой поверхности над уровнем z принимает вид

$$L(z) = \int_z^{z_p} l(z) dz. \quad (X.3)$$

В частности, куммулятивная относительная площадь листьев во всем слое растительности, имеющая специальное название «индекс листовой поверхности», равна

$$L_0 = L(0) = \int_0^{z_p} l(z) dz. \quad (X.4)$$

Как показывают данные табл. X.4, величина индекса листовой поверхности варьирует от значений, меньших единицы в пустынных и тундровых экосистемах с разреженным растительным покровом, и до значений L_0 более 20 m^2/m^2 в наиболее густых древостоях и травостоях.

Формула Монси — Саеки получается, если, по аналогии с законом Бугера — Ламберта — Бера, предположить, что относительное ослабление солнечной радиации в элементарном слое рас-

Таблица X.4

Максимальные величины индекса листовой поверхности L в различных экосистемах

Экосистема	L , m^2/m^2	Источник
Солонцевато-солончаковая пустыня (Кзыллкумы)	~0.1	Рассчитано по данным Момотова, 1977
Белосаксаульник илаковый (Каракумы)	~0.4	Рассчитано по данным Гунина и Дедкова, 1978
Субнивальная тундра	0.5	Walter, 1960
Горная тундра	1.3	Там же
Равнинная влажнолуговая тундра (Аляска)	2.0	Tieszen, 1972
Сосняк брусничный (100 лет)	2.2	Оскретков, 1956
Сосняк сфагновый (90 лет)	2.6	Слемнев, 1969
Полувлажный тропический лес (Берег Слоновой Кости)	3.2	Müller, Nielsen, 1965
Березняк по ельнику (50 лет)	3.4	Смирнов, 1971
Луговая степь (Курская обл.)	3.5	Раунер, Ананьева, 1967
Сосново-дубовый лес (43 года) (Нью-Йорк)	3.8	Whittaker, Woodwell, 1969
Эвкалиптовый лес	4.1	Attwill, 1966
Дубрава снытевая (Курская обл.)	4.8	Утехин, 1977
Лес из тюльпанового дерева, 50 лет (Теннесси)	5.1	Harris et al., 1975
Высокотравная прерия (Саскатчеван)	5.5	Coupland et al., 1974
Буковый лес, 80 лет (Бельгия)	5.7	Duvigneaud, 1974
Широколиственный лес, 110 лет (Нью-Хэмпшир)	6.0	Bormann et al., 1974
Дубо-ельник волосисто-осоковый, 85 лет	6.9	Уткин, Дылис, 1969
Плантация криптомерии, 24 года	7.4	Tadaki et al., 1965
Ельник чернично-кисличный, 100 лет	8.9	Алексеев, Старостина, Ющенко, 1973
Ельник долгомошный, 120 лет	10.8	Половников, 1971
Хвойный лес из псевдотсуги, 450 лет (Орегон)	12.5	Franklin, Dyrness, 1973
Ельник, 212 лет (Онтарио)	16.9	Gordon, 1976
Плантация ели, 80 лет	21.6	Baumgartner, 1969
Влажный тропический лес (Панама)	22.0	Golley et al., 1974
Сеяный луг (травосмесь)	24.0	Алексеев, 1977
Галерейный тропический лес (Таиланд)	25.3	Ogawa et al., (цит. по Walter, 1977)

тительности толщиной Δz пропорционально плотности листы в этом слое $l(z)$ и толщине слоя Δz , т. е.

$$\frac{Q(z + \Delta z) - Q(z)}{\Delta z} = k \cdot l(z) \cdot \Delta z, \quad (X.5)$$

где k — положительная константа, называемая коэффициентом экстинкции. Переходя к пределу при $\Delta z \rightarrow 0$ и вводя дифференциал $dQ = Q(z + dz) - Q(z)$, получаем обыкновенное дифференциальное уравнение относительно функции $Q(z)$:

$$\frac{dQ}{Q(z)} = k \cdot l(z) dz. \quad (X.6)$$

Интегрируя по слою $[z, z_p]$, находим, что

$$\ln Q(z) \Big|_{z_p}^z = k \int_z^{z_p} l(z) dz. \quad (X.7)$$

Вводя кумуляту листовой поверхности $L(z)$ и делая ряд очевидных преобразований, последовательно получаем:

$$\ln Q(z_p) - \ln Q(z) = kL(z), \quad (X.8)$$

$$\ln Q(z) = \ln Q(z_p) - k \cdot L(z), \quad (X.9)$$

$$Q(z) = Q(z_p) \cdot e^{-kL(z)}, \quad (X.10)$$

что и требовалось доказать.

Экспериментальное определение коэффициента экстинкции k в различных типах растительности позволяет в настоящее время использовать формулу Монси — Саеки для приближенного описания светового режима широкого круга естественных и антропогенных экосистем. В частности, на основе величины k японскими исследователями выделено три наиболее характерных типа пропускания солнечной радиации, свойственных: (А) злаковой ($k \sim 0.3$), (Б) древесной ($k \sim 0.4$) и (В) двудольно-разнотравной ($k \sim 0.8$) растительности. Вместе с тем коэффициент экстинкции k не остается постоянным во всем диапазоне изменения L . Кроме того, характер зависимости a от L осложняется влиянием высоты солнца h . Для учета всех этих факторов приходится прибегать к достаточно сложным зависимостям (Росс, 1975), хотя в некоторых случаях оказываются приемлемыми и сравнительно простые эмпирические или полуэмпирические зависимости, отличные от формулы Монси — Саеки, как, например, формула А. И. Будаговского:

$$a = \frac{1}{1 + k_1 \cdot L} \quad (0,5 \leq k_1 \leq 0,7), \quad (X.11)$$

формула Ю. Л. Раунера (Раунер, Ананьева, 1967):

$$a = e^{-k_2 L^\alpha} \quad (0 \leq \alpha \leq 2,5), \quad (X.12)$$

и формула Х. Г. Тооминга и Ю. К. Росса:

$$a = e^{-\frac{k_3 L}{\sin h}} \quad (20^\circ \leq h \leq 50^\circ; k_3 \approx 0,5). \quad (X.13)$$

Ветер

Внутренняя атмосфера экосистемы практически никогда не бывает абсолютно неподвижной, в ней постоянно происходят перемещения воздушных масс, вызываемые самыми разными причинами. Поддержание достаточного уровня воздушной циркуляции в экосистеме имеет жизненно важное значение для ее функциониро-

вания, так как для наземных организмов некоторый минимальный уровень подвижности окружающего воздуха выступает неременным условием осуществления газообмена при фотосинтезе и дыхании растений или дыхании животных. С другой стороны, хорошо известно, что излишне интенсивный воздухообмен оказывает отрицательное влияние на организмы, нарушая их тепловой и водный режим.

Хотя явления молекулярной диффузии и конвективного переноса и имеют определенное значение в ряде случаев, ведущим фактором циркуляции воздуха в экосистемах является горизонтальное перемещение воздушных масс на ее верхней границе, характеризующееся скоростью ветра на уровне $z=Z$, т. е. входной функцией $V_0(t) = V(Z, t)$. Вследствие трения между соприкасающимися слоями воздуха этот внешний ветер вызывает перемещение воздуха нижележащих слоев в том же направлении, причем следует подчеркнуть, что даже при относительно малых скоростях ветра движение воздуха носит турбулентный характер, т. е. отдельные его «частицы» (так называемые «турбулентные моли») совершают относительно хаотичные перемещения, сложение которых дает результирующее направленное движение всей воздушной массы.

При наличии в воздухе вертикальной неоднородности (градиента) концентрации $C_i(z)$ ($\text{кг}/\text{м}^3$) некоторого компонента вследствие турбулентного перемешивания возникает вертикальный поток этого компонента, имеющий на высоте z плотность $q_i(z)$ ($\text{кг}/(\text{м}^2 \cdot \text{с})$), который пропорционален градиенту и направлен в сторону сглаживания неоднородности

$$q_i(z) = -k_i(z) \cdot \frac{dC_i}{dz}, \quad (X.14)$$

где коэффициент пропорциональности $k_i(z)$, изменяющийся с высотой, называется коэффициентом турбулентного обмена i -того компонента и имеет размерность ($\text{м}^2/\text{с}$).

Если вместо объемной концентрации C_i ($\text{кг}/\text{м}^3$) используется удельная концентрация c_i ($\text{кг}/\text{кг}$), формула для турбулентного потока принимает вид

$$q_i(z) = -k_i(z) \left(\rho \frac{dc_i}{dz} \right), \quad (X.15)$$

где ρ — плотность воздуха ($\text{кг}/\text{м}^3$).

Величина k_i не остается постоянной и с течением времени; она существенно зависит от распределения по высоте температуры, скорости ветра и свойств растительности, а также шероховатости почвы.

Поэтому в общем случае коэффициент турбулентности изменяется по высоте и во времени, $k_i = k_i(z, t)$, принимая значения от десятых долей до нескольких десятков $\text{м}^2/\text{с}$ (Матвеев, 1976). Для количественной оценки величины k_i во внутренней атмосфере экосистем известен ряд теоретических и экспериментальных методов

(Монин, Обухов, 1954; Будаговский, Карпушкин, 1969; Раунер, 1974). Однако следует заметить, что все они весьма трудоемки и имеют ограниченную точность.

Как известно из курса метеорологии (Матвеев, 1976), распределение скорости ветра по высоте в приземном слое воздуха (при $z \leq 100$ м) удовлетворительно описывается уравнением

$$k(z) \cdot \rho \frac{dV}{dz} = \tau_0, \quad (X.16)$$

где τ_0 — напряжение трения на подстилающей поверхности.

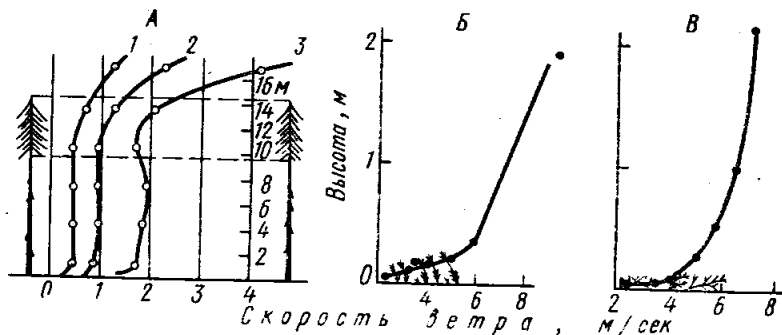


Рис. X.3. Распределение скорости ветра по высоте в аэротопе различных экосистем. А — в лесу при скорости ветра над кронами: 1 — 1,5 м/с; 2 — 2,5 м/с; 3 — 4 м/с; Б — в степи; В — в тундре (по Горышиной, 1979)

Принимая определенную зависимость коэффициента турбулентного обмена от высоты $k=k(x)$ и задавшись краевыми условиями на нижней ($z=0$) и верхней ($z=Z$) границах аэротопа:

$$V(0) = 0$$

$$V(Z) = V_0,$$

можно путем решения краевой задачи для уравнения (X.16) установить вертикальное распределение скорости ветра $V(z)$ при $0 \leq z \leq Z$. В частности, для простейшей линейной зависимости $k(z) = k_0 + az$ получается логарифмическое распределение скорости ветра по высоте

$$V(z) = V_0 \cdot \frac{\ln \frac{z+z_0}{z_0}}{\ln \frac{Z+z_0}{z_0}}, \quad (X.17)$$

где величина $z_0 = k_0/a$ называется *параметром шероховатости*.

На рис. X.3 приводятся фактические данные, иллюстрирующие

распределение скорости ветра по высоте в некоторых зональных типах природных экосистем.

Величина и распределение по высоте скорости ветра оказывают сильное влияние на температурный, водный и углекислотный режим внутренней атмосферы экосистем.

Температура воздуха

Уравнение энергетического баланса экосистемы (VI.5, А), обсуждавшееся в гл. VI, представляет собой агрегированное описание распределения энергии радиационного баланса в экосистеме. В частности, фигурирующий в нем член H показывает количество тепла, поглощенное при нагревании (или выделившееся при охлаждении) экосистемы в целом, и не отражает особенностей распределения тепла в ее внутреннем пространстве, в частности по высоте над поверхностью почвы и в ее толще.

В действительности тепловые процессы в экосистеме характеризуются вполне определенным пространственным распределением, прежде всего по вертикали, так что теплосодержание в каждом элементарном слое $[z, z+dz]$ на высоте z есть результат взаимодействия в этом слое процессов поглощения и излучения радиации, теплообмена (молекулярного, конвективного, турбулентного), трансформации энергии при фазовых превращениях энергии в биологических процессах (фотосинтез, дыхание и др.).

Картинки на рис. X.4—X.5 показывают, какие разные режимы суточной динамики температуры воздуха складываются в экосистемах различных биоклиматических зон и типов растительности. Так, если в дубовом лесу суточный максимум температуры наблюдается в кроне, в экосистеме низкотравной прерии он локализован на поверхности почвы.

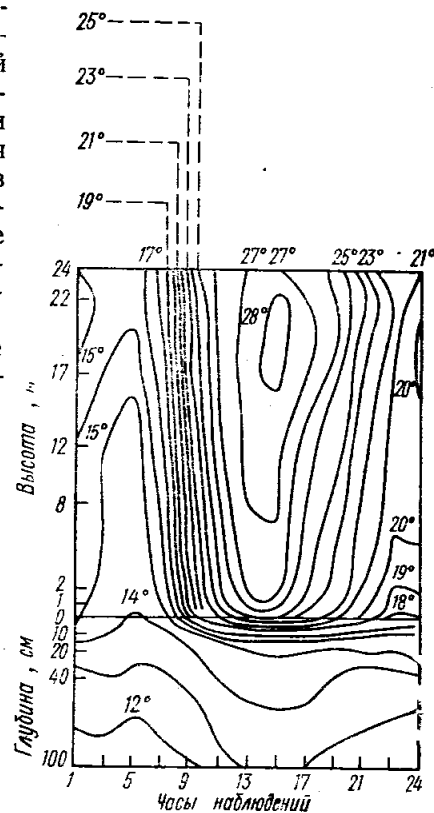


Рис. X.4. Динамика поля температуры $T_a(z, t)$ в экосистеме дубового леса в ясный летний день (по Горышиной и Нешатаеву, 1960)

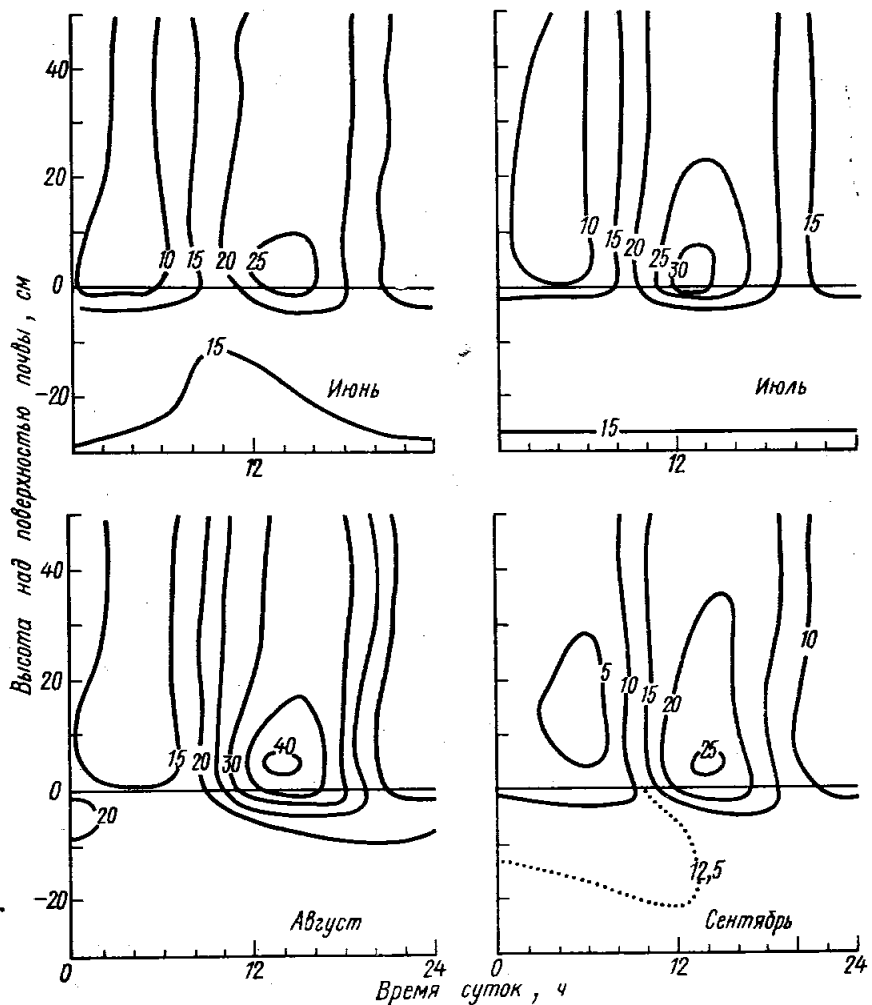


Рис. X.5. Динамика поля температуры $T_a(z, t)$ в экосистеме низкотравной прерии в Канаде в разные месяцы (по Coupland, et al., 1974)

Пренебрегая разницей температуры растений и воздуха для приближенного описания поля температуры локальной атмосферы $T_a(z, t)$, можно использовать известное уравнение турбулентной диффузии (см. Нерпин, Чудновский, 1975):

$$c(z, t) \frac{\partial T_a}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial z} \left[k_T(z, t) \frac{\partial T_a}{\partial z} \right] + S_T(z, t), \quad (\text{X.18})$$

$$c(z, t) = \begin{cases} \rho \cdot c_p + c_g \cdot g(z, t), & 0 \leq z \leq z_p, \\ \rho c_p, & z_p < z \leq Z, \end{cases} \quad (\text{X.19})$$

$$S_T(z, t) = \begin{cases} R(z, t) - \lambda(E_0(z, t) + E_{tr}(z, t)), & 0 \leq z \leq z_p, \\ 0, & z_p < z \leq Z, \end{cases} \quad (\text{X.20})$$

где $k_T(z, t)$ — коэффициент турбулентного обмена для тепла, ρ — плотность воздуха, c_p — удельная теплоемкость воздуха при постоянном давлении, $g(z, t)$ — плотность вертикального распределения фитомассы, c_g — удельная теплоемкость фитомассы, $R(z, t)$ — радиационный баланс, $E_0(z, t)$ — интенсивность физического испарения (конденсации), $E_{tr}(z, t)$ — интенсивность транспирации, λ — удельная теплота фазового перехода «вода — пар».

Решение уравнения (X.18) при надлежащем выборе краевых условий и правильном описании функций $k_T(z, t)$, $R(z, t)$, $E_0(z, t)$ и $E_{tr}(z, t)$ могло бы служить универсальным способом описания теплового режима приземного слоя воздуха. Однако трудность в том, что для идентификации этих функций необходимо наряду с тепловым режимом дать количественную характеристику радиационного, ветрового и водного режима аэротопа, а для корректного задания краевых условий на нижней границе требуется, кроме того, решать сопряженную задачу описания теплового и водного режима почвы (см. Чудновский, 1976).

Влажность воздуха

Наиболее непосредственными характеристиками состояния увлажненности воздуха являются такие показатели, как абсолютная влажность W_a , измеряемая количеством водяного пара в единице объема воздуха (например, $\text{кг}/\text{м}^3$), удельная влажность воздуха w_a , равная отношению массы воды к массе содержащего ее воздуха и обычно измеряемая в г/кг, а также упругость водяного пара p , которая измеряется в миллибарах (мб)² или в мм рт. ст.

Наряду с этими показателями, определение которых включается в стандартный комплекс метеорологических измерений (Зайцев и др., 1974), для характеристики увлажненности воздуха в практике экологических исследований применяется ряд других показателей, а именно относительная влажность воздуха ω , дефицит влажности воздуха δ_a и химический потенциал водяного пара в воздухе (относительно свободной воды), рассчитываемый на 1 моль воды ($\Delta\mu_a$), на единицу объема воды (Ψ_a) или на единицу массы воды (ψ_a). Для формального определения этих величин используется понятие давления (упругости) насыщенного пара p_0 , которое, как показывают данные табл. X.5, изменяется с темпера-

² В системе СИ давление измеряется в паскалях (Па), причем 1 мб = 100 Па, 1 мм рт. ст. = 1.33322 мб = 133.322 Па, 1 атм = 760 мм рт. ст. = 1.01325 · 10⁵ Па.

турой воздуха T_a , подчиняясь (в обычном интервале температур) известной формуле Магнуса:

$$p_0(T_a) = e^{a - \frac{b}{273+T_a}} \quad (X.21)$$

где для получения давления в мм рт. ст. эмпирические константы равны: $a=21.1511$, $b=5357.7138$.

С помощью величины p_0 относительная влажность воздуха ω_a , в котором упругость пара равна p_a , определяется как

$$\omega_a = \frac{p_a}{p_0} \cdot 100\% \quad (X.22)$$

а химический потенциал водяного пара в тех же условиях, определяемый как молярный изобарно-изотермический потенциал относительно свободной воды

$$\Delta\mu_a = \left(\frac{\partial \Delta G_a}{\partial n_w} \right)_{P,T,n_i} \quad (X.23)$$

где $\Delta G_a = G_a - G_0$, G_a — потенциал воды в смеси, G_0 — потенциал чистой воды, n_w — число молей воды в смеси, n_i — число молей других компонентов, может быть оценен по формуле

$$\Delta\mu_a = R\tilde{T} \ln \frac{p_a}{p_0} = R\tilde{T} \ln \left(\frac{\omega_a}{100} \right) \quad (X.24)$$

где R — универсальная газовая постоянная, \tilde{T} — абсолютная температура (°K) (Слейчер, 1970). На основе величины $\Delta\mu_a$ химические потенциалы воды на единицу объема (Ψ_a) и на единицу массы (ψ_a) определяются как

$$\Psi_a = \frac{\Delta\mu_a}{\bar{V}_w}, \quad \psi = \frac{\Delta\mu_a}{M_w} \quad (X.25)$$

где \bar{V}_w — парциальный молярный объем воды, а M_w молекулярный вес воды.

Основное достоинство химического потенциала воды как показателя условий увлажнения состоит в том, что при постоянном давлении и температуре во всех компонентах экосистемы, находящихся в состоянии водного равновесия, величина Ψ_a будет одинаковой, а при отсутствии равновесия самопроизвольные процессы

движения воды будут происходить в направлении от компонентов с большими к компонентам с меньшими значениями потенциала, т. е. против градиента Ψ_a . Как изобарно-изотермический потенциал величина Ψ_a характеризует работу, которую необходимо совершить для перевода единицы объема воды из данного состояния в состояние свободной воды. Заметим, что с точки зрения размерности единица измерения водного потенциала Ψ_a — Дж/м³ эквивалентна давлению (Дж/м³ = Н·м/м³ = Н/м² = Па), поэтому величину Ψ_a нередко измеряют в единицах давления (паскалях, барах, атмосферах и т. п.).

Комбинируя (X.24) и (X.25) и пользуясь тем, что молярный объем равен молекулярному весу, деленному на плотность, т. е. $\bar{V} = \frac{M}{\rho}$, получаем уравнение связи водного потенциала с относительной влажностью:

$$\Psi_a = - \frac{R\tilde{T} \cdot \rho}{M} \ln \left(\frac{\omega_a}{100} \right) \quad (X.26)$$

Соответствие между величинами ω_a и Ψ_a при $T_a = 20^\circ\text{C}$ иллюстрируется данными табл. X.6. Как видим, при изменении относительной влажности ω_a от 100% до 0 водный потенциал приобретает все большие по абсолютной величине отрицательные значения, так как, чем ниже влажность воздуха, тем большую работу надо совершить (например, посредством сжатия), чтобы перевести пар в состояние свободной воды при той же температуре.

Формирование профиля влажности воздуха в экосистеме — чрезвычайно сложное и динамичное явление, складывающееся при совместном действии атмосферных осадков, физического испарения или конденсации, транспирации растений и парообразного переноса влаги под влиянием градиентов влажности, температуры, скорости ветра и других факторов. Очевидно, ведущим фактором формирования режима увлажнения выступают атмосферные осадки, но их экологическое значение существенно трансформируется под влиянием радиации, температуры, скорости ветра, свойств растительности и почвы.

Исчерпывающее описание режима увлажнения внутренней атмосферы экосистемы дает дифференциальное уравнение турбу-

Таблица X.5

Максимальное содержание водяного пара и упругость насыщения при различных температурах

Температура T_a , °C	Абсолютная влажность W_a , г/м ³	Упругость насыщения p_a	
		мм рт. ст.	мб
-40	0.120	0.095	0.127
-35	0.205	0.164	0.129
-30	0.342	0.279	0.372
-25	0.559	0.470	0.627
-20	0.894	0.771	1.028
-15	1.403	1.238	1.654
-10	2.158	1.947	2.596
-5	3.261	3.010	4.013
0	4.847	4.579	6.104
+5	6.797	6.543	8.704
+10	9.401	9.209	12.38
+15	12.832	12.788	17.05
+20	17.300	17.535	23.36
+25	23.049	23.756	31.67
+30	30.371	31.824	42.43
+35	39.599	42.175	56.22
+40	51.117	55.324	73.76

Таблица X.6

Зависимость между относительной влажностью воздуха ω_a и водным потенциалом Ψ_a при температуре $T_a = 20^\circ\text{C}$ (Судницын, 1979)

Относительная влажность ω_a , %	Водный потенциал Ψ , атм	Относительная влажность ω_a , %	Водный потенциал Ψ , атм
100	0.0	80	-291.2
99	-13.4	75	-383.2
98	-26.9	70	-475.0
97	-40.5	60	-680.4
96	-54.3	50	-923.3
94	-82.4	40	-1220.6
92	-111.0	30	-1603.8
90	-140.3	20	-2143.9
85	-214.0	10	-3067.2

лентной диффузии водяного пара (см. Нерпин, Чудновский, 1975):

$$\frac{\partial W}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial z} \left(k_w(z, t) \frac{\partial W}{\partial z} \right) - S_w(z, t), \quad (X.27)$$

где

$$S_w(z, t) = \begin{cases} E_0(z, t) + E_{tr}(z, t), & 0 \leq z \leq z_p \\ 0, & z_p < z \leq Z. \end{cases} \quad (X.28)$$

E_0 — интенсивность физического испарения (конденсации), E_{tr} — интенсивность транспирации, k_w — коэффициент турбулентного обмена для водяного пара.

Применение этого уравнения связано с необходимостью формулировки граничных условий на нижней ($z=0$) и верхней ($z=Z$) границах аэротопа и трудностями идентификации входящих в него функций k_w , E_0 и E_{tr} , которые существенно зависят от самой влажности W , других метеофакторов (Q , V , T_a в первую очередь) и свойств растительности. Например, интенсивность транспирации на высоте z в момент времени t зависит от интенсивности радиации, скорости ветра, температуры воздуха и листьев, влажности воздуха и листьев (точнее, от разности потенциала влаги между листом и воздухом), от плотности листовой поверхности на данной высоте и ряда других факторов.

Одной из наиболее полно изученных в отношении водного режима экосистем является ельник-кисличник таежного стационара Валдайской научно-исследовательской гидрологической лаборатории (ВНИГЛ). С помощью установленной здесь градиентной установки, позволяющей проводить оперативные измерения метеорологических характеристик аэротопа в слое $0 \leq z \leq 38$ м, удалось экспериментально определить вертикальное распределение динамических характеристик водного режима (рис. X.6) и установить влияние на них некоторых факторов (Константинов, Федоров, 1960).

Как видим, задача описания динамики поля увлажнения воздуха $W_a(z, t)$ в слое внутренней атмосферы весьма сложна и может решаться только в комплексе с исследованиями радиационного, ветрового и теплового режимов, а также свойств растительности и почвы, что практически осуществимо лишь в условиях экологических стационаров. Поэтому неоднократно предпринимались попытки построения достаточно информативных показателей водно-теплового режима экосистем, вычисление которых не было бы связано с необходимостью полного описания гидротермического режима (т. е. построения полей радиации $Q(z, t)$ и радиационного баланса $R(z, t)$, скорости ветра $V(z, t)$, температуры $T_a(z, t)$ и влажности воздуха $W_a(z, t)$), а могло бы проводиться на основе достаточно легко определяемых величин. Среди показателей подобного рода наиболее широкое распространение получили следующие индексы:

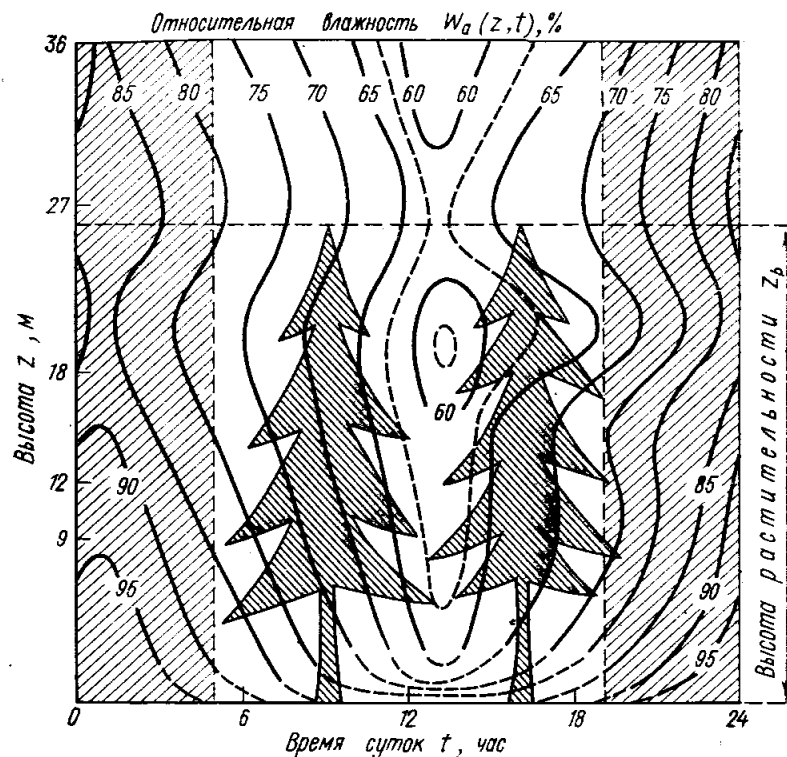
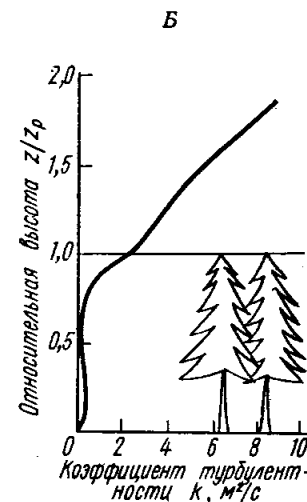


Рис. X.6. Суточная динамика поля относительной влажности воздуха $W_a(z, t)$ в летний день (А) и вертикальное распределение коэффициента турбулентности k_w (Б) в экосистеме сложного ельника (по Константинову и Федорову, 1960; Марунячу, 1971)



Радиационный баланс R и радиационный индекс сухости ($K_3 = \frac{R}{\lambda P}$) для основныхзональных типов экосистем суши
(по Григорьеву, 1966)

Тепловая энергетическая база — радиационный баланс (R)	Условия увлажнения — радиационный индекс сухости (K_3)					более 3 (крайне недостаточное)					
	от 0 до 1										
	меньше 0 (крайне избыточное)	избыточное									
Меньше 0 (высокие широты)	вечный снег	0—1/5	1/5—2/5	2/5—3/5	3/5—4/5	—	—	от 1 до 2 (умеренно недостаточное)	—	от 2 до 3 (недостаточное)	—
		оптимальное	4/5—1								
От 0 до 50 ккал/см ² в год (южно-арктические, субарктические и средние широты)	—	—	арктическая пустыня	северная и средняя тайга	южная тайга и смешанные леса	—	—	степь	—	полупустыня умеренного пояса	—
		—	тундра	—	—						
От 50 до 75 ккал/см ² в год (субтропические широты)	—	—	субтропическая гемгилея	дождевые субтропические леса	—	—	—	субтропическая степь	—	субтропическая пустыня	—
		—	—	—	—						
Больше 75 ккал/см ² в год (тропические широты)	—	—	резкое преобладание экваториальных лесных болот	сильнооблаченный экваториальный лес	среднеоблаченный экваториальный лес	—	—	экваториальный лес, светлые тропические леса и лесистые саванны	—	опустыненная саванна (тропическая полупустыня)	—
		—	—	—	—						

$$1. \text{ Коэффициент увлажнения Высоцкого—Иванова } K_1 = \frac{\sum_{i=1}^{12} P_i}{\sum_{i=1}^{12} E p_i}$$

равный отношению годовой суммы атмосферных осадков P (мм) к потенциальному годовому испарению (так называемой испаряемости) $E p_i$ (мм). При отсутствии эмпирических данных по испаряемости месячные величины $E p_i$ предлагается вычислять по среднемесячной температуре T_i и относительной влажности воздуха ω_i (формула Н. Н. Иванова):

$$E p_i = 0.0018 (25 + T_i)^2 \cdot (100 - \omega_i). \quad (X.29)$$

Значение $K_1 \approx 1.0$ соответствует нормальному режиму увлажнения, когда осадки полностью покрывают возможный расход на испарение и в то же время не превышают его. Экосистемы с $K_1 > 1.0$ относятся к переувлажненным (гумидным), при $0.6 < K_1 < 1.0$ говорят о семигумидном, при $0.25 < K_1 < 0.6$ — о семиаридном, а при $K_1 < 0.25$ — об аридном режиме увлажнения экосистем.

2. Радиационный индекс сухости М. И. Будыко (1956), определяемый как отношение радиационного баланса R в ккал/(см²·год) к количеству тепла, необходимому для испарения годовой суммы осадков и выраженному в ккал/(см²·год):

$$K_2 = \frac{R}{\lambda P}, \quad (X.30)$$

где $P = \sum_{i=1}^{12} P_i$ — годовая сумма атмосферных осадков, см; $\lambda = 0.59$ ккал/г — удельная теплота парообразования. Средние значения радиационного индекса сухости для основных зональных типов экосистем иллюстрируются данными табл. X.7.

3. Коэффициент увлажнения Ч. У. Торнтвейта (Thorntwaite, 1948) в принятых нами обозначениях может быть задан формулой

$$K_3 = \frac{100 \sum_{i=1}^{12} \max(0, P_i - E_i) - 60 \sum_{i=1}^{12} \max(0, E_i - P_i)}{\sum_{i=1}^{12} E_i}$$

Таблица X.8

Классификация условий атмосферного увлажнения в зависимости от величины коэффициента увлажнения Ч. У. Торнтвейта K_3 (Thorntwaite, 1948)

Коэффициент увлажнения K_3	Уровень атмосферного увлажнения
≥ 100	пергумидность
80—100	гумидность (4)
60—80	гумидность (3)
40—60	гумидность (2)
20—40	гумидность (1)
0—20	влажная субгумидность
—20—0	сухая субгумидность
—40——20	семиаридность
—60——40	аридность

Как видим, он равен разности между суммой превышений осадков над испаряемостью за те месяцы, когда $P_i \geq E_i$, и суммой превышений испаряемости над осадками за те месяцы, когда $P_i < E_i$, причем уменьшаемое берется с коэффициентом 100, вычитаемое — с коэффициентом 60, и вся разность делится на суммарную годовую испаряемость. В зависимости от величины K_3 классификация условий увлажнения по Ч. У. Торнтвейту проводится по следующей таблице (табл. X.8).

Концентрация углекислого газа

По сравнению с азотом, кислородом и парами воды, которые в сумме составляют основную массу атмосферы, углекислый газ, современная концентрация которого на уровне моря колеблется около 0.6 г/м^3 (т. е. $335 \text{ см}^3/\text{м}^3 = 335 \text{ ppm}$), относится к микрокомпонентам атмосферы. Несмотря на это, биологическое значение CO_2 воздуха исключительно велико, так как он является важнейшим звеном биологического круговорота углерода, необходимого для поддержания всех форм жизни.

Таблица X.9

Динамика среднегодовой концентрации углекислого газа в атмосферном воздухе $\bar{C}_{\text{CO}_2}(t)$ по данным измерений на Гавайских островах

Время t , годы	1955	1960	1965	1970	1975	1980
Концентрация \bar{C}_{CO_2} , ppm	315	317	320	326	331	335

Примечание. На этот многолетний тренд накладываются сезонные колебания с амплитудой около $\pm 3 \text{ ppm}$.

Если существенные изменения содержания CO_2 во внешней атмосфере наблюдаются только по сезонам года или за более длительные периоды времени, как показывают данные многолетних наблюдений на Гавайских островах, представленные в табл. X.9, то концентрация CO_2 во внутренней атмосфере экосистем характеризуется выраженной внутрисуточной и внутрисезонной динамикой что, очевидно, теснейшим образом связано с активностью живых организмов.

Функция $C_a(z, t)$, описывающая динамику поля концентрации углекислого газа во внутренней атмосфере (аэротопе) по высоте и во времени, отражает результат взаимодействия внешних агентов и внутренних компонентов экосистемы, прежде всего основных метеорологических факторов (радиация, температура, влажность,

скорость ветра), растительности и почвы. Весьма выразительной характеристикой экосистем разных типов служит картина суточной динамики содержания CO_2 в приземном слое воздуха, получаемая путем построения изолиний функции $C_a(z, t)$. В качестве примеров рассмотрим показанные на рис. X.7—X.10 изолинии концентрации CO_2 в лесных и степной экосистемах, существенно различающихся по уровню ветровой вентиляции, свойствам растительности и почвы. Отчетливо выявляется дневной минимум и ночной максимум концентрации углекислоты, связанные с суточной ритмичкой фотосинтеза и дыхания растений и газообмена почвы. В лесу колебания содержания CO_2 охватывают многометровую толщу, но вертикальные градиенты концентрации и связанные с ними потоки CO_2 имеют сравнительно малые величины и изменяются с высотой достаточно постепенно. В отличие от этого, в степи наиболее интенсивные процессы углекислотного обмена сосредоточены в нижней части метрового слоя, где и отмечаются чрезвычайно высокие значения градиента $\frac{\partial C_a}{\partial z}$. Как в лесу (рис. X.8), так и в степи (рис. X.10) наивысшие градиенты концентрации CO_2 наблюдаются в безветренную погоду, когда подавлен турбулентный газообмен.

Выражая концентрацию углекислого газа $C_a(z, t)$ в абсолютных единицах (например, г/м^3), а коэффициент турбулентного обмена k_{CO_2} в $(\text{м}^2/\text{с})$, уравнение для плотности потока турбулентного переноса CO_2 во внутренней атмосфере экосистемы можем записать в виде

$$q_{\text{CO}_2} = -k_{\text{CO}_2}(z, t) \frac{\partial C_a}{\partial z}. \quad (\text{X.31})$$

Как известно, с увеличением скорости ветра величина коэффициента турбулентности k_{CO_2} возрастает, вследствие чего усиливается и турбулентный газообмен, который способствует выравниванию разницы концентраций, что хорошо видно при сравнении полей содержания CO_2 в обоих рассмотренных примерах в безветренную и ветреную погоду.

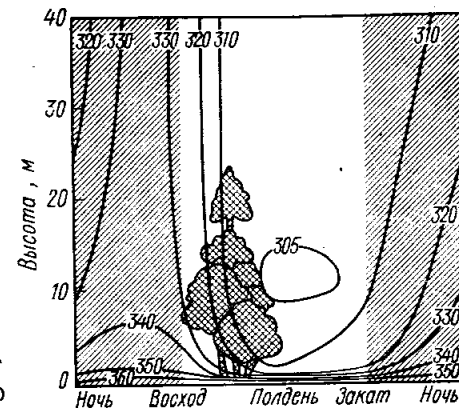


Рис. X.7. Суточная динамика поля концентрации углекислого газа $C_a(z, t)$ во внутренней атмосфере смешанного леса (по Miller, Rusch, 1960). Показаны изолинии объемной концентрации CO_2 в воздухе, выраженной в частях на миллион (ppm)

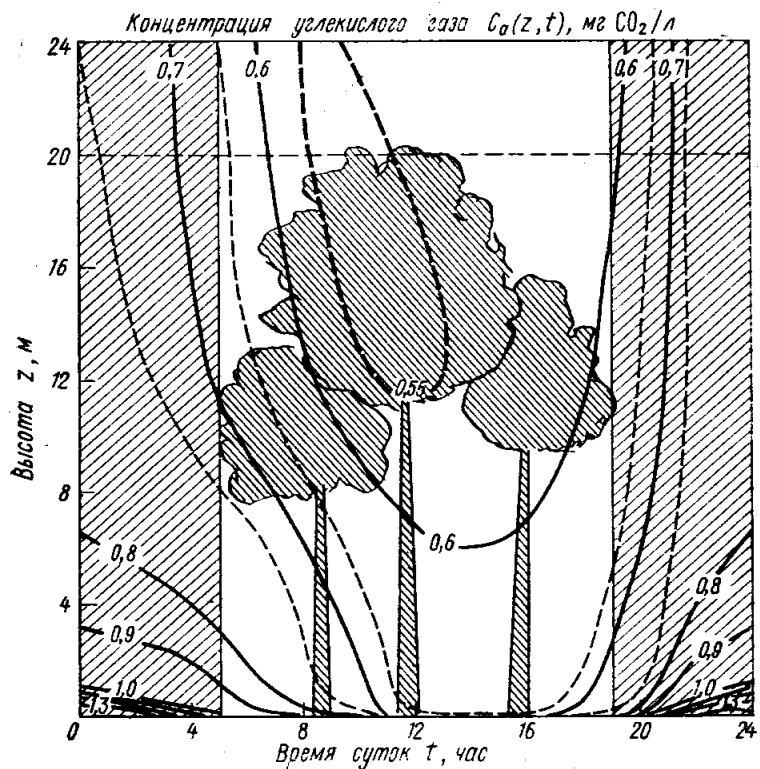


Рис. X.8. Суточная динамика поля концентрации углекислого газа $C_a(z, t)$, мг $\text{CO}_2/\text{л}$ во внутренней атмосфере сосняка-кисличника в июне — июле, в маловетренную погоду ($V_0 < 2$ м/с) (по Кобак, 1964)

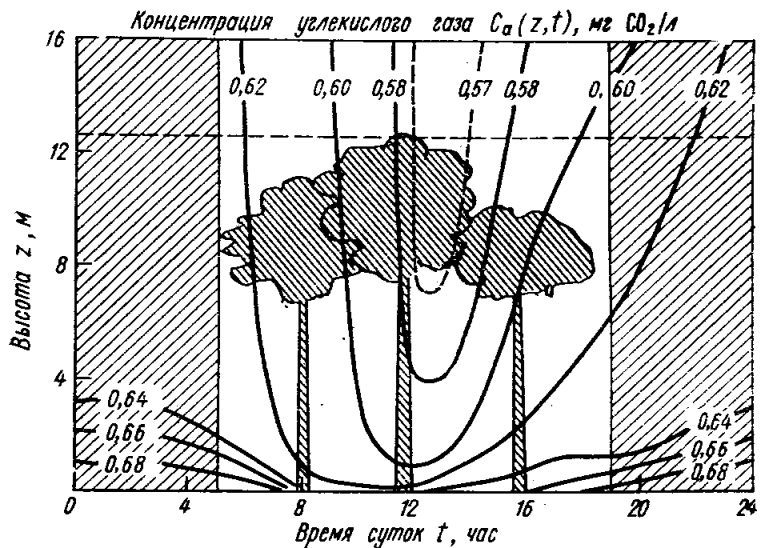


Рис. X.9. Суточная динамика поля концентрации углекислого газа $C_a(z, t)$ мг $\text{CO}_2/\text{л}$ во внутренней атмосфере сосняка сфагнового летом при ветреной солнечной погоде (по Кобак, 1967)

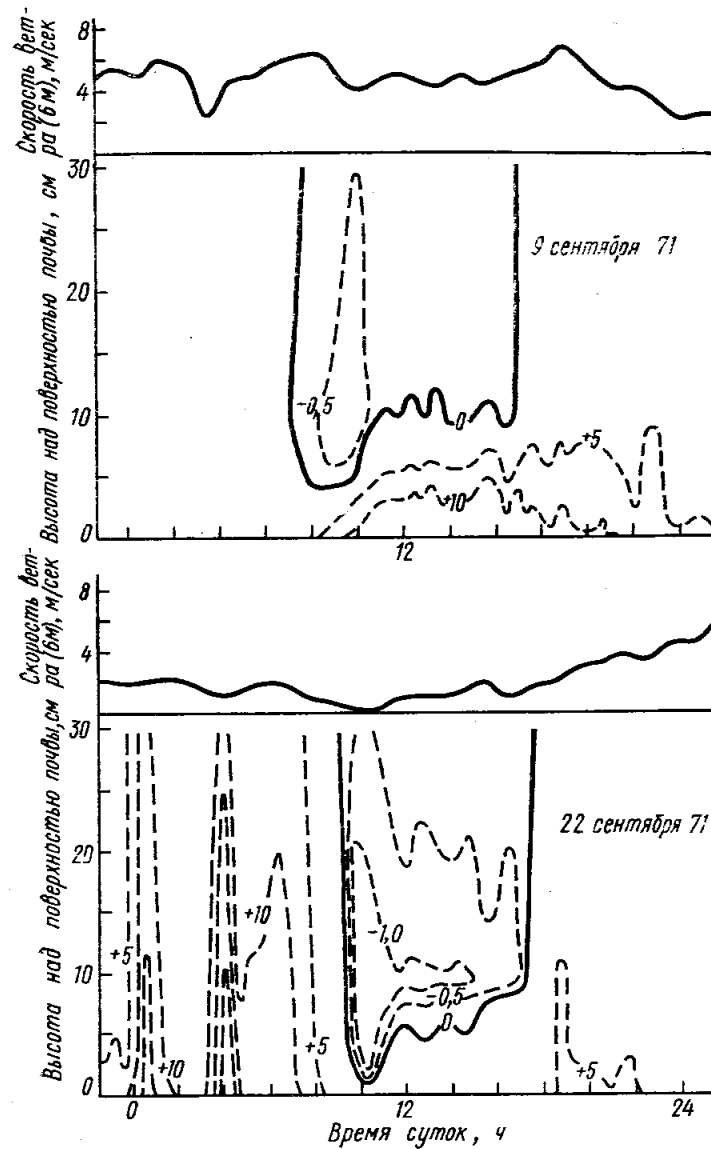


Рис. X.10. Суточная динамика поля концентрации углекислого газа во внутренней атмосфере экосистемы низкотравной прерии (Канада) в сентябре в ветреную и безветренную погоду (по Soupland et al., 1974).

Показаны изолинии отклонения объемной концентрации CO_2 в воздухе в частях на миллион (ppm) от средней величины $C_a = 313$ ppm

Для теоретического расчета динамики CO_2 в аэротопе экосистемы используется уравнение турбулентной диффузии с учетом газообмена растений:

$$\frac{\partial C_a}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial z} \left[k_{\text{CO}_2}(z, t) \frac{\partial C_a}{\partial z} \right] - S_{\text{CO}_2}(z, t), \quad (\text{X.32})$$

$$S_{\text{CO}_2}(z, t) = \begin{cases} \Phi(z, t) - D(z, t), & 0 \leq z \leq z_p, \\ 0 & z_p < z \leq Z, \end{cases} \quad (\text{X.33})$$

где через $\Phi(z, t)$ и $D(z, t)$ обозначены скорости поглощения CO_2 при фотосинтезе (валовый фотосинтез) и его выделения при дыхании (валовое дыхание). Краевые условия для уравнения (X.32) обычно формулируются путем задания функции $C_a(t)$, описывающей временной ход концентрации CO_2 на верхней границе экосистемы при $z=Z$:

$$C_a(z, t)|_{z=Z} = \tilde{C}_a(t), \quad (\text{X.34})$$

и задания функции $q_{\text{CO}_2}(t)$, описывающей интенсивность потока CO_2 между почвой и атмосферой при $z=0$:

$$-k_{\text{CO}_2}(z, t) \frac{\partial C_a}{\partial z} \Big|_{z=0+} = q_{\text{CO}_2}(t) \quad (\text{X.35})$$

(о методах количественного определения величины q_{CO_2} см. ниже, с. 369).

Как отмечалось выше, распределение коэффициента турбулентного обмена $k_{\text{CO}_2}(z, t)$ по высоте z зависит от распределения температуры, скорости ветра и свойств растительности. На скорость фотосинтеза $\Phi(z, t)$ на данной высоте z влияют достигающая до этого уровня радиация $Q(z, t)$, а также имеющиеся на данной высоте температура $T_a(z, t)$, влажность воздуха $W_a(z, t)$, концентрация CO_2 в межлистовом пространстве $C_a(z, t)$, плотность распределения поверхности $l(z, t)$ и показатели физиологического состояния самих листьев (температура, влажность и т. д.). Интенсивность выделения CO_2 на высоте z в результате дыхания, измеряемая величиной $D(z, t)$, определяется целым рядом факторов, прежде всего плотностью фитомассы $g(z, t)$, интенсивностью солнечной радиации $Q(z, t)$ и температурой воздуха $T_a(z, t)$ (см. Семихатова, 1974; Лархер, 1978). Как будет показано ниже, интенсивность выделения CO_2 почвой q_{CO_2} зависит от ее температуры, влажности и ряда других почвенных характеристик.

Таким образом, описание динамики поля концентрации CO_2 во внутренней атмосфере экосистемы требует одновременной характеристики ряда других микрометеорологических переменных, а также биологической активности растений и почвы. Это служит еще одним аргументом в пользу необходимости системного подхода.

Таким образом, подводя итог данному выше краткому обзору путей описания динамики внутренней атмосферы экосистем, мож-

но сказать, что разработанные к настоящему времени методы опираются на достаточно надежные естественнонаучные основания (физические, химические, биологические) и позволяют с необходимой детальностью и на количественном уровне воспроизводить динамику важнейших переменных состояния аэротопа. В то же время, как свидетельствует опыт построения достаточно подробных моделей метеорологического режима экосистем (Менжулин, 1974; Сиротенко, Бойко, 1975; Горбачев, 1979), адекватное описание может быть получено только в рамках системного подхода, при учете влияния на микрометеорологические процессы не только экзогенных погодных факторов, но и внутренних компонентов экосистемы, биотических и абиотических. При этом важнейшим абиотическим компонентом выступает почва, к рассмотрению которой мы и переходим.

ПОЧВА

Обязательным компонентом каждой наземной экосистемы является почва, которая представляет собой специфическое органоминеральное природное тело, формирующееся из поверхностных слоев почвообразующих горных пород в результате взаимодействия всего комплекса экологических факторов, как биологических (растения, животные, микроорганизмы), так и абиотических, включающих характеристики климата, гидрологии (поверхностных и грунтовых вод) и почвообразующей породы. Как впервые показал В. В. Докучаев, основатель научного почвоведения, в отличие от других образований на земной поверхности, таких, как свежие выходы горных пород, новообразованные толщи вулканических, делювиальных или аллювиальных отложений и т. п., почвы являются закономерным продуктом особого естественноисторического процесса воздействия живых организмов на исходный минеральный субстрат — процесса почвообразования, вследствие чего в почвах всегда присутствуют живые организмы и разнообразные продукты и следы их жизнедеятельности (Докучаев, 1883, 1899). Развитие идей В. В. Докучаева в трудах Г. Ф. Морозова (1912), В. И. Вернадского (1922, 1926, 1934), В. Н. Сукачева (1940, 1942, 1945, 1947, 1964), Л. Г. Раменского (1938, 1956), Б. Б. Полынова (1945, 1946, 1953), А. А. Роде (1947) и других отечественных ученых, а также работы таких зарубежных исследователей, как Ф. Клементс (Clements, 1916, 1928; Weaver, Clements, 1929), Ж. Браун-Бланке, Х. Иенни (Braun-Blanquet, Jenny, 1926; Иенни, 1949), убедительно продемонстрировали, что почвообразование является необходимой составной частью более широкого процесса — развития и эволюции целых экосистем.

Возвращаясь к структурной схеме наземной экосистемы (рис. IV.11), нетрудно заметить, что почва является своего рода фокусом экосистемы, так как она связана со всеми другими ее компонентами, причем поддержание этих связей имеет жизненно

важное значение для функционирования всей экосистемы. Очевидной и весьма характерной чертой строения почвы является ее вертикальная гетерогенность, проявляющаяся в постепенном или скачкообразном изменении ее свойств от поверхности к более глубоким слоям. Качественно специфические слои, отражающие особенности почвообразования в определенных экосистемах, называются *почвенными генетическими горизонтами*. В почвах разных экосистем можно встретить различные комбинации генетических горизонтов. Закономерное сочетание генетических горизонтов, свойственное почве определенной экосистемы, называется *почвенным профилем*. Рассмотрим наиболее важные типы почвенных генетических горизонтов и слагаемые ими почвенные профили.

В большинстве случаев первым от поверхности является *горизонт подстилки*, состоящий из мертвых растительных остатков той или иной степени разложения, пронизанный корнями растений и обильно населенный беспозвоночными животными и микроорганизмами³. Для обозначения горизонта подстилки используется символ A_0 . Толщина (мощность) горизонта A_0 в различных экосистемах варьирует от нескольких до десяти и более сантиметров, что (при отсутствии заметного горизонтального притока и оттока) определяется соотношением двух процессов: (1) поступления мертвых растительных остатков при отмирании надземной фитомассы и (2) разложения и перемещения материала подстилки в нижележащие горизонты почвы под действием живых организмов и абиотических факторов (радиация, осадки и т. п.). Например, в тундре, несмотря на сравнительно низкую первичную продуктивность и, следовательно, малое ежегодное поступление мертвой надземной фитомассы, мощность подстилки может быть достаточно большой вследствие низкой интенсивности процессов разложения и гумификации. С другой стороны, в широколиственных, а тем более в тропических лесах высокое поступление растительного опада сопровождается интенсивным протеканием процессов разложения и гумификации мертвой фитомассы, так что большого накопления подстилки не происходит.

За слоем подстилки обычно следует второй генетический горизонт, называемый *гумусово-аккумулятивным* (или просто *гумусовым*) и обозначаемый символом A_1 . Его отличительной особенностью является накопление почвенного перегноя — *гумуса*, представляющего собой сложную комбинацию органических веществ различного состава, которая образуется в результате *процесса гумификации*, т. е. биохимической трансформации органических остатков и прижизненных выделений обитающих в почве и на ее поверхности организмов (прежде всего растений, а также микроорганизмов и беспозвоночных животных). В процессе гумификации

³ Горизонт подстилки обычно выделяют в лесных экосистемах; аналогичный горизонт в тундрах и степях иногда именуется *тундровым* или *степным войлоком*.

происходит образование и закрепление в почве специфических *гумусовых веществ*, относящихся к высокомолекулярным соединениям (Кононова, 1963; Орлов, 1974), что позволяет их рассматривать в качестве конечных устойчивых продуктов распада мертвого органического вещества.

В зависимости от соотношения процессов поступления в почву органических остатков, их минерализации, гумификации и выноса накапливающегося количества гумуса и мощность гумусово-аккумулятивного горизонта A_1 в почвах различных экосистем могут заметно варьировать. Например, в типичных подзолистых почвах горизонт A_1 практически отсутствует, тогда как в типичных черноземах он может простирается на глубину более 100 см.

В почвах с интенсивным протеканием процессов разрушения минералов почвообразующей породы при наличии нисходящего или горизонтального выноса продуктов разрушения непосредственно под горизонтом A_1 , а нередко и вместо него формируется так называемый *элювиальный горизонт* A_2 . По сравнению с горизонтом A_1 он заметно беднее гумусом, а по сравнению с исходной горной породой он существенно обедняется в отношении одних и (за счет остаточного накопления) обогащается другими минералами и химическими элементами. Одной из главных отличительных черт горизонта A_2 служит его осветленная, белесая окраска, столь характерная для элювиального горизонта подзолистых почв таежных экосистем.

Следующим широко распространенным генетическим почвенным горизонтом является *иллювиальный горизонт*, или горизонт вымывания, для обозначения которого применяется символ B с различными индексами для выделения подгорizonтов. В иллювиальном горизонте преобладают процессы накопления, трансформации и закрепления частиц и соединений, выносимых из вышележащих слоев, вследствие чего в нем наблюдается накопление илистых частиц и некоторых элементов и соединений. В частности, аккумуляция соединений железа, характерная для иллювиальных горизонтов некоторых типов почв, обуславливает преобладание бурых, охристых и других тонов, связанных с окислами железа.

Глубже горизонта B обычно следует толща почвообразующей породы, относительно слабо затронутая почвообразовательным процессом. Она обозначается символом C (с возможными индексами для подгорizonтов).

Кроме перечисленных нами основных генетических горизонтов (A , B , C) в почвах некоторых экосистем встречаются специфические горизонты, такие, как торфяной (T), глеевый (G), подстилающей породы (D) и другие, характеристики которых даются в курсе почвоведения (Кауричев, 1975).

В относительно простых случаях при наличии отчетливых границ выделение генетических горизонтов производится однозначно, и почвенный профиль описывается простой комбинацией символов составляющих его горизонтов, например: (A_0) (A_1) (A_2) (B) (C) —

дерново-подзолистая почва в южнотаежном лесу или $(A_0)(A_1)(C)$ — горно-луговая почва под альпийским лугом. С другой стороны, границы между генетическими горизонтами бывают не очень четкими вследствие размытости, языковатости и т. д. В подобных случаях принято выделять переходные горизонты, обозначаемые двойными буквами. Например, в серых лесных почвах, формирующихся под широколиственными лесами, кроме основных горизонтов (A_0, A_1, B, C) выделяются переходные горизонты (A_1A_2) , (A_2B) , а иногда и (BC) , так что в наиболее сложном случае профиль серой лесной почвы может быть описан как $(A_0)(A_1)(A_1A_2)(A_2B)(B_1)(B_2)(BC)(C)$.

Экосистемы различных биоклиматических поясов, как правило, имеют существенно разные почвенные профили, что служит одним из проявлений закона природной зональности, открытие которого связано с именами А. Гумбольдта, О. П. Декандоля, Х. Мерриэма, отмечавших закономерное распределение растений и животных на земной поверхности в зависимости от температуры (Гумбольдт, 1936а, б; De Candolle, 1874; Meggiam, 1890, 1894), и Е. Гильгарда, указавшего на влияние климата на почвообразование (Hilgard, 1893). Однако честь окончательной формулировки закона природной зональности по праву принадлежит В. В. Докучаеву, который в своей классической работе «Учение о зонах природы» (1899) обобщил явление широтной и вертикальной зональности на весь природный комплекс, включающий климатические факторы, почву, растения и животных, т. е., выражаясь современным языком, сформулировал закон зонального распределения экосистем.

Для иллюстрации зональных закономерностей изменения почвенных профилей обратимся к рис. X.11, где представлены некоторые наиболее характерные профили почв из господствующих типов экосистем равнинных территорий, последовательно сменяющих одна другую на европейской территории СССР и в республиках Средней Азии в меридиональном направлении с севера на юг в поясах тундры, тайги, широколиственного леса, степи и пустыни. Очевидно, что приведенными пятью почвами — тундровой, подзолистой, серой лесной, черноземной, и серо-бурой пустынной — далеко не исчерпывается все разнообразие типов почв, которые можно встретить в различных экосистемах на территории перечисленных биоклиматических поясов (их насчитывается многие десятки). Эти почвы, формирующиеся на водоразделах под наиболее типичной растительностью на породах суглинистого механического состава, выбраны потому, что они наиболее ярко выражают особенности процесса почвообразования в данных биоклиматических условиях.

Рассматривая почву как компонент экосистемы, ее свойства целесообразно разбить на две группы. К первой относятся относительно консервативные свойства, которые, хотя и различны в почвах различных экосистем, в каждой индивидуальной почве изменяются во времени сравнительно мало, отражая исходные условия формирования и современный комплекс экологических факторов в

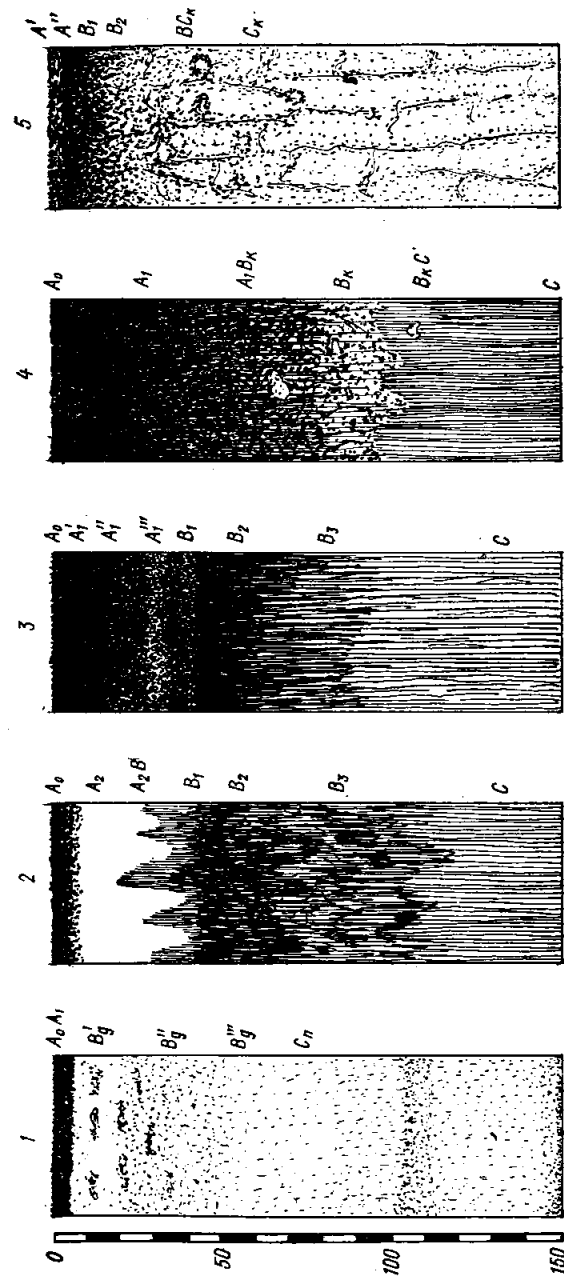


Рис. X.11. Строение почвенного профиля в некоторых зональных экосистемах.

1 — тундровая глеевая почва типичной тундры; 2 — подзолистая почва под ельниками средней тайги; 3 — серая лесная почва под дубовым лесом; 4 — типичный чернозем под луговой степью; 5 — серо-бурая пустынная почва под полянно-солонковой пустыней

Таблица X.10
Характеристики профилей почв некоторых зональных экосистем

Генетический горизонт	Глубина, см	Объемный вес, г/см ³	Гумус, %	Азот, %	Илистые частицы, % (Z > 0,001 мм)	pH водн	Емкость поглощения оснований, мг-экв/100 г	Валовый химический состав, % на прокаленную почву (на абс. сухую навеску для горизонта A ₀)				Содержание корней и других подземных органов растений, кг/м ² /горизонт			
								SiO ₂	Al ₂ O ₃	Fe ₂ O ₃	P ₂ O ₅	K ₂ O	крупные	средние	всего
Сильнопodzольная суглинистая почва под ельником зеленомошным, Комп АССР (Архгова и др., 1976)															
A ₀	0-5	0.03	70.79	—	—	4.5	96.9	52.94	2.06	1.57	13.09	0.39	2.35	0.42	3.27
A ₂	5-11	1.02	1.38	0.06	12.0	4.7	7.8	80.90	10.50	1.68	0.06	2.36	0.95	0.36	1.31
A ₂ B	11-34	1.43	0.37	0.03	14.5	4.9	6.8	78.56	12.91	2.85	0.04	2.24	0.02	0.27	0.29
B ₁	34-50	1.53	0.36	0.01	28.5	5.0	19.9	75.01	15.33	4.39	0.07	2.32	0.13	0.14	0.2
B ₂	50-73	1.56	0.33	0.01	33.5	5.0	28.8	72.70	15.45	4.97	0.08	2.45	—	0.01	0.01
B ₃	73-100	1.61	0.31	0.04	32.7	5.2	32.6	73.10	15.38	4.90	0.09	2.23	—	—	—
BC	100-111	1.63	0.37	0.0	31.0	5.5	32.5	72.15	15.00	5.52	0.10	2.23	—	—	—
Чернозем типичный мощный под заповедной разнотравно-злаковой луговой степью, Центральнo-Черноземный заповедник, Курская обл. (Афанасьева, 1966)															
A ₀	0-5	0.97	11.2	0.55	31.7	6.3	54.0	5.51	1.16	0.12	0.19	0.49	—	—	0.76
A ₁	5-20	1.15	9.0	0.40	32.7	6.3	53.5	78.97	10.67	4.30	0.37	2.29	—	—	1.03
	20-50	1.15	5.5	0.28	32.3	6.4	40.4	77.92	11.73	4.15	0.26	2.11	—	—	0.49
	50-100	1.23	3.3	0.17	30.9	7.2	35.4	79.10	11.16	4.22	0.28	1.93	—	—	0.24
A ₁ B _k	100-120	1.27	1.5	—	30.6	8.5	—	78.39	11.18	4.40	0.09	2.18	—	—	0.05
B _k	120-150	1.34	0.6	—	31.5	8.6	—	77.38	11.71	4.61	0.09	2.44	—	—	0.05
	150-200	1.45	—	—	34.6	8.6	—	76.96	13.42	5.00	0.11	2.84	—	—	0.04
	200-250	1.50	—	—	24.4	8.6	—	83.61	9.72	3.13	0.08	2.58	—	—	—
C	250	1.50	—	—	18.0	—	—	84.52	8.95	2.74	0.07	2.88	—	—	—

данной экосистеме. Это основные физические и химические свойства почвенной массы, такие, как плотность (объемный вес), пористость, механический (гранулометрический) состав, валовой химический состав, содержание гумуса и азота, кислотность, емкость катионного обмена, а также биомасса и распределение живых организмов (прежде всего, корней растений). Иллюстрацией типичных значений этих свойств в почвах некоторых зональных экосистем служат данные, представленные в табл. X.10.

Вторую группу свойств образуют достаточно изменчивые характеристики почвенного профиля, оказывающие непосредственное влияние на живые организмы, а именно; температура почвы $T_s(z, t)$, ее влажность $W_s(z, t)$ и водный потенциал $\Psi_s(z, t)$, содержание воздуха $A_s(z, t)$ и концентрация в нем кислорода $C_s^{O_2}(z, t)$ и углекислого газа $C_s^{CO_2}(z, t)$, окислительно-восстановительный потенциал $Eh(z, t)$, концентрация доступного азота, фосфора, калия и других элементов-биофилов.

Основные проблемы описания динамики этих свойств при системных экологических исследованиях мы рассмотрим на примере построения картины суточного и сезонного изменения в почвенном профиле полей температуры $T_s(z, t)$, влажности $W_s(z, t)$ и содержания углекислого газа $C_s^{CO_2}(z, t)$.

Температура почвы

Составляя тепловой баланс для каждого элементарного слоя почвы $[z, z+dz]$ на глубине z и описывая тепловой поток в почве q_T стандартным уравнением вида

$$q_T = -\lambda_s \frac{\partial T_s}{\partial z}, \quad (X.36)$$

где λ_s — коэффициент эквивалентной теплопроводности, для моделирования динамики поля температуры почвы получаем известное уравнение теплопроводности (см. Чудновский, 1976):

$$c_s(z, t) \frac{\partial T_s}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial z} \left[\lambda_s(z, t) \frac{\partial T_s}{\partial z} \right], \quad (X.37)$$

где $c_s(z, t)$ — теплоемкость почвы, а $\lambda_s(z, t)$ — ее теплопроводность на глубине z в момент времени t .

Установлено, что параметры c_s и λ_s являются функциями от свойств почвы, и прежде всего ее плотности ρ_s и влажности W_s , причем для основных типов почв уже известны эмпирические зависимости вида

$$\begin{aligned} c_s &= c_s(\rho_s, W_s), \\ \lambda_s &= \lambda_s(\rho_s, W_s) \end{aligned} \quad (X.38)$$

(см. Чудновский, 1976).

Не вдаваясь в детали, отметим, что уравнение (X.37) может быть модифицировано в целях учета теплообмена в почве при фа-

зовых превращениях, как, например, образование и таяние льда (Головко, 1963; Палагин, Гутман, 1975).

Обобщив обширные материалы наблюдений за динамикой теплового режима почв СССР, В. Н. Димо (1968) выделяет четыре основных типа, а именно: мерзлотный (А), длительно сезоннопромерзающий (Б), сезоннопромерзающий (В) и непромерзающий (Г) типы температурного режима почвы. Исследованиями многих авторов показано, что уравнение теплопроводности (X.37) дает удовлетворительное описание сезонной динамики среднесуточной температуры в почвенном профиле даже при весьма упрощенных предположениях относительно коэффициентов c_s и λ_s (см. Чудновский, 1976).

Однако для правильного описания воздействия температуры на многие экологические процессы одних данных по сезонной динамике средних температур оказывается недостаточно. И в древесных, и в травяных экосистемах отмечается достаточно выраженная внутрисуточная динамика температуры почвенного профиля, причем наибольшей изменчивостью отмечается температурный режим почв в экосистемах с незначительным покрытием растительностью, таких, как тундровые или пустынные.

Для адекватного описания суточной динамики температуры почвы коэффициенты c_s и λ_s и краевые условия для уравнения (X.37) должны задаваться весьма подробно, отражая влияние на процесс теплообмена метеорологических факторов и свойств почвы. Например, краевое условие на поверхности почвы (при $z=0$) имеет вид:

$$-\lambda_s(z, t) \frac{\partial T_s(z, t)}{\partial z} \Big|_{z=0} = q_s(t), \quad (X.39)$$

где $q_s(t)$ — тепловой поток в почву, определяемый из уравнения теплового баланса почвенной поверхности (пренебрегая поглощением энергии при фотосинтезе):

$$R_s(t) = q_s(t) + L \cdot E_s(t) + H(t), \quad (X.40)$$

показывающего, что энергия радиационного баланса (R_s) расходуется на нагревание почвы (q_s) испарение с почвенной поверхности ($L \cdot E_s$) и турбулентное нагревание воздуха (H).

Из этого уравнения следует, что при низком испарении (например, при сухой почве) энергия радиационного баланса будет расходоваться главным образом на турбулентное нагревание приземного воздуха (H) и передачу тепла в почву (q_s). При этом с уменьшением коэффициента турбулентности (например, в результате снижения скорости ветра) наблюдается относительное снижение величины H и соответствующее увеличение q_s . Сказанное иллюстрируется данными табл. X.11, где представлены относительные величины теплового баланса поверхности почвы в трех различных экосистемах песчано-пустынного ландшафта Репетекского заповедника (рис. III.5, E). Как видим, наибольший относитель-

Таблица X.11

Соотношение составляющих теплового баланса поверхности почвы в различных экосистемах песчано-пустынного ландшафта Репетекского заповедника (рис. III.5, E) в летний период в дневное время (по Гунину, Дедкову, 1978)

Экосистема	Относительная скорость ветра	Составляющие теплового баланса, % от R_s		
		H/R_s	q_s/R_s	$L \cdot E_s/R_s$
Эркекселиновский сызеново-кандымник	высокая	87	13	0
Илаковый белосаксаульник	средняя	83	16	1
Илаковый черносаксаульник	низкая	59	14	27

Таблица X.12

Суточная динамика температуры почвы $T_s(z, t)$ на межкромовом пространстве в экосистеме илакового белосаксаульника на территории Репетекского заповедника в летний период (14—15 июля 1971 г.), °C (Гунин, Дедков, 1978)

Глубина z , см	Время суток t , ч													
	18	20	22	24	2	4	6	8	10	12	14	16	18	
0	50.7	38.0	32.0	28.3	25.0	22.7	24.3	37.4	57.1	68.9	73.0	62.0	54.4	
5	49.8	46.1	42.0	38.9	35.9	33.4	31.4	32.6	38.5	44.5	49.9	51.0		
10	43.5	43.6	42.6	41.2	39.5	37.5	36.2	35.2	35.9	39.9	40.2	42.6	44.0	
20	36.1	36.6	37.1	37.0	37.1	37.1	37.0	36.6	36.6	36.5	36.5	35.5	36.6	
40	34.9	34.8	34.6	34.9	35.0	35.0	35.2	35.3	35.1	35.2	35.1	35.1	35.1	
80	31.8	31.8	31.8	31.8	31.8	31.8	32.0	32.0	32.0	32.0	32.0	32.0	32.0	
120	28.4	28.4	28.4	28.4	28.4	28.4	28.5	28.5	28.5	28.5	28.5	28.5	28.5	
160	25.9	25.9	25.9	25.9	25.9	25.9	26.0	26.0	26.0	26.0	26.0	26.0	26.0	
200	24.0	24.0	24.0	24.0	24.0	24.0	24.0	24.0	24.0	24.1	24.1	24.1	24.1	

ный поток тепла в почву наблюдается в илаковом белосаксаульнике, где температура поверхности почвы в дневное время может превышать 70°C (см. табл. X.12). Если на поверхности почвы суточный размах колебаний температуры достигает 50°C, то уже на глубине 20 см он снижается до 1°C, а на глубине 2 м суточные колебания практически отсутствуют.

В отличие от суточных сезонные колебания температуры охватывают весь почвенный профиль и верхнюю толщу грунта. Например, как показывают данные табл. X.13, в темно-серой лесной

Таблица X.13

Сезонная динамика среднемесячной температуры $G_s(z, t)$ на разных глубинах в темно-серой лесной почве под ясене-снытево-осоковой дубравой в Воронежской обл., °C (по Молчанову, 1975)

Глубина, см	Время t (месяцы года)											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
5	-1.1	-1.5	-0.8	3.7	10.5	14.1	16.0	15.4	11.9	7.5	3.0	-0.1
10	-0.8	-0.9	-0.8	3.3	9.9	13.4	15.8	15.1	11.9	7.6	3.2	0.4
20	-0.1	-0.4	-0.3	2.2	9.7	13.1	15.4	15.0	11.7	7.9	3.7	1.3
40	1.1	0.6	0.4	2.5	6.5	11.6	13.7	13.6	12.1	7.9	5.3	2.7
80	2.4	1.7	1.4	2.3	6.1	9.5	11.9	12.7	11.9	9.9	6.4	4.1
160	4.5	3.6	3.1	3.1	4.8	7.1	9.0	10.4	10.7	9.8	6.5	6.2
320	7.3	6.7	6.0	5.5	5.5	6.0	7.0	8.0	8.7	9.1	8.9	8.2

почве под ясене-снытево-осоковой дубравой даже на глубине 3,2 м размах сезонных колебаний температуры достигает 4,6°C.

Влажность почвы

Для характеристики состояния увлажнения почвы наиболее широко используется ее объемная влажность W_s , измеряемая объемом воды в единице объема почвы ($\text{см}^3/\text{см}^3$). Умножая ее на плотность воды при данной температуре ρ_w , получим концентрацию воды в почве, выражаемую в $\text{г}/\text{см}^3$. Кроме того, нередко употребляемая так называемая «весовая» влажность почвы ω_s , измеряемая отношением веса воды к весу содержащей ее сухой почвы и, очевидно, равная:

$$\omega_s = \frac{W_s \cdot \rho_w}{\rho_v}, \quad (\text{X.41})$$

где ρ_v — плотность почвы.

Известно, что вода содержится в почве в различных состояниях, начиная от гигроскопической влаги, прочно адсорбированной на поверхности почвенных частиц, и до так называемой гравитационной воды, свободно двигающейся в крупных порах под действием силы тяжести. В зависимости от механического состава почвы объемная влажность, соответствующая максимальной гигроскопичности, колеблется от единиц процентов в песках до 15% и более в глинистых почвах. Максимально возможная влажность почвы называется полной влагоемкостью (\bar{W}_s) и численно несколько меньше ее пористости (из-за наличия так называемого «защеленного воздуха»).

На основе величины \bar{W}_s влажность почвы нередко определяется как относительная влажность ω_s , измеряемая отношением $\omega_s = \frac{W_s}{\bar{W}_s}$.

Главный путь поступления воды в почву — из атмосферы с дождем и снегом. Кроме того, в экосистемах, занимающих подчиненное положение в ландшафте, как, например, поймы, понижения и т. п., возможно дополнительное увлажнение за счет притока поверхностных и внутрипочвенных вод из вышележащих экосистем, а также благодаря капиллярному поднятию близко залегающих грунтовых вод. Наконец, в некоторых типах экосистем определенное количество влаги накапливается путем конденсации.

Расходование воды из почвы происходит путем физического испарения с поверхности, поглощения и последующей транспирации растениями, а также с нисходящим и в некоторых случаях боковым внутрипочвенным стоком.

К настоящему времени убедительно доказано, что удовлетворительное описание всех наиболее важных процессов перераспределения и расходования почвенной влаги может быть дано на основе понятия *потенциала воды в почве*. Согласно Р. Слейчеру (1970), полный потенциал почвенной влаги Φ_s определяется как сумма химического потенциала почвенной влаги Ψ_s и гравитационного потенциала Ψ_z :

$$\Phi_s = \Psi_s + \Psi_z. \quad (\text{X.42})$$

При этом, как и для атмосферной влаги (см. выше с. 332), величина Ψ_s определяется как химический потенциал единицы объема воды в почве относительно такого же количества свободной воды, расположенной на той же высоте z :

$$\Psi_s = \frac{\Delta\mu_s}{V_w}, \quad (\text{X.43})$$

а гравитационный потенциал характеризует работу, которую необходимо затратить для подъема единицы объема чистой воды на высоту z и, очевидно, равен $\Psi_z = \rho_w \cdot g \cdot z$.

Достоинство потенциала Φ_s как динамической характеристики водного режима почвы состоит в том, что плотность потока самопроизвольного передвижения жидкой воды в почве q_w в любой точке почвенного профиля на глубине z может быть с достаточно высокой точностью (см. Судницын, 1979) описана уравнением Дарси:

$$q_w = -K_s \frac{\partial \Phi_s}{\partial z}, \quad (\text{X.44})$$

где $K_s = K_s(W)$ — зависящий от влажности почвы коэффициент пропорциональности между градиентом потенциала и плотностью потока, называемый *коэффициентом влагопроводности* почвы при данной влажности.

Размерность коэффициента K_s зависит от принимаемых единиц измерения для плотности водного потока q_w и потенциала Φ_s . Величина q_w обычно измеряется объемом воды, протекающим за единицу времени через единицу площади горизонтального сечения почвы на данной глубине z , например, $\text{см}^3/(\text{см}^2 \cdot \text{с}) = \text{см}/\text{с}$ (используются также $\text{см}/\text{ч}$, $\text{см}/\text{сут}$, $\text{м}/\text{сут}$ и т. п.). Размерность коэффициента влагопроводности почвы K_s получается наиболее простой и равной размерности q_w , т. е. $\text{см}/\text{с}$, если потенциал Φ_s выражать в см водн. ст. Кроме того, при практических измерениях водного потенциала почвы Ψ_s , который при средней и низкой влажности почвы составляет главную часть полного потенциала Φ_s , значения Ψ_s измеряются в атмосферах (атм) или барах (бар). В таких случаях, пользуясь тем, что $1 \text{ бар} = 0,987 \text{ атм} = 10^6 \text{ дин}/\text{см}^2 = 10^6 \text{ г}/(\text{см} \cdot \text{с}^2)$, получаем для коэффициента влагопроводности размерность $(\text{см}^3 \cdot \text{с})/\text{г}$.

Таблица X.14

Величины водного потенциала Ψ_s и коэффициента влагопроводности K_s обыкновенного чернозема при различной влажности W (Судницын, 1979)

Интервал влажности почвы W , % объема	Среднее значение водного потенциала в интервале Ψ_s , бар	Коэффициент влагопроводности интервала K_s , $(\text{см}^3 \cdot \text{с})/\text{г}$
10—15	—80	$2.2 \cdot 10^{-12}$
15—20	—30	$1.5 \cdot 10^{-11}$
20—25	—6.3	$3.5 \cdot 10^{-10}$
25—30	—0.2	$3.5 \cdot 10^{-7}$
30—35	—0.06	$3.5 \cdot 10^{-6}$

Важное экологическое значение имеет то обстоятельство, что величины Ψ_s и K_s чрезвычайно сильно зависят от влажности почвы W , изменяясь в 10^3 — 10^6 раз, когда W варьирует в типичном интервале влажностей (табл. X.14). Соответствующие зависимости $\Psi_s = \Psi_s(W)$ и $K_s = K_s(W)$ называются *функцией водоудерживающей способности* и *функцией влагопроводности почвы в ненасыщенном (влажностью) состоянии*. При полном увлажнении почвы, когда $W = W_{\text{max}}$, потенциал Ψ_s в незасоленных почвах приближается к своему максимальному значению, равному нулю, а в засоленных — к осмотическому давлению почвенного раствора. Коэффициент влагопроводности при $W = W_{\text{max}}$ также принимает максимальное значение, называемое *коэффициентом фильтрации*. Как показывает табл. X.15, коэффициент фильтрации существенно зависит от гранулометрического состава почвы: он максимален в грубообломочных породах и песках и минимален в глинах.

Таблица X.15

Коэффициент фильтрации почв и пород различного гранулометрического состава (по Ковда, 1973, кн. 2)

Гранулометрический состав	Коэффициент фильтрации K_s , $\text{см}/\text{с}$
Галечники	0.5—1.5
Гравий	0.1—0.5
Пески	10^{-3} — 10^{-2}
Супесь	10^{-4} — 10^{-3}
Суглинки	10^{-5} — 10^{-4}
Глины	10^{-6} — 10^{-5}
Тяжелые солонцовые глины	10^{-8} — 10^{-7}

Нахождение для исследуемой почвы зависимостей $\Psi_s(W)$ и $K_s(W)$ является необходимым условием адекватного описания динамики ее водного режима, так сказать, ее удостоверением в отношении водных свойств. Для примера на рис. X.12 представлены графики функций $\Psi_s(W)$ и $K_s(W)$ для гумусового горизонта черноземной почвы.

В некоторых случаях вместо зависимости $K_s(W)$ используется функция $K_s(\Psi_s)$, которая в паре с функцией $\Psi_s(W)$ также дает возможность описывать процесс влагопереноса в почве.

Установлено, что форма вышеперечисленных динамических характеристик почвенной влаги определяется главным образом величиной пористости и распределением пор по размерам и, следовательно свойствами почвы, влияющими на эти параметры, такими как гранулометрический состав (содержание глины, пыли, песка и пр.), содержание гумуса, пронизанность корнями растений и т. д.

Особенно примечательны различия влажностных динамических характеристик между песчаными и глинисто-суглинистыми почвами, что иллюстрирует рис. X.13. При одинаковой влажности W вода в суглинистой почве имеет гораздо более низкий потенциал Ψ_s , чем в песчаной. При этом если для песка функция $\Psi_s(W)$ резко возрастает (убывает по абсолютной величине, так как $\Psi_s < 0$) уже при небольшом увеличении влажности, то для суглинка зависимость водного потенциала от влажности носит более постепенный характер. Не менее четко различаются у песчаных и суглинистых почв и функции ненасыщенной влагопроводности $K_s(\Psi)$: при высокой влажности и низких по абсолютной величине значениях Ψ_s песчаные почвы имеют более высокую влагопроводность, но она резко снижается при подсыхании почвы, когда Ψ_s возрастает по абсолютной величине. В противоположность этому суглинистая почва и при иссушении сохраняет достаточную влагопроводность.

Вследствие изменения пористости, гранулометрического состава, содержания корней, гумуса и других свойств с увеличением глубины водно-динамические характеристики разных генетических горизонтов одной и той же почвы могут заметно различаться, что подтверждается данными табл. X.16.

Кроме функций Ψ_s и K_s важным фактором формирования водного режима почвы выступает поглощение влаги корнями расте-

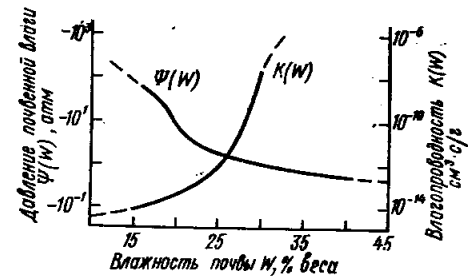


Рис. X.12. Зависимость потенциала (всасывающего давления) почвенной влаги $\Psi_s(W)$ и влагопроводности $K_s(W)$ от влажности почвы W для обыкновенного чернозема (по Судницыну, 1979)

ний и ее последующая транспирация в атмосферу (явление десукции почвенной влаги). Для его описания вводится функция плотности распределения корневого водопоглощения по глубине почвенного профиля $S_w(z, t)$, которая определяется таким образом, что скорость поглощения воды корнями растений из слоя $[z_1, z_2]$, обозначаемая через $E_r^{z_1, z_2}(t)$, равна интегралу

$$E_r^{z_1, z_2}(t) = \int_{z_1}^{z_2} S_w(z, t) dz. \quad (X.45)$$

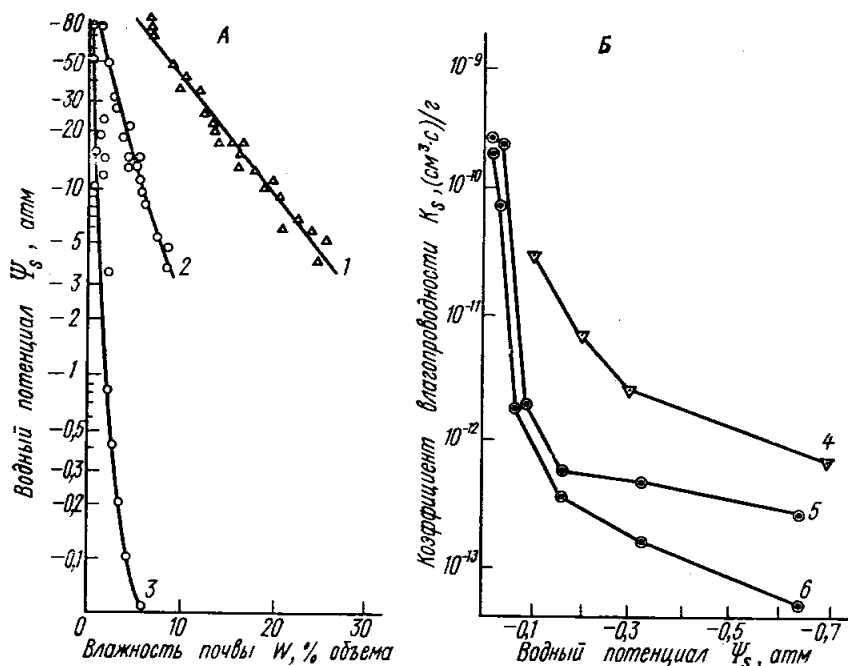


Рис. X.13. Сравнение динамических гидрофизических характеристик почв песчаного и глинисто-суглинистого механического состава.

С увеличением содержания крупных фракций графики зависимости водного потенциала от влажности почвы (А) и коэффициента влагопроводности от водного потенциала (Б) приобретают все более крутой наклон.

1 — черноземовидная суглинистая почва (гор. А, 0—40 см); 2 — черноземовидная супесчаная почва (гор. А, 0—40 см); 3 — дерново-стенная песчаная почва (гор. А, 0—30 см); 4 — пойменная луговая суглинистая почва (гор. А, 0—12 см); 5 — песок (0—10 см); 6 — песок (40—50 см) (по Судницыну, 1979)

В частности, скорость десукции влаги из всей корнеобитаемой толщи $[0, z_r]$ равна

$$E_r(t) = E_r^{0, z_r}(t) = \int_0^{z_r} S_w(z, t) dz. \quad (X.46)$$

Таблица X.16

Значения коэффициента влагопроводности K_s , $(\text{см}^2 \cdot \text{с})/\text{г}$, в зависимости от потенциала влаги Ψ_s в различных генетических горизонтах темно-серой лесной почвы (Судницын, 1979)

Горизонт	Глубина, см	Потенциал влаги, Ψ_s , атм.			
		-0,2	-0,45	-10	-100
A ₁	8—12	$7.4 \cdot 10^{-9}$	$1.4 \cdot 10^{-10}$	$1.5 \cdot 10^{-12}$	$3.0 \cdot 10^{-13}$
A ₂	18—22	$7.0 \cdot 10^{-9}$	$8.0 \cdot 10^{-10}$	$2.5 \cdot 10^{-11}$	$3.0 \cdot 10^{-13}$
B ₁	30—35	$1.8 \cdot 10^{-9}$	$1.1 \cdot 10^{-9}$	$2.5 \cdot 10^{-11}$	$3.0 \cdot 10^{-13}$
B ₂	55—60	$7.6 \cdot 10^{-9}$	$1.5 \cdot 10^{-10}$	—	—
C ₁	105—110	$2.2 \cdot 10^{-9}$	$2.2 \cdot 10^{-10}$	$2.0 \cdot 10^{-12}$	$3.0 \cdot 10^{-13}$

Ведущими факторами, определяющими интенсивность поглощения почвенной влаги корнями растений, являются уровень увлажнения почвы, характеризуемый ее влажностью W и водным потенциалом Ψ_s , концентрация в почве корней $r(z, t)$ и их физиологическое состояние (водный потенциал Ψ_r) и, наконец, метеорологические факторы, влияющие на испарение: радиация, температура, влажность воздуха (потенциал водяного пара Ψ_v), скорость ветра. В качестве удобной суммарной характеристики испаряющей способности атмосферы широко применяется интенсивность потенциального испарения с открытой водной поверхности, называемая испаряемостью и обозначаемая через E_0 . Известен ряд методов расчета E_0 как функции основных метеорологических переменных.

Не вдаваясь в детали, обсуждаемые в специальной литературе, заметим, что в современных работах по моделированию водного режима экосистем применяются главным образом функции вида

$$S_w = S_w(\Psi_s, \Psi_r, r) \quad (X.47)$$

и

$$S_w = S_w(W, E_0, r), \quad (X.48)$$

где Ψ_s — водный потенциал почвы, Ψ_r — водный потенциал («сосущая сила») корней, W — влажность почвы, r — концентрация корней в почве, E_0 — испаряемость.

Если для изучаемой почвы известны функции Ψ_s , K_s и S_w , то подставляя в уравнение сохранения влаги в элементарном слое почвы $[z, z+dz]$

$$\frac{\partial W}{\partial t} = - \frac{\partial}{\partial z} (q_w) - S_w \quad (X.49)$$

выражение для плотности водного потока q_w по закону Дарси (X.44), приходим к уравнению

$$\frac{\partial W}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial z} \left(K_s \frac{\partial \Phi_s}{\partial z} \right) - S_w. \quad (X.50)$$

Наконец, пользуясь тем, что при определенном выборе единиц измерения гравитационная составляющая полного потенциала равна абсолютной высоте z , так что $\Phi_s = \Psi_s + z$, получаем уравнение

$$\frac{\partial W}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial z} \left[K_s(W) \frac{\partial \Psi_s(W)}{\partial z} + K_s(W) \right] - S_w, \quad (X.51)$$

известное как основное уравнение динамики почвенной влаги.

Решение уравнения (X.51) при определенных начальных ($t=t_0$) и граничных ($z=0$ и $z=z_r$) условиях, например, если задать начальную влажность

$$W(z, t)|_{t=t_0} = W_0(t), \quad (X.52)$$

интенсивность влагообмена на поверхности

$$q_w(z, t)|_{z=0} = E_s(t) - I_s(t), \quad (X.53)$$

где E_s и I_s — скорости испарения с поверхности почвы и инфильтрации влаги в почву, и постоянную влажность на нижней границе профиля

$$W(z, t)|_{z=z_r} = W_r = \text{const}, \quad (X.54)$$

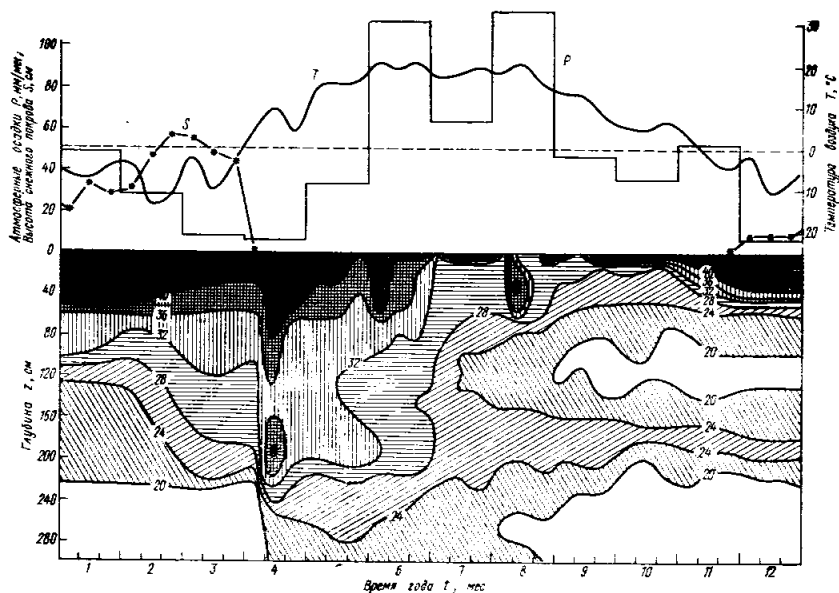


Рис. X.14. Изображение сезонного хода увлажненности почвы путем построения изолиний поля влажности почвы $W(z, t)$, % объема почвы. Сезонная динамика метеорологических факторов и влажности типичного чернозема в экосистеме снытевой дубравы Центрально-Черноземного заповедника в 1948 г. (по Герцык, 1979)

представляет собой функцию $W(z, t)$, которая служит развернутым описанием динамики влажности почвенного профиля с течением времени.

Наиболее выразительный способ изображения динамики водного режима заключается в построении изолиний функции $W(z, t)$, как это сделано на рис. X.14, где представлена картина сезонных изменений влажности черноземной почвы в экосистеме снытевой дубравы Центрально-Черноземного заповедника. Кроме изолиний на таких графиках обычно приводятся кривые температуры, атмосферных осадков и других факторов формирования водного режима почвы, которые необходимы для причинного объяснения наблюдаемой картины динамики влажности.

Например, в указанной лесной экосистеме апрельский максимум промачивания почвы связан с таянием снега, накопленного за зиму, и впитыванием образовавшихся талых вод. В течение мая в связи с повышением температуры и началом массовой вегетации шло достаточно быстрое иссушение почвы. Однако обильные дожди, выпавшие в начале июня, вновь пополнили запас почвенной влаги, который был израсходован только к концу месяца. В июле почва продолжает иссушаться, небольшие дожди увлажняют только самый верхний слой. Августовские осадки вновь несколько увеличили влагозапас в пределах первого полуметра, однако в целом и в этом месяце расходы на транспирацию превысили поступление атмосферной влаги, вследствие чего продолжалось общее обсыхание почвенного профиля, которое закончилось только в конце октября, с окончанием вегетации, ослаблением эвапотранспирации и началом осенних дождей.

Приведенные данные показывают, что в этой экосистеме основным путем иссушения почвы выступает транспирация (E_r), а непосредственное испарение с поверхности почвы (E_s) относительно невелико. Действительно, в течение всего вегетационного периода влажность верхнего слоя оставалась достаточно высокой, а основные потери влаги имели место в центральной и нижней частях первого метрового слоя почвы, где в дубовых лесах сосредоточена основная масса активных корней.

Другой весьма перспективный способ представления данных по водному режиму почвы состоит в построении изолиний потенциала почвенной влаги $\Psi_s(z, t)$, который иллюстрируется данными для бурой псевдоподзолистой почвы под сложным ельником, приведенными на рис. X.15. Характеристика динамики водного режима на основе потенциала влаги Ψ_s по сравнению с данными о влагосодержании имеет то преимущество, что значения потенциала служат непосредственным выражением условий влагообеспеченности растений, независимо от гранулометрического состава, степени засоления и других свойств почвы, в результате чего становится возможным сравнение напряженности водного режима почв различных экосистем.

Заканчивая рассмотрение проблемы описания почвенного увлажнения, остановимся на вопросе классификации водного режима почв. Следуя Г. Н. Высоцкому (1962), различают следующие основные типы водного режима почв: промывной, непромывной, выпотной и мерзлотный.

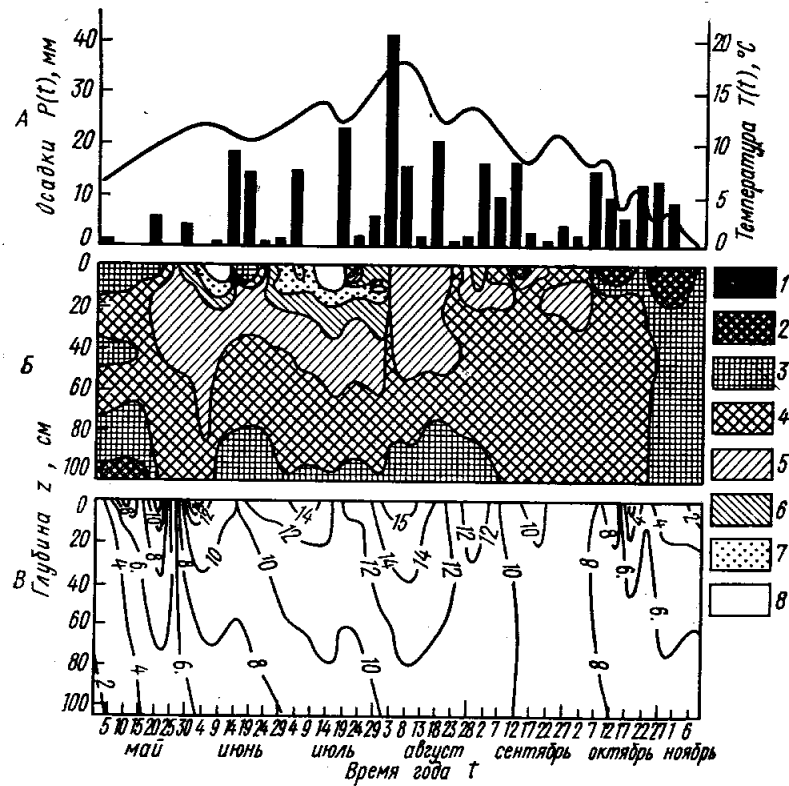


Рис. X.15. Изображение водного режима почвы путем построения изолиний поля потенциала почвенной влаги $\Psi_s(z, t)$.
Сезонная динамика метеорологических факторов и водного потенциала псевдоподзолистой бурой почвы сложного ельника в ЭстССР в 1971 г. (по Park et al., 1977).

А — температура воздуха и атмосферные осадки; Б — изолинии функции $\Psi_s(z, t)$ (атм): 1 — более -0.2 ; 2 — от -0.2 до -0.3 ; 3 — от -0.3 до -0.4 ; 4 — от -0.4 до -0.5 ; 5 — от -0.5 до -0.6 ; 6 — от -0.6 до -0.7 ; 7 — от -0.7 до -0.8 ; 8 — менее -0.8 ; В — изолинии температуры почвы $T_s(z, t)$

Почвы с промывным типом водного режима ежегодно испытывают сквозное промачивание всего почвенного профиля, после чего просочившаяся влага уходит в нижележащие слои грунта или в грунтовые воды (при их близком залегании). Такой режим наи-

более характерен для лесов, которые (хотя бы в некоторые периоды года) получают обильное атмосферное увлажнение. Примерами могут служить влажные экваториальные и тропические леса, многие леса субтропического и умеренного климата, а также некоторые другие экосистемы, такие как водораздельные и пойменные луга и болота умеренной зоны, горные луга и др. Промывной водный режим способствует развитию элювиального процесса, состоящего в выносе из почвы нисходящим водным потоком илистых частиц и растворенных соединений, в результате чего происходит обеднение корнеобитаемой толщи многими биогенными элементами и другие изменения почвенного профиля.

Наиболее широко известным проявлением элювиального процесса служит образование подзолистых почв (рис. X.11, 2), в которых вынос нисходящими водными потоками продуктов биохимического разложения минералов почвообразующей породы приводит к обособлению элювиального горизонта A_2 , мощность которого может достигать 40 см и более.

Другой пример развития процесса элювирования, привлекающий к себе особое внимание в последние десятилетия, связан с хозяйственным освоением территорий, занимаемых тропическими лесами. Установлено, что в этих экосистемах, имеющих выраженный промывной тип водного режима почв, сохранение почвы от эрозии и удержание в почвенном профиле элементов минерального питания осуществляется только благодаря наличию мощной растительности, корни которой густо пронизывают почву и перехватывают биогенные элементы, прежде чем они будут вынесены за пределы корнеобитаемой зоны. После сведения естественной растительности в ряде случаев наблюдалась интенсификация процессов выноса биогенных элементов, в результате чего почвы теряли плодородие и даже превращались в бесплодный латеритный панцирь (Вальтер, 1968).

Непромывной тип водного режима почвы складывается, когда поступающего из атмосферы количества осадков недостаточно для сквозного промачивания, увлажняется только верхняя часть профиля, из которой влага более или менее быстро расходуется путем физического испарения с поверхности и десукции растительностью. Соотношение этих статей расхода зависит от степени развития растительности, наличия и мощности подстилки (степного войлока) так, что с увеличением фитомассы, проективного покрытия почвы растительностью и мощности подстилки доля физического испарения уменьшается.

Очевидно, что непромывной режим устанавливается прежде всего в экосистемах зоны недостаточного увлажнения, где коэффициент увлажнения Н. Н. Иванова $K_1 < 1$, таких как типичные степи на обыкновенных черноземах, сухие степи на каштановых почвах, полупустыни на бурых пустынно-степных почвах, пустыни на серо-бурых и других пустынных почвах и т. д. В то же время непромывной режим возможен и при $K_1 > 1$, когда, несмотря на

достаточное выпадение осадков, они по тем или иным причинам не доходят до почвы или не впитываются ею.

При непромывном режиме почвенного увлажнения не наблюдается нисходящего выноса веществ за пределы профиля, хотя возможно их перераспределение (нередко, значительное) между различными генетическими горизонтами. В частности, для степных, полупустынных и пустынных экосистем характерно образование в пределах почвенного профиля или в верхней части подпочвенного грунта специфического горизонта аккумуляции гипса ($\text{CaSO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$), который, как считают, маркирует глубину максимального проникновения атмосферных осадков (Роде, Смирнов, 1972, с. 376).

В экосистемах с близким (не глубже 1—3 м от поверхности) стоянием грунтовых вод в условиях жаркого и сухого климата складывается *выпотной* (испарительный) тип водного режима почвы. Для него свойственно преобладание восходящих токов водных растворов, возникающих в результате капиллярного подъема влаги над уровнем грунтовых вод. Когда образующаяся таким образом «капиллярная кайма» достигает зоны обилия корней или даже поверхности почвы в условиях высокой испаряемости начинается усиленный эвапотранспирационный расход почвенной влаги, сопровождающийся явлением гидрогенной аккумуляции, т. е. испарительной концентрацией в почве и на ее поверхности веществ, содержащихся в почвенно-грунтовом растворе. К этой категории относятся: выпадение солей в процессе концентрации испаряющегося раствора (1), осаждение растворенных соединений на имеющихся в почве кислотно-основных (2) и окислительно-восстановительных (3) барьерах. При этом, естественно, порядок аккумуляции солей и других соединений в профиле почвы будет определяться их собственными свойствами (произведение растворимости, подвижность окисленных или восстановленных форм и т. д.) и реализующимся в почве комплексом условий — вертикальными градиентами влажности, кислотности, окислительно-восстановительного потенциала и т. д. Так, при испарении залегающих близко к поверхности высокоминерализованных грунтовых вод сначала в более глубоких слоях выпадает гипс и другие относительно слабо растворимые соли двухвалентных катионов, а легко растворимые соли щелочных элементов (хлориды, сульфаты, гидрокарбонаты) концентрируются в верхних горизонтах почвы или на ее поверхности. Происходящее таким образом засоление почвы может быть как естественным процессом, так и антропогенным (вторичным), если повышение уровня грунтовых вод явилось следствием человеческой деятельности.

В почвах тундровых, лесотундровых, тундрово-степных и некоторых таежных экосистем, развитых на многолетне-мерзлых породах («вечная мерзлота»), господствует особый *мерзлотный* тип водного режима. В зимний период происходит полное промерзание этих почв, а их летнее оттаивание осуществляется на сравни-

тельно небольшую глубину (от нескольких дециметров до 2—3 м). При этом верхняя граница мерзлоты играет роль водоупора, на котором образуется временный водоносный горизонт — так называемая «надмерзлотная верховодка». Сочетание летнего максимума осадков, характерного для арктических и субарктических районов, с низкой испаряемостью и малой глубиной оттаивания часто приводит к переувлажнению почвы и развитию поверхностного заболачивания.

Кроме перечисленных четырех наиболее распространенных типов водного режима почв, а также их подразделений (подтипов) по тем или иным дополнительным признакам известно еще несколько более специфических категорий водного режима, соответствующих специфическим сочетаниям (1) внешних гидрологических факторов, характеризующих крайние условия для уравнивания движения почвенной влаги (X_{51}) (осадки, испарение, приток и отток поверхностных, внутрипочвенных и грунтовых вод), (2) свойств почвы (прежде всего, функций $\Psi_s(W)$ и $K_s(W)$ для различных горизонтов) и (3) свойств растительности (распределение корней $r(z, t)$ и функция корневого водопоглощения $S_w(W, E_0, r)$).

Воздушный режим почвы

Одно из характерных отличий почв от большинства горных пород состоит в их сравнительно высокой пористости, благодаря чему вода, газы и живые организмы (корни растений, почвенные животные и микроорганизмы) имеют возможность проникать между частицами почвы и, таким образом, буквально пронизывать всю почвенную массу. Суммарный объем всех пор между частицами твердой фазы в единице объема почвы называется ее *пористостью* и обозначается через P_0 . Она измеряется в долях единицы или в процентах и может быть вычислена через плотность (объемную массу) почвы ρ_0 и плотность ее твердой фазы ρ_s по формуле

$$P_0 = 1 - \frac{\rho_0}{\rho_s}. \quad (\text{X.55})$$

Величина пористости в естественных почвах варьирует от 25% в наиболее плотных иллювиальных горизонтах до 70% в хорошо разрыхленных корнями и землероями верхних слоях, но в среднем ее значения группируются около 40% в песчано-супесчаных и около 50% в глинисто-суглинистых почвах.

При формировании воздушного режима почвы определяющее значение имеет не столько общая пористость P_0 , сколько так называемая *пористость аэрации*, обозначаемая через A и измеряющая объем свободных пор, не занятых водой, корнями, организмами или заземленным воздухом, по которым осуществляется связь почвенного воздуха с надземной атмосферой экосистемы.

Обозначив через V_0 объем, занимаемый организмами, через A_0 — объем заземленного воздуха, изолированного от общей системы пор аэрации, и через W , как обычно, влажность почвы в расчете на единицу объема, для вычисления пористости аэрации A можно предложить формулу

$$A = P_0 - W - V_0 - A_0. \quad (X.56)$$

Величины V_0 и A_0 в сумме составляют в большинстве почв не более 5% и изменяются относительно медленно. Поэтому, как следует из (X.56), аэрация почвы зависит прежде всего от ее влажности: $A = A(W)$. При увеличении влажности от состояния гигроскопического равновесия с воздухом W_0 (так называемая воздушно-сухая почва) до полной водонасыщенности при влажности W_{\max} пористость аэрации $A(W)$ понижается от своего максимального значения $A_{\max} = A(W_0) = P_0 - W_0 - V_0 - A_0$ до нуля при максимальной влажности W_{\max} .

При сравнении разных почв обычно используется величина аэрации A_c при влажности капиллярного насыщения W_c . Например, в хорошо оструктуренных черноземах пористость аэрации при капиллярном насыщении A_c приближается к 30%, тогда как в солонцах, имеющих крайне неблагоприятные физические свойства, наблюдаются гораздо более низкие величины A_c (7—17%). Отметим, что для большинства сельскохозяйственных культур благоприятной считается аэрация A_c не менее 20%.

Как показывают данные табл. X.17, газовый состав почвенного воздуха существенно отличается от атмосферного, что прежде всего проявляется в отношении содержания кислорода и углекислого газа, а также в изменчивости их соотношения в почвенном воздухе. Кислород поступает в почву из атмосферы главным образом

Таблица X.17
Состав атмосферного и почвенного воздуха, % объема
(Кауричев (ред.), 1976)

Газы	Атмосферный	Почвенный
Азот	78.08	} 78.08—80.24
Аргон	0.93	
Кислород	20.95	20.90—0.0
Углекислый	0.03	0.03—20.0
Другие	0.04	Нет данных

путем диффузии и по мере проникновения в глубь почвенного профиля поглощается при жизнедеятельности организмов и абиотических процессах, в результате чего содержание кислорода в почвенном воздухе $C_{\text{O}_2}(z, t)$ всегда ниже, чем в атмосфере $C_{\text{O}_2}(z, t)$, и убывает с глубиной z . В противоположность кислороду углекислый газ образуется в почве, накапливаясь до высоких концентраций, и выделяется в атмосферу, где его содержание существенно ниже.

Изменение газового состава почвенного воздуха происходит под действием градиентов концентрации газов, температуры и давления, создающихся в почве и на ее поверхности в результате

влияния метеорологических факторов, жизнедеятельности организмов (прежде всего, дыхания), а также специфических внутрипочвенных абиотических процессов (адсорбция — десорбция газов твердой фазой почвы, их растворение и выделение из почвенного раствора, химические реакции с выделением и поглощением газов и т. п.).

По мнению большинства исследователей, ведущим механизмом макроскопического передвижения газов в почве выступает диффузия сквозь поры аэрации (Поясов, 1959). По закону Фика плотность диффузионного потока i -того газа в почве q_i пропорциональна градиенту его концентрации C_i в газовой фазе:

$$q_i = -D_{i,s} \frac{\partial C_i}{\partial z}, \quad (X.57)$$

где $D_{i,s}$ — коэффициент диффузии i -того газа в почве. По сравнению с коэффициентом диффузии в атмосфере $D_{i,a}$ величина $D_{i,s}$ всегда оказывается меньше, часто существенно меньше, так как в почве диффузия газов осуществляется не через всю площадь поперечного сечения, как в атмосфере, а только через поры аэрации.

Установлено, что отношение $\frac{D_{i,s}}{D_{i,a}}$ связано с величиной пористости аэрации A уравнением

$$\frac{D_{i,s}}{D_{i,a}} = a_i A^{b_i}, \quad (X.58)$$

Таблица X.18

Оценки параметров уравнения зависимости относительного коэффициента диффузии газов (D_s/D_a) от аэрации почвы (A): $D_s/D_a = a A^b$ для разных почв
(по Kowalik, 1971)

Почвы	a	b	Автор и год
Равномерно пористые изотропные	0.66	1.0	Penman, 1940
Суглинистые	0.69	1.0	Taylor, 1949
Дерновые	1.0	$\frac{4}{3} - \frac{5}{3}$	Sung—Ho Lai et al., 1976
Сухие, разные	1.0	$\frac{4}{3}$	Millington, 1959
Равномерно-пористые	1.0	$\frac{3}{2}$	Marshall, 1959
Глинистые структурные	1.0	2.0	Bakker, 1968
Различные	2.16	2.0	Buckingham, 1904
Глинистые бесструктурные	3.0	3.0	Bakker, 1968

где a_i и b_i — эмпирические константы, отражающие некоторые свойства почвы (распределение пор по размерам, их извилистость и т. д.). Значения этих коэффициентов для ряда почв, имеющих различные воздушнофизические свойства, представлены в табл. X.18.

Как известно, величина коэффициента диффузии газа в атмосфере возрастает с температурой по формуле

$$D_{i,a}(T) = D_{i,0} \left(1 + \frac{T}{273}\right)^{c_i}, \quad (X.59)$$

где $D_{i,0} = D_{i,a}(0)$ — коэффициент диффузии при $T=0^\circ\text{C}$, а c_i — эмпирическая константа. Значения этих параметров для некоторых газов даны в табл. X.19.

Таблица X.19

Значения параметров уравнения зависимости коэффициента диффузии в воздухе $D_{i,a}$ ($\text{см}^2/\text{с}$) от температуры T_a ($^\circ\text{C}$): $D_{i,a}(T_a) = D_{i,0} (1 + T_a/273)^{c_i}$ для некоторых газов при нормальном атмосферном давлении (Поясов, 1959)

i	Газ	$D_{i,0}$	c_i
1	водород	0.611	1.75
2	кислород	0.178	1.75
3	углекислый газ	0.138	2.00

Комбинируя (X.58) и (X.59), получаем для коэффициента диффузии газа в почве выражение через аэрацию и температуру в следующем виде:

$$D_{i,s}(A, T) = a_i D_{i,0} \cdot A^{b_i} \times \left(1 + \frac{T}{273}\right)^{c_i}. \quad (X.60)$$

Если влияние температуры носит почти линейный характер $(1 + T/273)^{c_i}$ при реальных значениях c_i и T близко к $(1 + c_i T/273)$, то

аэрация влияет значительно сильнее. Действительно, для большинства почв $A < 0,5 < 1$ и $1 < 4/3 < b_i < 5/3$, поэтому с уменьшением аэрации наблюдается быстрое падение коэффициента диффузии.

Среди компонентов почвенного воздуха наиболее динамичными и в то же время существенными для организмов являются кислород и углекислый газ. Рассмотрим методы описания пространственно-временной динамики этих важнейших почвенно-экологических факторов.

Динамика содержания кислорода в почвенном воздухе

При анализе уравнений динамики кислородного режима почвы наиболее естественно оперировать с величиной его абсолютной концентрации в почвенном воздухе, которую мы обозначим через $c_{O_2}(z, t)$ и будем выражать, например, в г O_2 на 1 см^3 почвенного воздуха (г $O_2/\text{см}^3$ п. в.). В то же время для сравнения с атмосферным воздухом удобнее использовать объемную концентрацию

$c_{O_2}(z, t)$ ($\text{см}^3 O_2/\text{см}^3$ п. в.), которая связана с $c_{O_2}(z, t)$ очевидным соотношением:

$$c_{O_2}(z, t) = \rho_{O_2} \cdot C_{O_2}(z, t), \quad (X.61)$$

где ρ_{O_2} — плотность кислорода, при нормальных условиях равная $1.429 \cdot 10^{-3}$ г/ см^3 .

Если в данный момент времени t на глубине z аэрация почвы равна $A(z, t)$ и концентрация кислорода в почвенном воздухе $c_{O_2}(z, t)$, то, очевидно, его содержание в единице объема почвы будет равняться $(c_{O_2}(z, t) \cdot A(z, t))$. Обозначив интенсивность поглощения кислорода в единичном объеме почвы через $S_{O_2}(z, t)$ (г $O_2/\text{см}^3$ почвы), запишем уравнение сохранения для кислорода в почве в виде

$$\frac{\partial (c_{O_2} \cdot A)}{\partial t} = - \frac{\partial}{\partial z} (q_{O_2}) - S_{O_2}. \quad (X.62)$$

Применяя для плотности вертикального потока кислорода сквозь почву уравнение Фика:

$$q_{O_2} = - D_{s,O_2} \left(\frac{\partial c_{O_2}}{\partial z} \right), \quad (X.63)$$

получаем из (X.62) окончательное уравнение динамики концентрации кислорода в почвенном воздухе:

$$\frac{\partial (c_{O_2} \cdot A)}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial z} \left(D_{s,O_2} \frac{\partial c_{O_2}}{\partial z} \right) - S_{O_2}, \quad (X.64)$$

где $A = A(W)$, $D_{s,O_2} = D_{s,O_2}(A, T)$ и S_{O_2} — весьма сложная функция от целого ряда аргументов (W , T , биомассы живых организмов и др.), представляющая наибольший экологический интерес. Кроме того, при рассмотрении функционирования экосистемы существенное внимание заслуживает плотность потока кислорода из атмосферы в почву $q_{O_2}(z, t)|_{z=0}$.

Величина S_{O_2} складывается из затрат кислорода на дыхание корней растений, почвенных животных и микроорганизмов, а также его поглощения при абиотических процессах. Разносторонними исследованиями установлено, что интенсивность поглощения кислорода в почве S_{O_2} зависит от его концентрации в почвенном воздухе C_{O_2} , температуры T_s и влажности почвы W , содержания в ней живых организмов — корней R_s , животных F_s , микроорганизмов M_s , мертвого органического вещества H_s и ряда других факторов, т. е.

$$S_{O_2} = S_{O_2}(C_{O_2}, T_s, W, R_s, F_s, M_s, H_s, \dots). \quad (X.65)$$

Идентификация столь сложной функции от многих переменных — задача чрезвычайно трудная. Поэтому мы рассмотрим лишь частные функции отклика величины S_{O_2} на отдельные факторы.

Зависимость S_{O_2} от концентрации кислорода в почвенном воздухе C_{O_2} описывается кривой Михаэлиса — Ментен:

$$S^*(C) = S^*(C_{\max}) \frac{C}{C_{0.5} + C}. \quad (X.66)$$

В частности, это было установлено Л. Берри (Berry, 1969) для дыхания корней, И. Лонгмюром (Longmuir, 1954) для микроорганизмов, поэтому есть весьма серьезные основания принять формулу (X.66) в качестве общей модели, так как она успешно применялась ко многим ферментативным процессам. Величина $C_{0.5}$, называемая константой Михаэлиса, такова, что $S^*(C_{0.5}) = 0.5 S_{\max}$. Она может быть принята в качестве приблизительной характеристики уровня обеспеченности почвенных организмов кислородом. Так, Р. Лаксмор с соавт. (Luxmoore et al., 1970) установили, что для дыхания корней кукурузы величина $C_{0.5}$ равна $\sim 8\%$, а для корней риса — 16% содержания кислорода в воздухе по объему. По мнению И. П. Гречина и Чэн-юнь Шэна (1960), примерной границей перехода от аэробных к анаэробным условиям, когда наблюдается резкое изменение количества анаэробных микроорганизмов, содержания закисных форм железа, интенсивности разложения органического вещества и накопления подвижных форм фосфатов, в дерново-подзолистых почвах можно считать 5% -ное, а в черноземах — $2,5\%$ -ное содержание O_2 в почвенном воздухе.

В типичном интервале температуры почвы T_s ее влияние на скорость поглощения кислорода в почве удовлетворительно аппроксимируется экспоненциальной зависимостью вида

$$S_{O_2}^*(T_s) = S_{O_2}^*(T_{s,0}) \cdot e^{k_s(T_s) \cdot (T_s - T_{s,0})}, \quad (X.67)$$

где $k_s(T_s)$ — медленно меняющаяся функция температуры, падающая от ~ 0.15 при низких до ~ 0.10 при высоких температурах.

Частная функция отклика скорости связывания кислорода в почве на ее влажность W характеризуется наличием зоны максимума, соответствующей условиям оптимального увлажнения почвы; при более низкой влажности организмы начинают испытывать водный дефицит, а при избыточном увлажнении дыхание ограничивается скоростью микродиффузии кислорода сквозь пленку воды, покрывающую частицы почвы, поверхность корней и микроорганизмов, толщина которой увеличивается с ростом влажности почвы (см. Блэк, 1973, с. 110—115).

Влияние живой биомассы и мертвого органического вещества на величину S_{O_2} можно в первом приближении принять пропорциональным их содержанию в почве:

$$S_{O_2}^*(R_s, F_s, M_s, H_s) = \mu_R \cdot R_s + \mu_F F_s + \mu_M M_s + \mu_H H_s, \quad (X.68)$$

где величины $\mu_R \dots$ уже не зависят от $R_s \dots$ и характеризуют удельную интенсивность потребления кислорода единицей биомассы или гумуса.

Решение уравнения (X.64) при определенном выборе функции $S_{O_2}^*(\dots)$ и тех или иных граничных условиях, например, при заданной концентрации кислорода на верхней ($z=0$) и нижней ($z=z_R$) границах почвы, будет функция $C_{O_2}(z, t)$, описывающая динамику поля концентраций кислорода в почвенном профиле с течением времени.

Для наглядного представления динамики кислородного режима почв прибегают к построению графика изолиний функции $C_{O_2}(z, t)$ так же, как это делалось для азотопа.

Интенсивность поступления кислорода в почву q_{O_2} , выражаемая обычно в объемных или весовых единицах (например, л $O_2/m^2/ч$, г $O_2/m^2/ч$, и т. д.), может непосредственно измеряться в почве специальными методами (Макаров, 1977). Однако осуществление регулярных и достаточно продолжительных измерений подобного рода связано с известными техническими и организационными трудностями. Кроме того, использование данных о поглощении кислорода при оценке интенсивностей соответствующих потоков углерода или органического вещества, которые при экологических исследованиях представляют наибольший интерес, осложняется тем обстоятельством, что количество окислившейся органики и освободившегося углекислого газа существенно зависит от химического состава (степени окисленности) органического субстрата. Как известно, дыхательный коэффициент RQ , равный отношению выделенного количества CO_2 к количеству поглощенного O_2 , равен единице только для глюкозы и других сходных с ней по составу углеводов; для жиров $RQ \approx 0.7$, для белков ≈ 0.8 , тогда как для богатых кислородом органических кислот $RQ > 1$ (например, для яблочной кислоты $RQ = 1.33$). В дополнение к этому в почвах процессы газообмена осложняются химическим и физико-химическим связыванием (выделением) газов. Например, в почвах с щелочной реакцией среды происходит химическое связывание CO_2 с образованием бикарбонатов и последующим выпадением карбонатов, вследствие чего в таких почвах коэффициент RQ бывает порядка 0.3 и ниже. С другой стороны, при развитии анаэробных процессов в почвах с затрудненным газообменом образование CO_2 может протекать без поглощения O_2 , что дает значения $RQ > 1$. Поэтому параллельно с изучением кислородного режима обязательно исследовать динамику содержания в почвенном воздухе углекислого газа.

Динамика содержания углекислого газа в почвенном воздухе

Если кислород создается в наземной части экосистемы и поступает в почву главным образом путем пассивной диффузии, то углекислый газ, напротив, образуется главным образом в почве и на ее поверхности, откуда он также преимущественно диффузионным путем выделяется в атмосферу.

Как и для кислорода, обозначим весовую концентрацию углекислого газа в почве $c_{CO_2}(z, t)$ и объемную концентрацию $C_{CO_2}(z, t)$. Через плотность углекислого газа $\rho_{CO_2} = 1.977$ г/л эти величины связаны соотношением

$$c_{CO_2}(z, t) = \rho_{CO_2} \cdot C_{CO_2}(z, t). \quad (X.69)$$

Коэффициент диффузии CO_2 в почве рассчитывается по формуле

$$D_{CO_2}(A, T) = a \cdot D_{CO_2,0} A^b \left(1 + \frac{T}{273}\right)^2, \quad (X.70)$$

где $D_{CO_2,0} = 0.138$ см²/с — коэффициент диффузии CO_2 в воздухе при $T=0^\circ C$ и давлении 760 мм рт. ст.; a и b — эмпирические константы. Обозначив через $S_{CO_2}(C_{CO_2}, T_s, W, R_s, F_s, M_s, H_s, \dots)$ интенсивность выделения углекислого газа единицей объема почвы, заданную как функция от концентрации кислорода, температуры, влажности, плотностей подземной фитомассы, зоомассы и микробной биомассы, содержания в почве гумуса и других факторов, по аналогии с уравнением (X.64) для кислорода, получим следующее уравнение динамики поля концентраций углекислого газа в почвенном воздухе:

$$\frac{\partial (c_{CO_2} A)}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial z} \left(D_{CO_2, s} \frac{\partial c_{CO_2}}{\partial z} \right) + S_{CO_2}. \quad (X.71)$$

В качестве краевых условий для его решения принимаются постоянные (или изменяющиеся по известному закону) концентрации углекислого газа на поверхности почвы:

$$c_{CO_2}(z, t)|_{z=0} = c_{CO_2}^0 \text{ (или } c_{CO_2}^0(t)) \quad (X.72)$$

и на нижней границе почвенного профиля:

$$c_{CO_2}(z, t)|_{z=z_R} = c_{CO_2}^1 \text{ (или } c_{CO_2}^1(t)). \quad (X.73)$$

Решением уравнения (X.71) с краевыми условиями (X.72) — (X.73) является функция $c_{CO_2}(z, t)$, которую можно представить с помощью графика изолиний, как мы это уже видели на рис. VI.19.

Исключительно важной характеристикой экосистемы служит интенсивность выделения углекислого газа с поверхности почвы в атмосферу, измеряемая величиной $q_{CO_2}(z, t)|_{z=0} = q_{CO_2}^0(t)$. Как и интенсивность потока кислорода в почву q_{O_2} , интенсивность дыхания почвы q_{CO_2} поддается прямому инструментальному измерению с помощью специальных методов (Edwards, Sollins, 1973; Edwards, 1974; Макаров, 1977). Результаты таких измерений в различных экосистемах, примеры которых представлены в табл. X.20, показали существование суточных, сезонных и разноточных изменений скорости дыхания почвы $q_{CO_2}(t)$. Например, для сложного ельника в Эстонии (табл. X.21) наиболее характерен вечерне-ночной максимум и утренне-дневной минимум биологической активности почвы, а в течение сезона максимальные

Таблица X.20

Выделение углекислого газа из почвы (включая подстилку) в атмосферу в экосистемах разных природных зон

Экосистема	Выделение углекислого газа $q_{CO_2}^0$, г CO_2/m^2 за время			Автор и год
	1 час	1 сут	1 год	
Влажная травянистая тундра на торфяной тундровой почве	0.27	6.5	860	Svensson, Veum, Kjelvik, 1975
Сосновый лес	0.13	3.1	1030	Witkamp, Frank, 1969
Ельник сложный на бурой псевдоподзолистой почве	0.20—0.81	6.2—17.2	2100*	Lutsar, Pork, 1977
Смешанный дубово-сосновый лес на гляциальных песках	—	3.5—19.0	3430	Woodwell, Dykeman, 1966
Лес из тюльпанового дерева на иловатом суглинке	—	2.8—26.3	3800	Edwards, Sollins, 1973
Низкотравная прерия на глинистом буром черноземе	0.1—2.6	—	2300	De Jong, Schappert, 1972
Типчакково-птилагростисовая полупустыня на высокогорной бурой пустынно-степной почве	0.01—0.22	0.1—2.6	270*	Мамытов и др., 1962
Холодная кустарниковая пустыня	—	0.1—4.4	78—238	Caldwell, 1974, Caldwell et al., 1974
Пальмовая саванна	—	8.0	1200	Lamotte, 1975
Тропический вечнозеленый герониевый лес на желтоземе	0.13—0.67	4.4—7.5	3200	Зонн, Ли Чен-куэй, 1970
Влажный тропический лес на кислой суглинисто-глинистой почве	0.5—1.5	12.9—36.0	8800*	Odum et al., 1970

* Приближенная численная оценка.

Таблица X.21

Суточная и сезонная динамика выделения CO_2 из бурой псевдоподзолистой почвы под сложным ельником на стационаре Вооремаа, ЭстССР, участок № 1, 1971 г.
(Lutsar, Pork, 1977)

Дата	Интенсивность дыхания почвы в разное время суток, г $\text{CO}_2/\text{м}^2/\text{сут}$						Суточная сумма, г $\text{CO}_2/\text{м}^2/\text{сут}$	Сумма за период, г $\text{CO}_2/\text{м}^2/\text{период}$
	00	04	08	12	16	20		
10.06	.556	.489	.366	.317	.375	.461	10.34	283.8
20.06	.604	.508	.451	.508	.651	.594	13.28	
30.06	.746	.670	.747	.740	.680	.737	17.23	
10.07	.747	.680	.604	.566	.651	.718	15.71	445.2
20.07	.528	.528	.347	.394	.451	.565	11.22	
30.07	.594	.651	.661	.813	.556	.594	15.43	
9.08	.622	.594	.603	.622	.585	.613	14.58	403.5
19.08	.489	.489	.394	.366	.461	.537	10.94	
29.08	.632	.518	.432	.480	.499	.622	12.91	
8.09	.391	.366	.328	.300	.204	.373	8.03	271.7
18.09	.475	.440	.329	.359	.367	.443	9.52	
28.09	.396	.352	.242	.233	.398	.433	8.19	
8.10	.377	.409	.339	.366	.344	.338	8.69	236.8
17.10	.305	.386	.288	.224	.347	.352	7.58	
27.10	.265	.262	.311	.231	.226	.255	6.24	
5.11	.378	.368	.413	.332	.346	.428	9.02	47.7
Среднее	.506	.482	.428	.429	.450	.504	11.18 Сумма	1688.7

скорости выделения почвенной углекислоты были зарегистрированы в середине лета, в период максимальных температур.

Отличный режим почвенного газообмена обнаружен в экосистеме сухой высокогорной степи на бурой пустынно-степной почве (Мамытов и др., 1962). Суточный максимум здесь приходится на середину дня:

Время суток, ч	03	06	09	12	15	18	21	24
Дыхание почвы, мг $\text{CO}_2/\text{м}^2/\text{ч}$	50	75	75	220	220	75	75	50

а в сезонной динамике выделяется весенне-летний максимум биологической активности почвы:

Дата	15.5	7.6	28.6	1.8	1.9	22.10
Дыхание почвы, г $\text{CO}_2/\text{м}^2/\text{сут}$	2.6	2.6	2.5	1.7	0.6	0.1

Как видно из табл. X.20, экосистемы различных биоклиматических поясов имеют разные величины мгновенной интенсивности дыхания почвы от $q_{\text{CO}_2} \approx 100$ в пустынях до $2000 \text{ мг } \text{CO}_2/\text{м}^2/\text{ч}$ и более в некоторых высокопродуктивных автоморфных или гидроморфных экосистемах умеренного и тропического пояса. Однако еще большие различия проявляются при сравнении годовых сумм

потоков углекислого газа из почвы в атмосферу, так как при этом на различия мгновенных скоростей q_{CO_2} накладывается разница в продолжительности периода биологической активности почвы, в результате чего годовые интегралы дыхания почвы в наиболее контрастных экосистемах (например, пустынях и тропических лесах) могут отличаться в 40 и более раз. Даже при близких мгновенных скоростях дыхания почвы, как, например, во влажной арктической тундре (Барроу, Аляска), в высокоотравной прерии (Миссури, США) и во влажном тропическом лесу (Юго-Зап. Китай) вследствие различий в периодах биологической активности почвы (100, 200 и 365 сут соответственно) суммарное годовое выделение углекислоты из почв существенно различается, составляя 920,1675 и 3200 г $\text{CO}_2/\text{м}^2/\text{год}$.

В целом дыхание почвы представляет собой один из наиболее выразительных функциональных показателей наземной экосистемы, который приобретает особо важное значение при разработке проблемы биологической продуктивности экосистем, рассматриваемой во второй части настоящего курса (Федоров, Гильманов, в печати).

АБИОТИЧЕСКИЕ КОМПОНЕНТЫ ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ

Природная вода — вода ручьев и рек, озер и водохранилищ, морей и океанов — представляет собой раствор минеральных солей и органических соединений, в котором обитают организмы и парят, стремясь опуститься на дно, удерживаемые перемешиванием (ветровым, конвективным и др.) и перемещением водных масс (течения, приливно-отливные явления вблизи берегов) распадающиеся тела отмерших организмов.

Основную массу гидросферы нашей планеты образуют воды Мирового океана (95,5% по объему), содержащие огромное количество растворенного (1500 млрд. т $\text{C}_{\text{орг}}$) и взвешенного (30 млрд. т $\text{C}_{\text{орг}}$) органического вещества, из которого на долю живых организмов приходится не более 3 млрд. т $\text{C}_{\text{орг}}$, т. е. порядка 0,15%.

Условия существования жизни в морской и пресноводной среде по целому ряду важнейших абиотических факторов (солнечная радиация, температура, O_2 и др.) довольно близки или по крайней мере сопоставимы.

Эта особенность связана прежде всего с важной ролью явлений, происходящих в водной среде на поверхностях раздела, ибо гидросфера как система существует в определенных границах, взаимодействуя с атмосферой сверху и литосферой внизу. По-видимому, невозможно понять глубоко сущность процессов, происходящих в водных экосистемах, без учета возможного влияния поверхностей раздела, существующих в водной среде, и вне их границ, позволяющих рассматривать водный экотоп как совокупность взаимодействующих подсистем (рис. X.16).

В общем случае абиотическая часть водных экосистем состоит из придонного слоя атмосферы, поверхности раздела вода — воздух, собственно водной толщи (аналогичной «воздушной среде» в наземных экосистемах), поверхности раздела вода — грунт и толщи осадков. Однако если придонной слой воздуха играет важную роль для жизни специфических обитателей поверхностной пленки, — неподвижных и перемещающихся по поверхности пленки (нейстон, от *neip* — плавать) или частично погруженных плавающих (плейстон, от *pleip* — плавать на корабле) организмов, то влияние его на организмы водной толщи в целом менее значительно, чем в наземных экосистемах. Особенно это касается больших экосистем открытых океанических просторов. Наиболее существенная роль поверхности раздела воздух — вода в переносе

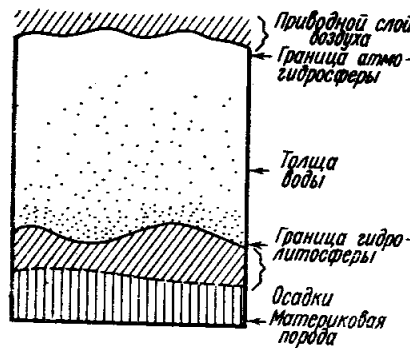


Рис. X.16. Море как система

через эту границу воды в процессе испарения и выпадения атмосферных осадков, а также в переносе и отражении солнечной энергии, падающей на водную поверхность. Эти вопросы будут рассмотрены далее при анализе особенностей «поведения» в водной толще таких важных для жизни гидробионтов факторов, как соленость и солнечная радиация.

Роль придонного слоя воды и поверхности раздела вода — грунт в процессах переноса энергии и вещества имеет непосредственное отношение к взаимодействию морской воды со взвешенным или осевшим на дно твердым веществом и, следовательно, во многом определяет условия существования организмов перифитона (сообщество растительных и животных организмов, не укореняющихся в грунт и населяющих возвышающиеся над дном поверхности — листья растений, тела животных, неровности рельефа, искусственные конструкции) и бентоса (сообщества крупных растений всех типов и макробеспозвочных, укореняющихся в грунт или даже живущих в толще осадков). Вследствие биологической активности донных сообществ состав иловой воды в осадках заметно отличается от химического состава морской воды. При соприкосновении с твердым веществом осадков изменение состава иловых вод может происходить весьма интенсивно. Так, Г. Кюль и Г. Манн (Kuell, Mann, 1966) обнаружили, что во время прилива содержание на пляже в иловой воде серы, кальция и магния падает, а нитратов и фосфатов — возрастает.

В. А. Аникушин (Anicouchine, 1967) предложил математическую модель для распределения растворенных веществ в иловой воде, которая при соблюдении ряда допущений (постоянная ско-

рость седиментации, однородность осадка, постоянный коэффициент диффузии и т. д.) дает хорошее согласование с наблюдениями:

$$\frac{c - c_f}{c_0 - c_f} = \exp \left[z \left(\frac{K}{D} \right)^2 \right], \quad (X.74)$$

где c_f — концентрация насыщения или конечная, z — глубина в осадке, D — коэффициент диффузии.

Однако в целом наши знания относительно химизма взаимодействия морской воды с осадками довольно скромны, и мы не имеем сколько-нибудь систематических, достоверных сведений относительно природы и механизма процессов, ответственных за различия иловых вод и вод толщи.

В настоящее время наиболее полные сведения известны относительно процессов, происходящих в толще морских и пресных вод, вследствие чего действия важнейших абиотических факторов на водные биоценозы будут рассмотрены на примерах, относящихся в основном к экосистемам водной толщи.

Для количественного описания состояния абиотической компоненты экосистемы водной толщи используются разнообразные показатели, из числа которых первостепенное значение имеют: интенсивность солнечной радиации — Q , температура воды — T , плотность воды — ρ , интенсивность циркуляции и перемещения водных масс — V , соленость — S , содержание O_2 и CO_2 . Следует подчеркнуть, что Q , T , V и даже S должны быть рассмотрены в качестве внешних переменных по отношению к водным экосистемам, поскольку эти факторы воздействуют на ту или иную картину динамики экосистемы, не испытывая ответного воздействия, т. е. существенно не видоизменяясь вследствие функционирования экосистемы. По-видимому, концентрации O_2 и CO_2 , соотношение которых не только определяет условия жизни гидробионтов, но и в значительной степени отражает картину процессов синтеза и распада органического вещества в экосистеме, должны рассматриваться, строго говоря, в контексте с прочими элементами экосистемы, образующими ее состав. К числу последних следует отнести прежде всего азот, фосфор и органический углерод, кинетика которых будет рассмотрена во второй части учебника, посвященной изменениям в экосистемах и эволюции экосистем.

РАДИАЦИОННЫЙ РЕЖИМ ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ

Основные пути поступления и расходования тепла в гидросфере перечислены в табл. X.22, и примерный баланс дает общее представление об их относительном значении для различных районов

Таблица X.22

Тепловой баланс Мирового океана

Характер реакции	Широта									
	0°	10°	20°	30°	40°	50°	60°	70°	80°	90°
Поступление тепла, г-кал/см ² в день										
Прямая солнечная радиация с учетом облачности	202	257	267	233	171	107	80	58	44	39
Рассеянная радиация	166	129	106	99	98	95	73	54	41	36
Общее поступление тепла	368	384	373	332	269	202	153	112	85	75
Потери тепла, г-кал/см ² в день										
Эффективная обратная радиация	118	134	144	143	133	116	121	126	131	137
Теплота испарения	164	170	160	125	78	36	13	13	6	0
Конвекция	45	45	40	35	20	20	20	20	20	20
Общие потери тепла	327	349	360	338	278	214	177	159	157	157
Разность между поступлением и потерями	+41	+35	+13	-6	-9	-12	-24	-47	-72	-82

Мирового океана. Совершенно очевидно, что главным источником тепла является солнечная энергия, которая поступает на поверхность Земли как прямая и рассеянная радиация. Как видно из таблицы, количество прямой радиации (т. е. при безоблачном небе) на единицу площади существенно зависит от географической широты места, определяющей высоту Солнца над горизонтом. По этой же причине прямая солнечная радиация зависит от времени года и суток, а также от высоты места над уровнем моря. Рассеянная солнечная радиация возникает за счет рассеяния света мельчайшими частицами, размеры которых близки к молекулярным. В атмосфере таковыми оказываются прежде всего пары воды, которые в зависимости от колебательного движения луча могут приходить в движение, вследствие чего луч поглощается или отбрасывается (рассеивается). Величина рассеивания, согласно закону Рэлея, находится в обратном отношении четвертой степени длины волны. Но так как отношение длин волн синей и красной областей спектра $\frac{\lambda_{\text{синего}}}{\lambda_{\text{красного}}} = 1,77$, то разница в рассеивании их равняется $(1,77)^4 = 9,8$, т. е. составляет порядок, вследствие чего чистое небо и чистая вода окрашены в сине-голубой цвет. В общем случае цвет воды определяется по В. В. Шулейкину (Давыдов, Дмитриева, Конкина, 1973) эмпирическим отношением диффузного (внутреннего) светового потока, выходящего из толщи (Q_m), к световому потоку, падающему на поверхность

Таблица X.23

Средние количества солнечной и воздушной радиации, ежемесячно поступающей на поверхность океана в различных районах, (в г-кал)/(см²·мин)

Широта	Долгота	Месяц											
		январь	февраль	март	апрель	май	июнь	июль	август	сентябрь	октябрь	ноябрь	декабрь
60° с. ш.	7° в. д. — 56° з. д.	0.002	0.053	0.125	0.207	0.272	0.292	0.267	0.212	0.147	0.074	0.006	0
60° »	135° — 170° з. д.	0.005	0.078	0.155	0.208	0.269	0.260	0.242	0.185	0.127	0.077	0.015	0
52° »	10° з. д.	0.048	0.089	0.148	0.219	0.258	0.267	0.251	0.211	0.160	0.104	0.062	0.041
52° »	129° з. д.	0.053	0.091	0.135	0.185	0.246	0.250	0.230	0.214	0.158	0.097	0.058	0.039
42° »	66° — 70° з. д.	0.094	0.138	0.212	0.272	0.306	0.329	0.302	0.267	0.230	0.174	0.115	0.086
42° »	124° з. д.	0.100	0.151	0.210	0.286	0.331	0.360	0.320	0.274	0.231	0.174	0.113	0.029
30° »	65° — 70° з. д.	0.146	0.165	0.238	0.285	0.317	0.310	0.301	0.282	0.239	0.188	0.169	0.142
30° »	128° — 130° в. д.	0.141	0.153	0.199	0.241	0.258	0.238	0.256	0.260	0.219	0.178	0.153	0.135
10° »	61° — 69° з. д.	0.254	0.276	0.299	0.305	0.272	0.276	0.285	0.292	0.287	0.269	0.248	0.239
10° »	116° в. д. — 80° з. д.	0.226	0.257	0.292	0.278	0.255	0.239	0.240	0.242	0.247	0.237	0.224	0.219
0° »	7° — 12° в. д.	0.239	0.248	0.244	0.230	0.210	0.196	0.188	0.194	0.220	0.240	0.239	0.235
0° »	48° з. д. и 170° в. д.	0.261	0.265	0.282	0.297	0.309	0.300	0.300	0.340	0.366	0.362	0.339	0.278
10° ю. ш.	14° в. д. 36° — 38° з. д.	0.329	0.328	0.301	0.254	0.219	0.206	0.232	0.278	0.312	0.324	0.317	0.320
10° »	72° — 171° в. д.	0.290	0.308	0.315	0.289	0.266	0.253	0.269	0.305	0.332	0.313	0.301	0.303
30° »	17° и 116° в. д.	0.452	0.406	0.340	0.254	0.186	0.148	0.166	0.214	0.274	0.362	0.401	0.430
30° »	110° з. д.	0.380	0.330	0.260	0.209	0.162	0.130	0.145	0.176	0.237	0.321	0.340	0.390
42° »	73° з. д. — 147° в. д.	0.343	0.297	0.223	0.154	0.104	0.085	0.092	0.135	0.187	0.264	0.310	0.348
52° »	58° з. д.	0.289	0.237	0.167	0.112	0.062	0.039	0.049	0.097	0.150	0.222	0.273	0.302
62° »	45° з. д.	0.213	0.171	0.105	0.056	0.011	0	0.003	0.054	0.111	0.156	0.204	0.221

(Q_0):

$$\frac{Q_m}{Q_0} = \frac{\frac{1}{2} \cdot \frac{a}{\lambda^4}}{m_{(1)} + \frac{1}{2} \cdot \frac{a}{\lambda^4}}, \quad (X.75)$$

где $\frac{a}{\lambda^4}$ — коэффициент рассеяния, $m_{(1)}$ — коэффициент поглощения.

Прямая радиация усиливается за счет отраженного или рассеянного света, которая может составлять до 20% от общей энергии. Для организмов водной толщи наибольшее значение имеет оценка радиационного потока как общего количества энергии, поступающей за сутки или за более продолжительное время. В среднем поверхность Земли получает 0.485 г/кал/см² в минуту или около 700 г/кал/см² в течение дня. Средние количества общего количества радиации, ежемесячно поступающей на поверхность океана в различных районах, приведены в табл. X.23. При достижении водной поверхности меньшая часть потока солнечной радиации будет отражена в атмосферу (отраженная радиация), а большая — проникает в воду. Полевые наблюдения показывают, что в летнее время от поверхности воды отражается или рассеивается от 5 до 6%, а в зимнее время — до 10% от общего количества поступающей радиации (Davis, 1941; Johnsson, 1946).

Свет, проникающий сквозь водную поверхность, постепенно затухает благодаря поглощению и рассеянию его самой водой, растворенными в воде веществами и взвешенными в ней частицами. Распространение радиации в воде подчиняется общему закону ослабления радиации:

$$Q_z = Q_0 \cdot e^{-k \cdot L_z}, \quad (X.76)$$

или

$$\ln Q_0 - \ln Q_z = k L_z, \quad (X.77)$$

где Q_0 — интенсивность луча, достигшего поверхности воды, Q_z — интенсивность на глубине Z ; L_z — расстояние от поверхности до глубины; k — коэффициент затухания, отражающий % соотношения пропущенного водой света к исходному, согласно

$$k = \frac{\ln Q_0 - \ln Q_z}{L_z}. \quad (X.78)$$

Следует отметить, что экспериментальное определение коэффициента затухания в различных природных водах отражает, помимо собственного поглощения света водой, также и поглощение растворенных и взвешенных в природной воде веществ. Поэтому определение коэффициента затухания согласно (X.78) в сущности дает суммарное значение

$$k = k_w + k_d + k_s, \quad (X.79)$$

где k_w — коэффициент затухания, связанный с рассеянием света молекулами воды и зависящий от длины лучей ($k_w = 0,000156 : \lambda^4$),

k_d — с растворенными окрашивающими воду соединениями, k_s — с взвешенными в воде частицами.

Поэтому формула (X.76) может быть переписана в более корректном виде как

$$Q_z = Q_0 \cdot e^{-k_w(z)} \cdot e^{-k_d(z)} \cdot e^{-k_s(z)} = Q_0 \cdot e^{-(k_w + k_d + k_s)z}, \quad (X.80)$$

так как свет проходит через природную воду, содержащую взвешенные частички и окрашивающие ее растворенные вещества.

На рис. X.17 приведено выраженное в % поглощение радиации разной длины волны в штате Висконсин (James, Birge, 1938) ответственными за поглощение света компонентами экосистемы.

С увеличением в воде количества взвешенных частиц и мелких организмов планктона возрастает коэффициент затухания и, следовательно, падает прозрачность природной вод (F), под которой понимается отношение светового потока на глубине z , т. е. Q_z к потоку, вошедшему в воду Q_0 :

$$F = \frac{Q_z}{Q_0} = e^{-kL(z)}. \quad (X.81)$$

Из формулы (X.81) видно, что ослабление светового потока с глубиной подчиняется экспоненциальному закону. Общеизвестно, что для хлорофиллсодержащих растений одним из важнейших факторов, определяющих скорость фотосинтеза, является свет. Поэтому новообразование первичного органического вещества в водоемах происходит главным образом в поверхностных, хорошо освещенных горизонтах. С глубиной наблюдается затухание светового потока, вследствие чего интенсивность фотосинтеза снижается. На некоторой глубине скорость поглощения углекислоты при фотосинтезе уравнивается выделением ее в процессе клеточного дыхания растений. Соответствующая этой глубине освещенность определяет положение в водоеме так называемой компенсационной точки (Sverdrup et al., 1957). По Е. Стиману Нильсену (Steeman Nielsen 1952) интенсивность света в компенсационной точке равна 1% потока энергии, проходящей через поверхность воды ($F=0.01$).

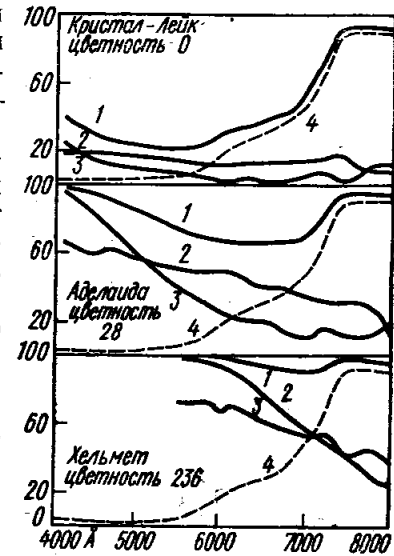


Рис. X.17. Процентное поглощение радиации волн разной длины в водах трех озер штата Висконсин.

1 — общее поглощение; 2 — поглощение за счет взвесей; 3 — поглощение растворенными окрашивающими веществами; 4 — дистиллированной водой

Принято считать положение компенсационной точки границей продукционного слоя воды в водоеме (эвфотическая, или фитальная зона), хотя фотосинтез возможен и в более глубоких горизонтах, вплоть до так называемой критической глубины, определяемой границей проникновения света. Мощность зоны фотосинтеза в пресноводных бассейнах в целом уступает таковой в морях и открытом океане. В сводке С. А. Зернова (1949) приведены данные о прозрачности вод ряда пресных и морских водоемов. Правда, эти данные получены с помощью диска Секки (белого металлического диска диаметром 30 см), который при опускании на глубину внезапно перестает быть видимым, отмечая в момент исчезновения глубину, куда проникает примерно 5% солнечной радиации, достигающей поверхности воды (Yoshimura, 1938). Существует эмпирическая зависимость, связывающая глубину исчезновения диска Секки (P) с коэффициентом затухания интенсивности света в приподной воде:

$$k = 1,7 \cdot P, \quad (X.82)$$

которую можно использовать при довольно грубых расчетах k .

Таблица X.24

Прозрачность ряда пресноводных и морских бассейнов (по диску Секки)

Пресноводный бассейн	Глубина в метрах	Морской бассейн	Глубина в метрах
Байкал	40	Саргассово море	66,5
Альпийские озера	16—20	Средиземное море	30 (21—60)
Северогерманские озера	до 10	Черное море	20 (19,2—29)
Водоохранилища	1—2	Балтийское море	13
Водоохранилища при цветении	0,3	Белое море	8

В таблице X.24 приведены сведения по прозрачности ряда пресноводных и морских бассейнов.

В целом можно отметить, что средняя толщина эвфотической зоны изменяется в зависимости от географической широты, определяющей угол падения солнечного света на поверхность воды. В высоких широтах Северного Ледовитого океана продукционный слой простирается в среднем до 20 м (Ширшов, 1937). В бореальных зонах эвфотическая зона доходит в среднем до глубины 50 м (Семина, 1955), тогда как в тропиках мощность зоны фотосинтеза достигает 100 м и более (Magufo, 1954).

Помимо постоянно существующего ограничения процесса фотосинтеза по глубине, связанного с поглощением и рассеянием света в водной толще, возможно проявление лимитирующего действия света в поверхностных слоях, вызванное сезонными изменениями

условий радиации в высоких и средних широтах. Так, например, в бореальных морях, по данным П. П. Ширшова (1936, 1937, 1938) и В. Г. Богорова (1938, 1939), важнейшим условием весенней вспышки фитопланктона и связанного с ней весеннего пика продукции является количество света. Наконец, влияние света на процесс новообразования органического вещества можно рассматривать с точки зрения его спектрального состава. Еще в 1937 г. работами П. Дженкина (Jenkin, 1937) было показано, что, начиная с определенной глубины, интенсивность фотосинтеза водорослей прямо пропорциональна суммарной энергии света независимо от его спектрального состава. Несомненно, что это наблюдение связано с явлением хроматической адаптации, т. е. способности клеток фитопланктона к изменению спектральных характеристик пигментов, позволяющей фитопланктонному сообществу в целом использовать энергию света любой длины волны в диапазоне 3800—7000 нм (Talling, 1957; Strickland, 1958. Jorgensen, Steemann-Nielsen, 1965).

Это обстоятельство значительно упрощает изучение зависимости фотосинтеза от интенсивности света, поскольку позволяет ограничиться регистрацией изменения суммарного потока лучистой энергии с глубиной независимо от наблюдаемого в этих условиях изменения в спектральном составе света. Не случайно поэтому вопрос о количественной связи между первичной продукцией и условиями освещения в водоеме оказался одним из наиболее разработанных к настоящему моменту времени (MacAllister et al., 1964). Рядом авторов (Steemann-Nielsen, 1952; Ryther, Yentsch, 1957; Vollenweider, 1958, 1960) было предложено несколько моделей, дающих более или менее сравнимые результаты.

При построении моделей в качестве упрощающих предпосылок было принято, что в момент измерения продуктивности такие важнейшие параметры, как плотность фитопланктонных популяций, ослабление света, температура и так далее не меняются во времени. Фактически все предложенные модели являются различными приближенными решениями двух интегралов, один из которых

$$\Sigma p(t) = \int_0^{\infty} p_z \cdot dz \quad (X.83)$$

дает величину продуктивности под единицей поверхности в момент времени t , а второй

$$\Sigma p(t_2 - t_1) = \int_{t_1}^{t_2} \int_0^{\infty} (p_z \cdot dz) \cdot dt \quad (X.84)$$

дает величину дневной продукции за день (с момента времени t_1 до t_2).

В формулах (X.83) и (X.84) $p(t)$ — продуктивность под единицей поверхности ($гС/м^2$) в единицу времени; $p(t_2 - t_1)$ — продукция

на глубине z , измеренная в малом интервале времени (от t_1 до t_2).

Общее решение приведенных выше интегралов дано в форме уравнения (Talling, 1957; Vollenweider, 1960):

$$\Sigma p = F_0 \cdot \frac{P_{opt}}{K}, \quad (X.85)$$

где P_{opt} — продукция в единице объема ($г С/м^3$) при световом оптимуме, F_i — некоторая функция, зависящая от исходной интенсивности света, прошедшего через поверхность воды, K — коэффициент ослабления светового потока в воде, $м^{-1}$.

Решения для $F(i)$ с подробным их сопоставлением можно найти в работе Р. Волленвейдера (Vollenweider, 1965).

Рассмотренные выше уравнения являются решениями первого интеграла, т. е. относятся к расчету скорости продуцирования органического вещества в некоторый фиксированный момент времени как функции J'_o/J'_k .

Для оценки дневной продукции следует вычислить второй интеграл во временном интервале t_2-t_1 . Сложность решения этого интеграла обуславливается непрерывным изменением одномоментных характеристик продуктивности (первый интеграл) при изменении внешних условий в том же интервале времени.

Р. Волленвейдером (Vollenweider, 1965) было предложено два способа расчета второго интеграла, один из которых основан на суммировании скоростей продуцирования, определенных за короткие интервалы времени, а другой основан на предположении, что продукция достигает максимума (P_{opt}) в полдень ($t=0$) при максимальной освещенности, а падение ее в остальное время суток пропорционально изменению интенсивности света.

Важность рассмотренных выше работ относительно влияния светового фактора на продуктивность тем более велика, что из нее следуют практические выводы о продолжительности экспозиции опытов по определению первичной продукции и приуроченности измерений к определенному отрезку времени светового дня.

На основе своих экспериментов Р. Волленвейдер и А. Науверк (Vollenweider, Nauwerk, 1961) заключили, что во избежание потерь C^{14} вследствие различных реакций катаболизма время измерения продукции не должно превышать 4—6 ч.

При этом в каждом конкретном случае продолжительность экспозиции должна выбираться в соответствии с определяемой по календарю длиной светового дня. Для этого световой день делят на пять равных отрезков времени (периоды) и производят оценку величины продукции в течение второго и третьего периодов. В этот интервал времени определяется примерно 55—60% дневной продукции с ошибкой $+10\%$.

ТЕМПЕРАТУРА ВОДЫ

Соотношение количества тепла, поступающего в воду и теряемого водой в результате различных тепловых и динамических процессов, называют тепловым бюджетом или тепловым балансом (Давыдов, Дмитриева, Конкина, 1973). Уравнение теплового баланса с учетом основных факторов, определяющих приход и расход тепла в водном бассейне, записывается как

$$\pm Q = Q(c)_1 \pm Q(\text{эф})_2 \pm Q(n)_3 \pm Q(t.o)_4 \pm Q(l)_5 \pm Q(\text{ст})_6 \pm Q(o)_7 \pm Q(\text{адв})_8 - Q(xб)_9 \pm Q(p)_{10} \pm Q(Z)_{11}, \quad (X.86)$$

где $Q(c)$ — суммарная солнечная радиация, проникающая через водную поверхность в водную толщу;

$Q_{\text{эф}}$ — тепло, получаемое или теряемое водными массами в результате эффективного излучения, которое представляет собой разность между длинноволновым (тепловым) излучением поверхности моря и встречным тепловым излучением атмосферы;

Q_n — тепло, затрачиваемое на испарение и приобретаемое при конденсации;

$Q_{\text{то}}$ — тепло, получаемое и теряемое водой в результате турбулентного (контактного) теплообмена с воздухом;

Q_l — тепло процессов ледообразования и таяния льда;

$Q_{\text{ст}}$ — тепло материкового стока;

Q_o — тепло атмосферных осадков;

$Q_{\text{адв}}$ — тепло, получаемое в результате водообмена (течения);

$Q_{xб}$ — тепло, возникающее при химических реакциях и биологических процессах;

Q_p — тепло, возникающее в результате процессов радиоактивного распада в толще воды;

Q_z — тепло, поступающее со дна моря из глубины Земли.

Главными источниками тепла в гидросфере (по условию $Q(c) > \sum_{i=2}^{11} Q_i$) оказывается прямая и рассеянная солнечная радиация.

Солнечное тепло поглощается тонким поверхностным слоем, нагревая воду. Однако из-за малой теплопроводности воды тепло почти не передается на глубину. Поэтому основная масса тепла от поверхности к нижележащим слоям происходит главным образом путем вертикального перемешивания (ветрового, конвективного и турбулентного в пресных сравнительно мелководных водоемах), а также за счет переноса тепла глубинными течениями (в морских водах).

Слой воды, в котором проявляются сезонные колебания термических характеристик, называется деятельным слоем моря. В ре-

зультате взаимодействия основных факторов (см. уравнение X.86), определяющих приход и расход тепла в деятельном слое моря, происходит изменение его теплосодержания, которое может быть рассчитано по формуле

$$\Delta T_t = C_p \cdot h \cdot \bar{\Delta t}, \quad (X.87)$$

где ΔT_t — изменение содержания тепла за некоторый промежуток времени, $\bar{\Delta t}$ — изменение средней температуры в деятельном слое за тот же промежуток времени, C — теплоемкость воды, ρ — плотность воды, h — толщина деятельного слоя (в см).

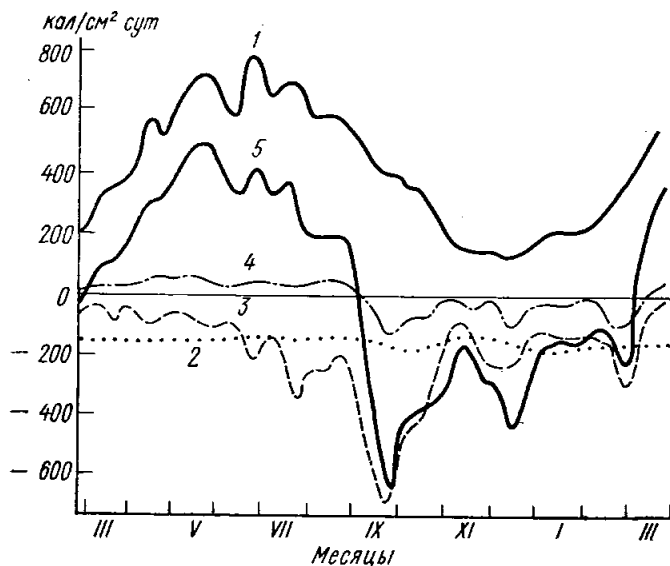


Рис. X.18. Тепловой баланс Черного моря (по Богуславскому).

1 — солнечная радиация; 2 — эффективное излучение поверхности моря; 3 — потеря тепла на испарение; 4 — конвективный (контактный) теплообмен между морем и атмосферой; 5 — полный тепловой баланс моря (алгебраическая сумма ординат всех четырех кривых)

На рис. (X.18) по ряду составляющих компонент теплового баланса вычерчен (по Богуславскому) годовой ход баланса деятельного слоя Черного моря (цит. по В. В. Шулейкину, 1962).

Вследствие экспоненциального поглощения водной толщей поступающей из атмосферы солнечной радиации нагревание воды также должно следовать экспоненте. Однако из-за испарения, охлаждающего поверхностный слой (благодаря чему возникает конвективное перемешивание воды), и ветровых течений, способствующих турбулентному перемешиванию (благодаря чему проис-

ходит передача тепла в нижележащие слои), распределение температуры по глубине в глубоких стоячих водоемах (озерах, водохранилищах) принимает весьма характерную форму (рис. X.19), отражающую термическую стратификацию (слоистость, неоднородность) водной толщи.

Вся масса воды в таких достаточно глубоких озерах разделяется на два слоя: верхний, прогретый с более или менее одинаковой температурой, выравниваемой вследствие перемешивания (эпилимнион), и нижний, глубокий, сохраняющий холодные «весенние» воды с плавным изменением температуры и относительно спокойной водой (гиполимнион). Между теплыми и холодными слоями возникает промежуточный, сравнительно тонкий слой с резким падением температуры (в пределах которого градиент падения температуры превышает 1°C на метр глубины и достигает иногда значений $8-10^\circ\text{C}$), именуемый слоем температурного скачка, или термоклином.

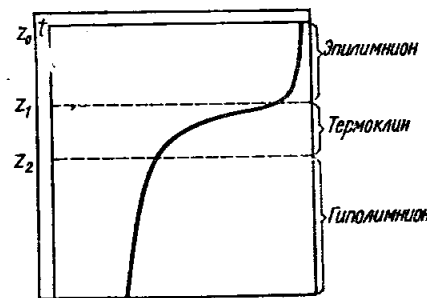


Рис. X.19. Типичный профиль термической стратификации

По мере летнего прогревания водоема происходит «заглубление» термоклина и к осени может наблюдаться полный прогрев толщи воды, если слой скачка «погружается» на дно и кривая вер-

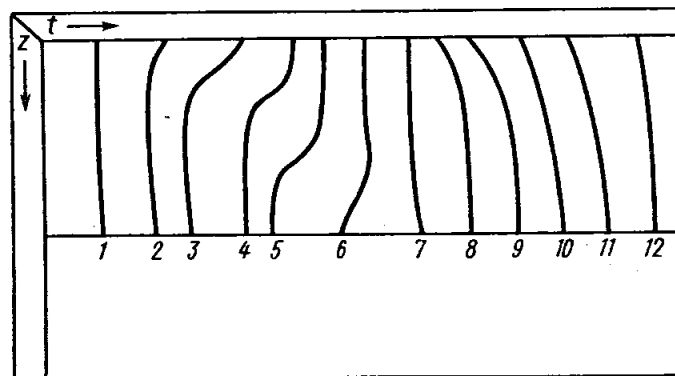


Рис. X.20. Схематическое изображение хода сезонной температурной стратификации в озере умеренного пояса.

1 — весенняя гомотермия; 2-6 — формирование и заглубление зоны температурного скачка; 7 — осенняя гомотермия; 8-12 — зимнее охлаждение толщи вод

тикального падения температуры с глубиной приобретает плавный характер (осенняя изотермия).

Схема типичного сезонного изменения температуры с глубиной для озер умеренного климата приведена на рис. X.20.

В природной воде молекулы воды и растворенных в воде веществ находятся в состоянии непрерывного беспорядочного перемещения (трансляционного движения). При наличии градиента потенциала, определяемого градиентом температуры или концентрации какого-либо вещества, эти трансляционные движения частиц в целом перестают быть совершенно беспорядочными, и каждая из них начинает перемещаться в *предпочтительном* направлении.

В этом случае движение каждой частицы может рассматриваться на молекулярном уровне как индивидуальное по отношению к соседним частицам, т. е. как результат диффузии.

Коэффициент диффузии D определяется из уравнения первого закона диффузии Фика (= уравнение молекулярной диффузии):

$$q = -D \frac{\partial c}{\partial z}, \quad (\text{X.88})$$

где поток вещества (q) равен количеству определенного вещества, проходящего через единицу плоскости (перпендикулярной направлению потока!) в единицу времени и выраженного в моль/(см²·с), а $\frac{\partial c}{\partial z}$ — градиент концентрации потока, выраженный в моль/(см³·см).

Свердруп и др. (Sverdrup et al., 1957) отмечают, что значение D для воды изменяется мало в области значений температуры и солености, представляющих интерес для океанографии. Значение чистой воды при 25°C составляет всего лишь 2,57·10 см²/с, вследствие чего значение массопереноса при диффузионных процессах в природной воде не представляется сколько-нибудь существенным.

По сравнению с диффузионным механизмом гораздо более значительную роль в процессах переноса (обмена) количества движения, тепла, взвешенных частиц и других играет турбулентное движение жидкости, которое характеризуется сложными криволинейными траекториями и вихрями потока с непрерывными изменениями направления и скорости течения в каждой точке потока. Турбулентное движение представляет собой статистический процесс случайных движений отдельных объемов воды, в результате которого происходит интенсивное перемешивание водных масс, а следовательно, и обмен всеми свойствами, носителем которых является масса, — количеством движения, растворенными солями, веществами и газами, а также теплом и взвешенными частичками (детритом и организмами планктона). Турбулентный

обмен происходит во всех направлениях, но особую важность приобретает он при вертикальных перемещениях, поскольку градиенты горизонтальных характеристик в гидросфере значительно ниже вертикальных.

Таким образом, в самом общем виде турбулентное перемешивание (обмен), приводящее к перемещению в движущемся турбулентном потоке содержащихся в воде растворенных соединений, взвешенных минеральных и органических частиц, а также присущих воде свойств (количестве тепла, движения и др.), может быть записана в форме уравнения для плотности потока турбулентной диффузии:

$$q_i = -k_i \frac{\partial C_i}{\partial z}, \quad (\text{X.89})$$

где q_i — поток i -той субстанции (растворенные соли и вещества, количество движения, взвешенные частицы, тепло) в единицу времени через единицу площади, C_i — ее объемная концентрация; $\frac{\partial C_i}{\partial z}$ — вертикальный градиент субстанции, k_i — турбулентный коэффициент обмена.

В таблице X.25 приведены порядки величин коэффициентов турбулентного обмена количеством движения, тепла и солей (Жуков, 1976).

Передача тепла в глубокие слои гидросферы фактически может быть рассмотрена на уровне диффузионного механизма, если роль субстанции в уравнении (X.89) выполняет теплосодержание, роль C_i — температура T_b . Тогда

$$q_T = -A_b \cdot \frac{\partial T_b}{\partial z}, \quad (\text{X.90})$$

где q_T — поток тепла в единицу времени через единицу площади, выраженного в кал/(см²/с), $\frac{\partial T_b}{\partial z}$ — вертикальный градиент температуры, A_b — коэффициент теплопроводности.

Знак минус в уравнениях (X.89) и (X.90) указывает, что поток вещества и тепла положительны при отрицательном градиенте, т. е. происходит в направлении выравнивания градиента.

$$\text{При } \frac{\partial T_b}{\partial z} = -1$$

$$Q = A_b, \quad (\text{X.91})$$

Таблица X.25

Порядки величин коэффициентов обмена k_i (м²/с)

Процесс	Вертикальный крупномасштабный турбулентный обмен	Молекулярный обмен
Обмен:		
количеством движения	10 ⁻² —10 ⁻³	10 ⁻⁶
количеством тепла	10 ⁻³ —10 ⁻⁴	10 ⁻⁷
количеством солей или другой примеси	10 ⁻³ —10 ⁻⁴	10 ⁻⁹

т. е. коэффициент теплопроводности представляет собой поток тепла, проходящего в 1 с через площадку 1 см² при изменении температуры на 1°С в слое толщиной 1 см.

Повышение температуры, происходящее в единице объема в результате притока тепла, равного A_b (см. уравнение X.90), называется коэффициентом температуропроводности (a), который связан с A_b соотношением

$$a = \frac{A_b}{\rho \cdot C_p}, \quad (\text{X.92})$$

где ρ — плотность воды, C_p — ее удельная теплоемкость, которая выражается в кал/(г·град), а произведение $\rho \cdot C_p$ — объемная теплоемкость. Вследствие того что плотность ρ и теплоемкость C_p близки к единице, можно принять, что

$$a \approx A_b. \quad (\text{X.93})$$

При этом условии коэффициенты теплопроводности и температуропроводности равны по абсолютной величине, но имеют разные размерности: A_b — кал/(см·с·град), a — (см²/с).

Значение A_b чистой воды при 20°С равна $1.45 \cdot 10^{-3}$ кал/(см·с·град). Оценки величин коэффициентов A_b природной воды приведены в табл. X.26.

Перенос субстанций и характеристик при турбулентном обмене приводит к их изменению в различных направлениях. Эти изменения характеристик по вертикали в единице массы воды описываются дифференциальным уравнением обмена, универсальным для всех характеристик, которые при ряде упомянутых выше допущений ($\rho=1, C_p=1$) может быть записано в общем виде:

$$\frac{\partial c}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial z} \left(A \cdot \frac{\partial c}{\partial z} \right) \quad (\text{X.94})$$

при размерности см²/с для a .

Это уравнение обмена для изменения температуры выражается уравнением теплопроводности при подставке вместо q температуры T :

$$\frac{\partial T_b}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial z} \left(a \cdot \frac{\partial T_b}{\partial z} \right), \quad (\text{X.95})$$

где a — коэффициент температуропроводности.

Известно, что параметры C_b и A_b мало зависят от плотности воды ρ . Более отчетливая связь прослеживается между величинами значениями коэффициентов турбулентной теплопроводности и площадью изученных озер (табл. X.26). Площадь озер, как правило, прямо скоррелирована с длиной пути ветра над поверхностью воды, от которой зависит количество энергии, затрачиваемой на развитие турбулентности. Поэтому значения A_b могут колебаться значительно в пределах двух-трех порядков (от $0.2 \cdot 10^{-2}$ до 310^{-2} (г·см·с)) в зависимости от рассматриваемой глу-

Таблица X.26

Коэффициенты турбулентной теплопроводности, вычисленные по переносу тепла в гипolimнионе различных озер

Озеро	Площадь, км ²	Максимальная глубина, м	Глубина на станции, м	Рассматриваемая глубина, м	Рассматриваемый период	$A, \text{ г/см/с} \times 10^{-2}$
Хольсфюрд, Норвегия	121	295	295	100	26.VI—26.IX	310
Женевское, Швейцария (главный плес)	503	303	285	100	21.VI—23.X	190
Лох Ломонд, Шотландия	71	195	185	56	22.IX—14.XI	53
Уиндермир, Англия (северный плес)	8.2	67	55	30	14.VI—13.IX	39
(южный плес)	6.7	44	30	15	6.VI—20.IX	9
Мендота, Висконсин	39	25.6	23.5	12	15.VI—15.VIII	7
Максикаки, Индиана	7.5	27	26	18.5	17.VII—28.IX	7
Кизакико, Япония	1.4	29	25	15	VI—VIII	5
Нижнее Лунцское, Австрия	0.68	34	32	20	29.IV—29.VI	5
Иствайт Уотер, Англия	1.0	16	14	12	VII—VIII	3
Шлейнзе, Бавария	0.15	11.6	11.6	11	IV—VIII	2

бины, времени сезона и даже способа вычисления (см. подробнее, Хатчинсон, 1969, гл. III).

Несмотря на приближенный характер вычислений величин A_b и условность допущения постоянства ρ , уравнение теплопроводности в целом дает удовлетворительное описание изменения температуры по сезону на любом произвольно выбранном горизонте z . Из-за высокой теплоемкости воды суточные колебания температур на поверхности морей и океанов не превышают 1°С (в среднем 0.2—0.3°С). С глубиной суточные колебания температуры прослеживаются до 25—30 м. Однако их амплитуда настолько мала по абсолютной величине, что для правильного описания воздействия температуры на поведение и динамику водных биоценозов их влиянием (в отличие от наземных экосистем) можно пренебречь.

Более значительные колебания температуры поверхностных вод наблюдаются от месяца к месяцу в течение года. Как видно из табл. X.23, колебания температуры зависят от географической широты места, достигая максимальных различий в умеренном поясе между 40° и 30°: в северном полушарии — 12°С, в южном — 8°С.

В морях годовые колебания еще более значительны, достигая в Белом и Средиземном — 14°С, Балтийском и Черном (в средней части) — 17°С, Черном (северная часть) — 24°С, морях Тихого океана (у берегов Азии) и северо-западной части Атлантики (к югу от Ньюфаундленда) — 30°С.

Годовые колебания могут прослеживаться до глубины 300—600 м, вследствие чего вертикальный профиль температуры харак-

теризуется наличием высоких градиентов в слое скачка, как это отмечалось выше при описании стратификации озер. Положение термоклина существенно зависит от широт и процессов перемещения водных масс морскими течениями. Однако значительные изменения температуры в целом наблюдаются только до глубины 800—1000 м.

Наблюдаемые по сезону абсолютные величины изменения температур существенно влияют на активность и распределение гидробионтов. Температура оказывает непосредственное воздействие на интенсивность обмена гидробионтов, регулируя скорость биологических процессов у холоднокровных организмов. Температурный коэффициент Вант-Гоффа отражает эмпирически найденное правило: с ростом температуры на 10°C скорость химических реакций возрастает в 2—3 раза:

$$Q_{10} = \left(\frac{K_2}{K_1} \right)^{\frac{10}{t_2 - t_1}}, \quad (\text{X.96})$$

где K_1 и K_2 — скорости процессов при температурах t_1 и t_2 соответственно.

Работами А. Крога и его сотрудников (Kroggh, 1914, 1916; Ege, Kroggh, 1915, 1916) было показано, что зависимость интенсивности обмена от температуры у представителей животных ряда классов (от беспозвоночных до рыб) подчиняется общей количественной закономерности, которая эмпирически хорошо аппроксимируется кривой, заданной значениями Q_{10} в интервале температур 0—35°C.

Таблица X.27

Изменение Q_{10} в интервале температур 0—35°

Интервал температур, °C	0—5	6—10	11—15	16—20	21—25	26—30	31—35
Q_{10}	10.9	3.5	2.9	2.5	2.3	2.2	2.1

Как видно из табл. X.27, Q_{10} изменяется на разных отрезках температурного интервала. Это подчеркивает экологическую важность изменений температуры в области ее низких значений, что весьма важно для понимания роли в функционировании экосистем организмов, населяющих водоемы с отчетливо выраженной сезонной динамикой температур.

Значение температурного фактора можно проиллюстрировать на примере его влияния на фотосинтез в эвфотической зоне водоема.

Большинство представителей фитопланктона приспособлено к обитанию в условиях сравнительно широкого температурного интервала. Однако максимальное развитие их происходит в более узкой температурной области, специфичной для каждого вида. Это

дает основание некоторым авторам связывать сезонные изменения в составе фитопланктонных сообществ, прежде всего, с сезонными изменениями температуры в водоеме (Гусева, 1961).

Для организмов, населяющих биотоп с малыми сезонными амплитудами температурных колебаний, например водоемы тропических областей, этот фактор может не иметь существенного значения (Sournia, 1968). Важность температурного фактора для фотосинтеза нашла отражение в математических моделях, которые предлагались различными исследователями для описания связи первичной продукции с важнейшими факторами внешней среды, определяющими ее уровень в водоеме (Cushing, 1959; Steele, 1958, 1961, 1962; Riley, 1967; Patten, 1968).

СОЛЕННОСТЬ

Морская вода представляет собой универсальный раствор, в состав которого входят все известные химические элементы. При этом пропорции между концентрациями главных компонентов остаются примерно постоянными, а различия в содержании касаются только общего количества присутствующих солей, или солености. Это обобщение, впервые сформулированное в начале XIX в. А. Марсе (Marcet, 1819) и получившее известность в океанологии как «принцип Марсе», послужило основой для практического применения понятия солености сначала в химии и гидрологии, а затем и в исследовании биологии океана. Однако некоторые компоненты морской воды, вовлеченные в кругооборот веществ, связанных с жизнью в океане, прежде всего углерод, азот, фосфор и растворенный кислород, характеризуются более значительными колебаниями величин своих концентрационных соотношений, по сравнению с прочими растворенными в воде компонентами, так что, строго говоря, можно утверждать, что «принцип Марсе» выполняется лишь в самом общем виде. Эти отклонения достаточно хорошо выражены и сохраняются во времени, что позволяет различать отдельные типы вод и проследивать пути их перемещения в пространстве Мирового океана. Для эколога первостепенное значение для понимания процессов первичного синтеза органического вещества в гидросфере имеет соотношение в эвфотической зоне неорганических форм углерода, азота, фосфора (C:N:P). Общая концентрация солей в морской воде, хотя и обнаруживает закономерные колебания вблизи поверхности, в прибрежных зонах, а также на границах океанических течений, но эти изменения, весьма незначительные по абсолютной величине, в каждой точке географического пространства вряд ли оказывают заметное воздействие на масштаб превращений веществ, связанных с активностью жизни. Соленость как экологический фактор, цельный по своему содержанию, оказывается мощным барьером, *разделяющим в пространстве* главные типы водной флоры и фауны —

морской и пресноводной. В пресной воде нет представителей разнообразных типов и классов беспозвоночных животных: радиолярий, сифонофор, сцифомедуз, коралловых полипов, гребневиков, погонофор, головоногих, иглокожих и др. Эндемичных пресноводных групп высокого таксономического ранга меньше в пресных водах, чем эндемичских и морских групп в море. Наконец, полносоленое море и пресные воды практически не имеют общих видов, несмотря на действие мощного, длящегося миллионы лет, давления эволюционного процесса. Эти факторы неопровержимо свидетельствуют об эволюционной вторичности происхождения пресноводной фауны с одной стороны, и о важной роли солености как хронологического фактора, ответственного за различия в видовом составе пресноводных и морских экосистем.

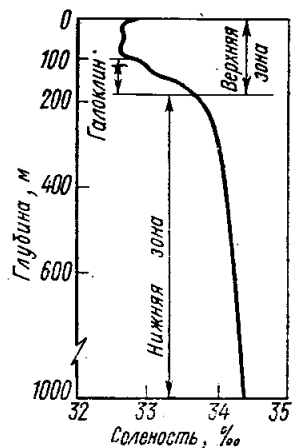


Рис. X.21. Профиль солености для субарктической зоны Тихого океана, февраль 1957 г. (по Tully, Barber, 1961)

Соленость (S) определяется как общее количество минеральных веществ (т. е. сухой остаток) в 1 кг морской воды. Приближенно таким образом соленость выражает общую концентрацию электролитов в морской воде и выражается в граммах на килограмм морской воды (одна тысячная часть, или промилле, обозначается знаком ‰). Средняя соленость морской воды

равна 35‰ (35 г солей, растворенных в 1 кг морской воды, т. е. 0,035 долей килограмма).

Распределение солености в морях имеет определенное сходство с распределением температуры. Профиль солености по вертикали подобно температурному профилю также обнаруживает тенденцию к флуктуациям в поверхностном слое, затем следует зона быстрого возрастания солености (зона галоклина), которая ниже переходит в медленное и плавное изменение S ‰ в глубинных водах (рис. X.21). Приведенный на рис. X.21 профиль солености типичен только в качественном отношении, отражая факт расчленения профиля на флуктуирующий слой, зону быстрого перехода, и зону медленного изменения S ‰. Эта «качественность» объясняется тем, что ситуация во флуктуирующем слое является результирующей многих противоположно направленных изменений, оказывающих влияние на величину солености. Наибольшее значение имеют: испарение с поверхности моря и выпадение осадков, приток материковых вод и горизонтальный перенос водных масс течениями, интенсивность вертикального перемешивания слоев, процессы льдообразования и таяния льдов.

По этой причине профиль солености зависит от того, в каком месте, в какое время года и при какой погоде производится изме-

рения. Вместе с тем, если исключить из рассмотрения случайные колебания солености, связанные с погодными явлениями (атмосферные осадки, ветровые перемешивания и т. д.), на профиле солености для каждого определенного района Мирового океана можно отметить правильные суточные изменения. После восхода солнца в связи с интенсификацией испарения воды соленость начинает возрастать, достигая максимума к концу светового дня,

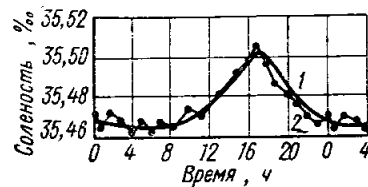


Рис. X.22. Суточные колебания солености.
1 — сглаженная; 2 — по экспериментальным точкам

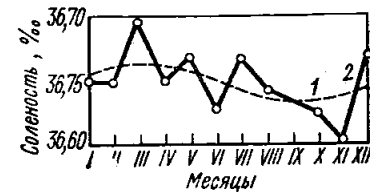


Рис. X.23. Сезонные колебания солености.
1 — сглаженная; 2 — по экспериментальным точкам

а затем в период ночного времени быстро снижается (рис. X.22). Сезонные изменения солености в поверхностном слое зависят от баланса между процессом испарения и количеством выпадающих атмосферных осадков в соответствующие периоды года (рис. X.23). Однако абсолютные колебания солености во времени, как суточ-

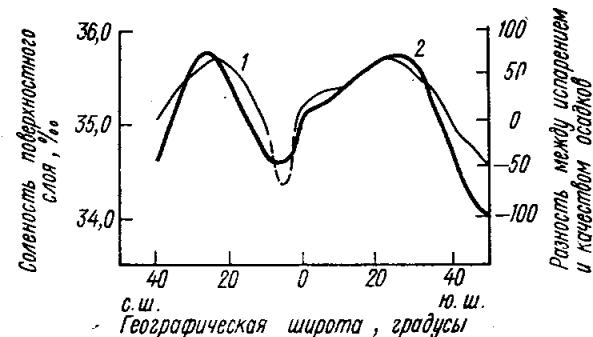


Рис. X.24. Величина солености поверхностного слоя в зависимости от географической широты.
1 — соленость поверхностного слоя; 2 — разность между испарением и количеством осадков

ные, так и сезонные, весьма незначительны и вряд ли способны оказывать сколько-нибудь заметное влияние на активность гидробионтов. Так, годовые колебания в флуктуирующем слое, как правило, не превышают 1‰ в открытых частях океанов, а на глубине 1500—2000 м — 0,02—0,04‰. Отмеченная устойчивость поддержания уровня солености в различных районах Мирового океана при довольно ясно выраженном горизонтальном градиенте

позволяет отметить зональную особенность изменения солености в пространстве: существование минимума около экватора и двух максимумов вблизи 20° с. ш. и 20° ю. ш. (рис. X.24). Появление двух максимумов солености связано с высокой скоростью испарения вследствие высоких температур воздуха и воздействием сильных пассат (воздушные течения в тропосфере, захватывающие большие пространства океанов между 25—30° широт в каждом полушарии) тропических областей.

Из сказанного ясно, что поддержание во времени пространственных градиентов солености позволяет рассматривать ее как глобальный хронологический фактор, ответственный за устойчи-

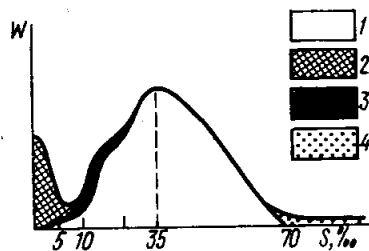


Рис. X.25. Видовое богатство гидросферы как функция солености. 1 — морская вода; 2 — пресная вода; 3 — солоноватая вода; 4 — пересоленая вода

во, разделяющего водные массы с относительно устойчивой по сезону картиной изогалин (т. е. изолиний равной солености).

Наиболее важной в хронологическом отношении границей солености, разделяющей два основных типа водной фауны, оказывается зона 5—8‰ (рис. X.25). Как видно из рис. X.25, в отмеченном узком диапазоне солености наблюдается минимум видов — факт, наблюдаемый во всех водоемах с плавным градиентом солености и названий «парадоксом солоноватых вод».

В настоящее время мы не в состоянии дать исчерпывающее объяснение этого интересного экологического явления. Однако возможность сопоставления некоторых известных фактов позволяет рассмотреть отмеченный феномен под вполне определенным углом зрения.

Как было отмечено Бидлом (Beadle, 1959), граница солености 5‰ разделяет животных с разной осморегуляторной способностью. Все пойкилоосмотические организмы, у которых давление крови и соков их тела следует за осмотическим давлением окружающей среды, живут при более высокой солености, чем 5‰. Ниже 5‰ существуют пресноводные организмы, которые осуществляют гиперосмотическую регуляцию. Развитие органов выделения позволило пресноводным организмам поддерживать давление внутренней среды (т. е. соков и крови) выше давления окружающей среды. Зона 5‰—8‰ солености, таким образом, оказывается ми-

нимальной соленостью *внешней среды* для пойкилоосмотических организмов (все морские беспозвоночные) и минимальной соленостью *внутренней среды* для гиперосмотических животных (костистые рыбы и остальные водные позвоночные, вторично водные морские организмы, а также беспозвоночные пресноводных бассейнов). Создается впечатление, что смысл гиперосмотической регуляции у пресноводных организмов заключен в обеспечении клеток и тканей соленостью, не меньшей 5‰, и что это отражает условие жизни многоклеточных животных с внутренней средой. Показательно, что культивирование микроорганизмов и микроводорослей, а также изолированных тканей и органов осуществляется на соответствующих питательных средах при солености не ниже 5‰.

Учитывая сходство минерального состава жидкой внутренней среды у самых разных животных (Хлебович, 1974), а также некоторое сходство в соотношениях ионов между внутренней средой и морской водой, можно постулировать, что соленость выше 5‰ обеспечивает возможность нормального функционирования живой клетки, поддерживая «в норме» конформационную структуру биологических полимеров. Косвенным свидетельством в пользу высказанной точки зрения служит наблюдение, согласно которому соленость 5—8‰ разделяет два типа конформационного состояния у важнейших нативных полиэлектролитов: белков актомиозинового комплекса, глутароновой и нуклеиновых кислот. При 5—8‰ наблюдается перегиб кривой оптической плотности сывороточных белков, а также резко изменяется ряд физических характеристик водных растворов электролитов (плотность, электропроводность, вязкость).

Плотность воды

Под плотностью воды понимается отношение ее массы (M) к объему (V), занимаемому ею при данной температуре, выраженное в размерностях г/см³:

$$\rho = \frac{M}{V}.$$

В океанологии используется специфическое определение плотности, аналогичное понятию удельного веса. Так, плотность морской воды при конкретных температуре и солености определяется как отношение при атмосферном давлении удельного веса морской воды с ее соленостью и температурой к удельному весу дистиллированной воды при 4°C. При такой формулировке $\rho_T/\rho_{4°C}$ — оказывается безразмерной величиной. Вычитая из нее 1 и умножая на 10³, получают новую величину, обозначенную через

$$\sigma_T = \left(\frac{\rho_T}{\rho_{4°C}} - 1 \right) \cdot 10^3, \quad (X.97)$$

которую называют условной плотностью.

Так, например, полносолёная морская вода при 35‰ и 20°C имеет $\rho \frac{T}{4^\circ\text{C}} = 1.024781 \text{ г/см}^3$, которой соответствует условная плотность $\sigma_T = 24.781$.

Плотность воды зависит от ее температуры, минерализации, количества взвешенных частиц, давления и растворенных газов. При температуре выше 4°C плотность воды с повышением температуры уменьшается. Но в интервале температур 0—4°C с повышением температуры плотность воды возрастает. Указанная аномалия играет колоссальную роль в природе, благодаря ей естественные водоемы при отрицательных температурах воздуха не успевают промерзнуть до дна в течение зимы. Лед, значительно более легкий, чем вода, остается на поверхности водоема, на дно которого опускаются плотные массы воды, охладившейся до 4°C.

Неоднородная по плотности вода стремится распределиться по вертикали в соответствии со своим удельным весом, вследствие чего плотность возрастает с глубиной. Чем больше вертикальный градиент, тем больше сопротивление перемешиванию, т. е. устойчивость слоев.

По Н. Н. Зубову (1947), «интенсивность перемешивания определяется не только величинами факторов, вызывающих перемешивание, но и сопротивлением, оказываемым отдельными слоями. Это сопротивление тем больше, чем больше отдельные слои отличаются друг от друга по плотности, и называется оно вертикальной устойчивостью слоев в море» (с. 32). Таким образом, вертикальная устойчивость оказывается важным фактором, влияющим на пространственное распределение фитопланктона, удельный вес которого сопоставим с удельным весом отдельных слоев воды.

Значительное число работ посвящено изучению характера зависимости развития и продуктивности фитопланктона от условий вертикальной динамики и стратификации водных масс (Кобленц-Мишке, 1957; Семина, 1957; Steemann Nielsen, Jensen, 1957; Sverdrup et al., 1957). Замечено, что устойчивость водных масс, связанная с их вертикальной стратификацией, коррелирует с интенсивным развитием фитопланктона (Sverdrup, 1953; Hasle, 1956; Семина, 1957). Это объяснялось тем, что в устойчивых водах с заметной стратификацией клетки фитопланктона, оседающие под действием силы тяжести, задерживаются в слое скачка плотности, называемого пикноклином, и таким образом дольше остаются в освещенной зоне. Однако материал по первичной продукции в морских и океанических водах разного происхождения, собранный Ю. И. Сорокиным (1959), свидетельствует, что отмеченная выше закономерность не носит общего характера.

Противоречивый характер выводов, по-видимому, связан с противоположным по направлению действия влиянием стратификации на различные стороны продукционного процесса. Так, наличие стратификации в устойчивых водах, затрудняя циркуляцию, с одной стороны, действительно задерживает клетки водорослей в зоне

фотосинтеза, а с другой стороны, замедляет поступление в эвфотическую зону глубинных вод, обогащенных биогенными элементами. При отсутствии стратификации будет наблюдаться обратная картина.

В основном стратификация может оказывать положительное влияние на развитие фитопланктона и на первичную продукцию в районе умеренных и холодных вод. В этих районах в течение сезона стратификация периодически исчезает вследствие резкого изменения температуры, что приводит к выносу биогенных элементов в продуцирующий горизонт, а в периоды восстановления стратификации поддерживает в этом горизонте организмы фитопланктона (Сорокин, Кобленц-Мишке, 1958). В районах теплых вод экваториальных течений стратификация изолирует поверхностные воды от глубинных, что является главной причиной их низкой продуктивности.

ГАЗЫ В ПРИРОДНОЙ ВОДЕ

В природной воде помимо минеральных и органических веществ растворены азот, двуокись углерода, сероводород и ряд других газов. Несмотря на то, что общее содержание их в воде незначительно, биологическая роль некоторых растворенных газов чрезвычайно велика. Особенно сильное воздействие на условия жизни в водоеме и активность гидробионтов оказывает растворенный кислород, расходуемый на дыхание всех форм жизни и на процессы химического окисления органических и минеральных соединений во всей толще вод. Кислород поступает в воду из атмосферы и образуется в верхнем слое гидросферы в результате жизнедеятельности микроскопических водорослей и макрофитов, осуществляющих фотосинтез. Таким образом, источники кислорода приурочены к верхним горизонтам гидросферы, откуда он затем распространяется по всей толще благодаря перемещению (течениями) и перемешиванию (турбулентный обмен) водных масс. Поэтому можно считать, что процесс формирования поля концентраций кислорода в какой-то мере аналогичен формированию полей температуры и солености. Однако амплитуда концентрационных изменений O_2 в поверхностном горизонте может быть весьма значительной, испытывая закономерные концентрационные изменения в течение суток, периода сезона и даже год от года. Поскольку растворимость кислорода падает с возрастанием солености и повышением температуры, вертикальное распределение кислорода обнаруживает отчетливую стратификацию (рис. X.26). Так, эвфотическая зона почти всюду насыщена, а вне тропического пояса — часто даже пересыщена кислородом. Приповерхностный максимум растворенного кислорода, обусловленный выделением кислорода при фотосинтезе, как правило, приурочен к первым пятидесяти метрам водной толщи. С глубиной степень насыщен-

ности кислородом сначала уменьшается вследствие химического окисления растворенного и взвешенного органического вещества, а затем вновь возрастает на глубинах благодаря горизонтальному переносу холодных водных масс высоких широт (рис. X.27). В районах Мирового океана, где в силу каких-либо причин воды океанов не перемешиваются или плохо перемешиваются, содержание кислорода падает с глубиной, иногда до полного его исчезновения. Примером может служить Черное море, в котором интенсивное вертикальное перемешивание распространяется до глубины 150—200 м, а более глубокие слои ли-

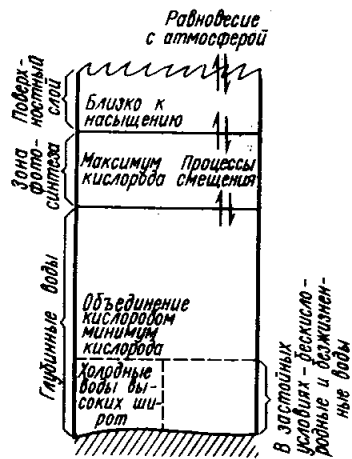


Рис. X.26. Изменение содержания растворенного кислорода в различных условиях

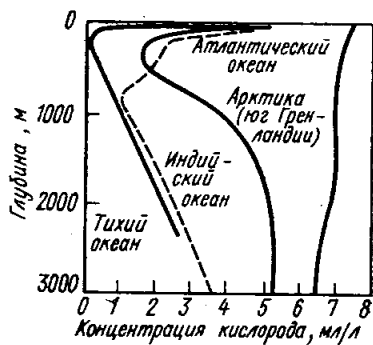


Рис. X.27. Характерные кислородные профили Атлантического, Тихого и Индийского океанов, а также области формирования глубинных вод Атлантического океана

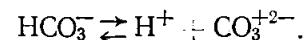
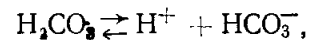
шены кислорода и содержат сероводород, концентрация которого возрастает с глубиной, достигая у дна 6 мл/л. Однако пример Черного моря является скорее исключением, чем правилом. В целом, в нижней зоне океанов Земли происходит перемещение огромных масс обогащенных кислородом холодных вод, поступающих из полярных областей (Taft В. А., 1963).

Содержание O_2 в воде выражают либо в абсолютных величинах — в мл/л, либо в относительных — в процентах к содержанию кислорода, насыщающего воду при данном давлении и данных о солености и температуре. Концентрация кислорода в водах Мирового океана в среднем возрастает от экватора к полюсам, несколько снижаясь в теплых течениях и возрастая в холодных. В среднем близ экватора в поверхностном горизонте содержится 5 мл/л, на 60° ю. ш. — 6—7 мл/л, а на 50° с. ш. — 8 и более мл/л. В пресных водах растворимость кислорода значительно выше,

достигая максимума насыщения — 14,16 мг/л при атмосферном давлении 760 мм рт. ст. и температуре $0^\circ C$. В озерных водах концентрация растворенного кислорода часто бывает близка к пределу насыщения для данной высоты озера над уровнем моря и температуры. Любое пересыщение воды кислородом связано, как правило, с фотосинтезом, в то время как причины недостатка кислорода могут быть весьма различны по своей физической природе: биологическое потребление кислорода и химическое окисление и фитоокисление (см. Хатчинсон, 1969). В целом в результате турбулентного механизма передачи тепла в более глубокие слои в условиях ветрового перемешивания и установившейся термической стратификации вертикальное распределение кислорода в озерах обнаруживает обратное соотношение с температурой.

В отличие от наземного населения, никогда не испытывающего недостатка кислорода, в жизни гидробионтов кислород играет решающее значение. Абсолютная концентрация растворенного кислорода в воде примерно в 20—30 раз меньше таковой в воздушной среде, и поэтому дефицит кислорода в местах скопления водных животных и сапрофитных микроорганизмов оказывается довольно обычным явлением. Этому в немалой степени способствуют относительно медленные скорости выравнивания концентрации кислорода в результате диффузионного и турбулентного переноса, который протекает в 300 тыс. раз медленнее, чем в воздушной среде, и описывается уже известными нам уравнениями турбулентного обмена вида (X.88) и (X.89). Обычно население водных экосистем хорошо переносит колебания концентрации кислорода в пределах $\pm 50\%$ от насыщения при данной температуре и солености (для морских экосистем). Концентрация кислорода ниже 3—4 мл/л для многих форм гидробионтов оказывается пороговой, вследствие чего наблюдается их массовая гибель, если в течение периода кислородной недостаточности не происходит адаптации к низкому содержанию кислорода.

Из числа других газов, растворенных в воде, наибольшее значение для популяций водных растений и животных имеет углекислый газ. Химия CO_2 в гидросфере очень сложна, поскольку ее определяют взаимодействия между гидросферой и атмосферой, литосферой и биосферой. В отличие от других растворенных в воде газов двуокись углерода вступает в химическую реакцию с водой, образуя угольную кислоту H_2CO_3 , которая затем диссоциирует в две стадии с образованием анионов HCO_3^- и CO_3^{2-} :



При значениях рН природной воды растворенные карбонаты находятся преимущественно в форме HCO_3^- . Углекислота, так же как и растворенный кислород, участвует в процессе фотосинтеза,

вследствие чего концентрации CO_2 в эвфотическом слое испытывают закономерные суточные и сезонные изменения.

Однако вследствие того, что динамика CO_2 в гидросфере является результирующей процессов связывания ее в ходе фотосинтеза и выделения в ходе деструкции органического вещества, кажется более целесообразным рассматривать углекислоту в качестве переменной, относящейся к составу водных экосистем. По этой причине более детальное обсуждение динамики углекислоты будет рассмотрено в разделе второй части учебника, посвященной круговороту углерода в природных экосистемах.

На этом же основании рассмотрение динамики в водной среде важнейших биогенных элементов — азота и фосфора — также приурочено к соответствующим разделам второй части учебника.

В предшествующих главах были рассмотрены основные составляющие наземных и водных экосистем и указаны методы описания их временной динамики, протекающей под действием присущих им внутренних закономерностей, их взаимосвязей с другими компонентами экосистемы и под влиянием факторов внешних для всей экосистемы. Оказалось, что некоторые черты и особенности динамики отдельных элементов экосистемы могут быть описаны с помощью автономных моделей, опирающихся только на их внутренние свойства и закономерности. Например, ряд важных характеристик динамики численности и возрастного состава отдельной популяции может быть сформулирован в терминах повозрастных рождаемостей b_i и смертностей d_i , заданных как функции только от общей численности x и возрастного состава популяции (p_1, \dots, p_m) , где m — число классов возраста. В то же время на многих примерах было показано, что для получения правдивого описания динамики популяции кроме присущих ей внутренних механизмов должны быть приняты во внимание воздействующие на нее абиотические и биотические факторы.

Некоторые черты динамики сообщества из n видов с плотностями популяций $x_1(t), \dots, x_n(t)$, такие как элиминация видов, существование стационарного состояния или устойчивого динамического режима (например, предельного цикла) могут описываться автономной моделью вида

$$\frac{dx_i}{dt} = f_i(x_1, \dots, x_n), \quad (\text{XI.1})$$

которую мы назвали моделью биоценотического уровня. Однако неспособность моделей этого класса отразить поведение реальных экосистем, как и в случае моделей популяционного уровня, нередко заставляла исследователей обращаться к учету влияния абиотических факторов.

Кроме того, следует отметить еще одну существенную категорию взаимосвязей, которые могут быть описаны моделями экосистемного уровня. При анализе межвидовых отношений в биоценозе (гл. IX) указывалось, что в рамках чисто биоценотического описания сообщества уравнениями вида

$$\frac{dx_i}{dt} = f_i(x_{n_a+1}, \dots, x_{n_a+n_b}) \quad (i = n_a + 1, \dots, n_a + n_b), \quad (XI.4)$$

где n_b — число взаимодействующих популяций в биоценозе, находят отражение не только *непосредственные отношения* между видами, определяемые соответствующими элементами структурной матрицы биоценоза $C = \left(\frac{\partial f_i}{\partial x_j} \right)$, но и *трансабиотические отношения*, существующие между видами вследствие наличия между ними косвенных, опосредованных связей через другие виды. Рассматривая с этой точки зрения модель экосистемного уровня (XI.3), нетрудно заметить, что с ее помощью возможно описание косвенных отношений между видами, опосредованных через абиотические компоненты экосистемы. Межвидовые связи такого типа мы будем, следуя В. Н. Сукачеву (1964), называть *трансабиотическими отношениями*. Механизм описания трансабиотической связи между двумя видами можно пояснить следующим образом. Пусть два вида с плотностями x_1 и x_2 зависят от некоторого абиотического фактора x_3 , т. е. $\frac{\partial f_1}{\partial x_3} \neq 0$ и $\frac{\partial f_2}{\partial x_3} \neq 0$ и в то же время сами воздействуют на изменение его величины, что выражается условиями $\frac{\partial f_3}{\partial x_1} \neq 0$ и $\frac{\partial f_3}{\partial x_2} \neq 0$. В таком случае, очевидно, даже при отсутствии непосредственных связей между этими видами, когда $\frac{\partial f_1}{\partial x_2} = 0$ и $\frac{\partial f_2}{\partial x_1} = 0$, изменение плотности любого из них обязательно отразится на другом, передаваясь через абиотический фактор x_3 .

Наиболее важным случаем трансабиотических отношений является конкуренция между растениями за свет, влагу и минеральное питание: потребляя эти ресурсы, каждый вид уменьшает их доступность для некоторых других и тем самым оказывает на них весьма сильное, хотя и косвенное, воздействие. Представленная в обобщенном виде схемы (XI.3) модель экосистемного уровня представляется не слишком сложной, однако это первое впечатление, бесконечно далекое от истины. Опыт последнего десятилетия показывает, что для построения и проверки моделей экосистемного уровня необходимо осуществление всех этапов системного подхода к изучаемым экосистемам (см. гл. IV), и прежде всего проведение широкого комплекса одновременных наблюдений и экспериментов, что возможно только в условиях заповедников и экологических стационаров. Например, результаты подобных наблюдений в луговой степи Центрально-Черноземного заповедника,

представленных на рис. XI.1, показывают, какие интересные возможности для выяснения взаимосвязей между экзогенными и внутренними переменными экосистемы с целью их воспроизведения в моделях представляют данные параллельных наблюдений за достаточно широким набором показателей. В этом примере очевидно, что биологическая активность экосистемы луговой степи находится под определяющим влиянием метеорологических факторов, прежде всего температуры (осенью, зимой и весной) и атмосферных осадков (в летний период). Об этом свидетельствует тесная сопряженность процессов синтеза и разложения органического вещества с ходом кривых температуры и влажности. Указанные факторы являются ключевыми во всех известных к настоящему времени целостных моделях травяных экосистем (Randel, Mooge, 1974; Inppis (ed.), 1978; Гильманов, 1978а, 1978б).

В то же время, очевидно, одних гидротермических факторов далеко не достаточно для построения моделей, способных отвечать, к примеру, на такие вопросы о поведении экосистемы, как влияние минеральных удобрений, воздействие атмосферного загрязнения или пожаров. Здесь мы вновь приходим к важнейшему вопросу об оптимальном (в свете поставленной задачи) выборе уровня агрегирования при проведении наблюдений, экспериментов и моделировании экосистем.

Применение для экосистемы-оригинала \mathcal{S}^0 и ее различных математических моделей \mathcal{S}^l обозначения из гл. IV (XI.5)

$$\mathcal{S}^0 = \mathcal{S}(\mathcal{V}^0, \mathcal{X}^0, \Sigma^0, \mathcal{F}^0) \text{ и } \mathcal{S}^l = \mathcal{S}(\mathcal{V}^l, \mathcal{X}^l, \Sigma^l, \mathcal{F}^l), \quad (XI.5)$$

этот вопрос сводит к вопросу об оптимальной степени грубости и гомоморфности моделирующего отображения

$$f: (\mathcal{S}^0) \rightarrow (\mathcal{S}^l), \quad (XI.6)$$

преобразующего определенные черты окружающей среды, состава, структуры и функционирования экосистемы \mathcal{S}^l в соответствующие атрибуты ее математической модели \mathcal{S}^0 .

Как уже отмечалось, имеются определенные основания полагать, что для достижения некоторой фиксированной точности имитации поведения экосистемы (например, когда средняя относительная ошибка не превосходит 25, 10 или 5%), будет возможным ограничиться конечным (и, возможно, не слишком большим) числом входных переменных, образующих множество \mathcal{V}^l и внутренних переменных состояния модели, составляющих множество \mathcal{X}^l , а также включать в структуру модели (множество Σ^l) не все возможные, а только некоторые, наиболее существенные связи между этими переменными, так что и функция модели \mathcal{F}^l будет воспроизводить лишь некоторые аспекты функции экосистемы-оригинала \mathcal{F}^0 .

Видимо, невозможно сформулировать общие рекомендации рецептурного характера, пригодные во всех случаях. Однако можно указать ряд приемов, использование которых оказалось плодо-

творным в практике построения моделей экосистемного уровня. Как правило, в качестве первой версии (*S*) строится модель достаточно высокого уровня агрегирования, когда, например, переменные состояния обозначают численности (биомассы) целых трофических уровней — растений, травоядных, хищников разного поряд-

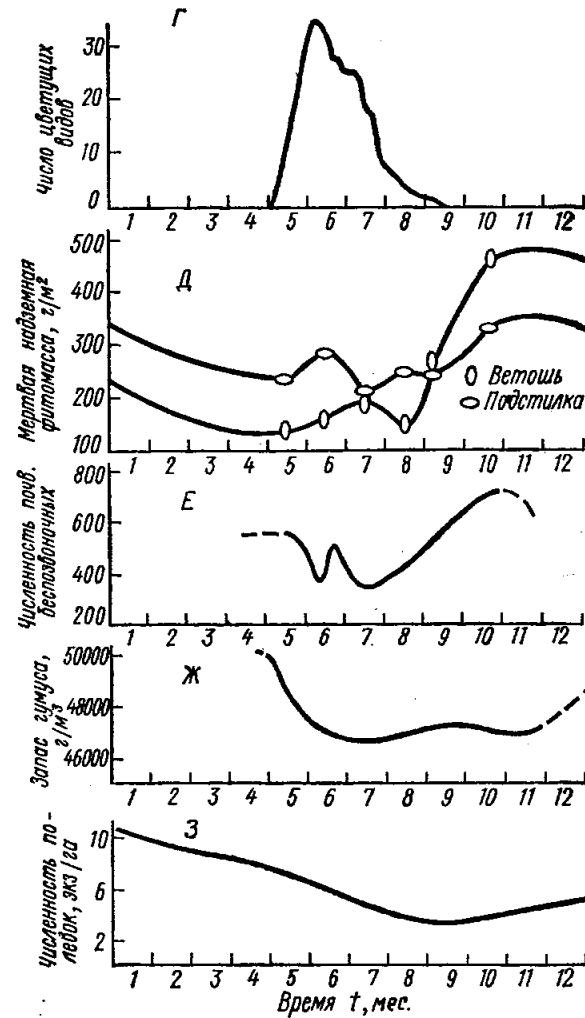
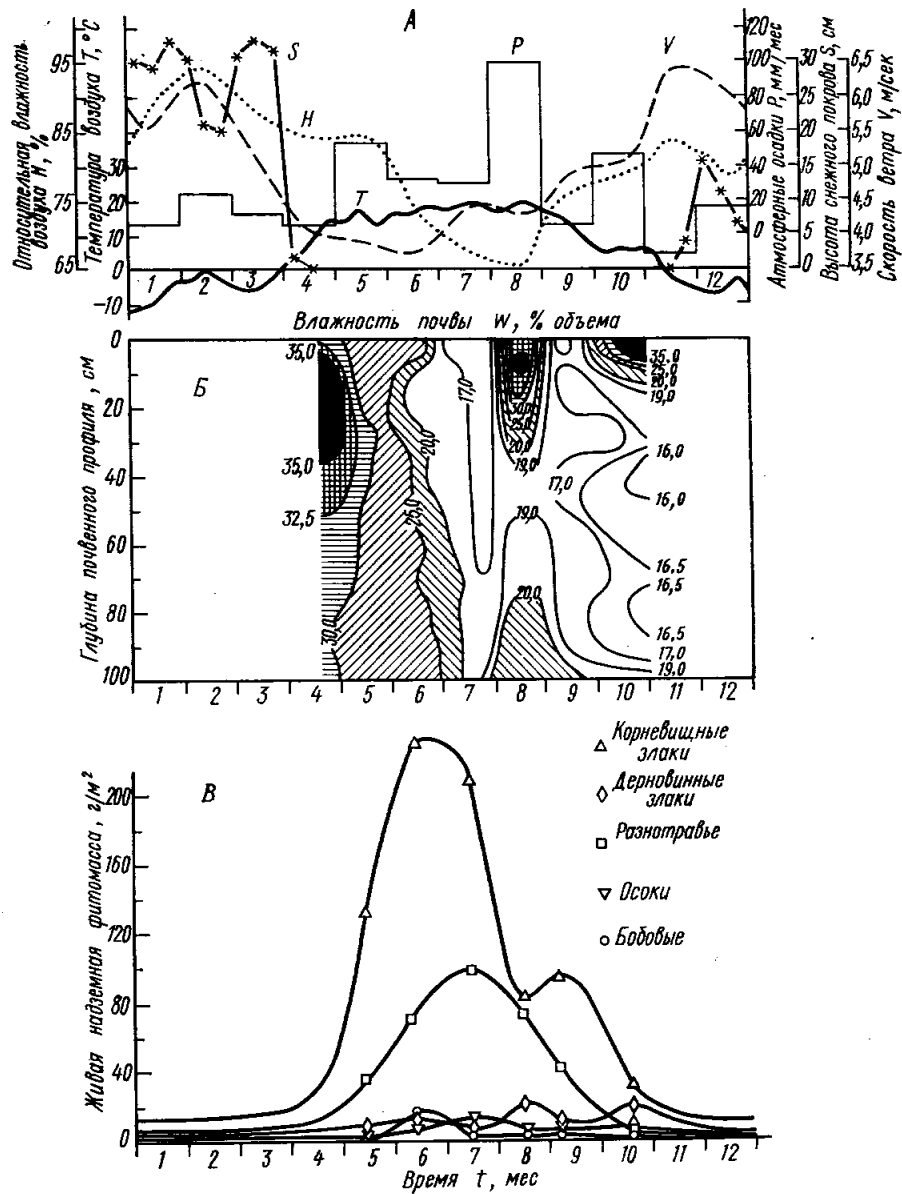


Рис. 11.1. Одновременная регистрация динамики абиотических (А, Б) и биотических переменных (В—З) для получения целостного описания экосистемы на примере луговой степи Центрально-Черноземного заповедника, 1957. А — метеорологические факторы; Б — влажность почвы; В — наземная фитомасса; Г — фенология растений; Д — мертвая надземная фитомасса, Е — беспозвоночные; Ж — гумус почвы; З — обыкновенная полевка (ведущий фитофаг среди позвоночных)

ка, животных-сапрофагов и микробов-разлагателей, а неживые компоненты экосистемы описываются такими агрегированными величинами, как содержание влаги или питательных элементов в метровом слое почвы (в наземных) или в верхнем хорошо перемешиваемом горизонте водной массы (в водных экосистемах),

без учета особенностей распределения этих свойств по глубине и по плоскости. Несмотря на их высокую агрегированность, даже такие модели способны воспроизводить некоторые черты целостного поведения экосистемы-оригинала, как это было показано на моделях В. В. Алексеева (1976) для экосистемы пелагиали Белого моря и Т. Г. Гильмановым (1976, 1978а) для экосистемы луговой степи в Западной Сибири.

Повышение адекватности требует более подробного отражения в модели гетерогенности состава и пространственного строения экосистемы и разнообразия связей между ее составляющими. Это, обычно, достигается путем перехода от описания в терминах трофических уровней к изображению отдельных популяций наиболее важных видов, каждая из которых может рассматриваться либо на уровне полного внутривидового агрегирования, представляясь в модели единственной переменной $x_j(t)$, либо описываться более детально, с учетом внутренней (возрастной, половой и т. п.) гетерогенности ($x_{j1}(t), \dots, x_{jm}(t)$), как известно из гл. VII.

Совершенствование имитации динамики абиотических свойств достигается путем более детального воспроизведения в модели их качественного разнообразия (например, учет большого числа питательных элементов: азота, фосфора, калия и т. д. и их различных форм — нитратный, аммиачный, аминокислотный азот и т. д.), расширения числа описываемых процессов, протекающих с их участием, а также путем отражения в модели их пространственного распределения.

Получаемые таким образом модели экосистемного уровня обладают способностью к воспроизведению весьма богатого репертуара динамических режимов моделируемых экосистем. В то же время такие модели оказываются весьма громоздкими и дорогостоящими конструкциями, возведение которых возможно только на базе многолетних стационарных исследований и при наличии крупного междисциплинарного коллектива ученых. В сказанном легко убедиться, ознакомившись с некоторыми из моделей экосистемного уровня, построенными для наземных (Shugart et al., 1974; Bunnell, Scoullar, 1975; Goodall, 1975; O'Neill, 1975; Overton, 1975; Innis (ed.), 1978) и водных экосистем (Виноградов и др., 1973, 1975, 1976; Виноградов, Меншуткин, 1977; Горстко и др., 1978; Park et al., 1974; Patten et al., 1975). По-видимому, одной из наиболее показательных в этом отношении является модель экосистемы низкотравной прерии, построенная в США в результате исследований по Международной программе и известная под кодовым названием «ELM» (от англ.: Ecosystem Level Model). Исследования проводились в 1968—1974 гг. обработка материалов, их синтез, построение и исследование модели продолжались до 1976 г. Общие затраты на этот проект составили более 10 млн. долл.; в его осуществлении приняли участие более 200 ученых из 24 штатов США и из 30 зарубежных государств. В модели ELM имеется

более 100 внутренних переменных состояния; динамика описывается таким же количеством нелинейных разностных уравнений, для задания которых использовано более 300 функций, выражающих вещественно-энергетические и информационные связи, а эти функции, в свою очередь, содержат в совокупности более 1000 параметров, подлежащих идентификации (см. Гильманов, 1978б; Innis (ed.), 1978).

Построение и исследование столь сложных моделей возможно только с помощью мощной ЭВМ и развитой системы математического обеспечения. При этом также возникает немало трудностей, для преодоления которых были предложены различные методические приемы, разработка которых составляет одну из важнейших направлений имитационного моделирования, перспективного раздела современного системного анализа (Моисеев, 1973, 1977, 1979; Шеннон, 1978). Среди этих приемов наибольший интерес для экологов представляет принцип блочного (модульного) конструирования моделей сложных систем, который дает возможность временного расчленения многомерной проблемы на ряд частных задач с меньшим числом переменных, так что каждый исследователь получает возможность наиболее глубоко изучить вопрос с точки зрения и средствами своей специальности и в то же время обеспечивает возможность последующего синтеза целостной многомерной модели (см. Яблонский, 1959; Ляпунов, Яблонский, 1963; Ляпунов, 1970; Goodall, 1972, 1974).

Синтез целостной модели экосистемного уровня открывает перед исследователями широкие возможности для всестороннего и глубокого изучения таких эмерджентных (т. е. возникающих именно в результате взаимодействия компонентов) характеристик экосистемы, как продуктивность, круговорот химических элементов, устойчивость, а также таких аспектов функционирования экосистемы в целом, как динамика (суточная, сезонная, многолетняя), сукцессия и эволюция.

Подробное рассмотрение этих вопросов будет дано во второй части настоящего курса, которая готовится к публикации под названием «Динамическая экология» (Федоров, Гильманов, в печати).

ЛИТЕРАТУРА

ОСНОВНАЯ ЛИТЕРАТУРА

- Энгельс Ф. Диалектика природы.—К. Маркс, Ф. Энгельс. Соч., 1967, т. 20.
- Вернадский В. И. Биосфера. Очерки первый и второй. Л., «Научно-техн. изд-во», 1926.
- Вольтерра В. Математическая теория борьбы за существование. М., 1976, с. 288.
- Горышина Т. К. Экология растений. М., «Высшая школа», 1979.
- Дажо Р. Основы экологии. М., «Прогресс», 1975.
- Кашкаров Д. Н. Среда и сообщество (основы синэкологии). М., Госмедиздат, 1933.
- Кашкаров Д. Н. Основы экологии животных. М.—Л., Госмедиздат, 1938.
- Лархер В. Экология растений. М., «Мир», 1978.
- Лэк Д. Численность животных и ее регуляция в природе. М., ИЛ, 1957.
- Макфедьен Э. Экология животных. (Цели и методы). М., «Мир», 1965.
- Морозов Г. Ф. Учение о лесе. Изд. 2-е. М., Госиздат, 1925.
- Наумов Н. П. Экология животных. М., «Высшая школа», 1963.
- Новиков Г. А. Основы общей экологии и охраны природы. Л., Изд-во ЛГУ, 1979.
- Одум Ю. Основы экологии. М., «Мир», 1975.
- Риклефс Р. Основы общей экологии. М., «Мир», 1979.
- Северцов С. А. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1941.
- Смит Дж. М. Модели в экологии. М., «Мир», 1976.
- Сукачев В. Н. Основные понятия лесной биогеоценологии.—В кн.: Основы лесной биогеоценологии. М., «Наука», 1964.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В. Очерк учения о популяции. М., «Наука», 1973.
- Уатт К. Экология и управление природными ресурсами. Количественный подход. М., «Мир», 1971.
- Уильямсон М. Анализ биологических популяций. М., «Мир», 1975.
- Фридерикс К. Экологические основы прикладной зоологии и энтомологии. Л.—М., 1932.
- Элтон Ч. Экология животных. М., Биомедгиз, 1934.
- Allee W. C., Park O., Emerson A. E., Park T., Schmidt K. P. Principles of animal ecology. Philadelphia, 1949.
- Andrewartha H. G., Birch L. C. The distribution and abundance of animals. Chicago, 1954.
- Clements F. E. Plant succession. Carn. Inst. Wash., 1916.
- Clements F. E., Shelford V. E. Bioecology. N. Y., 1939.
- Clements F. E., Weaver J. E., Hanson H. C. Plant competition. Carn. Inst. Wash. Publ., vol. 398, 1929.

- Colinvaux P. A. Introduction to ecology. N. Y., 1973.
- Elton Ch. Animal ecology. Sidgwich and Jackson. L., 1927.
- Gause G. F. The struggle for existence. Baltimore, 1934.
- Haeckel E. Generelle Morphologie der Organismen. Bd I. Allgemeine Anatomie der Organismen. Bd II, Allgemeine Entwicklungs-geschichte der Organismen. Berlin, 1866.
- Hesse R. Tiergeographie auf oekologischer Grundlage. Jena, 1924.
- Hutchinson G. E. An introduction to population ecology. Yale Univ. Press, 1978.
- Kershaw K. A. Quantitative and dynamic plant ecology. L., 1973.
- Kormondy E. J. Concepts of ecology. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey, 1969.
- Krebs C. J. Ecology. The experimental analysis of distribution and abundance. N. Y. a. o., 1972.
- Kühnelt W. Grundriss der Ökologie. Jena, 1970.
- Lindeman R. L. The trophic-dynamic aspect of ecology.—«Ecology», 1942, vol. 23, N 4.
- MacArthur R. H., Wilson E. O. The theory of island biogeography. Princeton, N. Y., Princeton Univ. Press, 1967.
- Poole R. W. Introduction to quantitative ecology. N. Y., 1974.
- Ricklefs R. E. Ecology. Chiron Press, 1816 S. W. Hawthorne Terrace, Portland, Oregon, 1973.
- Schwerdtfeger F. Ökologie der Tiere. Bd 1. Autökologie, Parey, Hamburg—Berlin, 1963.
- Schwerdtfeger F. Ökologie der Tiere. Bd 2. Demökologie, Parey, Hamburg—Berlin, 1968.
- Schwerdtfeger F. Ökologie der Tiere. Bd 3. Synökologie. Parey, Hamburg—Berlin, 1975.
- Stugren B. Grundlagen der allgemeinen Ökologie. Jena, 1978.
- Tansley A. G. The use and abuse of vegetational concepts and terms.—«Ecology», 1935, vol. 16, N 3.
- Tansley A. G. Introduction to plant ecology. L., 1946.
- Whittaker R. H. Communities and ecosystems. N. Y., 1975.

ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ЛИТЕРАТУРА

- Аболин Р. И. Опыт эпигенетической классификации болот.—«Болотоведение», 1914, № 3—4.
- Александрова В. Д. О возможности применения идей и методов кибернетики в лесной биогеоценологии.—В кн.: Основы лесной биогеоценологии. М., «Наука», 1964.
- Алексеев В. А. Световой режим леса. Л., «Наука», 1975.
- Алексеев В. В. Динамические модели водных биогеоценозов.—В кн.: Человек и биосфера, вып. 1. М., Изд-во Моск. ун-та, 1975.
- Алпатов В. В. Выживаемость новорожденных червей без корма при различной температуре.—«Соц. шелководство», 1931, № 5—6.
- Алпатов В. В. Влияние температуры и влажности на развитие грены во время инкубации.—«Соц. шелководство», 1932а, т. 11, № 11.
- Алпатов В. В. Плодовитость *Drosophila melanogaster* и некоторые факторы, влияющие на нее. — «Зоол. журн.», 1932б, т. 11, № 1.
- Алпатов В. В. Плотность населения как экологический фактор.—«Усп. совр. биол.», 1934, т. 3, № 2.
- Арманд Д. Л. Наука о ландшафте (основы теории и логико-математические методы). М., «Мысль», 1975.
- Афанасьева Е. А. Черноземы Средне-Русской возвышенности. М., «Наука», 1966.
- Барабашева Ю. М., Тутубалин В. Н., Федоров В. Д. Количественная проверка одной экологической модели.—«Науч. докл. высш. школы, биол. наук», 1978, № 4.
- Барабашева Ю. М., Полякова Т. В., Тутубалин В. М., Федо-

- ров В. Д. Структурообразующие виды планктонного сообщества и модель ЭРС.— «Науч. докл. высш. школы, биол. наук.», 1978, № 4.
- Барсукова А. В., Пятковская В. П. Флора Звенигородской биологической станции и ее окрестностей.— В кн.: Методическое руководство по учебной практике, вып. 1. Геоботаника. М., Изд-во Моск. ун-та, 1967.
- Баскин Л. М. Северный олень. Экология и поведение. М., «Наука», 1970.
- Беклемишев В. Н. О некоторых видах прибрежных биоценозов Арала.— «Изв. Биол. науч.-исслед. ин-та при Пермском ун-те», 1923, т. 1, вып. 9—10.
- Беклемишев В. Н. Организм и сообщество.— «Труды Биол. науч.-исслед. ин-та», т. 1, вып. 2—3. Пермь, 1928.
- Беклемишев В. Н. Основные понятия биоценологии в приложении к наземным сообществам.— «Труды по защите растений», 1931, т. 1, вып. 2.
- Беклемишев В. Н. О классификации биоценологических (сифизиологических) связей.— «Бюл. МОИП. Отд. биол.», 1951, т. 56, № 5.
- Беклемишев В. Н. Об общих принципах организации жизни.— «Бюл. МОИП. Отд. биол.», 1964, т. 69, вып. 2.
- Беклемишев В. Н. Экология и биогеография пелагиали. М., «Наука», 1969.
- Берг Л. С. Труды по теории эволюции. Л., «Наука», 1977.
- Берталанфи Л. фон. Общая теория систем— обзор проблем и результатов.— В кн.: Системные исследования. М., «Наука», 1969.
- «Биосфера». М., «Мир», 1972.
- Биосферные заповедники. Труды I Советско-американского симпозиума. СССР, 5—17 мая 1976 г. Л., Гидрометеоиздат, 1977.
- Блэк К. А. Растение и почва. М., «Колос», 1973.
- Богоров В. Г. Биологические сезоны полярного моря.— «Докл. АН СССР», 1938, т. 19, № 8.
- Богоров В. Г. Особенности сезонных явлений в планктоне полярных морей и их значение для ледовых прогнозов.— «Зоол. журн.», 1939, т. 18, № 5.
- Богоров В. Г. Биоценозы пелагиали океана.— В кн.: Программа и методика изучения биоценозов водной среды. М., «Наука», 1970.
- Будаговский А. И., Карпушкин Л. Т. Основы аэродинамического метода определения углекислотного газообмена в растительном покрове.— В кн.: Общие теоретические проблемы биологической продуктивности. М.—Л., «Наука», 1969.
- Будыко М. И. Тепловой баланс земной поверхности. Л., Гидрометеоиздат, 1956.
- Будыко М. И. Климат и жизнь. Л., Гидрометеоиздат, 1971.
- Вагина Т. А., Базилевич Н. И., Курачев В. М. Почвы и растительность.— В кн.: Структура, функционирование и эволюция системы биоценозов Барабы, т. 1. Биоценозы и их компоненты. Новосибирск, 1974.
- Вальтер Г. Растительность земного шара. Эколого-физиологическая характеристика, т. 1. Тропические и субтропические зоны. М., «Прогресс», 1968.
- Варли Дж. К., Градуэлл Дж. Р., Хасселл М. П. Экология популяций насекомых. М., «Колос», 1978.
- Василевич В. И. Статистические методы в геоботанике. Л., «Наука», 1969.
- Василевич В. И., Ипатов В. С. Некоторые черты структуры надорганизменных системных уровней.— «Журн. общ. биол.», 1969, т. 30, № 6.
- Верещагин Г. Ю. К вопросу о биоценозах и стациях в водоемах.— «Русск. гидробиол. журн.», 1923, т. 2, № 3—4.
- Вийк В. Р., ван (ред.). Физика среды обитания растений. Л., Гидрометеоиздат, 1968.
- Винберг Г. Г. Особенности водных экологических систем.— «Журн. общ. биол.», 1967, т. 28, № 5.
- Винберг Г. Г., Анисимов С. И. Математическая модель водной экосистемы.— В кн.: Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности. М., «Наука», 1966.
- Виноградов Б. С. Материалы по динамике фауны мышевидных грызунов СССР (исторический обзор массовых размножений). Л., 1934.

- Виноградов М. Е. Некоторые особенности изменения с глубиной сообществ океанской пелагиали.— В кн.: Программа и методика изучения биоценозов водной среды. Биоценозы морей и океанов. М., «Наука», 1970.
- Виноградов М. Е. Изучение биоценозов пелагиали океана.— «Природа», 1971, № 4.
- Виноградов М. Е., Меншуткин В. В. «Портретные» детерминированные модели функционирования экосистем пелагиали.— В кн.: Биология океана, т. 2. М., «Наука», 1977.
- Виноградов М. Е., Крапивин В. Ф., Флейшман Б. С., Шушкина Э. А. Использование математической модели для анализа поведения экосистемы океанской пелагиали.— «Океанология», 1975, т. 15, № 2.
- Виноградов М. Е., Шушкина Э. А., Кукина И. Н. Функциональная характеристика планктонного сообщества экваториального апвеллинга.— «Океанология», 1976, т. 16, № 1.
- Виноградов М. Е., Крапивин В. Ф., Меншуткин В. В. и др. Математическая модель функционирования экосистемы пелагиали тропических районов океана.— «Океанология», 1973, т. 13, № 5.
- Вит К. Т., де. Пространственные отношения в популяциях одного или нескольких видов.— В кн.: Механизмы биологической конкуренции. М., «Мир», 1964.
- Вольтерра В. Математическая теория борьбы за существование.— «Усп. физич. наук», 1928, т. 8, вып. 1.
- Высоцкий Г. Н. Покрововедение.— «Записки Белорусск. гос. ин-т сельск. и лесн. хоз.», 1925, т. 4.
- Галл Я. М. Борьба за существование как фактор эволюции. Л., «Наука», 1976.
- Гаузе Г. Ф. Математический подход к проблемам борьбы за существование.— «Зоол. журн.», 1933, т. 12, вып. 3.
- Гаузе Г. Ф. Экспериментальное исследование борьбы за существование между *Paramecium caudatum*, *Paramecium aurelia* и *Stylonychia mytilus*.— «Зоол. журн.», 1934а, т. 13, вып. 1.
- Гаузе Г. Ф. Математическая теория борьбы за существование и ее применение к популяциям дрожжевых клеток.— «Бюл. МОИП. Отд. биол.», 1934б, т. 43, вып. 1.
- Гаузе Г. Ф. О некоторых основных проблемах биоценологии.— «Зоол. журн.», 1936, т. 15.
- Гаузе Г. Ф. Экология и некоторые проблемы происхождения видов. М., Изд-во Моск. ун-та, 1941.
- Гаузе Г. Ф. Некоторые проблемы химической биоценологии.— «Усп. соврем. биол.», 1944, т. 17, № 2.
- Гаузе Г. Ф. Экспериментальное направление в изучении динамики популяций.— «Зоол. журн.», 1945, т. 24, № 4.
- Гаузе Г. Ф., Витт А. А. О периодических колебаниях численности популяций: математическая теория релаксационного взаимодействия между хищниками и жертвами и ее применение к популяциям двух простейших.— «Изв. АН СССР. Отд. матем. и естеств. наук», 1934, т. 10.
- Гаузе Г. Ф., Настюкова О. К., Алпатов В. В. Влияние биологических изменений среды на рост смешанной популяции *Paramecium caudatum* и *Paramecium aurelia*.— «Зоол. журн.», 1934, т. 13, № 4.
- Геккель Э. Естественная история миротворения. Общедоступное научное изложение учения о развитии. Спб., «Научная мысль», 1909.
- Герцык В. В. Материалы многолетних наблюдений над влажностью мощных черноземов в Центрально-Черноземном заповеднике.— «Труды Центр.-Черноз. гос. запов. им. В. В. Алехина», 1979, вып. 12.
- Гильдерман Ю. И. Лекции по высшей математике для биологов. Новосибирск, 1974.
- Гильманов Т. Г. Субмодель растительности в целостной модели травяной экосистемы (с особым вниманием к подземной части).— «Ботан. журн.», 1976, т. 61, № 9.

- Гильманов Т. Г. Математическое моделирование биогеохимических циклов в травяных экосистемах. М., Изд-во Моск. ун-та, 1978 а.
- Гильманов Т. Г. Некоторые итоги моделирования травяных экосистем в США в рамках Международной биологической программы.— В кн.: Биогеофизические и математические методы исследования геосистем. М., Ин-т геогр. АН СССР, 1978б.
- Глазовская М. А. Геохимические основы типологии и методики исследования природных ландшафтов. М., Изд-во Моск. ун-та, 1964.
- Говорухин В. С. Растительный мир как оболочка Земли-планеты (фитосфера).— В кн.: М. И. Голенкин. Растительный мир как производительная сила природы. М., 1949.
- Горстко А. Б. Имитационное моделирование.— «Изв. Сев.-Кавк. науч. центра высш. школы, естеств. наук», 1977, № 2.
- Горышина Т. К., Нешатаев Ю. Н. Особенности микроклимата дубового леса и их значение для жизни растений.— «Вестн. Моск. ун-та, Сер. биол.», 1960, № 15.
- Грейг-Смит П. Количественная экология растений. М., «Мир», 1967.
- Гречин И. П., Чэн-юнь Шэн. Влияние различных концентраций газообразного кислорода в почвенном воздухе на О-В-условия.— «Почвоведение», 1960, № 7.
- Гродзинский А. М. Аллелопатия в жизни растений и их сообществ. Киев, 1965.
- Гродзінський А. М. Основи хімічної взаємодії рослин. Киев, 1973.
- Гумбольдт А. Идеи о географии растений.— В кн.: География растений. М.—Л., ОГИЗ—Сельхозгиз, 1936а.
- Гумбольдт А. География растений.— В кн.: География растений. М.—Л., ОГИЗ—Сельхозгиз, 1936б.
- Гунин П. Д., Дедков В. П. Экологические режимы пустынных биогеоценозов. М., «Наука», 1978.
- Гусева К. А. Гидробиологическая производительность и прогноз цветения водоемов.— «Микробиол.», 1961, т. 7, № 3.
- Давыдов Л. К., Дмитриева А. А., Конкина Н. Г. Общая гидробиология. Л., Гидрометеоиздат, 1973.
- Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора или сохранение избранных пород в борьбе за жизнь. М.—Л., ОГИЗ—Сельхозгиз, 1937.
- Дарвин Ч. Путешествие натуралиста вокруг света на корабле «Бигль». М., «Мысль», 1976.
- Де Кандоль А. Введение к изучению ботаники или начальный курс этой науки, содержащий органографию, физиологию, методологию, географию растений, обозрение растений ископаемых, ботаники врачебной и истории ботаники. М., 1838.
- Дементьев Г. П. Русские основоположники экологии.— В кн.: Очерки по истории экологии. М., «Наука», 1970.
- Джонстон Дж. Условия жизни в море. Пг., 1919.
- Димо В. Н. Зонально-провинциальные особенности температуры почв СССР и классификация температурного режима.— В кн.: Тепловой и водный режим почв СССР. М., «Наука», 1968.
- Докучаев В. В. Русский чернозем. Отчет Вольному экономическому обществу. Спб., ВЭО, т. III, вып. IV, 1883. (Избр. соч., т. I. М., Сельхозгиз, 1948).
- Докучаев В. В. К учению о зонах природы. Горизонтальные и вертикальные почвенные зоны. Спб., 1899. (Избр. соч., т. III. М., Сельхозгиз, 1949).
- Домбровский Ю. А. Математическое моделирование водных экосистем.— «Изв. Сев.-Кавк. науч. центра высш. школы, естеств. наук», 1977, № 2.
- Дроздова В. М., Петренчук О. П., Селзнева Е. С., Сви-стов П. Ф. Химический состав атмосферных осадков на Европейской территории СССР. Л., Гидрометеоиздат, 1964.
- Дювиньо П., Танг М. Биосфера и место в ней человека. (Экологические системы и биосфера). М., «Прогресс», 1973.
- Ефимова Н. А. Радиационные факторы продуктивности растительного покрова. Л., Гидрометеоиздат, 1977.
- Ефремов Ю. К. Ландшафтная сфера Земли.— «Изв. Всесоюз. геогр. о-ва», 1959, т. 91, вып. 6.
- Жуков Л. А. Общая океанология. Л., Гидрометеоиздат, 1976.
- Зайка В. Е. Объекты исследований и границы применимости некоторых концепций в синэкологии.— В кн.: Структура и динамика водных сообществ и популяций. Киев, 1967.
- Зайцев В. А., Летохович А. А., Никандрова Г. Т. Влажность воздуха и ее измерение. Л., Гидрометеоиздат, 1974.
- Зенкевич Л. А. Общая характеристика биогеоценозов океана и сравнение их с биогеоценозами суши.— «Журн. общ. биол.», 1967, № 5.
- Зенкевич Л. А. Общая характеристика биогеоценозов океана и сравнение их с биогеоценозами суши.— В кн.: Программа и методика изучения биогеоценозов водной среды. М., «Наука», 1970.
- Зернов С. А. Основные черты распределения животных в Черном море у Севастополя. Спб., 1908.
- Зернов С. А. К вопросу об изучении жизни Черного моря.— «Зап. Имп. Акад. наук», 1913, т. 32, № 1.
- Зернов С. А. Общая гидробиология. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1949.
- Злотин Р. И. Жизнь в высокогорьях (Изучение организации высокогорных экосистем Тянь-Шаня). М., «Мысль», 1975.
- Зубов Н. Н. Динамическая океанология. М.—Л., Гидрометеоиздат, 1947.
- Иванов Н. Н. Атмосферное увлажнение тропических и сопредельных стран земного шара.— «Зап. ВГО, нов. сер.», 1958, т. 18.
- Ивлев В. С. Время охоты и проходимый хищником путь в связи с плотностью популяции жертвы.— «Зоол. журн.», 1944, т. 23, № 4.
- Ивлев В. С. Экспериментальная экология питания рыб. М., Пищепромиздат, 1955.
- Ипатов В. С. О понятии фитоценоз и элементарной ячейке общественной жизни растений.— «Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. биол.», 1966, № 15, вып. 6.
- Калабухов Н. И. Летняя спячка сусликов.— «Труды лаб. эксп. биол. Моск. зоопарка», 1929, т. 5.
- Калабухов Н. И. Эколого-физиологические особенности животных и условия среды. Харьков, 1950.
- Карпов В. Г. Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги. Л., «Наука», 1969.
- Кауричев И. С. (ред.). Почвоведение. М., «Колос», 1975.
- Кесслер К. Ф. О законе взаимной помощи.— «Труды Спб. о-ва естествоисп.», 1880, т. II, вып. 1.
- Кобленц-Мишке О. И. О продукции фитопланктона в северо-западной части Тихого океана весной 1955 г.— «Докл. АН СССР», 1957, т. 116, № 6.
- Ковальский В. В. Геохимическая экология. М., «Наука», 1974.
- Ковда В. А. Основы учения о почвах. Кн. 1, 2. М., «Наука», 1973.
- Колбасов О. С. Экология: политика—право. (Правовая охрана природы в СССР). М., «Наука», 1976.
- Коли Г. Анализ популяций позвоночных. М., «Мир», 1979.
- Колмогоров А. Н. Качественное изучение математических моделей динамики популяций.— «Проблемы кибернетики», 1972, вып. 25.
- Коммонер Б. Замыкающийся круг. Л., Гидрометеоиздат, 1974.
- Коммонер Б. Технология прибыли. М., «Мысль», 1976.
- Константинов А. Р. Испарение в природе. Л., Гидрометеоиздат, 1968.
- Константинов А. Р., Федоров С. Ф. Опыт применения градиентных мачт для определения испарения и теплообмена в лесу.— «Труды ГГИ», 1960, вып. 81.
- Крауклис А. А. Проблемы экспериментального ландшафтоведения. Новосибирск, «Наука», 1979.
- Кудрявцев В. А., Демидович Б. П. Краткий курс высшей математики. М., «Наука», 1975.

- Куркин К. А. Некоторые методологические проблемы исследования биогеоценозов и ландшафтов.— В сб.: Проблемы методологии системного исследования. М., «Мысль», 1970.
- Лавренко Е. М. Об уровнях изучения органического мира в связи с познанием растительного покрова.— «Изв. АН СССР. Сер. биол.», 1964, № 1.
- Леваковский Н. К вопросу о вытеснении одних растений другими. Ч. 1. Отношение семян растений к влаге.— «Труды о-ва естествоисп. при Казанск. ун-те», 1871, т. 1, № 2.
- Леваковский Н. К вопросу о вытеснении одних растений другими. Ч. 2. Значение семян и подземных частей растений, находящихся в почве.— «Труды о-ва естествоисп. при Казанск. ун-те», 1872, т. 2, № 2.
- Левич А. П. Ранговые распределения численности фитопланктона Белого моря.— «Науч. докл. высш. школы, биол. науки», 1979, № 4.
- Либих Ю. Химия в приложении к земледелию и физиологии. М.—Л., ОГИЗ—Сельхозгиз, 1936.
- Линдеман Р. Л. Трофодинамический аспект экологии.— «Усп. совр. биол.», 1943, т. 16, вып. 5.
- Липке Г., Френкель Г. Питание насекомых.— В кн.: Современные проблемы энтомологии, т. 1. М., ИЛ, 1959.
- Львович М. И. Водные ресурсы земного шара и их будущее.— «Изв. АН СССР. Сер. геогр.», 1967, № 6.
- Лэк Д. Дарвиновы выюрки. М., ИЛ, 1949.
- Ляпунов А. А. Математическая интерпретация биологических закономерностей.— В кн.: Математическое моделирование жизненных процессов. М., «Мысль», 1968.
- Ляпунов А. А. Об изучении балансовых соотношений в биогеоценозах (попытка мат. анализа).— «Журн. общ. биол.», 1968, т. 68, № 6.
- Ляпунов А. А. В чем состоит системный подход к изучению реальных объектов сложной природы.— В кн.: Управляющие системы, вып. 6. Новосибирск, 1970.
- Ляпунов А. А. Биогеоценозы и их математическое моделирование.— «Природа», 1971, № 10.
- Ляпунов А. А., Стебаев И. В. О биогеоценологическом уровне управления в рамках биосферы.— «Проблемы кибернетики», 1964, вып. 12.
- Ляпунов А. А., Яблонский С. В. Теоретические проблемы кибернетики.— «Проблемы кибернетики», 1963, вып. 9.
- Мазинг В. В. Консорции как элементы структуры биоценозов.— «Труды МОИП», 1966, т. 27.
- Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М., «Мир», 1974.
- Мак-Дуголл В. Б. Экология растений. М., Учпедгиз, 1935.
- Максимов В. Н., Белая Т. И., Федоров В. Д. Потребление биогенных элементов фитопланктоном сообществом в зависимости от их концентрации в водоеме и условий освещения.— «Изв. АН СССР. Сер. биол.», 1970, № 3.
- Максимов В. Н., Федоров В. Д. Изучение процессов первичной продуктивности водоемов методом планируемых добавок биогенных элементов.— «Науч. докл. высш. школы, биол. науки», 1967, № 4.
- Максимов В. Н., Федоров В. Д. Применение методов математического планирования эксперимента при отыскании оптимальных условий культивирования микроорганизмов. М., Изд-во Моск. ун-та, 1969.
- Макиагон Дж. А. Экологические принципы определения оптимальных размеров биосферных заповедников.— В кн.: Биосферные заповедники. Л., Гидрометеоиздат, 1977.
- Марунич С. В. Характеристика турбулентности в условиях леса по градиентным и структурным наблюдениям.— «Труды ГГИ», 1971, вып. 198.
- Матвеев Л. Т. Курс общей метеорологии. Физика атмосферы. Л., Гидрометеоиздат, 1976.
- Менжулин Г. В. Моделирование метеорологического режима растительного покрова.— «Труды ГГО», 1974, вып. 318.

- Меншуткин В. В. Математическое моделирование популяций и сообществ водных животных. Л., «Наука», 1971.
- Миланкович М. Математическая климатология и астрономическая теория колебаний климата. М., ГОНТИ, 1939.
- Мильков Ф. Н. Основные проблемы физической географии. Воронеж, 1959.
- Молчанов А. А. Комплексные исследования в дубравах лесостепи.— В кн.: Взаимоотношение компонентов биогеоценоза в лиственных молодняках. М., «Наука», 1970.
- Молчанов А. А. (ред.). Дубравы лесостепи в биогеоценологическом освещении. М., «Наука», 1975.
- Монин А. С., Обухов А. М. Основные закономерности турбулентного перемешивания в приземном слое атмосферы.— «Труды геофиз. ин-та АН СССР», 1954, № 24.
- Мончадский А. С. О классификации факторов окружающей среды.— «Зоол. журн.», 1958, т. 37, № 5.
- Морозов Г. Ф. Учение о лесе. Спб., 1912.
- Наумов Н. П. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1948.
- Нейлор Т. Г., Фигнер Дж. М. Оценка пригодности модели.— В сб.: Машинные имитационные эксперименты с моделями экономических систем. М., «Мир», 1975.
- Нейман М. С. Автоматические процессы и явления. М., «Сов. радио», 1958.
- Нерпин С. В., Чудновский А. Ф. Энерго- и массообмен в системе растение—почва—воздух. Л., Гидрометеоиздат, 1975.
- Нечаева Н. Т., Приходько С. Я. Искусственные зимние пастбища в предгорных пустынях Средней Азии. (Опыт создания искусственных фитоценозов). Ашхабад, 1966.
- Новиков Г. А. Полевые исследования по экологии наземных позвоночных. Л., «Сов. наука», 1949.
- Новиков Г. А. Экология зверей и птиц лесостепных дубрав. Л., Изд-во Ленингр. ун-та, 1959.
- Новиков Г. А. Сто лет экологии Эрнста Геккеля.— В кн.: Очерки по истории экологии. М., «Наука», 1970.
- Одум Г. Описание морских экосистем в виде диаграмм энергетических цепей.— В кн.: Моделирование морских экосистем. Л., Гидрометеоиздат, 1978.
- Очерки по истории экологии. М., «Наука», 1970.
- Павловский Е. Н. Учение о биоценозах в приложении к некоторым паразитологическим проблемам.— «Изв. АН СССР. Сер. биол.», 1937, № 4.
- Палагин Э. Г., Гутман Л. Н. О расчете температуры почвы для холодного сезона.— «Метеорология и гидрология», 1975, № 9.
- Пенман Х. Л. Растения и влага. Л., Гидрометеоиздат, 1968.
- Перельман А. И. Геохимия биосферы. М., «Наука», 1973.
- Перельман А. И. Геохимия ландшафта. М., «Высшая школа», 1975.
- Петров В. В. О коренных типах леса Звенигородской биостанции МГУ.— «Вестн. Моск. ун-та, сер. биол., почвовед.», 1970, № 3.
- Пивоварова З. И. Радиационные характеристики климата СССР. Л., Гидрометеоиздат, 1977.
- Полетаев И. А. О математических моделях биогеоценозов.— «Проблемы кибернетики», 1966, вып. 16.
- Полуэктов Р. А. (ред.). Динамическая теория биологических популяций. М., «Наука», 1974.
- Польнов Б. Б. Первые стадии почвообразования на массивно-кристаллических породах.— «Почвоведение», 1945, № 7.
- Польнов Б. Б. Роль почвоведения в учении о ландшафтах.— «Изв. ВГО», 1946, вып. 2.
- Польнов Б. Б. Учение о ландшафтах.— В кн.: Вопросы географии, вып. 3. М., Географгиз, 1953.
- Программа и методика биогеоценологических исследований. М., «Наука», 1966.

Программа и методика биогеоэкологических исследований. М., «Наука», 1974.

Работнов Т. А. Фитоценология. М., Изд-во Моск. ун-та, 1978.

Работнов Т. А. Что такое экология с точки зрения ботаника.— «Вестн. Моск. ун-та. Сер. Биол.», 1979, № 1.

Райс Э. Аллелопатия. М., «Мир», 1978.

Раменский Л. Г. Основные закономерности растительного покрова и их изучение.— В кн.: Вестн. опытн. дела Средне-Черноз. обл. Воронеж, 1924.

Раменский Л. Г. Учет и описание растительности (на основе проективного метода). М., Изд-во Всесоюз. акад. с.-х. наук, 1937.

Раменский Л. Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М., Сельхозгиз, 1938.

Раменский Л. Г. О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники.— «Ботан. журн.», 1952, т. 37, № 2.

Раменский Л. Г. и др. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М., Изд-во АН СССР, 1956.

Раунер Ю. Л. Тепловой баланс растительного покрова. Л., Гидрометеиздат, 1972.

Раунер Ю. Л. Изучение атмосферы как компонента биогеоценоза.— В кн.: Программа и методика биогеоэкологических исследований. М., «Наука», 1974.

Резвой П. К. К определению понятия «биоценоз».— «Рус. гидробиол. журн.», 1924, т. 3, № 8—9.

Ресурсы биосферы. (Итоги советских исследований по Международной биологической программе. Т. 1.) Л., «Наука», 1975.

Ресурсы биосферы. (Итоги советских исследований по Международной биологической программе. Т. 2.) Л., «Наука», 1976.

Роде А. А. Почвообразовательный процесс и эволюция почв. М., Географгиз, 1947.

Роде А. А., Смирнов В. Н. Почвоведение. Изд. 2-е. М., «Высшая школа», 1972.

Роде А. А. Основы учения о почвенной влаге. Т. 1, 2. Л., Гидрометеиздат, 1965—1969.

Росс Ю. К. Радиационный режим и архитектура растительного покрова. Л., Гидрометеиздат, 1975.

Руднев Н. И. Радиационный баланс леса. М., «Наука», 1977.

Рулъе К. Ф. Жизнь животных по отношению ко внешним условиям. «Избр. биол. произведения». М.—Л., Изд-во АН СССР, 1954.

Рябов В. А. Климатическая характеристика Центрально-Черноземного заповедника.— В кн.: Труды Центр.-Черноз. гос. запов. им. В. В. Алехина. Вып. 12, Л., Гидрометеиздат, 1979.

Свидерский В. И. О диалектике элементов и структуры в объективном мире и в познании. М., 1962.

Свирижев Ю. М., Логофет Д. О. Устойчивость биологических сообществ. М., «Наука», 1978.

Северцов Н. А. Периодические явления в жизни зверей, птиц и гад Воронежской губернии. М., Изд-во АН СССР, 1950.

Северцов С. А. О взаимоотношении между продолжительностью жизни и плодовитостью различных видов млекопитающих.— «Изв. АН СССР. Отд. физ.-мат. наук», 1930, т. 8, № 9.

Северцов С. А. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1941.

Северцов С. А. Проблемы экологии животных. Т. 1. М., Изд-во АН СССР, 1951.

Селиванов И. А. Материалы к познанию физиологии и экологии микотрофного способа питания растений.— «Учен. зап. Перм. гос. пед. ин-та», 1975, т. 141 (ч. 1—2); т. 142 (ч. 3).

Селиванов И. А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. Автореф. докт. дис. М., Изд-во Моск. ун-та, 1977.

Семина Г. И. Факторы, влияющие на вертикальное распределение фитопланктона в море.— «Труды Всесоюз. гидробиол. о-ва», 1957, т. 8.

Семина Г. И. К вопросу о вертикальном распределении фитопланктона в Беринговом море.— «Докл. АН СССР», 1955, т. 101, № 5.

Семихатова О. А. Энергетика дыхания растений при повышенной температуре. Л., «Наука», 1974.

Слейчер Р. О. Водный режим растений. М., «Мир», 1970.

Селезнева Е. С., Петренчук О. П. Об удалении примесей из атмосферных облаками и осадками.— В кн.: Метеорологические аспекты загрязнения атмосферы. Л., Гидрометеиздат, 1971.

Смирнова К. М. Природа Звенигородской биостанции. Почвы. М., Изд-во Моск. ун-та, 1962.

Сорокин Ю. И. О влиянии стратификации водных масс на первичную продукцию фотосинтеза в море.— «Журн. общей биол.», 1959, т. 20, № 6.

Сорокин Ю. И., Кобленц-Мишке О. И. Первичная продукция Японского моря и части Тихого океана, прилегающей к Японии, весной 1957 г.— «Докл. АН СССР», 1958, т. 122, № 6.

Судницын И. И. Движение почвенной влаги и водопотребление растений. М., Изд-во Моск. ун-та, 1979.

Суетова И. А. Закономерности количественного распределения биомассы суши и океана.— «Вестн. Моск. ун-та. Сер. география», 1973, № 6.

Сукачев В. Н. Введение в учение о растительных сообществах. Пг., 1915. Избр. труды. Т. 3. Л., «Наука», 1975.

Сукачев В. Н. О терминологии в учении о растительных сообществах.— «Журн. Рус. бот. о-ва», 1918, т. 2, № 1—2. Приложение.

Сукачев В. Н. Экспериментальная фитосоциология и ее задачи.— В кн.: Зап. Ленингр. с.-х. ин-та. Т. 2. 1925.

Сукачев В. Н. Растительные сообщества. Введение в фитосоциологию. Л.—М., 1928. Избр. труды. Т. 3. Л., «Наука», 1975.

Сукачев В. Н. Руководство к исследованию типов лесов. М.—Л., Сельхозгиз, 1930.

Сукачев В. Н. Основные руководящие идеи в изучении типов леса.— В кн.: Исследования по лесному хозяйству и лесной промышленности. Вып. 18. Л., Изд-во Лесопром. НИИ, 1931.

Сукачев В. Н. Идея развития в фитоценологии.— «Сов. ботаника», 1942, № 1—2.

Сукачев В. Н. О некоторых современных проблемах изучения растительного покрова.— «Ботан. журн.», 1956, т. 41, № 4. Избр. соч. Т. 3. Л., «Наука», 1975.

Сукачев В. Н. О лесных комплексных биогеоэкологических исследованиях.— «Труды лабор. лесоведения АН СССР», 1961, т. 2.

Сукачев В. Н., Зонн С. В. Методические указания к изучению типов леса. М., Изд-во АН СССР, 1961.

Сукачев В. Н., Зонн С. В., Мотовилов Г. П. Методические указания к изучению типов леса. М., Изд-во АН СССР, 1957.

Сущеня Л. М. Количественные закономерности питания ракообразных. Минск, 1975.

Тен В. С. О трофическом взаимодействии примитивных пар хищник—жертва у водных организмов.— В кн.: Структура и динамика водных сообществ и популяций. Киев, 1967.

Тимофеев-Ресовский Н. В. О некоторых принципах классификации биохорологических единиц.— «Труды Ин-та биол. УФ АН СССР», 1961, т. 27.

Тимофеев-Ресовский Н. В. Некоторые проблемы радиационной биогеоэкологии. Свердловск, 1964.

Тимофеев-Ресовский Н. В. Некоторые проблемы радиационной биогеоэкологии.— «Пробл. бот.», 1968, т. 10.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Тюрюканов А. Н. Об элементарных биохорологических подразделениях биосферы.— «Бюл. МОИП. Отд. биол.», 1966, т. 71, вып. 1.

- Тимофеев-Ресовский Н. В., Порядкова Н. А., Сокурова Е. Н., Тимофеева-Ресовская Е. А. Работы по экспериментальной биогеоценологии.— В кн.: Сборник работ лаборатории биофизики Ин-та биологии УФ АН СССР, Вып. 9. Свердловск, 1957.
- Тихомиров Б. А. Основные проблемы и задачи биогеоценологического изучения тундры.— В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л., «Наука», 1971.
- Тихомиров Б. А. Изучение тундровых биогеоценозов.— В кн.: Программа и методика биогеоценологических исследований. М., «Наука», 1974.
- Тюрюканов А. Н., Александрова В. Д. Витасфера Земли.— «Бюл. МОИП. Отд. биол.», 1969, т. 74, № 4.
- Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов.— «Науч. докл. высш. школы. Биол. наук.», 1975, № 2.
- Ушман Г. Определение Эрнстом Геккелем понятия «экология». — В кн.: Очерки по истории экологии. М., «Наука», 1970.
- Федоров В. Д. Изучение методами математического планирования влияния добавок биогенных элементов на первичную продуктивность водоемов.— «Бюлл. МОИП. Отд. биол.», 1967, т. 74, № 5.
- Федоров В. Д. Об экологических нишах, о локусах биотопа и эволюционном разнообразии видов.— «Науч. докл. высш. школы. Биол. наук.», 1972, № 11.
- Федоров В. Д. Заметки о парадигме вообще и экологической парадигме в частности.— «Вестн. Моск. ун-та. Сер. биология», 1977, № 3.
- Федоров В. Д. Относительно обилие симпатрических видов и модель экспоненциально разломанного стержня (ЭРС).— В сб.: Человек и биосфера, вып. 2. М., Изд-во Моск. ун-та, 1978.
- Федоров В. Д., Белая Т. И., Максимов В. Н. Потребление биогенных элементов фитопланктоном сообществом в зависимости от их концентрации в водоеме и условий освещения.— «Изв. АН СССР. Сер. биол.», 1970, № 3.
- Федоров В. Д., Семин В. А. Связь первичной продукции с гидрохимическим режимом водоема (Карельское побережье Белого моря).— «Океанология», 1970, № 2.
- Федоров В. Д., Кондрик Е. К., Левич А. П. Ранговое распределение численности фитопланктона Белого моря.— «Докл. АН СССР», 1977, т. 236, № 1.
- Федоров Е. К. Взаимодействие общества и природы. Л., Гидрометеиздат, 1972.
- Федоров Е. К. Экологический кризис и социальный прогресс. Л., Гидрометеиздат, 1977.
- Формозов А. Н. Хищные птицы и грызуны.— «Зоол. журн.», 1934а, т. 13, вып. 4.
- Формозов А. Н. К вопросу о межвидовой конкуренции. Взаимоотношения белки (*Sciurus vulgaris* L.), клестов (*Loxia curvirostra* L.) и большого пестрого дятла (*Dryobates major* L.).— «Докл. АН СССР», 1934б, т. 3, № 3.
- Формозов А. Н. Колебания численности промысловых животных. М.—Л., 1935.
- Формозов А. Н. (ред.). Методы учета численности и географического распространения наземных позвоночных. М., Изд-во АН СССР, 1952.
- Формозов А. Н. Звери, птицы и их взаимосвязи со средой обитания. М., «Наука», 1976.
- Форрестер Дж. Основы кибернетики предприятия. (Индустриальная динамика). М., «Прогресс», 1971.
- Форрестер Дж. Динамика развития города. М., «Прогресс», 1974.
- Форрестер Дж. Мировая динамика. М., «Наука», 1978.
- Хайлов К. М. (ред.). Экологическая физиология морских планктонных водорослей. Киев, 1971.

- Хатчинсон Д. Лимнология. Географические, физические и химические характеристики озер. М., «Прогресс», 1969.
- Хлебович В. В. Критическая соленость биологических процессов. Л., «Наука», 1974.
- Хэдсон В. Натуралист в Лапланде. Спб., 1896.
- Четвериков С. С. Волны жизни (из ледидеяторологических наблюдений 1903 г.).— «Дневник зоол. отд. Имп. о-ва любителей естеств., этногр.», 1905, т. 3, вып. 6.
- Чудновский А. Ф. Теплофизика почв. М., «Наука», 1976.
- Шалыт М. С. Подземная часть некоторых луговых, степных и пустынных растений и фитоценозов.— «Труды Бот. ин-та АН СССР. Сер. III. Геоботаника», 1952, вып. 8.
- Шварц С. С. Популяционная структура вида.— «Зоол. журн.», 1967, т. 46, № 10.
- Шварц С. С. К истории основных понятий современной экологии.— В кн.: Очерки по истории экологии. М., «Наука», 1970.
- Шварц С. С. Экологические основы охраны биосферы.— «Вестн. АН СССР», 1973, № 9.
- Шенников А. П. Природные факторы распределения растений в экспериментальном освещении.— «Журн. общ. биол.», 1942, т. 3.
- Шеннон Р. Имитационное моделирование систем — искусство и наука. М., «Мир», 1978.
- Ширшов П. П. Планктон как индикатор ледового режима моря.— В сб.: Науч. работы экспедиции на ледоколе «Красин» в 1935 г. Л., 1936.
- Ширшов П. П. Сезонные явления в жизни фитопланктона полярных морей в связи с ледовым режимом.— «Труды Арктич. ин-та», 1937, т. 82.
- Ширшов П. П. Опыт определения продуктивности фитопланктона полярных морей по фотосинтезу.— В сб.: Науч. результаты работ экспедиции на «Челюскине». Т. 1. Л., 1938.
- Шмальгаузен И. И. Интеграция биологических систем и их саморегуляция.— «Бюл. МОИП. Отд. биол.», 1961, т. 66, № 2.
- Шмальгаузен И. И. Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск, 1968.
- Шовен Р. Мир насекомых. М., «Мир», 1970.
- Шорыгин А. А. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. М., Пищепромиздат, 1952.
- Шорыгин А. А. О биоценозах.— «Бюл. МОИП. Отд. биол.», 1955, т. 60, № 6.
- Шулейкин В. В. Очерки по физике моря. М., Изд-во АН СССР, 1962.
- Эдельман Н. М. Биология непарного шелкопряда в условиях Кубинского района Азербайджанской ССР.— «Зоол. журн.», 1956, т. 35, вып. 4.
- Элтон Ч. Экология насекомых животных и растений. М., ИЛ, 1960.
- Эман Т. И. О некоторых математических моделях биогеоценозов.— «Проблемы кибернетики», 1966, вып. 16.
- Эренфельд Д. Природа и люди. М., «Мир», 1973.
- Эшби У. Р. Введение в кибернетику. М., ИЛ, 1959.
- Юнге Х. Химический состав и радиоактивность атмосферы. М., «Мир», 1965.
- Яблонский С. В. Основные понятия кибернетики.— «Проблемы кибернетики», 1959, вып. 2.
- Albrecht F. H., Gatzke A., Haddad A., Wax N. The dynamics of two interacting populations.— «J. Math. Anal. Appl.», 1974, vol. 46.
- Allee W. C. Animal aggregations. A study in general sociology. Chicago, 1931.
- Allee W. C. Studies in animal aggregations: causes and effects of bunching in land isopods.— «J. Exp. Zool.», 1926, vol. 45, N 1.
- Allee W. C. Animal aggregations.— «Quart. Rev. Biol.», 1927, vol. 2, N 3.
- Austin M. P., Cook B. G. Ecosystem stability: A result from an abstract simulation.— «J. Theoret. Biol.», 1974, vol. 45, N 2.
- Ayala F. J. Experimental invalidation of the principle of competitive exclusion.— «Nature», 1969, vol. 224, N 5224.

Ayala F. J. Invalidation of principle of competitive exclusion defended.—«Nature», (L.), 1970, vol. 227, N 5253, pp. 89—90.

Bagnouls F., Gaussen H. Saison sèche et indice xerothermique.—«Docum. Cartes Product. Végét.». Ser. Général, t. III. 1953, vol. 1, art. VIII.

Ball I. Climatological diagrams. Cairo.—«Sci. J.», 1910, vol. 4.

De Bary A. Die Erscheinung der Symbiose. Strassburg, 1879.

Baule B. Zu Mitscherlichs Gesetz der physiologischen Beziehungen.—«Landw. Jahrb.», 1918, Bd. 51.

Beadle L. C. Osmotic and ionic regulation in relation to the classification of brackish and inland saline waters.—«Arch. oceanogr. e limnol.», 1959, vol. 11, suppl.

Bernadelli H. Population waves.—«J. Burma Res. Soc.», 1941, vol. 31, N 1.

Berry L. Joe. The influence of oxygen tension on the respiration rate in different segments of onion roots.—«J. Cell. and Comp. Physiol.», 1949, vol. 33, N 1.

Beverton R. J. H., Holt S. J. On the dynamics of exploited fish populations. H. M. Stationery Office, L., 1957.

Bick H. Die Sukzession der Organismen bei der Selbstreinigung von organisch verunreinigtem Wasser unter verschiedenen Milieubedingungen. Düsseldorf, 1964.

Birch L. C. Experimental background to the study of the distribution and abundance of insects. I. The influence of temperature, moisture and food on the innate capacity for increase of three grain beetles.—«Ecology», 1953, vol. 34, N 4.

Bitancourt A. A. Expressao matematica do crescimento de formigueiros de «*Atta sexdens rubropilosa*» representado pelo aumento do numero de olheiros.—«Arch. Inst. Biol.», 1941, vol. 12.

Blackman F. Optima and limiting factors.—«Ann. Botany», 1905, vol. 19, N 74.

Bodenheimer F. S. Problems of animal ecology. Oxford, 1938.

Bodenheimer F. S. Animal ecology today.—«Monogr. biol.», 1958, vol. 6.

Bonner J. T. A study of the temperature and humidity requirements of *Aspergillus niger*.—«Mycologia», 1948, vol. 40, N 6.

Bunnel F. L., Scoullar K. A. ABISKO-II. A computer simulation model of carbon flux in tundra ecosystems. (Structure and function of tundra ecosystems).—«Ecol. Bull.», 1975, N 20.

Burkholder P. R. Cooperation and conflict among primitive organisms.—«Amer. Scientist», 1952, vol. 40, N 4.

Campbell G. S. An introduction to environmental biophysics. Berlin, Springer, 1977.

Chapman R. N. The quantitative analysis of environmental factors.—«Ecology», 1928, vol. 9, N 2.

Chartier P. Etude treorique de l'assimilation brute de la feuille.—«Ann. Physiol. veg.», 1966, vol. 8, N 3.

Christiansen F. B., Fenchel T. M. Theories of populations in biological communities.—«Ecol. Stud.», 1977, vol. 20.

Clark G. L. Elements of ecology. N. Y., 1965.

Clatworthy J. N., Harper J. L. The comparative biology of closely related species living in the same area. V. Inter- and intraspecific interference within cultures of *Lemna* spp. and *Salvinia natans*.—«J. Exp. Bot.», 1962, vol. 13, N 38.

Clements F. E. Plant physiology and ecology. Lincoln, 1907.

Clements F. E. Plant succession and indicators. N. Y., 1928.

Cowles H. C. The causes of vegetative cycles.—«Botan. Gaz.», 1911, vol. 51, N 1.

Cole L. C. Population cycles and random oscillations.—«J. Wildlife Manag.», 1951, vol. 15, N 3.

Cole L. C. Some features of random population cycles.—«J. Wildlife Manag.», 1954, vol. 18, N 1.

Cole L. C. Population fluctuations.—In: Proc. 10th Int. Congr. Ent. Vol. 2. 1956.

Cole L. C. The population consequences of life history phenomena.—«Quart. Rev. Biol.», 1954, vol. 29, N 1.

Cole L. C. Sketches of general and comparative demography.—«Cold Spring Harbor Symp. on Quant. Biol.», 1957, vol. 22.

Cole L. C. The ecosphere.—«Sci. Amer.», 1958, vol. 198, N 4.

Collett R. *Myodes lemmus*, its habit and migrations in Norway.—«Vid-Selsk. Forh.», 1895. Bd 3.

Connell J. H. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees.—In: Den Boer P. J., Gradwell G. R. (eds.), Dynamics of populations, Wageningen, PUDOC, 1971, pp. 298—312.

Cook W. C. The distribution of the pale western cutworm, *Porosagrotis orthogonia* Morr.: A study in physical ecology.—«Ecology», 1924, vol. 5, N 1.

Crombie A. C. The effect of crowding upon the oviposition of grain-infesting insects.—«J. Exp. Biol.», 1942, vol. 19, N 3.

Crombie A. C. On intraspecific and interspecific competition in larvae of graminivorous insects.—«J. Exp. Biol.», 1944, vol. 20, N 2.

Crombie A. C. On competition between different species of graminivorous insects.—«Proc. Roy. Soc.», 1945, B, vol. 132.

Crombie A. C. Interspecific competition.—«J. Animal Ecol.», 1947, vol. 16, N 1.

Cuénot L. La genèse des espèces animales. Ed. 2-nd. P., 1921.

Cushing D. H. On the nature of production in the sea.—«Fish. invest. Ser. 2», 1959, vol. 22, N 6.

Cyert R. M. A description and evaluation of some firm simulations. Proc. of the IBM Computing Symposium on simulation models and gaming.—IBM, White Plains, N. Y., 1966.

Dahl F. Winke für ein wissenschaftliches Sammeln von Tieren.—«Ges. Naturwiss.», 1903.

Dahl F. Grundsätze und Grundbegriffe der biocönotischen Forschung.—«Zool. Anz.», 1908, N 33.

Dale M. B. Systems analysis in ecology.—«Ecology», 1970, vol. 51, N 1.

Davidson R. S., Clymer A. B. The desirability and applicability of simulating ecosystems.—«Ann. N. Y. Acad. Sci.», 1966, vol. 182, N 3.

Davis F. J. Surface loss of solar and sky radiation by inland lakes.—«Trans. Wis. Acad. Sci. Arts Lett.», 1941, vol. 33.

DeBach P. Biological Control by Natural Enemies. Cambridge, 1974.

Deevey E. S. Jr. Life tables for natural populations of animals.—«Quart. Rev. Biol.», 1947, vol. 22, N 4.

DeCandolle A. P. Physiologie Végétale, vol. III. Paris, Bechet Jeune, Lib. Fac. Med., 1832.

DeCandolle A. P. Constitution dans le règne végétal de groupes physiologiques applicables à la géographie ancienne et moderne.—In: Archives des Sciences Physiques et Naturelles. Geneva, 1874.

DeLong K. T. Population ecology of feral house mice: interference by *Microtus*.—«Ecology», 1966, vol. 47, N 3.

Diamond J. M. The island dilemma: lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves.—«Biol. Conserv.», 1975, vol. 7, N 2.

Diamond J. M. Avifauna equilibria and species turnover rates on the Channel Islands of California.—«Proc. Natl. Acad. Sci.», 1970, vol. 67, N 4.

Dodd A. P. The biological control of prickly pear in Australia.—In: Biogeography and ecology in Australia. 1959.

Doflein F. Das Tier als Glied des Naturganzen.—In: Hesse R., Doflein F. «Tierbau und Tierleben». Leipzig—Berlin, 1914.

Dublin L. I., Lotka A. J. On the true rate of natural increase as exemplified by the population of the United States, 1920.—«J. Amer. Statist. Ass.», 1925, vol. 20.

Duvigneaud P. Ecosystèmes et biosphère, L'écologie. Science Moderne de

- synthèse.—In: 2. Documentation Ministère de l'éducation Nation. et de la culture, vol. 23. Bruxelles, 1962.
- Ege R., Krogh A. On the relation between the temperature and the respiratory exchange in fishes.—«Intern. rev. der gesamten Hydrobiol. und Hydrogr.», 1915—1916, vol. 11, N 1.
- Ellenberg H. Kausale Pflanzensoziologie auf physiologischer Grundlage.—«Ber. Deut. Bot. Ges.», 1950, Bd 63.
- Ellenberg H. Physiologisches und ökologisches Verhalten derselben Pflanzenarten.—«Ber. Deut. Botan. Ges.», 1953, Bd 65.
- Ellenberg H. Über einige Fortschritte der kausalen Vegetationskunde.—«Vegetatio», 1954, Bd 5/6.
- Ellenberg H. Bodenreaktion (einschließlich Kalkfrage).—In: W. Ruhland (ed.), Handbuch der Pflanzenphysiologie, vol. IV Berlin—Göttingen—Heidelberg, 1958.
- Ellenberg H. (ed.). Integrated experimental ecology. Methods and results of ecosystem research in the German Solling project.—In: Ecological Studies, Vol. 2. Berlin a. o., 1971.
- Elton Ch. Periodic fluctuations in the numbers of animals: their causes and effects.—«J. Exp. Biol.», 1924, vol. 2, N 1.
- Elton Ch. Plague and the regulation of numbers in wild mammals.—«J. Hyg.», 1925, vol. 24.
- Elton Ch. The ecology of animals. London, Methuen, 1933.
- Elton Ch. Voles, Mice and Lemmings. Problems in population dynamics. Oxford (England), 1942.
- Elton Ch. S., Miller R. The ecological survey of animal communities: with a practical system of classifying habitats by structural characters.—«J. Ecol.», 1954, vol. 42, N 2.
- Elton Ch., Nicholson M. The ten-year cycle in numbers of the lynx in Canada.—«J. Anim. Ecol.», 1942, vol. 11, N 2.
- Emlen J. M. Ecology: An evolutionary approach Massachusetts Addison—Wesley Publ. Co., Inc., Reading, 1973.
- Espinosa A. V. Des sociétés animales. P., 1877.
- Evans F. C. Ecosystem as the basic unit in ecology.—«Sci.», 1956, vol. 123, N 3208.
- Feller W. On the logistic law of growth and its empirical verifications in biology.—«Acta Biotheoret.», 1940, vol. A 5.
- Fenichel T. Intrinsic rate of natural increase: the relationship with body size.—«Oecologia», 1974, vol. 14, N 4.
- Forbes S. A. The lake as a microcosm.—«Bull. Peoria Sci. Ass.», 1887.
- Frank A. B. Über die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdische Pilze.—«Ber. deut. bot. Ges.», 1885, Bd 3.
- Friederichs K. Der Gegenstand der Ökologie.—«Studium generale», 1957, Bd 10.
- Fujii K. Complexity—stability relationship of two-prey—one-predator species system model: local and global stability.—«J. theor. Biol.», 1977, vol. 69.
- Gaffney P. M. Roots of the niche concept.—«Amer. Natur.», 1975, vol. 109, N 968.
- Gardner M. R., Ashby W. R. Connectance of large dynamic (cybernetic) systems: critical values for stability.—«Nature», 1970, vol. 228, N 5273.
- Gause G. F. Experimental studies on the struggle for existence. I. Mixed population of two species of yeast.—«J. Exp. Biol.», 1932, vol. 9, N 4.
- Gause G. F. Experimental demonstration of Volterra's periodic oscillation in the numbers of animals.—«J. Exp. Biol.», 1935, vol. 12, N 1.
- Gause G. F. Vérifications expérimentales de la théorie mathématique de la lutte pour la vie.—«Actual. Sci. et Industr.», 1935, vol. 277.
- Gaussen H. Expression des milieux par des formules écologiques; leur représentation cartographique.—«Colloques Inter. du Centre Nat. Recherche Scient.», 1955, vol. 59.

- Gilpin M. E. Do hares eat lynx?—«Amer. Midland Natural.», 1973, vol. 107, N 957.
- Gilpin M. E. Limit cycles in competition communities.—«Amer. Natural.», 1975, vol. 109, N 965.
- Gilpin M. E., Justice K. E. Reinterpretation of invalidation of the principle of competitive exclusion.—«Nature» (L.), 1972, vol. 236, N 5345.
- Gleason H. A. The individualistic concept of the plant association.—«Bull. Torrey Bot. Club», 1926, vol. 53, N 1.
- Goh B. S. Global stability in many-species systems.—«Amer. Natural.», 1977, vol. 111, N 977.
- Goh B. S. Stability in models of mutualism.—«Amer. Natural.», 1979, vol. 113, N 2.
- Goodall D. W. Potential applications of biome modelling.—«Terre et la Vie», 1972, N 1.
- Goodall D. W. The hierarchical approach to model building.—In: Proc. of the First International Congress of Ecology. The Hague, September, 1974.
- Goodall D. W. Ecosystem modeling in the Desert biome.—In: Patten B. C. (ed.). Systems analysis and simulation in ecology. Vol. 3. N. Y., 1975.
- Grace J., Marks T. C. Physiological aspects of bog production at Moor House.—In: Heal O. W., Perkins D. F. (eds.). The ecology of some British moors and montane grasslands. Berlin, 1971.
- Grinnell J. The origin and distribution of the chesnut-backed chickadee.—«Auk», 1904, vol. 21.
- Grinnell J. The niche-relationships of the California thrasher.—«Auk», 1917, vol. 34.
- Grinnell J. Presence and absence of animals.—«California Chron.», 1928.
- Grinnell J., Storer T. I. Animal life in the Yosemite. Berkeley, Univ. of Calif. Press, 1924.
- Grümmer G. Die gegenseitige Beeinflussung höherer Pflanzen—Allelopathie. Jena, 1955.
- Günther K. Ökologische und funktionelle Anmerkungen zur Frage des Nahrungserwerbes bei Tiefseefischen mit einem Exkurs über die ökologischen Zonen und Nischen.—In: Moderne Biologie. Berlin, 1950.
- Hardin G. The competitive exclusion principle.—«Sci.», 1960, vol. 131, N 3409.
- Hasle D. R. Phytoplankton and hydrography of the Pacific part of the Antarctic Ocean.—«Nature», 1956, vol. 177, N 4509.
- Hassel M. P., Varley G. C. New inductive population model for insect parasites and its bearing on biological control.—«Nature», 1969, vol. 223, N 5211.
- Hauman L. La Phytogéographie, Science de Synthèse.—«Bull. Cl. Sc. Acad. Roy. Belg.», 1933, vol. XIX.
- Haviland M. D. Forest, steppe and tundra. Studies in animal environment. 1926.
- Henry S. M. (ed.). Symbiosis. Vol. 1, 2. N. Y., 1966, 1967.
- Hensen V. Über die Bestimmung des Planktons oder des in Meere treibenden Materials in Pflanzen und Thieren.—In: Fünfter Ber. Kommis. Wiss. Untersuch. DTSCH. Meere. Kiel, 1887.
- Heron A. C. Population ecology of a colonizing species: the pelagic tunicate *Thalia democratica*.—«Oecologia», 1972, vol. 10.
- Hertwig Oskar. Die Symbiose oder das Genossenschaftsleben im Tierreich. Jena, 1883.
- Hewitt C. G. The conservation of wild life. N. Y., 1921.
- Hilgard E. W. Über den Einfluss des Klimas auf die Bildung und Zusammensetzung des Bodens.—In: Forschungen auf dem Gebiete der Agrikulturphysik. Bd 16. Heidelberg, 1893.
- Holling C. S. The components of predation as revealed by a study of small-mammal predation of the European pine sawfly.—«Canad. Entomologist», 1959, vol. 91.
- Holling C. S. The functional response of predators to prey density and its

- role in mimicry and population regulation.—«Mem. Entomol. Soc. Canada», 1965, N 45.
- Holling C. S. The strategy of building models of complex ecological systems.—In: Watt K. E. F. (ed.), *Systems analysis in ecology*. N. Y., 1966.
- Hudetz W. J. Sensitivity analysis applied to ecosystem models.—In: *Progr. Cybern. and Syst. Res.* Vol. 1. Washington, 1975.
- Huffaker C. B. Experimental studies on predation: dispersion factors and predator—prey oscillations.—«Hilgardia», 1958, vol. 27, N 14.
- Hutchinson G. E. Circular causal systems in ecology.—«Ann. N. Y. Acad. Sci.», 1948, vol. 50.
- Hutchinson G. E. Concluding remarks.—«Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.», 1958, vol. 22.
- Hutchinson G. E. The ecological theatre and the evolutionary play. New Haven, Conn., 1965.
- Hutchinson G. E. The chemical ecology of three species of *Myriophyllum* (Angiospermae, Haloragaceae).—«Limnol. Oceanogr.», 1970, vol. 15.
- Innis G. S. (ed.). Grassland simulation model.—In: *Ecol. Stud.* Vol. 26. N. Y., 1978.
- International Biological Programme. Publication 1. The evolution of IBP. Cambridge, 1975a.
- International Biological Programme. Publication 3. Photosynthesis and productivity in different environments. Cambridge, 1975b.
- International Biological Programme. Publication 5. Small mammals: their productivity and population dynamics. Cambridge, 1975c.
- International Biological Programme. Publication 18. Grassland ecosystems of the world. Cambridge, 1979.
- Iselin C. O'D. A study of the circulation of the western North Atlantic.—«Papers. Phys. Oceanogr. Meteorol. Mass. Inst. Technol. and Woods Hole Oceanogr. Inst.», 1936, vol. 4, N 4.
- James H. R., Birge E. A. A laboratory study of the absorption of light by lake waters.—«Trans. Wis. Acad. Sci. Arts. Lett.», 1938, vol. 31.
- Jenkin P. M. Oxygen production by the diatom *Coscinodiscus excentricus* Ehr. in relation to submarine illumination in the English Channel.—«J. Mar. Biol. Ass.», 1937, vol. 22.
- Johnsson H. Termisk hyrologiska Studier i Sjon Klammingen.—«Geogr. Ann., Stockh.», 1946, vol. 28.
- Jorgensen E. G., Steemann Nielsen E. Adaptation in plankton algae.—«Mem. Ist. Ital. Idrobiol.», 1965, vol. 18, suppl.
- Kallio P. Kevo, Finland.—In: Rosswall F., Heal O. W. (eds.). *Structure and function of tundra ecosystems*.—«Ecol. Bull.» (Stockholm), 1975, vol. 20.
- Kamensky F. M. Die Vegetationsorgane der *Monotropa hypopitys* L. Vorläufige Mitt.—«Bot. Zeit.», 1881, Bd 3.
- Keith L. B. Wildlife's ten year cycle. Univ. Wisconsin Press, Madison, 1963.
- Kemp G. A., Keith L. B. Dynamics and regulation of red squirrel (*Tamiasciurus hudsonicus*) populations.—«Ecology», 1970, vol. 51, N 5.
- Kerlin T. W. Sensitivities by the state variable approach.—«Simulation», 1967, p. 337—345.
- Keyfitz N. A. Introduction to the Mathematics of population. Reading, Mass., Addison—Wesley, 1968.
- Keyfitz N. A. Population. Facts and methods of demography. San Francisco, 1971.
- King C. E., Paulik G. J. Dynamic models and the simulation of ecological systems.—«J. Theor. Biol.», 1967, vol. 16, N 2.
- Kostitzin V. A. Symbios, parasitisme et evolution. P., 1934.
- Kostitzin V. A. L'Evolution de l'atmosphère. P., 1935.
- Kostitzin V. A. La biologie mathématique. Paris, 1937.
- Kowalik P. Analiza wpływu melioracji wodnych na natlenienie gleb.—«Zeszyty Naukowe Politechniki Gdańskiej», 1971, N 164.
- Krafft G. Beiträge zur Lehree von der Durchforstungen, Schlagstellungen und Lichtungshieben. Hanover, 1884.

- Krogh A. The quantitative relation between temperature and standard metabolism in animals.—«Z. phys. chem. Biol.», 1914, vol. 1.
- Krogh A. The respiratory exchange of animals and man. L., 1916.
- Kunicki-Goldfinger W., Drożanski W., Blaszczyk D., Mazur J., Skibińska J. Bakterie jako pokarm pelzaków.—«Acta microbiol. Pol.», 1957, vol. 6, N 4.
- Lack D. Population studies of birds. 1966, Oxford University Press.
- Leslie P. H. On the use of matrices in the population mathematics.—«Biometrika», 1945, vol. 33, N 3.
- Leslie P. H. Some further notes on the use of matrices in population mathematics.—«Biometrika», 1948, vol. 35, N 3.
- Leslie P. H. The intrinsic rate of increase and overlap of successive generations in a population of guillemots (*Uria aalge* Pont.).—«J. Anim. Ecol.», 1966, vol. 35, N 2.
- Levins R. The strategy of model building in population biology.—«Amer. Sci.», 1966, vol. 54, N 4.
- Likens G. E., Bormann F. H. An experimental approach in New England landscapes.—In: *Ecol. Stud.*, Vol. 10. N. Y., Springer Verlag, 1975.
- Longmuir I. S. Respiration rate of bacteria as a function of oxygen concentration.—«Biochem. J.», 1954, vol. 57, N 1.
- Lotka A. J. Studies on the mode of growth of material aggregates.—«Amer. J. Sci.», 1907a, vol. 24, N 141.
- Lotka A. J. Relationship between birth rates and death rates.—«Sci.», 1907b, vol. 26, N 653.
- Lotka A. J. A natural population norm.—«J. Wash. Acad. Sci.», 1913, vol. 3.
- Lotka A. J. Elements of physical biology. Baltimore, 1925.
- Lotka A. J. Fluctuations in the abundance of species considered mathematically (with comment by V. Volterra).—«Nature», 1927, vol. 119, N 2983.
- Lotka A. J. Theorie analytique des associations biologiques. P., 1934.
- Luxmoore R. J., Stolzy L. H., Letey J. Oxygen diffusion in the soil-plant system. II. Respiration rate, permeability, and porosity of consecutive excised segment of maize and rice roots.—«Agronomy J.», 1970, vol. 62, N 3.
- Mac Allister C. D., Shah N., Strickland J. D. H. Marine phytoplankton photosynthesis as a function of light intensity: a comparison of methods.—«J. Fish. Res. Board Canada», 1964, vol. 21, N 1.
- MacArthur R. On the relative abundance of bird species.—«Proc. Natl. Acad. Sci.» (Wash.), 1957, vol. 43, N 3.
- MacArthur R. On the relative abundance of species.—«Amer. Natur.», 1960, vol. 94.
- MacFarlane R. Notes on mammals collected and observed in the northern Mackenzie River district, North-West Territories of Canada, with remarks on explorers and explorations of the Far North.—«Proc. U. S. Nat. Mus.», 1905, vol. 28.
- Margalef R. Perspectives in ecological theory. Chicago, 1968.
- MacLulich D. A. Fluctuations in the numbers of the varying hare (*Lepus americanus*).—«Univ. of Toronto Studies, Biol. Ser.», 1937, N 43.
- MacMahon J. A. Species and guild similarity of North American desert mammal faunas: a functional analysis of communities.—In: Goodall D. (ed.). *Evolution of desert biota*. Austrin, Univ. Texas Press, 1976.
- MacNaughton S. J., Larry L. W., General ecology. N. Y., 1973.
- Mangold O. Experimente zur Analyse des chemischen Sinns des Regenwurms. II. Versuche mit Chinin, Säuren und Süßstoffen.—«Zool. Jb. Allg. Zool. Physiol.», 1953, Bd 63, H. 4.
- Mariscal R. (ed.). Experimental marine biology. N. Y., 1974.
- Markus E. Naturkomplex.—In: «Sitzungsber. Naturforsch.—Ges. Univ. Tartu.», 1925, Bd 32, N 3—4.
- Marshall D. R., Jain S. K. Interference in pure and mixed populations of *Avena fatua* and *A. barbata*.—«J. Ecol.», 1969, vol. 57, N 1.

- Marshall S. M., Orr A. P. On the biology of *Calanus finmarchicus*. VII. Factors affecting egg production.—*J. Marine Biol. Assoc. United Kingdom*, 1952, vol. 20, N 3.
- Marumo R. Diatom plankton in the South of Cape Shionomisaki in 1953.—*The oceanograph. mag.*, 1954, vol. 6, N 3.
- May R. M. Stability and complexity in model ecosystems. Princeton Univ. Press, 1973.
- May R. M. Some notes on estimating the competition matrix, α .—*Ecology*, 1975, vol. 56, N 3.
- May R. M. Models of two interacting populations.—In: May R. M. (ed.), *Theoretical ecology*. Oxford, Blackwell, 1976.
- May R. M., Leonard W. J. Nonlinear aspects of competition between three species.—*SIAM J. Appl. Math.*, 1975, vol. 29, N 2.
- McGowan J. A. Oceanic biogeography of the Pacific.—In: *Micropaleontol. Oceans*, Cambridge, 1971.
- McGowan J. A. The nature of oceanic ecosystems.—*Biol. Ocean. Pacif.*, 1974, Proc. 33rd Ann. Biol. Colloq.
- McLeese D. W. Effects of temperature, salinity and oxygen on the survival of the American Lobster.—*J. Fish. Res. Bd. Canada*, 1956, vol. 13, N 2.
- Merriam C. H. Results of a biological survey of the San Francisco mountain region and desert of the Little Colorado, Arizona.—*North American Fauna*, 1890.
- Merriam C. H. Laws of temperature control of the geographic distribution of terrestrial animals and plants.—*Nat. Geograph. Magazine*, 1894, vol. 6.
- Mertz D. B. Notes on methods used in life-history studies.—In: Connell J. H., Mertz D. B., Murdoch W. W. (eds.), *Readings in ecology and ecological genetics*. N. Y., 1970.
- Miller R. S. Pattern and process in competition.—*Adv. Ecol. Res.*, 1967, vol. 4.
- Miller R., Rüschi J. Zur Frage der Kohlensäureversorgung des Waldes.—*Forstwiss. Cbl.*, 1960, Bd 79, H. 1—2.
- Mitscherlich Alfred. Die Ertragsgesetze. Deutsche Akademie der Wissenschaften zu Berlin. Vorträge und Schriften. Heft 31. Berlin, 1948.
- Möbius K. Die Auster und die Austerwirtschaft. Berlin, 1877.
- Mogi M. Predation response of the larvae of *Harmonia axyridis* Pallus (Coccinellidae) to the different prey density.—*Jap. J. Appl. Ent. Zool.*, 1969, vol. 13, N 1.
- Monod J. Recherches sur la croissance des cultures bactériennes. P., 1942.
- Monod J. La technique de culture continue: théorie et applications.—*Ann. Inst. Pasteur*, 1950, vol. 79.
- Monro J. M. The exploitation and conservation of resources by populations of insects.—*J. Anim. Ecol.*, 1967, vol. 36.
- Monro J. M. Environmental variation and the efficiency of biological control—*Cactoblastis* in the Southern hemisphere.—*Proc. Ecol. Soc. Austral.*, 1975, vol. 9.
- Monsi M., Saeki T. Über den Lichtfactor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion.—*Jap. Journ. Botany*, 1953, vol. 14, N 1.
- Monteith J. L. Principles of environmental physics. L., 1973.
- Moore B. The scope of ecology.—*Ecology*, 1920, vol. 1, N 1.
- Moore D. R. E., Waid J. S. The influence of washings of living roots on nitrification.—*Soil Biol., Biochem.*, 1971, vol. 3, N 1.
- Moore H. B. Marine ecology. N. Y., 1958.
- Myers K. The rabbit in Australia.—In: Boer P. J., den, Gradwell G. R. (eds.), *Dynamics of populations*. Wageningen, PUDOC, 1971.
- Nicholson A. J. Compensatory reactions of populations to stress, and their evolutionary significance.—*Austral. J. Zool.*, 1954, vol. 2, N 1.
- Odum E. P. Relationships between structure and function in the ecosystem.—*Jap. J. Ecol.*, 1962, vol. 12.

- Odum E. P. Ecology. New York—London, 1963.
- Odum E. P. Diversity as a function of energy flow.—In: Van Dobben W. H., Lowe-McConnell R. H. (eds.), *Unifying concepts in ecology*, Hague, Dr. W. Junk B. V. Publishers, 1975.
- Odum H. T. Primary production in flowing waters.—*Limnol. Oceanogr.*, 1956, vol. 1, N 2.
- Odum H. T. Trophic structure and productivity of Silver Springs, Florida.—*Ecol. Monogr.*, 1957, vol. 27.
- Odum H. T. Ecological potential and analogic circuits for the ecosystem.—*Amer. Sci.*, 1960, vol. 48, N 1.
- Odum H. T. Biological circuits and the marine systems of Texas.—In: *Pollution and marine ecology*. N. Y., 1967.
- Odum H. T., Drewry G., Kline J. R. Climate at El Verde, 1963—1966.—In: Odum H. T., Pigeon R. F. (eds.), *A tropical rain forest*, vol. 1. Oak Ridge, Tenn., USAEC, 1970.
- Ochser P. H. The word «ecology».—*Sci.*, 1959, vol. 129, N 3355.
- Olsen C. Studies in hydrogen-ion concentration of the soil and its significance to the vegetation, especially to the natural distribution of plants.—*Compt. rend. trav. Labor. Curisberg*, 1923, vol. 75.
- Olson J. S. Analog computer model for movement of nuclides through ecosystems.—In: Schultz V., Klement A. (eds.), *Radioecology*. N. Y., 1963.
- O'Neill R. V. Modeling in the Eastern deciduous forest biome.—In: Patten B. C. (ed.), *Systems analysis and simulation in ecology*. Vol. 3. N. Y., 1975.
- O'Neill R. V. Ecosystem persistence and heterotrophic regulation.—*Ecology*, 1976, vol. 57, N 6.
- Overton W. S. The ecosystem modeling approach in the Coniferous forest biome.—In: Patten B. C. (ed.), *Systems analysis and simulation in ecology*. Vol. 3. N. Y., 1975.
- Ovington J. D. The ecosystem concept as an aid to forest classification.—*Silva Fennica*, 1960, N 105.
- Ovington J. D. Quantitative ecology and the woodland ecosystem concept.—*Adv. Ecol. Res.*, 1962, vol. 1.
- Paine R. T. Food web complexity and species diversity.—*Amer. Natur.*, 1966, vol. 100, N 910.
- Paine R. T. A note on trophic complexity and community stability.—*Amer. Natur.*, 1969, vol. 103, N 929.
- Paine R. T. The *Pisaster-Tegula* interaction: prey patches, predator food preference, and intertidal community structure.—*Ecology*, 1969, vol. 50, N 6.
- Paine R. T. Intertidal community structure. Experimental studies on the relationship between a dominant competitor and its principal predator.—*Oecologia*, 1974, vol. 15, N 2.
- Park R. A. et al. A generalized model for simulating lake ecosystems.—*Simulations*, 1974, vol. 23, N 2.
- Park T. Beetles, competition, and populations.—*Sci.*, 1962, vol. 138, N 3548.
- Parsons T. R., Le Brasseur R. J., Fulton J. D. Some observations on the cell size and concentration of phytoplankton blooms.—*J. Oceanogr. Soc. Japan*, 1967, vol. 23, N 1.
- Patten B. C. An introduction to the cybernetic of the ecosystem: the trophic-dynamic aspect.—*Ecology*, 1959, vol. 40, N 2.
- Patten B. C. Mathematical models of plankton production.—*Intern. Revue d. Ges. Hydrobiol.*, 1968, vol. 53, N 3.
- Patten B. C. (ed.). *Systems analysis and simulation in ecology*. Vol. 1. N. Y., 1971.
- Patten B. C. (ed.). *Systems analysis and simulation in ecology*. Vol. 2. N. Y., 1972.
- Patten B. C. (ed.). *Systems analysis and simulation in ecology*. Vol. 3. N. Y., 1975.

- Patten B. C. et al. Total ecosystem model for a cove in Lake Texoma.—In: Patten B. C. (ed.). Systems analysis and simulation in ecology. Vol. 3. N. Y., 1975.
- Patten B. C. (ed.). Systems analysis and simulation in ecology. Vol. 4. N. Y., 1976.
- Pearl R., Reed L. J. On the rate of growth of the population of the United States since 1790 and its mathematical representation.—«Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.», 1920, vol. 6.
- Pearl R. The biology of the growth of population. N. Y., 1925.
- Pearl R. The rate of living. N. Y., 1928.
- Pearl R. The natural history of populations. N. Y., 1939.
- Pearl R., Parker S. L. On the influence of density of population upon rate of reproduction in *Drosophila*.—«Proc. Nat. Acad. Sci.», 1922, vol. 8, N 7.
- Petersen C. G. J. Valuation of the sea. I, II.—«Rept. Danish Biol. Stat.», 1911—1913, vol. 20—21.
- Petersen C. G. J. On the animal communities of the sea bottom in the Skagerak, the Christiania fjord, and the Danish waters.—«Rept. Danisch Biol. Stat.», 1915, vol. 23.
- Petersen C. G. J. The sea bottom and its production of fish-food.—«Rept. Danish Biol. Stat.», 1918, vol. 25.
- Pianka E. R. Habitat specificity, speciation, and species density in Australian desert lizard.—«Ecology», 1969, vol. 50, N 3.
- Pianka E. R. The structure of lizard communities.—«Ann. Rev. Ecol. Syst.», 1973, vol. 4.
- Pianka E. R. Competition and niche theory.—In: Theoretical ecology. Principles and applications (ed. R. M. May). Blackwell Sci. Publ., Oxford, 1976.
- Pielou E. C. An introduction to mathematical ecology. N. Y., a. o., 1969.
- Pielou E. C. Ecological diversity. N. Y., 1975.
- Plinston D. T. Parameter sensitivity and interdependence in hydrological models.—In: Mathematical Models in Ecology.—«Brit. Ecol. Soc. Symp.», 1972, N 12.
- Pork K., Arold U., Lutsar V. Precipitation, evaporation, soil temperature and moisture in 1970 and 1971.—In: Spruce forest ecosystem structure and ecology. Vol. 1. Estonian IBP Report N 11. Tartu, 1977.
- Preston F. W. The commonness and rarity of species.—«Ecology», 1948, vol. 29, N 3.
- Reichle D. E. Advances in ecosystem analysis.—«Bio Sci.», 1975, vol. 25, N 4.
- Reinikainen A. The irregular migrations of the Crossbill, *Loxia c. curvirostris*, and their relation to the conecrop of the conifers.—«Orn. Fenn.», 1937, vol. 14.
- Rescigno A., Richardson I. W. The struggle for life.—I. Two species.—«Bull. Math. Biophys.», 1967, vol. 29.
- Rescigno A. The struggle for life: II, Three competitors.—«Bull. Math. Biophys.», 1968, vol. 30, N 2.
- Rescigno A., Richardson I. W. The deterministic theory of populations dynamics.—In: Foundations of mathematical biology. Vol. 3. New York—London, 1973.
- Riley A. IV. Mathematical model of nutrient conditions in coastal waters.—«Bull. Bingham Oceanog. Coll.», 1967, vol. 19, N 2.
- Riley G. A., Stommel H., Bumpus D. F. Quantitative ecology of the plankton of the Western North Atlantic.—«Bull. Bingham Oceanog. Coll.», 1949, vol. 12, N 3.
- Root R. B. The niche exploitation patterns of the blue-gray gnatcatcher.—«Ecol. Monogr.», 1967, vol. 37, N 4.
- Ryther J. H., Yentsch C. S. The estimation of phytoplankton production in the ocean from chlorophyll and light data.—«Limnol. a. Oceanogr.», 1957, vol. 3.
- Sarukhán J. Studies on plant demography. Ph. D. Thesis, Univ. Wales, 1971.
- Satchell J. E. Lumbricidae.—In: Burges A., Raw F. (eds.), Soil biology. London—New York, 1967.
- Schwerdtfeger F. Über die Ursachen des Massenwechsels des Insekten.—«Z. angew. Entom.», 1941, Bd 28.
- Schultz V., Klement A. W., Jr. Radioecology. Proc. First Nat. Symp. on Radioecology, N. Y., Reinhold, 1963.
- Seton E. T. The arctic prairies. N. Y., 1911.
- Shelford V. E. Animal communities in Temperate America. Chicago, Univ. Press, 1913.
- Shelford V. E. Laboratory and field ecology. Baltimore, Williams and Wilkins, 1929.
- Shelford V. E. The relation of Snowy Owl migration to the abundance of the Collared Lemming.—«Auk», 1945, vol. 62.
- Shelford V. E., Yeater R. E. Some suggested relations of Prairie Chicken abundance to physical factors, especially rainfall and solar radiation.—«J. Wildlife Manag.», 1955, vol. 19, N 2.
- Shugart H. H., Goldstein R. A., O'Neill R. V., Mankin J. B. TEEM: a terrestrial ecosystem energy model for forests.—«Oecol. Plant.», 1974, vol. 9, N 3.
- Simpson E. H. Measurement of diversity.—«Nature», 1949, vol. 163.
- Simpson G. G. Species density of North American Recent mammals.—«Syst. Zool.», 1964, vol. 13.
- Smith F. E. Analysis of ecosystems.—In: Ecol. Stud. Vol. 1. Berlin, Springer Verlag, 1970.
- Solomon M. E. Ecology of the flour mite, *Acarus siro* L. (*Tyroglyphus farinae* Dc. G.).—«Ann. Appl. Biol.», 1962, vol. 50, N 1.
- Sournia A. Variations saisonnières et nycthemerales du phytoplancton marin et de la production primaire dans une baie tropicale, a Nosy-Be (Madagascar)—«Intern. rev. der ges. Hydrobiologie», 1968, vol. 53, N 1.
- Steele J. H. Plant production in the northern North Sea.—«Scot. Home Dept. Mar. Res.», 1958, N 7.
- Steele J. H. Primary production.—In: Oceanography. Washington, 1961.
- Steele J. H. Environmental control of photosynthesis in the sea.—«Limnol. a. Oceanogr.», 1962, vol. 7.
- Steemann Nielsen E. The use of radio-active carbon (C¹⁴) for measuring organic production in the sea.—«J. Conceil. perman. Internat. explorat. mer.», 1952, vol. 18, N 2.
- Steemann Nielsen E., Jensen A. Primary oceanic production, the autotrophic production of organic matter in the oceans.—«Galathea Rep.», 1957, vol. 1.
- Strecker R. L. Regulatory mechanisms in house-mouse populations: the effect of limited food supply on an unconfined population.—«Ecology», 1954, vol. 35, N 2.
- Strickland J. D. H. Solar radiation penetrating the ocean. A review.—«J. Fish. Res. Board Canada», 1958, vol. 15.
- Strobeck C. N species competition.—«Ecology», 1973, vol. 54, N 3.
- Suess E. Die Entstehung der Alpen. Wien, 1873.
- Summerhayes V. S., Elton C. S. Contributions to the ecology of Spitzbergen and Bear Island.—«J. Ecol.», 1923, vol. 11, N 2.
- Summerhayes V. S., Elton C. S. Further contributions to the ecology of Spitzbergen.—«J. Ecol.», 1928, vol. 16.
- Sverdrup H. U., Johnson M. W., Fleming R. H. The oceans, their physics, chemistry and general biology. N. Y., 1957.
- Talling J. F. Photosynthetic characteristics of some freshwater plankton diatoms in relation to underwater radiation.—«New Phytol.», 1957, vol. 56.
- Tanner C. B. Energy balance approach to evapotranspiration from crops.—«Soil Sci. Soc. Amer. Proc.», 1960, vol. 24, N 1.
- Tanner J. F. The stability and the intrinsic growth rates of prey and predator populations.—«Ecology», 1975, vol. 56, N 4.

- Tansley A. G. The classification of vegetation and the concept of development.—«J. Ecol.», 1920, vol. 8, N 1.
- Tansley A. G. Practical plant ecology. N. Y., 1923.
- Tansley A. G. The British Islands and their vegetation. Cambridge, 1939.
- Tansley A. G. Introduction to plant ecology. A guide for beginners in the study of plant communities. L., 1946.
- Taylor T. G. Control of settlement by humidity and temperature. Australia. Commonwealth Bur.—«Met. Bull.», 1916, vol. 14.
- Terborgh J. Preservation of natural diversity: the problem of extinction prone species.—«BioScience», 1974, vol. 24.
- Thienemann A. Der See als Lebenswelt.—«Naturwissenschaften», 1925, Bd 13, H. 27.
- Thienemann A. Die Nahrungskreislauf im Wasser.—«Verh. dtsh. zool. Ges.», 1926, Bd 31.
- Thienemann A. Vom Wesen der Ökologie.—«Biologia generalis», 1942, N 15.
- Thompson W. R. Étude des quelques cas simples de parasitisme cyclique chez les Insectes entomophages.—«C. R. Acad. Sci.», 1922, t. 174.
- Thompson W. R. La théorie mathématique de l'action des parasites entomophages.—«Rev. gén. Sci.», 1923, t. 34.
- Thompson W. R. La théorie mathématique de l'action des parasites entomophages et le facteur du hasard.—«Ann. Fac. Sci. Marseille», 1924, vol. 2.
- Thorntwaite C. W. An approach toward a rational classification of climate.—«Geograph. Rev.», 1948, vol. 38.
- Tinkle D. W. A population analysis of the sagebrush lizard, *Sceloporus graciosus*, in Southern Utah.—«Copeia», 1973.
- Timin M. E., Collier B. C. Simulating the arctic tundra ecosystem near Barrow, Alaska, p. 1198—1204.—In: Proc. of 1972 Summer Computer Simulation Conference, San Diego. AFIPS Press, Montvale, N. Y., 1972.
- Tomović R. Sensitivity analysis of dynamic systems. N. Y., 1963.
- Tomović R., Vukobratović M. General sensitivity theory. N. Y., Amel-Elsevier, 1970.
- Uilyett G. C. Oviposition by *Ephesia künniella* Zeller.—«J. Entomol. Soc. S. Afr.», 1945, vol. 8, N 1.
- UNESCO. Expert panel on the role of systems analysis and modelling approaches in the Programme on Man and the Biosphere (MAB). Final report. P., 1972.
- UNESCO and UNEP. Programme on Man and the Biosphere (MAB). Task Force on: Criteria and guidelines for the choice and establishment of biosphere reserves.—«MAB Rep. 1974, Ser.», N 22.
- Usher M. B. Biological management and conservation. N. Y., 1973.
- Utida S. Population fluctuation, an experimental and theoretical approach.—«Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.», 1957, vol. 22.
- Uvarov B. P. Insects and climate.—«Trans. Roy. entomol. Soc.», 1931, vol. 79.
- Vandermeer J. H. The competitive structure of communities: an experimental approach with Protozoa.—«Ecology», 1969, vol. 50, N 3.
- Van Dyne G. M. (ed.) The ecosystem concept in natural resource management. N. Y., 1969.
- Van Dyne G. M. Organization and management of an integrated ecological research program—with special emphasis on systems analysis, universities, and scientific cooperation.—In: Jeffers N. R. (ed.). Mathematical models in ecology. Blackwell Sci. Publ., Oxford (England), 1972.
- Van Dyne G. M. Foreword: perspectives on the ELM Model and modelling efforts. p. V—XXV.—In: Grassland simulation model. Ed. by G. S. Innis. Ecol. Stud. Vol. 26. N. Y., Springer Verlag, 1978.
- Van Dyne G. M., Anway J. C. A research program for and the process of building and testing grassland ecosystem model.—«J. of Range Management», 1976, vol. 29, N 2.

- Van Keulen H. Evaluation of models.—In: Proc. 1st Int. Congr. Ecology. Hague, 8—14 Sept. 1974. Dept. of Theor. Production Ecology, Agric. Univ., Wageningen, Netherlands, 1975.
- Verhulst P. F. Notice sur le loi que la population suit dans son accroissement.—«Corresp. Math. et Phys.», 1838, vol. 10.
- Vollenweider R. A. Sichttiefe und production.—«Verhandl. Internat. Ver. Limnol.», 1958, vol. 13.
- Vollenweider R. A. Beiträge zur Kenntnis optischer Eigenschaften der Gewässer und Primärproduktion.—«Mem. Ist. Ital. Idrobiol.», 1960, vol. 12.
- Vollenweider R. A. Calculation models of photosynthesis-depth curves and some implications regarding day rate estimates in primary production measurements.—«Mem. Ist. Ital. Idrobiol.», 1965, suppl.
- Vollenweider R. A., Nauwerk A. Some observations on the ¹⁴C method for measuring primary production.—«Verh. Int. Limnol.», 1961, vol. 14.
- Volterra V. Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi.—«Mem. Acad. Lincei», 1926, t. 2.
- Wagner H. Lehrbuch der Geographie. III. Biologische Geographie. 10. Aufl., Hannover, 1923.
- Warrington R. On the aquarium.—«Notices Proc. Roy. Inst.», 1857, vol. 2.
- Watmough R. H. P. Population studies on two species of Psyllidae (Homoptera, Sternorrhyncha) on broom (*Sarothamnus scoparius* [L.] Wimmer).—«J. An. Ecol.», 1968, vol. 37.
- Watt K. E. F. (ed.). Systems analysis in ecology. N. Y., 1966.
- Watt K. E. F. Principles of environmental science. N. Y., 1973.
- Wilkins R. D. General time varying systems error sensitivity analysis.—«Commun. Ass. Comput. Mach.», 1966, vol. 9.
- Wilson E. O., Willis E. O. Applied biogeography.—In: Cody M. L., Diamond J. M. (eds.). Ecology and evolution of communities. Harvard—Cambridge, 1973.
- Wit C. T. de. On the modelling of competitive phenomena.—«Dynamics of populations», ed. by P. J. den Boer, G. R. Gradwell, Wageningen, 1971.
- Whittaker R. H., Levin S. A., Root R. B. Niche, habitat, and ecotope.—«Amer. Natural.», 1973, vol. 107, N 955.
- Woodwell G. M. Effects of ionizing radiation on terrestrial ecosystem.—«Sci.», 1962, vol. 138, N 3540.
- Woodwell G. M. The ecological effects of radiation.—«Sci. Amer.», 1963, vol. 208, N 6.
- Wright R. D. Validating dynamic models.—An evaluation of tests of predicting power.—In: Proc. Summer computer simulation conference. pp. 1286—1294. La Jolla (California), Simulation Computers, Inc., 1972.

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

Автоколебания 277, 282, 296.
авотрофы 97, 252, 270, 309
— облигатные 98
агрегирование 64, 65, 169, 245, 408
— полное внутривидовое 171, 174, 199
агрессия 184, 240, 255
адекватность модели 67, 79—80
азот 95, 100, 248, 252
азотфиксация 91, 298
акватория 45, 133, 167
аккумуляция гидрогенная 362
актиномицеты 98, 247—249, 298
аллелопатия 240, 246, 255, 256
альбедо 136, 137
аменсализм 239, 246—250, 252, 253
анализ модели, этап системно-экологического исследования 73, 74, 78
— системный 409
— факторный 97
— чувствительности 81
антагонизм 255
антибиоз 247
апвеллинг 168
ареал вида 169
— популяции 170
ассоциация 11
атмосфера 27, 77, 134, 373, 399
— внешняя 321
— — влажность 321
— — динамика концентрации CO₂ 338
— — скорость ветра 321
— — температура 321
— приводный слой 374
— экосистемы внутренняя (локаль-

ная) 29, 134, 192, 320, 322, 326, 333, 338, 339, 342, 363
— — — влажность 339
— — — граница 134, 322
— — — концентрация CO₂ 338—343
— — — скорость ветра 339
— — — температура 339
аутэкология 15
аэрация почвы 363—366
аэротоп 320, 321, 331, 334, 343
Бактерии 12, 98, 100, 101, 247—249, 253, 298
биогенные элементы 361, 400
биогеосфера 34
биогеоценоз 12—14, 16, 26, 29, 38, 63
— границы 38
— определение 29, 38
биогеоценология 15
биогеоценологическая оболочка 26, 38
биогеоценологический покров 34
биоклиматический пояс 16
биологическая борьба с вредителями 272, 275, 312
биология окружающей среды 17, 21
биом 15
биомасса, распределение на земле 31—33, 35
биосфера 17, 27, 31, 34, 399
— современная 31
биота 169
биотический потенциал 101, 179, 185, 189, 190, 206, 207, 211, 212, 295, 300, 309
— — приближенная оценка 211, 214
биотоп 12—14, 16, 24, 26, 28, 108, 110, 111, 187

биоценоз 11—14, 26—28, 220, 221, 226, 233, 237, 238
— водный 375
— — видовой состав 394
— как квазиорганизм 243
— как суперорганизм 243
— К. Мебиуса 24, 220, 270
— матрица связей (см. также структурная матрица) 244
— модель динамическая 236
— связность 243, 244
— система уравнений динамики 237, 245, 250, 254, 257, 262, 266, 282—284, 288, 293, 300—304, 307—316
— состав 27, 221, 226, 233, 238, 241, 244
— стационарный 226
— структура 236
— структурная матрица 241, 243, 246
— функционирование 236
— целостность 243
биоценология 15
биоценологический подход 29
благополучие (популяции), показатель 112
борьба за существование 255, 256
Вант-Гоффа коэффициент 390
вентиляция экосистемы ветровая 339
ветер 84, 158, 326
— скорость 84—86, 158, 320, 333, 338, 350
— — вертикальное распределение 328, 329
— — логарифмическое распределение по высоте 328
— — на верхней границе экосистемы 327
взаимодействие факторов 90, 92, 93, 97
— экосистем 164
взаимодействия аллелопатические 256
— биотические между видами 237—239
— внутривидовые 219
— «жертва — эксплуататор» 272, 285
— конкурентные 266
— конкурентные нелинейные 262
— мутуалистические 298
— парные 301, 302
— типа обратной связи 403
— экологических факторов 402
взаимосвязи экосистем биотические 161
взаимосвязь между переменными, представление 73
вид, аутэкологические характеристики 99, 121
— популяционно-динамические харак-

теристики 99, 131
видовое богатство 161, 163, 164, 221, 225, 232, 233
— — сообществ позвоночных 223
видообразование, скорость 225
виды симпатрические 232
вид-эксплуататор 272
витасфера 34
включение одной ниши в другую 126
влагоперенос в почве 355
влагопроводность почвы 353—356
влажность воздуха 85, 331—338
— — абсолютная 331
— — вертикальное распределение 333—335
— — градиент 333
— — относительная 331, 332, 333
— — удельная 331
— — на верхней границе экосистемы 149
влажность почвы 352—363
вода природная, pH 399
водная масса (среда) 53, 77, 84, 375, 407
— — кислотность 86
— — плотность 375
— — содержание биогенных элементов 86
— — содержание кислорода 86, 375
— — содержание органических веществ 86
— — содержание углекислого газа 86, 375
— — содержание элементов питания 103
— — соленость 86, 375
— — тепловой баланс 383, 384
— — температура 86, 375, 383—391
водная среда 373
— — континуум 40
— — толща 374, 375—381, 385
— — термическая стратификация 385—386
водный потенциал 332, 333, 353—356, 360
— — функция влажности почвы 354—356
— режим почвы 359
— — — выпотной 360, 362
— — — мерзлотный 360, 362
— — — непромывной 360—362
— — — промывной 360, 361
воды иловые 375
воздух атмосферный 364
— почвенный 363, 364
— — состав 364
возраст особи 194
— — абсолютный 196
возрастной состав популяции 401
волны жизни 277

время генерации среднее 207, 209, 210
— — приближенная оценка 210
всеядные 98
вспышка численности 190
— — фитопланктона 381
выделение CO₂ в почве 370
— — из почвы 370—373
выживаемость 115, 120
— — возрастено-специфическая (повозрастная) 204, 206—208
выживание наиболее приспособленных 255
вымирание видов, 162, 225
высота солнца над горизонтом 322—326, 377
Высоцкого-Иванова коэффициент увлажнения 337, 361
вытеснение 252
— конкурентное (см. также исключение) 256, 260
— — предотвращение хищником 313
Габитус организма 227
газовый режим 166
газообмен, влияние ветра 327
— на нижней границе экосистемы 166
— почвы 369
— турбулентный 339
газы в природной среде 397
галоклин 392
генеративные особи 196, 198
геометрическая прогрессия размножения 181, 206
геосистема 15
геотермический поток тепла 165
гетеротрофы 97, 310
— облигатные 98
гибель особей популяции 173
гидробактерии 374, 375, 390, 393, 397, 399
гидросфера 27, 373, 375, 383, 387, 391, 399, 400
гидротермический режим 149
гильдия 78, 220, 222, 225
гиперосмотические организмы 395
гиполимнион 385, 389
гистограмма возрастного распределения (состава) 194, 195
глобальная система мониторинга окружающей среды 58
глобальные входные переменные 403
голоцен 26
гомоморфность 405
горизонт глеевый 345
— гумусово-аккумулятивный 344, 345
— гумусовый 344
— иллювиальный 345, 363
— подстилающей породы 345
— подстилки 344

— элювиальный 345, 361
горизонты генетические почвы 344
горные породы 165
градиент экологического фактора 40
— концентрации CO₂ 339
— температуры 329, 330, 386—388
границы экосистем 38, 55
грибы 98, 247—249
— базидиальные 298
— микоризообразующие 298
грунт подводный 86
— подпочвенный (см. также порода) 319, 360
грунтовые воды 34, 76, 77, 109, 112, 167, 319, 360, 362
группировка видов таксономическая 77, 221, 228
— — пространственная 77, 221
— — трофическая 11, 12, 77, 78, 221, 225
— — функциональная 12, 78
— видовая 48
— — особей возрастная 171, 194, 196, 202
— — генетическая 171
— — по полу 171
гумификация (процесс) 344
гумус 100, 344, 368
гумусовые вещества 345

Давление атмосферное 84
— эксплуататора 284
Дарси закон (уравнение) 353, 357
движение воды в экосистеме самопроизвольное 332
дем 169, 220
демографическая таблица 210, 211, 216
десукация почвенной влаги 355, 356, 361
детерминант консорции 224
детрит 386
детритофаги 98
дефицит влажности воздуха 331
динамика биоценоза 237
— возрастного состава популяции 197, 203
— переменных состояний 402
— популяции 175, 186, 190, 192, 193
— — дискретная модель 198, 201—219
— — основное уравнение 176
— — разновозрастной 193, 199
— — с постоянными повозрастными рождаемостями и выживаемостями 202—219
— — — основное уравнение 199
— численности 401
— экосистемы 53
диск Секки 380

диффузия в воде 386, 387
диффузия газов в почве 365—370
доминирование относительное 226, 231, 232
доминирование относительное, показатель 227, 229
донный грунт 77
дубрава снытевая 358, 359
— — ясене-снытево-осоковая 351
дыхание 12, 77, 115, 329, 342, 365, 368
— биоценоза 226
— почвы 370—373

ELM, модель низкотравной прерии (СИПА) 408
емкость среды 185—187, 190, 191, 250, 251, 253, 254, 257, 294, 295, 300, 301

«Жертва — хищник» 279
«жертва — эксплуататор» 269—296
— — колебания 276, 277, 280, 281, 294, 295
— — модели динамические 282—296
— — модели математические 279—296
— — модель Колмогорова 284—286
— — предельный цикл 279, 294, 295
— — стационарное состояние 274—276, 279, 288, 294, 295
живое вещество 47, 85
животное население экосистемы 76, 77, 236
животные 98, 103, 169, 252, 255
— функциональная реакция 290—292
— влияние обеспеченности пищей 99—108

Заболачивание 363
зависимость многофакторная 97
заключительный синтез, этап системно-экологического исследования 73, 74, 82
закон минимума 93
— природной зональности 346
— совместного действия факторов 94
— толерантности 93
— функционирования системы 51, 65
занос организмов 85
засоление 112, 168, 359, 362
значимость вида в сообществе, показатель 226
зона оптимума 90, 91, 97
— природная 15, 223, 336
зональность вертикальная 346
— широтная 346

Ивлева формула экспоненциальная 290
идентификация модели 78, 79

— состава экосистемы 57
— функции отклика 91, 118
— этап системно-экологического исследования 73, 78, 80, 81
иерархичность 11, 48
изогалины 394
имитация (на ЭВМ) 80, 81
иммиграция видов 162—164, 225
— — особей популяции 173
— — — влияние пищи 105—107
ингибирование 247, 251, 252, 255, 303
индекс листовой поверхности 322, 324
индивидуальность видов экологическая 244
инсоляция суточная 134
интервал толерантности 90, 97, 127
— — — максимальный 115, 116, 267
интерпретация модели 65
интерференция 246, 255
инфильтрация 358
исключение конкурентное 267, 308, 310
испарение 331, 333, 337, 392
— с поверхности почвы 358, 359, 361
испаряемость 337, 357
исследование (анализ) модели 73, 81
исследование системно-экологическое, процесс 73, 74
— — — этапы 73, 74
исчезновение (элиминация) видов 162—164

Каннибализм 184, 265
капиллярный подъем влаги 362
карта экологического фактора 109, 110, 112
квартиранство 252, 253
кислород, биологическое потребление 399, 402
— растворенный 397
— вертикальное распределение в озерах 399
— выделение 402
— дефицит 399
— диффузия в воздухе 366
— — в почве 365—367
— концентрация 399
— — в водах Мирового океана 398
— — в озерных водах 399
— — в почве 366—369
— — — уравнение динамики 367
— микродиффузия в водных пленках почвы 368
— — поле концентрации 397
— растворимость 398
— — пороговая 399
— содержание 398
— — абсолютные величины 398
— — относительные величины 398
класс возрастной (см. также группи-

ровка возрастная) 198, 202
классификация биотических отношений между видами 238—240, 244
— водного режима почв 360, 363
— гидро-радиационных режимов экосистем 336
— моделей 66
— условий увлажнения Торнтвейта 337, 338
— экологических факторов 84
— экосистем 54
климадиаграмма Болла — Тейлора — Кука 149, 152
— Бремера — Госсена — Вальтера 149, 153—155
климакс зональный 40
«климатический» контроль популяций 191
колебания в экосистемах 277
— возрастного состава 216
— численности 216
— — внутривидовые механизмы 278
— — объяснения 278—296
— — периодические 217, 218, 278
— — эндогенные 218
колины 246
Колмогорова модель 284, 285
комменсализм 252—254
комменсализм 239, 246, 252, 253, 297, 298
— облигатный 253, 254
— факультативный 253
компенсационная точка 379, 380
комплекс природный 24—27
конкуренция 404
— внутривидовая 177, 184, 255, 284, 288
— в смешанных посевах 266
— двух видов 263
— — влияние температуры и влажности 265
— — отсутствие колебательных режимов 264
конкуренция межвидовая 112, 184, 229, 246, 255, 256, 261, 262, 267, 315
— — влияние хищничества 312—314
— — модели математические 256
консорция 222, 225
концептуализация, этап системно-экологического исследования 73—78
концептуальная модель экосистемы 68, 75, 76
корни, водный потенциал 357
— «сосущая сила» 357
коэффициент влагопроводности почвы 353—357
— действия фактора 96
— диффузия 365, 375
— — в воде 386

— — газов в атмосфере 365, 366
— — — в почве 365—370
— затухания света 378—380
— конкуренции относительный 304, 306
— размножения популяции за одно поколение 211, 212
— температуропроводности 388
— теплопроводности 349, 350, 388, 389
— турбулентного обмена 327, 339, 350, 387—389
— — во внутренней атмосфере экосистемы 327, 328, 331, 334, 335
— умножения популяции за единицу времени 179, 207, 215
— фильтрации 354
— экстинкции 402
кривая S-образная 187, 188, 190, 191
— «физиологического» отклика 121
— «экологического» отклика 121
критерий выделения экосистем временной 38
— — — пространственный 38

Ландшафт 15, 25, 36, 39, 40—45, 53, 133, 159, 164, 168, 170, 350, 351
— элементарный 37, 38, 48
ландшафтная сфера 34
листовая поверхность 322—326
— — индекс 324, 325
— — кумулятивная (суммарная) 323, 324
— — плотность распределения объемная 324, 334
литосфера 27, 373, 399
логистическое уравнение 189, 190, 245, 253, 300
Лотки — Вольтерры модель n-видовая общая 314—318
— — уравнения «жертва — эксплуататор» 279, 286—289
— — конкуренции 257, 266, 304, 306
— — — — графический анализ 258, 306
Лотки теорема 205, 206

Магнуса формула 332
маразмизмы 248
Марсе принцип 391
масштаб логарифмический 101, 120
матрица, знаковая структура 242, 244
— коэффициентов конкуренции 304—307
— структурная 242, 302
Международная биологическая программа 58, 68, 83
мерзлота многолетняя («вечная») 362, 363

местообитание 14, 16, 27, 112
— определение 111
— популяции 170
метаболизм 227, 232
метод изоклин 306
— изолиний 321
— моделирования 52, 63, 73
— наблюдения 52
— системной динамики 79
— сравнительный эколого-географический 52
— эксперимента 52
методы полевых экологических исследований 57
— экологии 51—53
миграции копытных 164
— онтогенетические 164
— сезонные 164
— суточные 164
миграция видов 164
— организмов 48, 106—108
— пищевая (см. также численная реакция) 106—108
микробное население экосистемы 76, 77
микроклимат 53, 321
микрокосм 24, 61
микроорганизмы 77, 98, 103, 169, 248, 252, 298, 344
— рост 103, 193
— скорость поглощения питательного субстрата 103
микроэкосистема 60, 61
миксоматоз 275
Мировой океан 373—377, 393, 398
— — тепловой баланс 377
Митчерлиха-Бауле формула 95—97
Митчерлиха формула 94
Михаэлиса константа 103, 104, 368
Михаэлиса-Ментен формула 103, 104, 368
млекопитающие 12, 106, 223, 253
— видовое богатство 223, 224
— функция выживания 204—214
многочисленная проблема 409
многофакторность проблемы оптимизации в экологии 82
моделирование математическое 18, 68
— метод экологии 17, 30, 52, 63, 73
— экосистем 405
— — математическое 30
моделирующее отображение 63, 78, 405
модель автономная 401
— аналитическая 66, 70
— биоценотическая 238, 266, 317, 318
— биоценотического уровня 401, 402
— вербальная 66
— вероятностная 70
— детерминированная 66, 70, 71, 80

— динамическая 66
— дискретная 66, 70, 198
— знаковая 66, 67
— идеальная 66
— имитационная 17, 66, 70, 82, 404
— инструмент оптимизации 81, 82
— — проверки гипотез 79
— — прогнозирования 79, 82
— — управления 79
— и оригинал 63—66
— концептуальная 67, 78, 81
— математическая 6, 66, 67, 78
— — внешние переменные 68, 78
— — внутренние переменные 68, 78
— — непротиворечивость 70, 75
— — определение 68
— — полнота 70, 75
— — распределения веществ 374
— — состав 68, 81
— — структура 68, 78, 81
— — функция 68, 70, 81
— натурная
— непрерывная 66, 70, 71
— определение 63
— популяции 194
— — агрегированная 193, 199, 200, 206
— — дискретная 194, 198
— — полного внутривидового агрегирования 199, 200
— популяционного уровня 402
— пространственная 66
— «разломанного стержня» 227
— реальная 66, 67
— точечная 66, 71
— с распределенными значениями 71, 72
— с сосредоточенными значениями 71
— статическая 66
— стохастическая 66, 70, 71, 80
— целостная 409
— численная 66, 70
— экосистемного уровня 266, 403, 404, 406, 408, 409
— экосистемы 17
— — низкотравной прерии 408
Монси — Саеки формула 324, 326
море 374
— деятельный слой 383
мутуализм 239, 296—301
— моделирование математическое 300, 301
— облигатный 299

Наблюдение 405
— метод 52, 73
— этап системно-экологического исследования 73, 78
нагревание экосистемы 142

насекомые 98, 101, 113, 120, 164, 193, 296, 309
нахлебничество 252
нашествия 164
неадекватность модели 80
недостаточность кислородная 399
нейтрализм 239, 245, 315
нитрофикация 247, 248
ниша гидротермическая 118, 119
— гидрохимическая 118—120
— климатическая 118
— климато-эдафическая 126
— многомерная 114, 126
— реализованная 116, 118, 119, 121, 123, 132, 267
— — граница 117
— трофическая 118, 119, 120, 130, 131
— фундаментальная 116, 117, 119, 121, 123, 126, 132, 266, 267
— частная 118—123, 125, 132
— эдафическая (почвенная) 118—120
— экологическая 108, 113, 114, 123, 131, 132, 225, 267
— — Гриннела 113, 114
— — Элтона 113, 114
— — Хатчинсона 114

Обилие видовое 77
— — график (кривая) 227, 228
— относительное, индекс 227
обмен веществом-энергетический в экосистемах 29
обратные связи в экосистемах 29, 402
окружающая среда 22
— — популяции 132
— — системы 50, 51
Олли, кривая типа 186
оператор разрешающий 68—70, 79
оптимизация, этап системно-экологического исследования 73, 74, 81, 82
оптимум «физиологический» 123
— «экологический» 122, 123
оригинал модели 63
— система 63—65
осадки атмосферные 84, 149, 156, 157, 167, 321, 333, 360
— — вариабельность 152, 155—157
— — глобальное распределение 150, 151
— — контрастность 152, 155—157
— — минерализация 155, 158
— — предсказуемость 152, 155—157, 235
освещенность 86, 92, 103, 321, 381
осмотрения 99
островной биогеографии теория 162, 164
отклик «физиологический» 123
— «экологический» 123

отношения биотические 232, 240, 241, 245, 256, 319
— «жертва — эксплуататор» 269, 270
— конкурентные 303
— межвидовые взаимно-отрицательные 255
— межвидовые «жертва — хищник»
— — мутуалистические 297—299
— системообразующие 50
— трансбиотические 404
— трансбиотические 302, 303, 404
отображение гомоморфное 64, 65
— моделирующее 63, 78, 405
— огрубляющее 64
оценка адекватности модели 80
— пригодности модели 79
— степени совпадения 80

Панмиксия 169
парадигма экологическая 13, 16
парадокс солоноватых вод 394, 395
паразитизм 184, 239, 265, 270, 272, 297
парцелла (по Н. П. Наумову) 169
перекрывание ниш (см. также пересечение ниш) 126
— числовая мера (коэффициент) 126—131
переменные внутренние абиотические 237, 238
— входные 73, 78, 237, 238
— состояния 73, 78, 409
— — внутренние 172, 266, 403
— — глобальные 172, 237, 266
— экологические 84
перемешивание вод 383, 396
пересечение ниш 126, 129, 130, 267, 268
переход возрастной (демографический) 199, 200, 202
— — скорость абсолютная 199
— — — удельная 200, 202
период колебаний системы «жертва — хищник» 286, 287
пикноклин 396
питание избирательное 100
— минеральное 168
— неспециализированное 98—100
— скорость 103
— специализированное 98—100
пища 97, 98, 108, 252
— доступность 99, 102
— заменяющая 99
— излюбленная 99
— калорийность 99
— качество 99—101
— количество 102
— обилие 99, 102
— скорость поглощения (потребления) 103

— случайная 99
— энергосодержание 99
планирование экспериментов 97
плато (насыщения) 101, 187, 189
плодовитость (см. также рождаемость) 101, 104, 185, 215
— влияние пищи 101, 104
плотность воды условная 122, 395
поведение модели 81
— целостное 408
— экосистемы 48, 171
поверхность водная 374, 378—380
— почвы, тепловой баланс 350
поглощение влаги корнями 355—358, 363
— — вертикальное распределение 355, 356, 363
— кислорода в почве 367, 368
— пищи 99
— — диффузионно-осмотический способ 99
— — избирательное 99
— — неизбирательное 99
подавление взаимное 264
подстилка 77, 344, 361
подход биоценологический 239
пойкилоосмотические организмы 394, 395
покрытие проективное 226, 361
поле абиотических факторов 402
— влажности воздуха 334, 335
— — почвы 358
— концентрации кислорода в почве 369
поле концентрации углекислого газа 338—343
— — — суточная динамика 339—341
— — — — в почве 370
— потенциала влаги 360
— радиации 334
— радиационного баланса 334
— скорости ветра 334
— температуры в экосистеме 330
— температуры почвы 349—352
— экологических факторов 108, 111
полевые наблюдения 52—58
положение равновесия 259
популяционная биология 169—171
популяция 7, 11, 12, 84, 132, 169, 170—219, 220, 237, 408
— биомасса 84, 85
— видовая 169
— группы онтогенетические 196
— динамические характеристики 104
— единица агрегирования 77
— определение 169
— отмирание, скорость абсолютная 199
— плотность 85, 86, 172, 174

— — оптимальная 186
— распределение возрастное 194
— размножение 101
— — — постоянное (устойчивое) 205
— с постоянными повозрастными рождаемостями и смертностями 203, 207
— скорость отмирания (гибели) 174
— скорость размножения 174
— состав 171
— — возрастной 10, 86, 193, 195, 198, 200, 203, 206, 210, 240
— — — абсолютный 194, 199
— — — относительный 194, 205, 209
— — — стационарный 216
— — онтогенетический 193, 196—198
— — абсолютный 197
— — относительный 197
— — половой 86
— — размерный 10
— состояние демографическое 195, 196
— структура 171
— — внешняя 171
— — внутренняя 171
— типы возрастного распределения 195
— удельная скорость изменения плотности 178, 188
— — — роста 176, 187
— — — — максимальная 178
— уравнение динамики плотности 173, 174
— функционирование 171
— функция 171, 172
— характеристики динамические основные 173
— численность 84, 85, 172
— элемент экосистемы 169—171
порода почвообразующая 53, 76, 319, 343
постгенеративные особи 196, 198
потенциал влаги (воды) (см. также водный потенциал) 334, 353, 359
— — гравитационный 353
— — изоляции 359, 360
— — полный 353, 354, 358
— — функция влажности почвы 354, 355
— — химический 353
поток гидрогеохимический на нижней границе экосистемы 167
— влаги в почве, плотность 353, 357
— диффузии 365
— кислорода из атмосферы в почву 367—369
— тепловой в почве 349
— — на поверхности почвы 350
— турбулентный 327

— — CO₂ 339
почва 14, 27, 48, 53, 76, 77, 84, 192,
248, 319, 333, 338, 339, 343—373,
407
— аэрация 86
— биологическая активность 372, 373
— бурая псевдоподзолистая 359, 360
— влагоемкость полная 352
— влажность 86, 109, 349, 352—363
— водно-динамические характери-
стики 354—358
— водный режим 359
— — — напряженность 359
— воздушный режим 363—366
— всасывающее давление 355
— гетерогенность вертикальная 344
— доступность питательных элемен-
тов 86
— кислородный режим 366—369
— окислительно-восстановительный
потенциал 86
— плотность (объемный вес) 349
— пористость (порозность) 352, 355,
363
— содержание гумуса 86, 348, 349
— — элементов питания 103
— температура 86, 349—352
— — колебания сезонные 351, 352
— — колебания суточные 351
— — поверхности 351
— тепловой баланс поверхности 350,
351
— тепловой режим 350
— теплоемкость 349
— теплопроводность 349
— теплообмен 350
— физико-механические свойства 86
— химический состав 86
почвенно-грунтовая толща 165, 166
почвообразование 343
почвообразовательный процесс 25, 343
прегенеративные особи 196, 198
предел толерантности верхний 90
— — нижний 89
предельный цикл 271, 294, 307, 308,
314, 317, 401
приводный слой воздуха 77, 86
приземный слой воздуха 48, 53, 76,
77, 84, 86, 134, 319, 320
— — — влажность 86, 320
— — — содержание кислорода 364
— — — углекислого газа 103, 364
— — — температура 86, 88, 320,
329—331, 333, 338
принцип блочного конструирования
409
— конкурентного исключения 267
приток вещества из атмосферы 155,
158
— организмов 85, 86

проверка модели, этап системно-эко-
логического исследования 73, 74,
78, 80
прогнозирование экологическое на ос-
нове моделей 79, 82
продолжительность жизни 102
— — — ожидаемая 211
— — — возрастного класса 207—209
продуктивность фитопланктона 381,
382, 396
продукция первичная 226, 381, 382
проекция ниши 123, 125
пространство биотопа 108—110
— географическое 108, 110
— состояний модели 81
— системы 73
— экологических факторов 86, 87, 91,
93, 111, 112, 114—116, 190
профиль почвенный 345—349, 360
птицы 168, 223, 228, 234, 253, 296
— пищевые миграции 106, 107
Равновесие «жертва — эксплуататор»
жесткое 274
— конкурентное 261, 265, 305—308
— — под влиянием хищника 309—314
— — условия устойчивости 261, 263,
305, 306
радиационный баланс (остаточная
радиация) 136—142, 336
— — распределение энергии 142
— — сезонная динамика 138, 140—
142
— — суточная динамика 138, 142
— индекс сухости 336, 337
радиация солнечная 84, 86, 88, 103—
134, 320, 321, 333, 334, 374, 375,
377, 383
— — ослабление в воде 378—380
— — — растительностью 324
— — прямая 136, 377, 378
— — рассеянная 136, 377, 378
— — спектральная плотность 135,
136
— — спектральный состав 135, 136,
377
— — суммарная 135, 322, 381
— (тепловая) 329
развертка во времени 72, 73, 251,
254, 307, 308
разделенность ниш 126
размножение 101, 102
— популяции 173
— — скорость абсолютная 199
разновозрастность 193
разнообразии биотического (см. также
видовое) 234, 235
— видовое 168, 232, 233, 235, 236
— жизненных форм растений 235
— — показатель выровненности («эк-

витабельности») 233, 236
— — — Симпсона 232, 233
— — — Шэннона 232, 236
ранжирование 227, 232
— факторов 86
распределение ранговое 228
— — геометрическое 228, 229, 231
— — график 228, 230, 231
— — Мак-Артура 228, 229, 231
— — логнормальное 228—231
растения 98, 169, 248, 252, 255, 298
растительность 333, 334, 338, 339, 361,
363
реализация модели 66
— — этап системно-экологического
исследования 73, 74, 79
регуляция экологическая 270
режим гидрологический 53
репертуар динамических режимов
408
ресурс, континуум 227
— экологический 85, 114, 185, 235
ресурсы 404
ризосфера 252
рождаемость 174, 176, 183, 193, 206,
212
— влияние качества пищи 102
— — количества пищи 104
— зависимость от плотности 186
— повозрастная 196, 200, 206, 207,
209, 211
— функция экологических факторов
176
рост популяции 177, 188
— экспоненциальный 101, 179, 184,
205, 206
— — графическое определение 183
рыбы 193, 253
— пищевые миграции 106
— функция выедания 104
— функция выживания 204, 205
Рэля закон 377
Самонингибирование 262, 264, 303
самоограничение (самодимитрова-
ние) 303, 310—311, 313, 314
свет 87, 134—142, 375—382
связи системообразующие 50
связность биоценоза относительная
243
связь вещественно-энергетическая 76,
77
— непосредственная 242
— косвенная 245
— опосредованная 245
— информационная 76, 77
— трансбиотическая 404
сеть жизни 270
— трофическая 270
сечение ниши 122, 123, 125

симбиоз 297
синэкология 16
система 10, 16, 50
— внешняя среда 50
— двухвидовая «жертва — эксплуа-
татор» 270—296
— — — стационарное состояние
274
— — с аменсализмом 250—252
— — с комменсализмом 254
— — с конкуренцией 257
— — с мутуализмом 299—301
— — — стационарное состояние 299,
301
— — — фазовый портрет 299, 300
— живая 13
— определение 52
— оригинал 63—78
— состав 10, 50, 75
— структура 10, 51, 75
— функция 51, 76
— целостные свойства 16
— элементы 10, 50
системная экология 6, 30, 83, 402
— — концепция 5
системный анализ 11, 30, 79, 81, 409
— подход 6, 10, 16, 29, 49, 50, 52,
342, 343
— — в экологии 52, 57, 62, 83, 403
слой скачка плотности 396
смертность 174, 176, 183, 185, 193
— влияние качества пищи 101, 102
— влияние количества пищи 104, 105
— зависимость от возраста U-образ-
ная 205
— — от плотности 185, 186, 219
— повозрастная 196, 200, 207, 211
— функция экологических факторов
176
соленость 86, 122, 374, 391—397
— зональные изменения 394
— колебания сезонные 393
— — суточные 393
сообщество 11—13, 17, 26
— биотическое 27, 220
— диссипативное 316
— донное 374
— конкурентное 305
— — колебательный режим 306, 307
— — стационарное состояние 305,
308
— — — условия устойчивости 305,
306
— конкурентное 3-видовое 303—307
— — — предельный цикл 307, 309,
310
— — — развертка во времени 307
— — — фазовый портрет 307
— л-видовое 301—318
— как сверхорганизм 27, 220

- литорали 312
- мутуалистическое 315
- простое (ассоциация) 11
- растительное 38, 76
- сложное (биоценоз) 11, 13, 15
- состав 232
- структура 12
- фитопланктонное 381, 391
- чисто конкурентное 303—308, 315
- соперничество 255
- соревнование 256
- состояние особи онтогенетическое 196
- — — виргинальное 196
- — — зрелое генеративное 196
- — — иматурное 196
- — — позднее генеративное 196
- — — покоящегося зародыша, семени 196
- — — «почти трупа» 196
- — — раннее генеративное 196
- — — сенильное 196
- — — субсенильное 196
- — — ювенильное 196
- состояние равновесия устойчивое 260
- стационарное 251, 254, 265, 315
- — жестко устойчивое 271
- — мягко устойчивое 271
- — устойчивое 261, 315, 317
- — устойчивость глобальная 315—316
- — — локальная 315, 316
- существование видов 123, 251, 267
- — в колебательном режиме 314, 316
- видов-конкурентов под влиянием хищника 309—314
- спектр питания 98
- трофический 99
- спецификация, этап системно-экологического исследования 73, 74, 78
- среда 12, 13, 16
- внешняя системы 50—52, 65
- — экосистемы 78
- морская 373
- окружающая 12, 50
- — организма 27
- пресноводная 373
- стадии онтогенетические 196
- стационарное состояние 401
- стационарные исследования экосистем 53
- стенофагия 98, 105
- стенозк 90
- стресс 184
- Структура 10, 11
- системы 10, 51, 52
- — определение 51
- сукцессия (экологическая) 248, 256
- суперпозиция отображений 112

- Температура внешней среды 142
- воздуха 85, 86
- — на верхней границе атмосферы 142
- воды 383—391, 397
- — распределение по глубине 384, 385
- — сезонная динамика 390
- температурный режим 143
- — вариабельность 143—145, 148
- — контрастность 143, 144, 148
- — предсказуемость 143—145, 147, 148
- тепловой поток на поверхности почвы 165
- теплообмен (внутренний) в экосистеме 329
- теплосодержание 387
- термоклин 385, 390
- течение, скорость 84, 86
- токсины 249
- антимикробные 247
- толерантности диапазон 93, 394
- интервал 90, 97, 127
- пределы 93, 117
- Торнтвейта коэффициент увлажнения 337, 338
- точка оптимума 90, 97
- траектория системы 73
- транспирация 77, 331, 333—355, 359
- трофические уровни 406, 408
- тундра (ы) 41, 235, 309, 347
- турбулентная диффузия 387
- теплопередача в атмосферу 142
- турбулентное движение 327, 386
- турбулентный обмен 386—388, 402.
- Увлажнение атмосферы 361
- углекислый газ 166, 338—342, 399, 400
- — в почве 369—373
- удельная скорость изменения плотности популяции 241
- — отмирания (гибели) 174, 175
- — — зависящая от плотности компонента 175
- — — не зависящая от плотности компонента 175
- — — размножения 174, 175
- — — зависящая от плотности компонента 175
- — — не зависящая от плотности компонента 175
- — — роста 131, 193, 216, 257, 293, 300
- — — зависящая от плотности компонента 189
- — — максимальная 189
- — — не зависящая от плотности компонента 189
- упругость водяного пара 331, 332

- уравнение Дарси 353
- динамики почвенной влаги 358
- сохранения влаги 357
- теплопроводности в воде 388, 389
- теплопроводности в почве 349
- турбулентной диффузии 330, 333, 334, 342
- экспоненциального роста 180
- уровень (и) агрегирования 77, 171, 245, 405, 406
- — полного внутрипопуляционного 171, 172, 193, 237—239, 408
- организации 9, 10
- — надорганизменные 9, 10
- — экосистемный 83
- ускользание жертвы 62, 271, 272
- условия существования видов 113, 114, 190
- — — абиотические 240, 243
- — — климатические 191, 192
- Фазовый портрет 72, 73, 243, 251, 254, 257
- — системы «жертва — эксплуататор» 271, 282, 285, 287, 288, 294
- фактор лимитирующий 92, 93
- факторы абиотические 25, 85, 237, 373, 375, 401, 404
- аддитивные 85
- антропогенные 85
- биогеографические 85
- биотические 25, 85, 401
- внешние 25, 81, 84, 237
- — абиотические
- — антропогенные 133
- — атмосферные 83, 133
- — биотические
- — геологические (литологические) 83, 133
- — гидрологические 83, 133
- — экосистемы 48, 133
- — внутренние 84, 86
- — временные 85
- — геологические 85
- — гидрологические 85
- — гидротермические 405
- — зависящие от плотности 183, 187, 188
- — императивные 85, 86, 149
- — комбинация, комплекс, констелляция, совокупность, сочетание 86—89, 93, 108, 110—112, 114, 115, 117, 267, 346
- метеорологические
- миграционные 85
- микрометеорологические 85
- не зависящие от плотности 184
- — пищевые 97
- — почвенные 85

- суммативные 85
- трофические 97
- физические 94
- экзогенные 81, 84, 142, 172, 185, 190, 191, 403
- экологические 84, 88, 118, 193, 199
- эндогенные 84, 86
- фенология 240
- Ферхюльста — Пёрла уравнение 189
- Фика закон 365, 367, 386
- фитогосфера 34
- фитомасса 331
- фитосфера 34
- фитофаги 98
- фитофагия 270
- фитоценоз 29, 76, 77
- флуктуации 278
- разногодичные 277
- форезия 252, 253
- фотоавтотрофы 97
- фотосинтез 45, 77, 88, 98, 115, 329, 350, 379—382, 399
- валовый (брутто) 103, 342
- — интенсивность 103
- — влияние света 88, 381
- — температуры 88, 91, 391
- — влияние углекислого газа 92, 103
- — интенсивность 88, 91, 92, 103
- — фитопланктона 110, 380—382
- — чистый (нетто) 88, 91
- фотосинтетически активная радиация (ФАР) 324
- функциональная реакция эксплуататора 289, 290, 292
- — S-образного типа 291—293
- функционирование экосистемы 54, 77
- функция благополучия (полная) 114—118, 121
- — частная 118, 131
- — влагопроводности ненасыщенной почвы 354—358, 363
- — водоудерживающей способности почвы 354, 363
- — возрастного перехода 200
- — встречаемости 109, 128
- — выедания (см. также функциональная реакция) 104, 283, 284, 289, 290
- — линейная 286, 317
- — плато насыщения 290—292
- — Хассела — Варли 292
- — выживания 203, 204, 207, 208
- — жизнениности (см. также функция благополучия) 114
- — многих переменных 367
- — модели 405
- — отклика 87—89, 91, 93, 95, 97, 111, 112, 118, 128, 129, 131
- — — частная 89—91, 94, 97, 104, 118, 122, 177, 238, 367, 368

— — — рождаемости на плотность 175
— — — смертности на плотность 175
— пропускания солнечной радиации 322—326
— рождаемости 174, 200
— — — возрастно-специфическая 200
— системы 51, 52
— смертности 174, 200
— — — возрастно-специфическая 200
— экосистемы 405

Характеристическое уравнение 215—218

химический потенциал 331, 332
— — — воды 332
хищничество 184, 265, 269, 270
— — — неизбежное 313
хозяин 252, 254, 297
«хозяин — паразит» 279

Цвет воды 377

цветение воды 249
целостность 3, 16, 23—25, 49, 220
— экосистемы 24, 25, 26, 28, 57, 83, 403

ценопопуляция 198

цепь питания 309

— — — в океане 309

— — — в с.-х. посевах 309

— — — в тайге 309

— — — в тундре 309

— трофическая 309

— — — л-видовая 309

— — — модель математическая Вольтерры 309—311

— — — 3-видовая 310—312

— — — стационарное состояние 311

цикл 10-летний 278, 281

Чернозем 345, 347, 368

— обыкновенный 354

— типичный мощный 348, 358

численная реакция (на пищу) 106—108

чувствительность модели 81

Шероховатость, параметр 328

«шум экологический» 88, 89

Эвапотранспирация 142, 359, 362

эволюция сопряженная видов 253

— экосистем 296, 343, 375

эврифагия 98

эврик 90

эвфотическая зона водоема 380, 390, 391, 397

эвфотический слой 400

эдификатор 224, 225

экологическая физиология 16

— пространство 87, 88, 92, 97, 111, 112, 115, 117, 266—268

экология 3, 5—14, 16, 18

— динамическая 7

— животных 17, 25

— методы 49

— общая 5, 7, 16

— объект 9, 10, 13, 15, 17, 48

— определение 5, 12, 15, 19, 30

— особи 15

— отношение к другим наукам 9, 14—18, 21—23, 48, 133

— популяций 6, 11, 16

— предмет 3, 9, 10, 12, 15, 17, 19, 20—23, 30

— растений 25

— системная 5, 6, 30, 83, 220

— сообществ 16

— трофический подход 12, 29

— трофодинамический аспект 29

— факториальная 7, 84, 112

— частная 10, 16

— элементарная единица 11

— энергетический подход 12

— (экономика) природы 19, 24, 113, 256

экосистема 6—8, 11—14, 16, 84, 170, 220, 403, 405

— автономная 37, 39, 160, 161, 164, 166, 167

— агрегированные характеристики (свойства) 133

— аккумулятивная 39, 160, 161, 167

— видовой состав 53

— водная 76, 77, 319, 373—400

— — — абиотические компоненты 373—400

— — — внешние переменные 375

— — — радиационный режим 375

— — — типовая, схема 76, 77

— водораздельная 39

— входы 75, 133, 142

— — — глобальные 237, 403

— выходы 75, 133

— геоморфологическое положение 160

— геохимический режим 161

— граница 38, 55, 170

— — — нижняя 165, 166

— зависимая 37

— изолированная биотически 174

— как энергетическая машина 235

— климаксная 39, 248

— компоненты абиотические 84, 318, 319, 402, 408

— — — биотические 84, 319

— концепция 6, 24, 28, 30, 40, 108

— коренная 47, 57

— метеорологический режим 321

— наземная 319, 343, 374

— — — типовая, схема 76

— неполноценная 37, 47

— океаническая 40, 47

— олиготрофная 167

— определение 28

— оригинал 408

— пелагическая 167

— переменные состояния 268

— плакорная 39

— подчиненная 39, 40, 164, 353

— полноценная 45, 47

— положение в ландшафте 75, 160

— (по Тэнсли) 12—14, 28

— (по Эвансу) 12, 14

— пространственное строение 39—47, 109—112, 320, 328—330, 335—352, 358—360, 374—392, 398, 408

— радиационный (световой) режим 322—326

— развитие 343

— связь внешняя 77

— сериальная (переходная) 39

— состав 83, 84

— состояние стационарное 226, 235

— структура 83, 319

— строение 12

— тепловой режим 142

— транзитная 39, 160, 161

— функционирование 77, 83, 165, 298, 319, 375, 390, 403

— целостность 6, 11, 48, 74, 171

— целостные свойства 11, 12, 14, 83

— элементарная единица экосферы 15, 47

— элювиальная 167

— энергетический баланс 136—142, 329

экосистемы 11, 18, 28, 31, 36—48, 55, 73, 75, 83, 86, 92, 93, 138, 150, 153, 155, 158, 160—164, 167, 168, 170—174, 222—224, 226, 234—236, 319, 325, 328, 329, 336—337, 343, 345, 349, 350, 361—362, 371, 373—375, 377—380, 385, 389, 400, 405, 409

экосфера 15, 26, 34, 35, 47, 48

— границы 34

— дискретная модель 36, 37

— как континуум 35

— океаническая часть 40

— относительная дискретность пространственного строения 35—37

— пространственная гетерогенность 35

— элементарные фрагменты 37

экотон 40

экотоп 28

— водный 373

эксперимент активный 91, 92

— в экологии 17, 58, 63, 73

— лабораторный 78

— многофакторный 60, 91, 97

— планирование 60

— однофакторный 59, 89, 91

— пассивный 92

— полевой 52, 62, 78

— синэкологический лабораторный 61

— экологический комплексный 62

— экологический непреднамеренный 62

— этап системно-экологического исследования 73, 74, 78, 79

эксперименты 405

— «жертва — эксплуататор» 272

— — — лабораторные 273

— — — непреднамеренные 272, 273

— по конкуренции 266

— — — лабораторные 260, 261, 266

эксплуататор, регуляторная роль 293

эксплуатация 297, 298

экстинкция, коэффициент 325, 326

элиминация видов 225, 256, 401

эмиграция видов 162, 225

— — — особой популяции 173

— — — влияние пищи 105—107

эмерджентность 242

эмерджентные характеристики 409

эндемические виды 392

эоловая (ветровая) миграция 159

эпигенема 26, 34

эпилимнион 385

эпиморфа 26

ИМЕННОЙ УКАЗАТЕЛЬ

Аболин Р. И. 26, 34
 Александрова В. Д. 34, 29
 Алексеев В. А. 323, 325
 Алексеев В. В. 7, 71, 245, 317, 408
 Алексеенко Л. Н. 325
 Алехин В. В. 43, 222
 Алпатов В. В. 61
 Ананьева Л. М. 325, 326
 Аникушин В. А. 374
 Анисимов С. И. 30
 Аристотель 181, 269
 Арманд Д. Л. 43
 Арчегова И. Б. 348
 Афанасьева Е. А. 166, 348

Барабашева Ю. М. 232
 Барбаросса (Фридрих II Гогенштауфен) 269
 Барбье М. 250
 Барсукова А. В. 54, 55
 Баскин Л. М. 412
 Бейеринк М. 298
 Беклемишев В. Н. 13, 27, 222, 224, 239
 Беклемишев К. В. 44
 Белая Т. И. 60
 Большадт Альберт фон 269
 Берг Л. С. 255
 Берлянд Т. Г. 137
 Бернар Н. 299
 Бернштейн Н. А. 49
 Берталанфи Л. фон 49, 50
 Блэк К. А. 368
 Богоров В. Г. 40, 381
 Богуславский С. Г. 384
 Бойко А. П. 343
 Будаговский А. И. 326, 328
 Будыко М. И. 137, 138, 337

Бэкон Ф. 59
 Бюффон Ж.-Л. 181, 269

Вальтер Г. 125, 149, 153, 155, 222, 325, 361
 Вант-Гофф 390
 Варли Дж. 71
 Васильевич В. И. 10, 227
 Вейсов С. В. 159
 Верещагин Г. Ю. 27
 Вернадский В. И. 14, 27, 31, 34, 35, 49, 343
 Вийк В. Р., ван 6
 Винберг Г. Г. 30
 Виноградов Б. С. 280
 Виноградов М. Е. 40, 168, 408
 Вит К. Т., де 266
 Витт А. А. 279
 Вольтерра В. 256, 257, 261—263, 266, 270, 278, 279, 286—288, 304, 306—310, 314—317
 Воронин М. С. 298
 Высоцкий Г. Н. 337, 360

Гаевский В. Л. 137
 Галл Я. М. 413
 Гаузе Г. Ф. 61, 188, 260, 261, 266, 272, 273
 Геккель Э. 19, 20, 24, 113, 238
 Герцык В. В. 358
 Гильдерман Ю. П. 7
 Гильманов Т. Г. 6, 7, 30, 50, 373, 405, 408, 409
 Глазовская М. А. 160
 Глотов Н. В. 38, 170
 Говорухин В. С. 34
 Голенкин М. И. 414
 Голлербах М. М. 222, 224
 Головкин М. Д. 350

Горбачев В. А. 343
 Горышова Г. К. 328, 329
 Градуэлл Дж. Р. 71
 Грейг-Смит Г. 227
 Гречин И. Г. 368
 Григорьев А. А. 336
 Гродзинский А. М. 246
 Гроздов Б. В. 222
 Губер П. 296
 Гумбольдт А. 5, 23, 24, 31, 53, 346
 Гунин П. Д. 160, 325, 351
 Гусева К. А. 391
 Гутман Л. Н. 350

Давыдов Л. К. 376, 383
 Дажо Р. 5, 30
 Дарвин Ч. 24, 53, 100, 113, 161, 181, 238, 255, 256, 267, 269, 270, 272, 296, 302, 303
 Дарвин Э. 269, 270
 Дедков В. П. 150, 325, 351
 Дементьев Г. П. 20
 Демидович Б. П. 7, 69, 315
 Джонстон Дж. 25
 Димо В. Н. 350
 Дмитриева А. А. 376, 383
 Докучаев В. В. 25, 343, 346
 Дохман Г. И. 222
 Дроздова В. М. 158
 Дылис Н. В. 325
 Дювилье П. 29, 325
 Дюгамель дю Монсо 255

Ефимова Н. А. 139
 Ефремов Ю. К. 34

Жуков Л. А. 387

Занка В. Е. 13, 40
 Зайцев В. А. 331
 Зенкевич Л. А. 40
 Зернов С. А. 27, 380
 Злотин Р. И. 228, 236
 Зонн С. В. 58, 371
 Зубенко Л. И. 137
 Зубов Н. Н. 396
 Зубов С. М. 140

Иванов Н. Н. 337, 361
 Ивлев В. С. 29, 104, 105, 290, 293
 Ильинский А. П. 222
 Ипатов В. С. 10, 12

Калабухов Н. И. 61
 Каменский Ф. М. 298
 Карпов В. Г. 63
 Карпушкин Л. Т. 328
 Каурячев И. С. 345, 364
 Кашкаров Д. Н. 17, 27, 52, 61, 143, 239

Кесслер К. Ф. 297
 Кобак К. И. 340
 Кобленц-Мишке О. И. 396, 397
 Ковальский В. В. 168
 Ковда В. А. 354
 Колбасов О. С. 21
 Коли Г. 203, 205, 227, 276
 Колмогоров А. Н. 279, 280, 284, 285
 Коммонер Б. 22
 Конкина Н. Г. 376, 383
 Кононова М. М. 345
 Константинов А. Р. 334, 335
 Костицын В. А. 279
 Крапивин В. Ф. 413
 Красильников Н. А. 248, 249
 Крауклис А. А. 36
 Крафт Г. 256
 Крестцентнус Петрус де 255
 Крөг А. 390
 Крылов П. Н. 222
 Кудрявцев В. А. 7, 69
 Куркин К. А. 50

Лавренко Е. М. 10, 34
 Ламарк Ж.-Б. 31
 Лархер В. 342
 Леваковский Н. 256
 Левич А. П. 232
 Леме Ж. 222
 Лесли П. 203, 206, 207, 209, 215
 Либих Ю. 49, 50, 93
 Линдеман Р. Л. 29
 Липке Г. 99
 Ли-Чен-Куэй 371
 Логофет Д. О. 7, 200, 218, 245, 280, 293, 316
 Лотка А. 203, 205—207, 210, 214, 215, 256, 257, 262, 266, 270, 278, 279, 307
 Лукреций 255
 Львович М. И. 149
 Лэк Д. 62, 105, 129, 130, 185, 280, 281
 Любецкая Е. В. 185
 Ляйель Ч. 255
 Ляпунов А. А. 6, 13, 30, 50, 409

Мазинг В. В. 222
 Майр Э. 416
 Макаров Б. Н. 369, 370
 Мак-Дуголл В. Б. 22
 Макиавелли 181
 Макмагон Дж. А. 163
 Максимов В. Н. 60
 Макфедьен Э. 11, 20, 62, 261
 Мамытов А. М. 371, 372
 Марунит С. В. 335
 Матвеев Л. Т. 135, 320, 327, 328
 Мацкевич В. Б. 166
 Менжулин Г. В. 343

Меншуткин В. В. 7, 50, 317, 408
Мёбиус К. 24, 220, 238, 243, 270
Миланкович М. 134, 135
Мильков Ф. Н. 34, 43
Мирошниченко Ю. М. 222
Митчерлих А. 94—97, 339
Моисеев Н. Н. 409
Молчанов А. А. 63, 352
Момотов И. Ф. 325
Монин А. С. 328
Мончадский А. С. 85
Морозов Г. Ф. 25, 26, 39, 239, 343

Наумов Н. П. 106, 169, 195
Нейлор Т. Г. 79, 80
Нейман М. С. 81
Нерлин С. В. 330, 334
Нечаева Н. Т. 63
Нешатаев Ю. Н. 328, 329
Новиков Г. А. 6, 20, 57, 113, 239

Обновленский В. М. 222
Обухов А. М. 328
Одум Г. 29, 30, 40, 58, 143, 320, 321, 371
Одум Ю. 5, 20, 21, 30, 233, 235, 239, 244
Орлов Д. С. 345
Оскретков М. Я. 325

Павловский Е. Н. 27
Палагин Э. Г. 350
Пемман Х. Л. 365
Перельман А. И. 38, 43, 161, 167, 168
Петров В. В. 417
Пивоварова З. И. 142
Плиний Старший 246, 269
Полетаев И. А. 7, 13, 30, 66, 67, 317
Половников Л. И. 325
Полынов Б. Б. 37—39, 160, 343
Поплавская Г. И. 222
Поясов Н. П. 365, 366
Пятковская В. П. 54, 55

Работнов Т. А. 13
Райс Э. 246, 247
Раменский Л. Г. 57, 121, 220, 222, 239, 243, 343
Раунер Ю. Л. 325, 326, 328
Резвой П. К. 27
Риклефс Р. 6, 30, 106, 230
Роде А. А. 167, 343, 362
Росс Ю. К. 323, 326
Руднев Н. И. 322, 323
Рулье К. Ф. 23, 24
Рыбакова Т. И. 222
Рябов В. А. 145, 156

Свядерский В. И. 10
Свирижев Ю. М. 7, 200, 218, 245, 280, 293, 316

Северцов Н. А. 53, 277
Северцов С. А. 197, 273, 280
Селиванов И. А. 225, 298
Семин В. А. 60
Семина Г. И. 380, 396
Семихатова О. А. 342
Сиротенко О. Д. 343
Слейчер Р. О. 136, 332, 353
Слемнев Н. Н. 325
Смирнов В. В. 167, 325, 362
Смирнова К. М. 56
Смит Дж. М. 7, 190, 261, 280
Сорокин Ю. И. 396, 397
Старостина К. Ф. 325
Стебаев И. В. 416
Судницын И. И. 333, 353—357
Суетова И. А. 32
Сукачев В. Н. 13, 14, 27, 29, 34, 37, 38, 57, 58, 62, 63, 222, 239, 302, 343, 404
Сушенин Л. М. 288, 291
Сыроечковский Е. Е. 222

Тимофеев-Ресовский Н. В. 14, 38, 170
Тихомиров Б. А. 63
Тооминг Х. Г. 326
Торо Г. Д. 19
Тутубалин В. Н. 411
Тэнсли А. 11, 13, 14, 28, 37, 38, 57
Тюрюканов А. Н. 14, 34

Уатт К. 7, 30, 50, 82, 192, 317
Уваров Б. П. 191
Уильямсон М. 62, 114, 239, 261, 280
Уоллес А. 53
Уранов А. А. 196, 197
Утехин В. Д. 325
Уткин А. И. 325
Ушман Г. 19

Федоров В. Д. 7, 13, 30, 60, 232, 373, 409
Федоров Е. К. 22
Федоров С. Ф. 334, 335
Феокрит 269
Фигнер Дж. М. 79, 80
Филиппс Дж. 28
Формозов А. Н. 106, 107, 280
Форрестер Дж. 50, 79
Франк Б. 298
Фридерикс К. 26, 114, 149, 279, 303

Хайлов К. М. 180, 246
Хассел М. П. 71, 292
Хатчинсон Д. 6, 61, 62, 114, 123, 132, 389, 399
Хлебович В. В. 395
Ходашева К. С. 223
Хэдсон В. 277, 278

Чебураева А. Н. 198

Четвериков С. С. 277
Чудновский А. Ф. 330, 331, 334, 349, 350
Чен-Юнь Шэн 368

Шварц С. С. 20, 21
Швенденер С. 296, 297
Шенников А. П. 421
Ширшов П. П. 380, 381
Шмальгаузен И. И. 10
Шовен Р. 62
Шорыгин А. А. 99, 114
Штина Э. А. 224
Шулейкин В. В. 376, 384
Шэннон К. 232, 233, 236
Шэннон Р. 409

Эдельман Н. М. 102
Элтон Ч. 27, 57, 62, 68, 113, 114, 164, 239, 256, 278, 280
Эман Т. И. 13, 30
Энгельс Ф. 24
Эренфелд Д. 196
Эшби У. Р. 49, 50, 243

Юнге Х. 158
Ющенко Л. Н. 325

Яблоков А. В. 38, 170
Яблонский С. В. 409

Allee W. C. 19, 21, 61, 113, 186, 239
Andrewartha H. G. 101, 102, 191, 261
Ashby W. R. 49, 50, 243
Austin M. P. 317
Ayala F. J. 261, 262

Bagnouls F. 149, 152
Baule B. 94, 95, 97
Baumgartner A. 325
Beadle L. C. 394
Bernadelli H. 216, 218
Beverton R. J. 193
Bick H. 181
Birch L. C. 101, 102, 178, 191, 261
Birge E. A. 379
Bitancourt A. A. 181
Blackman F. 422
Bodenheimer F. S. 27, 195, 279
Bonner J. T. 94, 95
Bormann F. H. 63, 325
Braun-Blanquet J. 343
Bremer H. 149, 153
Buckingham E. 365
Bunnell F. L. 408
Burgess A. 431
Burkholder P. R. 239, 244

Caldwell M. M. 371
Campbell G. S. 6
Caughley G. 203, 205, 227, 276
Chapman R. N. 61, 179
Chartier P. 92
Christiansen F. B. 293
Clarke G. L. 12, 239
Clatworthy J. N. 180
Clements F. E. 27, 28, 45, 57, 220, 238, 239, 243, 255, 256, 279, 343
Clymer A. B. 30
Cody M. L. 433
Cole L. C. 34, 280
Colinvaux P. A. 3
Collett R. 277
Collier B. C. 30
Connell J. H. 312
Cook B. G. 317
Cook W. C. 149, 152
Coupland R. T. 325, 330, 341
Cowles H. C. 256
Cramer N. F. 313
Crombie A. C. 61, 175, 265, 266
Cuénot L. 256
Cushing D. H. 391
Cyert R. M. 79, 80

Dahl F. 24, 27
Dale M. B. 30, 50
Darvin Ch. 296
Davidson R. S. 30, 188, 191
Davis F. J. 378
De Bach P. 272
De Bary A. 297, 298
DeCandolle A. P. 255, 346
Deevey E. S. 423
De Jong E. 371
De Long K. T. 261
Diamond J. M. 163
Dodd A. P. 274
Doflein F. 256
Drewry G. 320, 321
Dublin L. I. 210, 214, 215
Duvigneaud P. 29, 325
Dykeman W. R. 371
Dyrness C. T. 325

Edwards N. T. 370, 371
Ege R. 390
Ellenberg H. 121, 123
Elton Ch. 27, 57, 68, 256, 278, 280
Emerson A. E. 220
Emlen J. M. 203
Espinosa A. V. 296
Evans A. C. 101
Evans F. C. 14

Feller W. 424
Fenchel T. M. 179, 293

Forbes S. A. 24, 26
Frank A. B. 371
Franklin J. T. 325
Friederichs K. 26, 114, 149, 279, 303
Fujii K. 312, 313, 314, 316

Gaffney P. M. 113
Gardner M. R. 243
Gause G. F. 61, 260, 279
Gaussen H. 149, 153
Gilpin M. E. 261, 262, 308
Gleason H. A. 220, 243
Goh B. S. 301, 316
Golley F. B. 325
Goodall D. W. 30, 408, 409
Gordon A. G. 325
Grace J. 88
Gradwell G. R. 71
Grinnell J. 27, 113, 114, 256
Grümmer G. 425
Guerra C. N. 254
Guild W. J. 101
Günter K. 114

Haeckel E. 238
Hanson H. C. 255, 256
Hardin G. 267
Harper J. L. 180
Harris W. F. 30, 325
Hasle D. R. 396
Hassel M. P. 7, 292
Hauman L. 57
Haviland M. D. 68
Heal O. W. 425
Henry S. M. 297
Hensen V. 25
Hentges D. J. 247
Heron A. C. 211, 212
Hertwig O. 297
Hesse R. 27, 256
Hewitt C. G. 278
Hilgard E. W. 346
Holling C. S. 30, 289, 291, 292
Holt S. J. 193
Howell G. C. L. 278
Hudetz W. J. 81
Huffaker C. B. 61, 281, 282
Hutchinson G. E. 6, 114, 119, 125, 132, 261

Iivessalo Y. 222
Innis G. S. 6, 82, 405, 408, 409
Iselin C. 426

Jain S. K. 184
James H. R. 379
Jenkin P. M. 381
Jenny H. 343
Jensen A. 396

Johnson R. H. 113
Johnsson H. 378
Jorgensen E. G. 381
Justice K. E. 261, 262

Kallio R. 91
Kamensky F. M. 298
Keith L. B. 106, 211, 213, 214, 280
Kemp G. A. 106, 211, 213, 214
Kerlin T. W. 81
Kershaw K. A. 30, 371
Keyfitz N. A. 207
King C. E. 30
Kjelvik S. 371
Kline J. R. 320, 321
Klement A. W. 63
Kolmogoroff A. N. 279, 284
Kormondy E. J. 30
Kostizin V. A. 279
Kowalik P. 365
Kraft G. 256
Krebs C. J. 30
Krogh A. 390
Kunicki-Goldfinger W. 100, 101
Kühnelt W. 30

Lack D. 105, 129, 185
Lamotte M. 371
Larry L. W. 427
Laverack M. S. 100
LeBrasseur R. J. 292
Leonard W. T. 307
Leslie P. H. 203, 206, 207, 209, 215
Letey J. 368
Levin S. A. 113
Levins R. 30
Likens G. E. 63
Lind E. M. 222
Lindeman R. L. 29
Longmuir I. S. 368
Loika A. G. 203, 205—207, 210, 214, 215, 256, 257, 262, 266, 270, 278, 279, 307
Lowe-McConnell R. H. 429
Lutsar V. 371, 372
Luxmoore R. J. 368
Lyell Ch. 255

Mac Allister C. D. 381
Mac Arthur R. H. 162, 163, 224, 227—229, 231
Mac Farlane R. 278
Mac Mahon J. A. 163
McGowan J. A. 40, 47
McLeese D. W. 120, 121
McLulich D. A. 278, 280
McNaughton S. J. 427
Mangold O. 100
Mankin J. B. 431
Margalef R. 20
Mariscal R. 63

Marks T. C. 88
Markus E. 26
Marumo R. 380
Marshall D. R. 184
Marshall S. M. 105
Marshall T. J. 365
May R. M. 125, 280, 293, 295, 300, 306, 307, 313, 317
Merriam C. H. 346
Merts D. B. 207
Miller R. 339
Miller R. S. 57, 123
Mitscherlich A. 94—97
Möbius K. 24, 220, 238, 243, 270
Mogi M. 291
Monod J. 103, 193
Monro J. M. 274
Monsi M. 324, 326
Monteith J. L. 6
Moore B. 428
Moore D. R. E. 248
Moore H. B. 44, 46, 108
Moore R. B. 30, 405
Moran P. A. P. 280
Morrison M. E. S. 222
Müller D. 325
Müller H. 296
Murphy G. I. 213
Myers K. 275

Nauwerk A. 382
Nicholson A. J. 217, 218, 219, 280
Nielsen J. 325
Nurmikko 299

Ochser P. H. 19
Odum E. P. 5, 20, 21, 30, 233, 235, 239, 244
Odum H. T. 29, 30, 40, 143, 320, 321, 371
Ogawa H. 325
Olson C. 119, 120
Olson J. S. 30
O'Neill R. V. 30, 408
Orr A. P. 105, 405
Overton W. S. 30, 408
Ovington J. D. 29

Paine R. T. 312
Park O. 410
Park R. A. 30, 360, 408
Park T. 61, 264
Parker S. L. 61
Parrish J. D. 313
Parsons T. R. 290, 292
Patten B. C. 6, 29, 50, 391, 408
Paulik G. J. 30
Pearl R. 61, 189
Penman H. L. 365
Perkins D. F. 425
Petersen C. G. J. 27, 243

Pianka E. R. 114, 119, 120, 127, 234
Pickford G. E. 122
Pielou E. C. 30, 232
Plinston D. T. 81
Poole R. W. 30
Pork K. 371, 372
Preston F. W. 162, 230

Randel R. L. 30, 405
Raw F. 431
Reed L. J. 189
Reichle D. E. 30
Reinikainen A. 106
Rescigno A. 293
Richardson I. W. 293
Ricklefs R. E. 6, 30, 106, 230
Riley A. 391
Riley G. A. 193
Root R. B. 113, 225
Roy D. F. 195
Rüsch J. 339
Ryther J. H. 381

Saeki T. 324, 326
Saila S. B. 314
Sarukhan J. 184
Satchell J. E. 100, 192
Schappert H. J. V. 371
Schultz V. 63
Schwerdtfeger F. 114, 191, 213, 214
Scoullar K. A. 408
Semper K. 297
Seton E. T. 278
Shelford V. E. 27, 45, 57, 68, 91, 93, 107, 192, 239, 256, 279
Shugart H. H. 408
Simeone J. B. 246
Simpson E. H. 232, 233
Simpson G. G. 224
Smith F. E. 50
Sollins Ph. 370, 371
Solomon M. E. 130
Sondheimer E. 246
Sournia A. 391
Steele J. H. 391
Stemann Nielsen E. 379, 381, 396
Stolzy L. H. 427
Stommel H. 430
Storer T. I. 27
Strecker R. L. 105, 107
Strickland J. D. H. 381
Strobeck C. 305, 306
Stugren B. 30
Strobeck C. 305, 306
Suess E. 31
Summerhayes V. S. 68
Sung-Ho Lai 365
Svedrup H. U. 379, 386, 396
Svensson B. H. 371, 372

Tadaki Y. 325
 Taft B. A. 398
 Talling J. F. 381, 382
 Tanner C. B. 142
 Tanner J. F. 295
 Tansley A. G. 11, 13, 14, 28, 37, 38,
 57, 243
 Taylor S. A. 365
 Taylor T. G. 149, 152
 Terborgh J. 163
 Thienemann A. 26, 27, 243
 Thompson W. R. 270
 Thornthwaite C. W. 337, 338
 Tieszen L. L. 325
 Timin M. E. 30
 Tinkle D. 209, 210
 Tomović R. 81
 Ulyett G. C. 186
 Usher M. B. 482
 Utida S. 61, 281
 Uvarov B. P. 191
 Van Beneden J. P. 252, 297
 Vandermeer J. H. 266
 Van Dobben W. H. 429
 Van Dyne G. M. 30, 63
 Van Keulen H. 79

Vela G. R. 254
 Verhulst P. F. 189
 Veum A. K. 371
 Vollenweider R. A. 381, 382
 Volterra V. 256, 257, 261—263, 266,
 270, 278, 279, 286—288, 304—310,
 314—317
 Vukobratović M. 81
 Wagner H. 34
 Waid J. S. 248
 Walter H. 125, 149, 153, 155, 325, 361
 Warrington R. 61
 Watmough R. H. 185
 Watt K. E. F. 7, 30, 50, 82, 192, 317
 Weaver J. E. 192, 255, 256, 343
 Wilkins R. D. 81
 Willis E. O. 163
 Wilson E. O. 43, 162, 163, 224
 Wit C. T. de 266
 Witkamp M. 371
 Wittich W. 100
 Woodwell G. M. 63, 325, 371, 372
 Wright R. D. 79
 Yeater R. E. 192
 Yentsch C. S. 381
 Yoshimura S. 380

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ

Acacia mellifera 125, 126
 Acacia seyal 125, 126
 Acarus siro L. 130, 131, 431
 Actinomyces aurantiacus 249
 Actinomyces griseus 249
 Aerobacter 100, 101
 Agrypon flaveolatum 275, 276
 Allobophora caliginosa 192
 Allobophora chlorotica 101, 192
 Allobophora rosea 192
 Alnus 298
 Ammodendron conollyi 159
 Anabaena azolla 298
 Anagasta kühniella 186
 Angiospermae 426
 Animalia 297
 Antirrhinum 102
 Aphelinus mali Hald 275
 Aphis craccivora 291
 Apodemus sylvaticus 105
 Arytaina spartii 185
 Aspergillus niger 93, 94, 422
 Atta sexdens rubropilosa 181, 249, 422
 Avena barbata 184, 427
 Avena fatua 184, 427
 Azolla 298
 Bacillus brevis 249
 Bacillus mesentericus 249
 Bacillus subtilis 249
 Balanus 45
 Blarina brevicauda 292
 Bledius 109, 128, 129
 Bledius arenarius 109
 Bledius rastellus 109, 112
 Bos bonasus 183
 Bosmina longirostris 288
 Bouteloua gracilis 192
 Brissopsis Lyrifira 46

Bromus tectorum 159
 Buchloe dactyloides 192
 Cactoblastis 428
 Cactoblastis cactorum 274
 Calandra oryzae 178
 Calanus 292
 Calanus finmarchicus 104, 105, 428
 Calligonum sp. 159
 Callosobruchus chinensis 281
 Calluna vulgaris 88
 Canis lupus 183
 Capreolus capreolus 183, 214
 Carex physodes 159
 Carpocarpus pomonella L. 91, 119
 Ceratium 10
 Chyleletus eruditus 130, 131
 Chlamydomonas 104
 Chlorella pyrenoidosa 254
 Chlorohydra viridissima 181
 Ciconia maguari 277
 Coscinodiscus excentricus 426
 Ctenotus 119, 120
 Ctenotus grandis 119
 Ctenotus leonardii 119
 Ctenotus schomburgkii 119
 Cyzenis albicans 275, 276
 Dacus dorsalis 308
 Dendrolimus pini 190, 191
 Deschampsia flexuosa 119
 Diaphanosoma brachyurum 291
 Didinium nasutum 272, 273
 Dryobates major L. 420
 Drosophila melanogaster 411
 Drosophila Pseudoobscura CH 261,
 262
 Drosophila serrata 261, 262
 Dicrostonyx groenlandicus 106, 107

Echinocardium cordatum 46
Eotetranychus sexmaculatus 282
Ephestia kühniella Zeller 432
Erisom lanigerum Hausm 275
Escherichia coli 247
Euphausia 292
Euphausia pacifica 290
Euphausia superba 108
Eutamias sibiricus Laxmann 98

Flavobacterium sp. 254, 255
Fungi 297
Fusarium 248
Fusarium poal 249
Fusarium sporitrichioides 249

Geospiza 130
Geospiza fortis 129, 130
Geospiza fuliginosa 129, 130
Geospizidae 129

Haloragaceae 426
Haloxylon ammodendron 159
Harmonia axyridis Pallus 291, 428
Haloxylon persicum 159
Helietotrichon Schellianum 198
Heterocerus 109, 128, 129
Heterocerus hispidalus 109
Heterocerus obsoletus 109, 112, 129
Heterospilus prosopidis 281
Homarus 121
Hypopitius monotropa 298

Juglans 246

Khaya senegalensis 125, 126

Lactobacillus sp 247
Lactobacillus arabinosus 299, 300
Lagopus leucurus 213
Lemna minor 180
Lepus americanus 278
Littorina 45
Loxia curvirostra L. 98, 106, 420, 430
Lucilia cuprina 218, 219
Lumbricus castaneus 101
Lumbricus terrestris 100
Lynx canadensis 278

Macoma 45
Microtus 262, 423
Monera 297
Monotropa hypopitys L. 426
Mus 262
Myodes lemmus 423
Myriophyllum 119, 120, 426
Myriophyllum alterniflorum 119
Myriophyllum spicatum 119

Neodiprion sertifer 292
Nyctea scandiaca 106, 107

Ochthebius viridis 109
Oncorhynchus gorbuscha 292, 293
Operohithera brumata L. 275
Opius longicaudatus 308
Opius oophilus 308
Opius vandenboschi 308
Opuntia 274
Oryzaephilus surinamensis 265, 266
Otus brachyotus 277
Oxyroda exigua 109

Paphia 45
Paramecium aurelia 188, 260, 413
Paramecium caudatum 260, 272, 273, 413
Parus major 185
Peromyscus maniculatus 292
Phasianus colchicus 183
Picea 106
Pisaster 429
Pisaster ochraceus 312
Pitangus sulphuricus 277
Plantae 297
Plantago lanceolatum 102
Porosagrotis orthogonia 423
Porthetria dispar L. 102
Potamogeton alpinus 125
Potamogeton friesii 125
Proactinomyces 100
Prosopis africana 125, 126
Protista 297
Pseudocalanus 292
Pseudomonas aeruginosa 260

Rangifer tarandus 183
Ranunculus repens 184
Rhizobium 298
Rhizopertha dominica 175

Saccharomyces cerevisiae 260, 266
Salvinia natans 422
Sardinops caerulea 213
Sarothamnus scoparius (L.) Wimmer 433
Sceloporus graciosus 209, 210, 432
Schizosaccharomyces «Kephir» 260, 266
Sciurus vulgaris L. 185, 420
Sequoia sempervirens 194, 195
Shigella flexneri 247
Sorex araneus 292
Staphylococcus aureus 100, 101
Staphylococcus marcescens 100
Steroacaulon paschale 91
Streptococcus faecalis R 299, 300
Strix aluco 105

Strongulocentrotus Argobiccinum 45
Stylonychia mytilus 413

Tamiasciurus hudsonicus 211, 214, 426
Tegula 429
Thalia democratica 425
Thrips imaginis 101, 102, 191
Toxostoma redivivum 113
Tribolium castaneum 264

Tribolium confusum 264, 265, 266
Trifolium repens 102
Tympanuchus cupido 192
Typhlodromus occidentalis 282
Tyroglyphus farinae Dc. G. 431

Vampyroteuthis infernalis 122
Viola tricolor 302
Vulpes vulpes L. 98

УКАЗАТЕЛЬ ОСНОВНЫХ УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ

ЛАТИНСКИЙ АЛФАВИТ

- A* — пористость аэрации почвы;
*A*₀ — горизонт подстилки лесных почв или степного (тундрового) войлока степных (тундровых) почв;
*A*₁ — гумусово-аккумулятивный горизонт почвы;
*A*₂ — элювиальный горизонт почвы;
*A*_b — коэффициент теплопроводности воды;
*A*_i(...) — скорость абсолютная демографического перехода особей *i*-го возрастного класса как функция от экологических факторов;
*A*_s(*z*, *t*) — аэрация (относительный объем свободных пор) почвы на глубине *z* в момент времени *t*;
a — коэффициент температуропроводности воды;
*a*_i(...) — удельная скорость демографического перехода особей *i*-го возрастного класса как функция экологических факторов;
B — пространство биотопа с заданными на нем географическими координатами;
B — иллювиальный горизонт почвы;
*b*_i(...) — рождаемость в *i*-том возрастном классе как функция от экологических факторов;
*B*_{*j*}(*v*₁, ..., *v*_{*k*}, *x*₁, ..., *x*_{*n*}) — скорость (абсолютная) размножения *j*-той популяции биоценоза как функция от внешних *v*₁, ..., *v*_{*k*} и внутренних *x*₁, ..., *x*_{*n*} переменных экосистемы;
*b*_{*j*}(...) — рождаемость *j*-той популяции как функция экологических факторов;
C(*t*) — структурная матрица биоценоза (сообщества) в момент времени *t*;
*C*_{*a*}(*z*, *t*) — поле концентрации CO₂ в приземном слое воздуха на высоте *z* в момент времени *t*;
*c*_{*ij*}(*t*) = $\partial \left[\frac{dx_i}{dt} \right] / dx_j$ — элемент структурной матрицы биоценоза *C*(*t*), стоящий на пересечении *i*-той строки и *j*-того столбца, характеризующий величину и знак зависимости скорости изменения плотности популяции *i*-того вида от плотности *j*-того вида в момент времени *t*;
*c*_g — удельная теплоемкость наземной фитомассы;
*c*_p — удельная теплоемкость воздуха при постоянном давлении;
*c*_s — удельная теплоемкость почвы;
D — горизонт подстилающей (почву) породы;
D(*z*, *t*) — интенсивность валового дыхания в единице объема приземного слоя воздуха на высоте *z* в момент времени *t*;
*D*_{*i*, a} — коэффициент диффузии *i*-того газа в атмосфере;
*D*_{*i*, s} — коэффициент диффузии *i*-того газа в почве;

- D*_{*j*}(*v*₁, ..., *v*_{*k*}, *x*₁, ..., *x*_{*n*}) — скорость (абсолютная) гибели особей *j*-той популяции как функция от внешних *v*₁, ..., *v*_{*k*} и внутренних *x*₁, ..., *x*_{*n*} переменных экосистемы;
*D*_{*s*}(*p*₁, ..., *p*_{*s*}) — показатель разнообразия по Симпсону для сообщества из *s* видов с вектором относительной значимости видов (*p*₁, ..., *p*_{*s*});
*d*_{*i*}(...) — смертность в *i*-том возрастном классе как функция экологических факторов;
*d*_{*j*}(...) — смертность в *j*-той популяции (агрегированная величина) как функция от экологических факторов;
 $\frac{dx_i}{dt}$ — скорость изменения переменной состояния *x*_{*i*}(*t*);
 $\frac{\partial f_i}{\partial x_j}$ — частная производная функция многих переменных *f*_{*i*}(...) по переменной *x*_{*j*};
 \mathcal{E} — пространство экологических факторов, элементами которого являются упорядоченные последовательности факторов (*x*₁, *x*₂, ..., *x*_{*n*}, ...);
 \mathcal{E}_n — *n*-мерное пространство экологических факторов, образованное векторами вида (*x*₁, ..., *x*_{*n*});
E — эвапотранспирация;
E(*p*₁, ..., *p*_{*s*}) — показатель выровненности сообщества из *s* видов с вектором относительной значимости (*p*₁, ..., *p*_{*s*});
*E*₀ — интенсивность физического испарения или конденсации;
Em(*t*) — скорость эмиграции видов в момент времени *t*;
*Er*_{*i*} — величина испаряемости для *i*-того месяца;
*E*_{*r*, z₁, z₂} — скорость поглощения воды корнями растений из слоя (*z*₁, *z*₂) на единицу площади;
*E*_{*s*} — интенсивность испарения с поверхности почвы;
*E*_{*t*, r}(*z*, *t*) — интенсивность транспирации в единице объема приземного слоя воздуха на высоте *z* в момент времени *t*;
Ex(*t*) — скорость вымирания видов в момент времени *t*;
*e*_{*i*} — ожидаемая продолжительность жизни особей *i*-того возрастного класса;
 \mathcal{F} — функция системы $\mathcal{S}(t)$, т. е. закон, по которому в зависимости от динамики внешних факторов $\mathcal{V}(t)$ происходит изменение во времени внутренних элементов $\mathcal{X}(t)$ и структуры $\Sigma(t)$ системы $\mathcal{S}(\mathcal{V}(t), \mathcal{L}(t), \Sigma(t), \mathcal{F})$;
F — потребление энергии радиационного баланса экосистемы при фотосинтезе;
*F*_{*i*} — *i*-тая компонента разрешающего оператора (функции) $\mathcal{F} = (F_1, \dots, F_n)$ математической модели, описывающая временную динамику *i*-той переменной состояния: *x*_{*i*}(*t*) *F*_{*i*}(*x*_{*i*}⁰, *t*);
*f*_{*i*}: *B* → *X*_{*i*} — карта экологического фактора *x*_{*i*}, которая в каждой точке биотопа *B* с географическими координатами (*x*, *y*, *z*) дает значение этого фактора *x*_{*i*} = *f*_{*i*}(*x*, *y*, *z*);
*f*_{*i*}(...) — функция от многих переменных; обычно стоит в правой части дифференциального уравнения динамики переменной состояния *x*_{*i*}(*t*);
G — расход энергии радиационного баланса экосистемы на турбулентную теплопередачу в атмосферу;
G — глеевый горизонт почвы;
g — ускорение силы тяжести;
g(*z*, *t*) — плотность вертикального распределения фитомассы по высоте растительности *z* в момент времени *t*;
H — расход энергии радиационного баланса на нагревание экосистемы;
*H*_{*s*}(*p*₁, ..., *p*_{*s*}) — показатель разнообразия по Шэннону для сообщества из *s* видов с вектором относительной значимости видов (*p*₁, ..., *p*_{*s*});
*I*_{*j*}(*v*₁, ..., *v*_{*k*}, *x*₁, ..., *x*_{*n*}) — скорость (абсолютная) иммиграции особей из *j*-той популяции как функции внешних *v*₁, ..., *v*_{*k*} и внутренних *x*₁, ..., *x*_{*n*} переменных экосистемы;
I^{*h*} = [*φ*^{*h*}, *φ*^{*h*}] — интервал значений показателя *φ*^{*h*};

$Im(t)$ — скорость иммиграции видов в момент времени t ;
 I^{Φ} — интервал значений функции благополучия $\Phi(x_1, \dots, x_n)$;
 K_0 — коэффициент фильтрации;
 K_1 — коэффициент увлажнения Высоцкого—Иванова;
 K_2 — радиационный индекс сухости Будыко;
 K_3 — коэффициент увлажнения Торнтвейта;
 K_j — емкость среды для j -той популяции экосистемы;
 $K_s(\psi_s)$ — коэффициент влагопроводности ненасыщенной почвы, имеющей водный потенциал ψ_s ;
 $K_s(W)$ — коэффициент влагопроводности ненасыщенной почвы при влажности W ;
 k — (целочисленный индекс) — число внешних факторов экосистемы;
 k — (действительное число) — коэффициент поглощения (экстинкции) света в среде;
 $k_i(z, t)$ — коэффициент турбулентного обмена i -того компонента на высоте z в момент времени t ;
 L — скрытая теплота парообразования;
 L_0 — индекс листовой поверхности;
 L_i — вероятность доживания новорожденных до середины i -того возрастного класса;
 $L(z)$ — суммарная относительная площадь листовой поверхности в слое от верхней границы растительности z_p до данной высоты z ;
 $I(z)$ — объемная плотность листовой поверхности на высоте z ;
 l_i — значение функции выживания для i -того возрастного класса, т. е. вероятность доживания новорожденной особи до начала i -того класса;
 M_w — молекулярная масса воды;
 n — (целочисленный индекс) — число переменных состояния экосистемы;
 N — число видов живых организмов на острове;
 $n(t)$ — число видов (видовое богатство) биоценоза в момент времени t ;
 P_0 — пористость почвы;
 P_j — показатель значимости или мера относительного доминирования j -того вида в сообществе;
 p_a — упругость (давление) водяного пара в воздухе;
 p_i — асимптотическая доля i -той возрастной группы в общей численности популяции с постоянными возрастными специфическими рождаемостями и смертностями;
 $p_i(t) = x_i(t)/x(t)$ — доля особей i -того возрастного класса в общей численности популяции;
 p_z — интенсивность фотосинтеза фитопланктона на глубине z ;
 $p_0(T_a)$ — упругость насыщенного водяного пара в воздухе как функция его температуры;
 Q — интенсивность суммарной солнечной радиации;
 Q_{10} — коэффициент Вант-Гоффа;
 Q_i — интенсивность i -той компоненты суммарной солнечной радиации;
 $Q(z, t)$ — поле интенсивности суммарной солнечной радиации в экосистеме на высоте z в момент времени t ;
 $q_i(z, t)$ — плотность вертикального потока i -того компонента на высоте z в момент времени t ;
 $q_{CO_2}^0$ — интенсивность выделения CO_2 из почвы (включая подстилку) в приземный слой воздуха, т. е. дыхание почвы;
 q_s — тепловой поток на поверхности почвы;
 R — радиационный баланс экосистемы;
 R — расстояние от острова до источника расселения видов;
 $R(z, t)$ — поле радиационного баланса в приземном слое воздуха на высоте z в момент времени t ;
 R_0 — коэффициент размножения популяции за одно поколение;
 RQ — дыхательный коэффициент;
 R_s — радиационный баланс поверхности почвы;

$r_j(\dots)$ — удельная скорость изменения (роста или отмирания) j -той популяции как функция экологических факторов;
 r_j^m — биотический потенциал j -той популяции;
 $\mathcal{S}(\mathcal{V}, \mathcal{X}, \Sigma, \mathcal{F})$ — система \mathcal{S} , характеризующаяся окружающей средой \mathcal{V} , (внутренним) составом \mathcal{X} , структурой Σ и функцией \mathcal{F} ;
 S — площадь острова;
 S — соленость воды;
 $S(C)$ — относительная связность биоценоза, имеющего структурную матрицу C ;
 $s(C)$ — число отличных от нуля недиагональных элементов структурной матрицы C ;
 $Sp(t)$ — скорость видообразования в момент времени t ;
 s — число видов в сообществе;
 s_i — выживаемость особей i -того возрастного класса;
 $S_{CO_2}(z, t)$ — функция источника или стока CO_2 в уравнениях динамики концентрации CO_2 в приземном слое воздуха или в почве, показывающая скорость выделения или поглощения CO_2 в единице объема на высоте (глубине) z в момент времени t ;
 $S_{O_2}(z, t)$ — функция стока в модели динамики концентрации кислорода в почве;
 $S_T(z, t)$ — функция источника или стока тепла в уравнении динамики поля температуры приземного слоя воздуха или почвы;
 $S_W(z, t)$ — функция источника или стока влаги в уравнениях динамики поля влажности приземного слоя воздуха или почвы;
 T — температура;
 T — торфяной горизонт почвы;
 $T_a(z, t)$ — поле температуры приземного слоя воздуха экосистемы на высоте z в момент времени t ;
 T_c — время генерации когорты (приближенная оценка времени генерации популяции);
 T_g — время генерации популяции;
 $T_s(z, t)$ — поле температуры почвы на глубине z в момент времени t временная переменная, принимающая значения на рассматриваемом интервале $t_0 \leq t \leq t_N$;
 \mathcal{V} — окружающая среда системы \mathcal{S} , т. е. множество всех объектов внешней среды, непосредственно связанных с внутренними элементами системы \mathcal{S} ;
 V — скорость ветра или скорость течения;
 $V(z, t)$ — поле скорости ветра в приземном слое воздуха на высоте z в момент времени t ;
 V_w — парциальный молярный объем воды;
 $v_i(t)$ — значение i -той глобальной входной переменной экосистемы в момент времени t ;
 W — влажность почвы;
 $W(z, t)$ — поле объемной влажности почвы на глубине z в момент времени t ;
 $W_a(z, t)$ — поле влажности приземного слоя воздуха экосистемы на высоте z в момент времени t ;
 W_s — полная влагоемкость почвы;
 \mathcal{X} — состав системы \mathcal{S} , т. е. множество образующих ее элементов;
 X_i — i -тый элемент системы \mathcal{S} , имеющий состав $\mathcal{X} = \{X_1, \dots, X_n\}$;
 $X_k = [\underline{x}_k, \bar{x}_k]$ — максимальный интервал толерантности k -того экологического фактора x_k ;
 $x(t) = \sum_{i=1}^m x_i(t)$ — суммарная численность в момент времени t популяции, состоящей из m возрастных групп с численностями $x_i(t)$;
 \underline{x}_k — нижний предел экологического фактора x_k ;
 \bar{x}_k — верхний предел экологического фактора x_k ;
 x_i^* — стационарное или фиксированное значение переменной $x_i(t)$;

$x_i(t)$ — значение i -того экологического фактора в момент времени t ;
 x_i^0 — $x_i(t_0)$ — плотность i -той популяции в начальный момент времени t_0 ;
 Z — высота верхней границы экосистемы над поверхностью почвы;
 z — вертикальная координата, обозначающая высоту или глубину от поверхности почвы;
 z_p — высота растительности над поверхностью почвы;

ГРЕЧЕСКИЙ АЛФАВИТ

α — альbedo поверхности;
 α_{ij} — коэффициент относительного воздействия единицы плотности j -того вида на удельную скорость роста i -того вида по сравнению с самоингибированием i -того вида, сила которого принимается за единицу: $\alpha_{ii}=1$;
 β_{ij} — коэффициент абсолютного воздействия единицы плотности j -того вида на удельную скорость роста i -того вида;
 Δt — приращение времени;
 $\Delta \mu_a$ — химический потенциал водяного пара в воздухе относительно свободной воды;
 $\Delta \mu_w$ — химический потенциал воды в почве относительно свободной воды;
 $\Delta \tau_i$ — длительность i -того возрастного класса;
 δ_a — дефицит влажности воздуха;
 ξ_i — контрастность i -того фактора;
 λ — собственное число характеристического многочлена;
 λ_j^m — максимальный коэффициент умножения j -той популяции за единицу времени;
 λ_e — коэффициент эквивалентной теплопроводности почвы;
 μ_{ij} — мера перекрытия ниш i -того и j -того видов;
 μ_{ii} — мера перекрытия ниш i -того и j -того видов, учитывающая неоднородность функций благополучия внутри ниш;
 ν — коэффициент эффективности эксплуататора, показывающий, насколько увеличивается рождаемость эксплуататора при увеличении на единицу интенсивности его воздействия на жертву;
 ξ_i — предсказуемость i -того фактора;
 Π — глубина исчезновения диска Секки;
 ρ_i — плотность (объемная масса) i -того компонента;
 Σ — структура системы S , т. е. совокупность всех ее внутренних и внешних связей и отношений;
 σ_i^2 — дисперсия i -того экологического фактора;
 σ_T — условная плотность морской воды;
 τ — возрастная переменная, принимающая значения от 0 до максимального возраста τ_{max} ;
 $[\tau_{i-1}, \tau_i]$ — i -тый возрастной интервал;
 $\Phi(z, t)$ — интенсивность валового фотосинтеза в единице объема приземного слоя воздуха на высоте z в момент времени t ;
 Φ_s — полный потенциал почвенной влаги;
 $\Phi(x_1)$ — функциональная реакция (функция выедания) вида-эксплуататора на плотность жертвы x_1 , показывающая интенсивность воздействия (потребления, заражения и т. д.) на жертву со стороны единицы плотности эксплуататора за единицу времени;
 $\Phi(x_1, \dots, x_n)$ — функция благополучия вида в пространстве экологических факторов \mathcal{E}_n ;
 $\Phi_i^*(x_i)$ — частная функция отклика величины $\Phi(x_1, \dots, x_n)$ на фактор x_i при фиксированных значениях других факторов $x_j = x_j^0 (j \neq i)$;
 $\Phi^k(\dots)$ — функция отклика k -того показателя на экологические факторы;
 $\Phi(\lambda)$ — характеристический многочлен популяции с постоянными возрастными-специфическими рождаемостями и смертностями;

Ψ_a — потенциал влаги в приземном слое воздуха в расчете на единицу объема воды;
 Ψ_m — потенциал влаги в приземном слое воздуха в расчете на единицу массы воды;
 $\Psi_s(W)$ — функция водоудерживающей способности (водный потенциал) почвы при влажности W ;
 $\Psi_s(z, t)$ — поле водного потенциала в почве на глубине z в момент времени t ;
 Ψ_z — гравитационный потенциал почвенной влаги;
 ω_a — относительная влажность воздуха;
 ω_s — относительная влажность почвы;

Готический алфавит

$\mathfrak{N} = X_1 \cdot X_2 \cdot \dots \cdot X_n$ — n -мерный гиперпараллелепипед со сторонами X_1, X_2, \dots, X_n ;
 \mathfrak{N}_i^f — фундаментальная ниша i -того вида в пространстве экологических факторов \mathcal{E}_n ;
 \mathfrak{N}_i^r — реализованная ниша i -того вида в пространстве экологических факторов \mathcal{E}_n ;

ОГЛАВЛЕНИЕ

<i>Предисловие</i>	5
<i>Глава I</i> Экология. Предмет, содержание, место в системе биологических дисциплин	9
<i>Глава II</i> Становление и развитие системных идей в экологии	19
<i>Глава III</i> Понятие об экосистемах и их место в организации биосферы	31
<i>Глава IV</i> Методы экологии	49
<i>Глава V</i> Основные экологические переменные (факториальная экология)	84
<i>Глава VI</i> Связи экосистем с окружающей средой	133
<i>Глава VII</i> Популяция как компонент экосистемы	169
<i>Глава VIII</i> Биоценоз экосистемы. Уточнение понятия биоценоза	220
<i>Глава IX</i> Динамика биоценоза как результат межвидовых взаимодействий	237
<i>Глава X</i> Абиотические компоненты экосистем	319
<i>Глава XI</i> Целостное описание экосистемы	401
<i>Литература</i>	410
<i>Предметный указатель</i>	434
<i>Именной указатель</i>	448
<i>Указатель латинских названий</i>	455
<i>Указатель основных условных обозначений</i>	458