

**НЕКОТОРЫЕ ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ПОЛОЖЕНИЯ
СОВРЕМЕННОЙ ЭКОЛОГИИ**

Б. Я. ВИЛЕНКИН (ИОАН)

В статье описывается попытка обзора тех тенденций в изучении сообществ организмов, которые наметились в настоящее время в связи с привлечением к анализу экологического материала идей и принципов термодинамики и теории информации. Использование подобных идей в других разделах биологии, прежде всего в изучении свойств живого на молекулярном уровне, явилось, как известно, одним из важнейших стимулов современного прогресса биологической науки. Аналогичное осмысливание экологических вопросов только начинается, однако имеющиеся работы заслуживают внимания.

С другой стороны, уже теперь приходится констатировать, что имеется опасность искажения и неоправданного упрощения представлений о существующих в природе взаимодействиях, вызванная механическим переносом в область синэкологических проблем идей термодинамики и теории информации. Рассмотрение ряда тенденций в экологии, связанных с новыми подходами к вопросу и с применением нового аналитического аппарата, кажется тем более целесообразным, что работ такого рода на русском языке весьма мало.

Сообщество живых организмов можно рассматривать как открытую термодинамическую систему, существующую в потоке энергии. С точки зрения классической термодинамики все живые системы являются очень маловероятными состояниями материи и энергии, так как они содержат большое количество химических и энергетических градиентов и должны согласно второму правилу термодинамики перейти в стационарное равновесное состояние, генерировав некоторое количество энтропии. Шредингер (1946) обратил внимание на то, что живые системы потребляют в процессе обмена пищу, содержащую малое количество энтропии, и выделяют дезорганизованную материю с большим количеством энтропии. Благодаря этому поддерживается низкий уровень энтропии в самой системе. Термодинамика необратимых процессов (Пригожин, 1960) удовлетворительно объясняет кажущееся нарушение второго правила термодинамики в живых системах. В закрытой системе биологический объект — окружающая среда энтропия остается по крайней мере неизменной, обычно же ее количество увеличивается. Уменьшение количества энтропии в одной части закрытой системы в данном случае сопровождается увеличением ее количества в других частях (экстенсивность энтропии).

Энтропия системы изменяется в связи с ее энергетическими преобразованиями следующим образом:

$$dS = \frac{dQ}{T},$$

где S — энтропия;
 Q — количество теплоты;
 T — температура по Кельвину.

Статическое выражение энтропии имеет вид:

$$S = k \ln W,$$

где k — константа Больцмана, соответствующая изменению энергии одной молекулы при изменении скорости ее движения, которому соответствует изменение температуры на один градус, т. е.

$$k = 1,38 \cdot 10^{-16} \text{ эрг} \cdot \text{градус}^{-1};$$

W — определяет термодинамическую вероятность системы, т. е. число возможных микросостояний (распределений молекул по энергетическим уровням) при некотором макросостоянии с данными параметрами — температурой, давлением и т. д.

Энтропия эквивалентна неупорядоченности, неопределенности системы. Обратную по смыслу величину принято называть негэнтропией (отрицательной энтропией). Двум этим понятиям близка информация системы, которая измеряется неопределенностью, устраняемой при получении информации, т. е. неопределенностью, взятой с обратным знаком. Бриллюэн (1960), подробно разобрав связь энтропии и информации, предлагает пользоваться этими величинами как эквивалентными лишь тогда, когда применение энтропии как физического параметра имеет смысл. Информационная функция очень похожа на функцию энтропии Больцмана, но в то время как величина энтропии соответствует неопределенности системы, разбитой на максимальное число возможных различных состояний (распределение молекул по энергетическим уровням), информация определяется неопределенностью некоторого произвольного разбиения, произведенного в зависимости от конкретной задачи. Таким образом, физическая энтропия служит верхним пределом информационных функций, который может соответствовать данной ситуации, но этот предел слишком высок и обычно очень сильно отличается от действительного значения (Кастлер, 1960). Вообще же, при соответствующих предосторожностях можно сказать о некотором состоянии, что оно высоко организовано, не характеризуется большой степенью случайности или свободы выбора, другими словами, информация или энтропия невелики (Уивер, 1961).

Упомянутые здесь фрагменты сведений из термодинамики и теории информации совершенно необходимы для понимания постановки некоторых проблем и попыток их разрешения современной экологией. В настоящее время существует комплекс экологических воззрений, оперирующих с двумя основными понятиями; потоком энергии в системе и таким подбором ее элементов, который обеспечивает целостность и устойчивость системы в данном потоке энергии и при воздействии внешних возмущающих факторов.

Природные сообщества организмов не являются, очевидно, случайными, но существование и обилие в экологической системе каждого слагающего вида зависит от его аутоэкологии и положения в сообществе. Больше того, видовой состав и численность компонентов системы сохраняются на более или менее постоянном уровне или совершают повторяющиеся циклы при некоторых изменениях внешних условий. «Экологическое сопротивление» сообщества активно препятствует внедрению новых видов, способствуя сохранению старой системы (Элтон, 1960). При катастрофическом нарушении природного сообщества оно способно вернуться к исходному состоянию (лес на месте гари или вырубки).

Такие свойства экосистем можно квалифицировать как элементы саморегуляции, что позволяет предполагать функционирование некоторой системы управления, для чего необходимо наличие каналов связи для передачи информации. Так как с понятиями «управление», «связь», «информация» оперируют кибернетика и теория информации, применение соответствующего аппарата к синэкологическим проблемам кажется закономерным и может быть необходимым. Количество подобных исследований пока что невелико.

Как было сказано выше, между информацией и энтропией имеется определенная, хотя и не всегда четкая связь. С другой стороны, понятие информации в экологии имеет смысл использовать лишь тогда, когда речь идет о ее передаче по каналам связи, накоплении, хранении для целей управления и регулирования. Однако успехи теории информации столь внушительны, что Паттен (Patten, 1959), увлеченный ими, широко оперирует в своей работе понятием «потока информации» в экосистеме. Так как экосистема для сохранения своего уровня организации должна постоянно выводить излишек энтропии, т. е. «потреблять негэнтропию», термодинамическое описание и изучение этого процесса должно представлять большой экологический интерес.

Этому и посвящен наиболее интересный раздел статьи Паттена. Основой для его расчетов послужили величины, опубликованные Одумом (Odum, 1957) и касающиеся энергетического баланса Сильвер Спринг, одного из ручьев Флориды. В работе Одума приведены данные о круглогодичном поступлении солнечной энергии, ее усвоении зелеными растениями, передаче на следующие трофические уровни и сносе органики вниз по течению. Общий баланс энергии нулевой — приход равен выходу (рассеяние и снос течением).

Рассчитанный Паттеном баланс энтропии также получился нулевым. Этого следовало ожидать заранее и это снижает познавательную (не методическую) ценность работы. Дело в том, что Паттен, объясняя выбор объекта такого рода изучения, указал на практическое постоянство в течение года температуры существования экосистемы Сильвер Спринг (21—25°). Но годовой ход и баланс энергии может отличаться от годового хода и баланса энтропии лишь тогда, когда различны температуры в разные сезоны года. Операцией, которая может выявить принципиальное различие между потоком энергии и потоком энтропии, является деление на абсолютную температуру, остальные же этапы вычисления представляют собой одинаковое всюду формальное преобразование коэффициентов. В самом деле, поток энергии выражается в калориях $\times \text{см}^{-2} \times \text{время}^{-1}$, а энтропии — в калориях $\times \text{градус}^{-1} \times \text{см}^{-2} \times \text{время}^{-1}$. Если температура во все сравниваемые промежутки времени одинакова, то и ход изменений обеих величин абсолютно одинаков.

Однако Паттен не останавливается на количественном определении потока энтропии и пытается получить выражение «потока информации» экосистемы. Используя формальный переход от единиц энтропии к единицам информации

$$I = 0,726S,$$

где I — информация на молекулярном уровне, автор получает поток энтропии в битах.

Бит здесь, как обычно, единица информации, соответствующая неопределенности, исчезающей при выборе из двух равновероятных состояний. Необходимость и ценность этого последнего преобразования сомнительны. Если несколько модернизировав представления Шредингера рассматривать экологическую систему как существующую в потоке

информации, то на атомно-молекулярном уровне осуществляется только ввод информации в систему, первичное продуцирование (фотосинтез). Прохождение же потока информации внутри самой системы происходит на уровне отдельных организмов. В связи с этим возникает вопрос: каким образом информация на входе связана с информацией внутри системы, как информация лучистой энергии Солнца перекодируется в информацию организмов и их сообществ? Паттен этот вопрос игнорирует и пытается заменить информацию сложных систем живых организмов энтропией энергетических преобразований.

В этой и некоторых последующих (1961 а, б) работах Паттен следует определению сукцессии, данному Уайтхэкером (Whittaker, 1953); сукцессия характеризуется как прогресс в сторону максимальной сложности, разнообразия, стабильности и продуктивности. С таким определением в общем можно согласиться, оставив пока в стороне вопрос продуктивности. Паттен связывает сукцессионный статус системы с ее состоянием в потоке энергии. Высокая сложность, разнообразие и стабильность требуют значительного содержания информации (добавим — хранящейся в системе и передающейся по каналам связи). Тезис автора таков: увеличение количества информации в системе будет происходить тогда, когда приток информации больше ее потерь. В связи с этим вводится понятие стоимости, определяющее количество приобретенных битов на один израсходованный. При стоимости, близкой к единице, система находится вблизи устойчивого состояния, климакса; при иных значениях стоимости происходят некоторые изменения. В принципе все это, очевидно, так, но в предполагаемой модели комплекса фитоплактона (1961а) Паттен рассматривает вместо баланса экологической информации баланс полученной указанным выше способом энтропии.

В следующей (1961б) работе более осторожно сопоставляется валовая продукция и дыхание фитопланктона залива Рэритан. Энергетическое выражение сукцессионных явлений должно быть отражено в количественной картине экосистем, но пока остается неясной связь таких построений с наблюдаемой реально в природе сменой биоценозов. Здесь, прежде всего, обращает на себя внимание изменение видового состава животных и растений и количественного соотношения разных групп флоры и фауны. Изменения соответствующих энергетических состояний на входе и выходе системы видны не всегда. Сукцессию зарастания и заболачивания озера, например, можно было бы проиллюстрировать схемой соответствующих энергетических изменений, но такая последовательность «биоценозов», какая была описана Дуплаковым (1933) при обрастании опущенной в воду пластинки, вряд ли является следствием изменений каких-либо энергетических состояний. Это явление сугубо биологическое и для его объяснения требуется такой подход, который бы более полно отражал его биологическую сущность.

К рассмотрению попыток такого рода мы и переходим. Экологической системой (или просто системой) будут называть смесь некоторого количества особей живых организмов, принадлежащих некоторому количеству видов. О системе можно судить или по данным непосредственного учета, как это делается в орнитологии и геоботанике, или на основании анализа проб, взятых из природной обстановки — сборов бентоса, планктона, проб почвы и т. д. Пространственные и систематические границы такой системы неопределенны: изучению может подлежать как все население любого локуса Земли, взятого в самом широком понимании, от капли воды до континента, в принципе до всей биосферы, так и отдельные фауны и флоры — птицы, членистоногие, какой-нибудь

род моллюсков и т. д. — таких локусов. Удобно различать две категории такого рода систем. Системы первой категории характеризуются простой трофической структурой, обычно имеется всего один «уровень», источников пищи очень немного. Сюда можно отнести фауны и флоры низких систематических категорий, а также сравнительно простые «сообщества», как, например, бентос однородных участков дна.

Ко второй категории относятся энергетически сложные сообщества. Схема пищевых связей их компонентов образует переплетающийся узор, что дало возможность некоторым авторам назвать ее трофической сетью (trophis web) системы. Здесь обычно имеется большое количество «уровней», и особи, составляющие такую систему, принадлежат к довольно значительному числу таксонов высокого ранга. Эта категория сообществ по своему содержанию близка биотической части биогеоценоза. Принятое здесь деление экологических систем будет использоваться при дальнейшем рассмотрении материала.

Маргалев (Margalef, 1957, 1960a) обратил внимание на то, что экологическую систему можно рассматривать как некоторое закодированное сообщение подобно тому, как интерпретируется молекула ДНК. Действительно, если считать всех особей одного вида неразличимыми и равноценными (взаимозаменяемыми), а видовую принадлежность обозначать некоторым символом (буквой алфавита), то экологическая система может быть зашифрована в виде некоторого «текста», записанного «буквами» видовых принадлежностей организмов. Частоты повторения каждой «буквы» определяется обилием соответствующих видов. Получить каким-либо образом сведения о таком «тексте» трудно, так как последовательность «букв» почти всегда неизвестна из-за того, что очень редко удается определить одновременно и видовую принадлежность и пространственную локализацию каждого организма.

Можно все же получить некоторую полезную информацию об экосистеме, зная количество видов и их обилие. Одним из источников такой информации является оценка разнообразия системы. Часто удается установить закономерность в распределении в системе обилия видов. Наиболее известны типы распределения Фишера, Корбета и Вильямса (Fisher, Corbet and Williams, 1943) и Престона (Preston, 1962). Эти распределения хорошо описывают различные конкретные системы (Hairston, 1958) и дают возможность установить некоторые индексы разнообразия, соответствующие сложности, т. е. неопределенности сообщества.

С точки зрения теории информации наиболее общей оценкой разнообразия системы служит количество содержащейся в ней информации. Точнее, количество информации, требующееся для полного описания системы на интересующем нас уровне. Если система состоит из N особей, распределенных среди S видов, т. е. если

$$N = \sum_{i=1}^S n_i,$$

где n_i — численность популяции i -го вида, то для описания системы требуется

$$I = K \ln \frac{N!}{n_1! \dots n_2! \dots n_s!}$$

бит информации. Чтобы информация была выражена в битах, K должно быть равно 1,443. При сравнении систем разных размеров удобно общую информацию относить к числу особей. Нетрудно заметить, что приведенная формула является в статической механике выражением

энтропии системы, так как дробь в правой части определяет ее термодинамическую вероятность. Вместо числа распределений частиц по энергетическим уровням здесь берется число распределений особей среди разных видов. Частные индексы разнообразия разных систем получают от реализации в них того или иного конкретного вида функции распределения.

Маргалеф (1961а, б) применительно к морскому фитопланктону показал, что с информационным индексом разнообразия тесно коррелирует показатель, имеющий вид:

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

В некоторых случаях достаточной оценкой разнообразия системы фитопланктона оказалось просто отношение количества хлорофилла с областью поглощения 430 мкм к количеству хлорофилла с областью поглощения 665 мкм. С помощью информационного индекса разнообразия исследовали некоторые природные экологические системы. Фитопланктон, помимо Маргалефа, исследовал Паттен (1962а), Макартур и Макартур (MacArthur and MacArthur, 1961) изучали фауны птиц.

Определенное этим способом количество информации характеризует саму систему лишь постольку, поскольку уровень ее разнообразия допускается разнообразием внешних условий. Во многих экологических исследованиях предполагается, что видовое разнообразие фауны прямо зависит от разнообразия условий ее обитания (Thorson, 1952, 1957; Элтон, 1960). Естественной детализацией этого предварительного соображения является современная теория ниш. В первом приближении экологической нишей вида можно назвать комплекс значений абиотических и биотических факторов среды, используемых данным видом в том месте и в том сообществе, в которых он обитает. Такое представление кажется рабочим, но относится оно не столько к организму, сколько к свободному пространству биотопа. Тем не менее оно употребляется — Элтон пишет, что вселение нового вида в сообщество возможно, если этот вид находит незанятую пищу.

Хатчинсон (Hutchinson, 1957) предложил более общую и подробную концепцию ниши, в которой объединяются экологический и топологический аспекты. Здесь удобно воспользоваться понятием фазового пространства, которое использовал и Хатчинсон, не употребляя, впрочем, этого термина.

Пусть система — совокупность элементов, рассматриваемая в некотором аспекте как единое целое, причем состояние системы зависит от значений двух каких-то переменных. Тогда оно может быть изображено точкой в системе двух осей координат, на каждой из которых откладываются значения определяющих переменных. Точка, соответствующая двум частным значениям этих переменных будет изображать состояние системы в данных условиях. Траекторией, изображающей точки, иллюстрируется изменение состояния системы при изменении значений определяющих переменных. Если переменных три, точка будет находиться не на плоскости, а в трехмерном пространстве. Вообще, если состояние системы зависит от значений n переменных, то они определяют положение точки в n -мерном абстрактном «пространстве». Такое n -мерное фазовое пространство применяется для изучения самоорганизующихся систем.

Осей координат можно взять столько, сколько факторов влияет на существование организма данного вида. На каждой из осей откладываются значения соответствующих переменных. В таком фазовом про-

странстве можно выделить некоторую замкнутую область, внутри которой каждая точка допускает существование данного организма. Иными словами, любая комбинация жизненных переменных, лежащая внутри данной области, пригодна для обитания.

Совокупность этих точек, по Хатчинсону, и образует фундаментальную нишу вида. Это более обще и подробно, чем близкое, даже в графическом изображении, понятие «экологического ареала» по Зенкевичу и Броцкой (1937). Ниша ограничена не четко, при одних комбинациях жизненных переменных организм может существовать неопределенно долго, при других — ограниченное время. В отношении многих факторов здесь можно принять деление их по воздействию на организм, применяемое рядом канадских экологов. Какие-то значения фактора, например температуры, безразличны для существования животного — это зона оптимума, других значений животные избегают и существовать при них долго не могут — толерантная зона (зона переживания) и, наконец, третьи абсолютно непригодны для существования — летальная зона.

Уместны будут некоторые предварительные соображения о положении фундаментальной ниши в фазовом пространстве биотопа. Например, надлежит изучить биоценоз, т. е. некоторую совокупность особей разных видов, населяющую интересующее нас пространство — биотоп. Здесь может иметь место такая ситуация, когда некоторые факторы, важные для жизни одних видов, безразличны для других. Фазовое пространство всего биоценоза должно, естественно, иметь максимально возможное количество измерений, т. е. в число жизненных переменных должны быть включены все факторы, важные для слагающих видов вместе и для каждого из них в отдельности. Если какая-либо переменная, входящая в описание биоценоза, безразлична для определенного вида, граница его ниши будет проходить параллельно соответствующей оси координат. Расстояние от нее определяется влиянием на данный вид остальных факторов обитания.

На осях координат фазового пространства имеет смысл откладывать лишь те переменные, которые в пределах реальных условий существования практически независимы друг от друга. В таком случае, при воздействии на организм двух факторов, значение одного из которых остается заведомо в пределах оптимума, существование организма будет зависеть от другого фактора. Это значит, что в многофакторном пространстве длина зоны оптимума по каждому фактору никогда не больше, но обычно меньше длины оптимума при неизменных прочих факторах. Иными словами, имеется тенденция к уменьшению объема фундаментальной ниши при увеличении числа факторов среды, важных для существования вида.

Каждой точке фазового пространства условий обитания соответствует некоторое количество точек физического пространства биотопа. Распределение особей разных видов в реальном пространстве биотопа находится в некотором соответствии с распределением их ниш в его фазовом пространстве. Чем больше объем фазового пространства биотопа, тем большее число ниш может вмещаться в него полностью. Объем же фазового пространства зависит от величины реального физического пространства биотопа.

Если рассматривать виды, сравнимые по своей величине и активности, то можно предположить, как это сделал Хатчинсон, что величина пригодного для обитания пространства в биотопе зависит от объема фазового пространства ниши. Таким образом, при прочих равных условиях более требовательные к среде виды имеют меньше шансов найти

для себя подходящие условия. Если индивидуальные ареалы особей сравниваемых видов приблизительно одинаковы, то численность их будет зависеть от объема ниши. Если допущения, сделанные относительно размеров особей и их ареалов, не соответствуют реальной картине, то имеющиеся отклонения всегда доступны анализу в каждом конкретном случае.

В общем случае нам ничего не известно о распределении фундаментальных ниш в фазовом и их отображений в реальном пространстве биотопа. Ниши разных видов могут перекрывать друг друга, вследствие чего возникает область межвидовой конкуренции. При анализе факторов, которыми определяется конкуренция, полезно иметь в виду, что существенными являются лишь те, оси координат которых не параллельны границе ниши хотя бы одного из конкурирующих видов.

Ниша вида может полностью вмещаться в пространство биотопа, в таком случае говорят, что биотоп заполнен относительно данного вида. Если биотоп вмещает часть ниши, то он заполнен частично; если же, наконец, в фазовом пространстве биотопа нет места, соответствующего точкам ниши, то он незаполнен относительно данного вида. Конкуренция может вести к вытеснению одним видом другого. Вытеснение может быть полным, или один вид вытесняет другой из области своего оптимума; каждый из видов или один из них может оставаться в непригодной для обитания другой области своей ниши. Анализ характера такого вытеснения при разной степени заполненности биотопа относительно интересующих видов может дать много ценного в понимании механизма конкурентного вытеснения.

Часть ниши, оставшуюся свободной от особей другого вида (если имело место конкурентное вытеснение) Хатчинсон называет реализованной нишей. Такие ниши, как видно из определения, не имеют совпадающих областей. Представляет интерес вопрос о том, в какой степени в реальных природных системах имеет место конкурентное вытеснение, т. е. как часто встречаются неперекрывающие друг друга ниши. Способ частного разрешения этого вопроса предложил Макартур (1957). В основе метода Макартура лежит предположение, что обилие вида зависит от размера его ниши в физическом пространстве биотопа. Судить о размерах ниши по обилию вида можно лишь тогда, когда приблизительно равны особи сравниваемых видов или равны их индивидуальные ареалы. Однако именно в этом случае следует ожидать особенно жесткой конкуренции, так что тот частный момент, к которому применима модель Макартура, представляет наибольший биологический интерес.

При построении модели биотоп сравнивался с отрезком конечной длины. Отрезок разбивался некоторым количеством точек на ряд частей. Было сделано три различных разбиения: при одном — части случайной длины соприкасаются друг с другом, при втором — части случайной длины перекрывают друг друга и при третьем — части случайной длины разделены свободными промежутками. Длина каждой части соответствует численности разных видов. Для всех этих случаев строится зависимость обилия каждого вида от общего числа видов и особей в системе. В частности, для первого случая ход построения таков: отрезок случайным образом разбивается $n - 1$ точкой на n частей, соответствующих нишам n видов. Сравнение правомочно, так как при разбиении многомерного пространства применяется такой же математический аппарат. Ожидаемая длина r -го по величине интервала есть

$$\frac{1}{n} \sum_{i=1}^r \frac{1}{n-i+1},$$

так что ожидаемое обилие r -го вида среди n видов и m особей есть

$$\frac{m}{n} \sum_{i=1}^r \frac{1}{n-i+1}.$$

Таким образом, строится весь ряд зависимости обилия каждого вида от числа видов и особей в системе. Очевидно, что второй случай соответствует распределению фундаментальных ниш, первый и третий — реализованных ниш, причем в первом варианте биотоп остается все же максимально насыщенным после конкурентного вытеснения.

Макартур нашел, что распределение видов птиц по их обилию очень хорошо совпадает с вычисленным по первому варианту модели. В некоторых случаях кривая реального распределения несколько отклонялась от вычисленной таким образом, но разбитая на несколько отрезков, хорошо совпадала с кривой распределений, вычисленных для каждого отрезка. Такую кривую Макартур считает принадлежащей гетерогенному сообществу, полученные же отрезки характеризуют гомогенными сообществами. Другие варианты модели оказались сильно отличающимися от реальной картины. Херстон (Hairston, 1959) и Энгельман (Engelmann, 1961) на сообществах почвенных членистоногих также получили распределение видов по их обилию, хорошо соответствующее первому варианту Макарура. Такие же результаты получены Коном (Kohn, 1959) при изучении распределения обилия видов моллюсков рода *Copus* Гавайских о-вов и Тарнером (Turner, 1961) для змей Центральной и Южной Америки.

Системы, которые изучались таким образом, соответствуют нашей первой категории экологических систем. По существу относительно именно этой категории экологических систем высказывались предположения о том, что они построены на основе наименьшей межвидовой конкуренции. Независимо друг от друга к такому заключению пришли Бирштейн (1945), Воробьев (1949), Ивлев (1954), Шорыгин (1955). Они считают, что в равновесном сообществе сосуществуют и сохраняются те виды животных, которые меньше всего мешают друг другу в использовании ресурсов биотопа и конкуренции между видами, в первую очередь пищевая, сведены к минимуму. Для существования сообщества не требуется наличия подчас весьма проблематичных межвидовых связей. Исследования Турпаевой (1949) подтвердили предположение Воробьева о том, что реальные сообщества морского бентоса имеют такую пищевую структуру, что доминирующие по биомассе виды добывают пищу различным способом, это различие и способствует снижению пищевой конкуренции. Близкой точки зрения относительно зоопланктона придерживается Пеннак (Реппак, 1957). Он обратил внимание, что в озерном планктоне наиболее многочисленными одновременно бывают виды, принадлежащие разным родам. Если это не так, то многочисленные виды одного рода разделены пространственно, обитая на разных глубинах, или сильно отличаются по размерам. При этом Пеннак считает, что систематическая близость форм соответствует их экологическому сходству. Ниши видов в гомогенной пелагиали он считает различающимися по размеру пищевых частиц, поэтому близкие виды разной величины должны занимать разные ниши.

Такой принцип структуры сообществ первой категории, который в окончательном виде следует из работ Хатчинсона и Макарура, находит свое подтверждение, как было сказано выше, и в ряде специально проведенных с этой точки зрения исследований, дополняющих приблизительные и эмпирические построения ранних авторов. В системах

второй категории этот принцип вряд ли будет всегда иметь место. Процессы перехода энергии в системе со сложной трофической сетью могут оттеснить координацию ниш всей системы на второй план, но в каждой простой системе эта координация будет сохраняться.

Количество видов животных в системе зависит, как говорилось, от разнообразия условий обитания, от разнообразия возможного расчленения биотопа на ниши. Эта точка зрения последовательно проводится Хатчинсоном (1959) в работе, специально посвященной вопросу, почему количество видов животных, обитающих на нашей планете, имеет порядок 10^6 , но не 10^8 или 10^4 . Хатчинсон считает, что разнообразие наземных позвоночных, например, определяется разнообразием видов высших растений. Количественное разрешение вопроса о влиянии разнообразия ниш на разнообразие видов попытались сделать Макартур и Макартур (1961). Сравнивая видовое разнообразие лесных птиц тропической и умеренной зон Северной Америки, они убедились, что разница температуры и широты местности сама по себе мало связана с различиями в разнообразии. Разнообразие видов птиц также мало связано с разнообразием видов деревьев. Удалось обнаружить, что разнообразие птиц очень четко определяется разнообразием строения крон деревьев. Авторы нашли эмпирическую формулу, описывающую эту зависимость:

разнообразие видов птиц = $2,01$ разнообразия крон $+ 0,46$, причем предполагается, что разнообразие крон идентично в данном случае разнообразию ниш птиц.

Приняв определяющую роль разнообразия ниш в видовом разнообразии животных, попытаемся выяснить, из чего складывается разнообразие ниш. Хатчинсон (1959) отметил, что в то время, как совместно очень редко обитают до четырех видов наземных позвоночных, относительно близких систематически и экологически, число видов таких же насекомых нередко превышает сто. Таким образом, разнообразие одного и того же участка ландшафта по разному «оценивается» различными животными. Здесь, а также в следующей работе (Хатчинсон и Макартур, 1959) важная роль в различии такой «оценки» отводится различию размеров животных. С другой стороны, предполагается, что при увеличении сложности, например, растительного сообщества разнообразие ниш животных увеличивается асимптотически. Значение этой асимптоты в масштабе целой биосферы и определяет порядок величины числа видов животных.

Исходя из приведенных соображений, авторы выдвигают гипотезу о мозаичной природе среды. Если среда разбита на мозаичные элементы r сортов, то, выбирая n соприкасающихся элементов, можно получить некоторое количество различающихся комбинаций. При увеличении n число таких комбинаций асимптотически увеличивается. В пределах каждой совокупности соприкасающихся элементов имеется сравнительно немного комбинаций из значительного числа мозаичных элементов и много больше комбинаций из небольшого (близкого к r) количества ячеек. При дальнейшем уменьшении размеров выборки число различных комбинаций уменьшается, определяясь в конце концов значением r . Если считать каждую отличную комбинацию конечного числа соприкасающихся элементов нишей, а о ее размерах судить по числу входящих ячеек вне зависимости от сорта, то, приняв, что все ниши реализованы, можно построить кривую зависимости числа ниш от их размеров. При наличии связи размера ниши с размером тела особей занимающего ее вида, полученной кривой можно придать вид зависимости числа видов от размеров животных. Из полученной авто-

рами кривой распределения следует, что должно быть очень немного видов крупных животных, много видов мелких животных и сравнительно мало, в пределах изучаемой группы, видов мельчайших животных.

Сравнение эмпирических данных с расчетными показало довольно близкое сходство их для млекопитающих и птиц Европы и Северной Америки и полное несоответствие для североамериканских стрекоз. Все же эти результаты можно считать обнадеживающими, так как отсутствие очевидно необходимой поправки на различия индивидуальных ареалов и на неравную встречаемость отдельных элементов из r не помешало получению удовлетворительной в первом приближении картины.

Из мозаичной концепции ниш вытекает ряд важных следствий. В качестве одного из таких соображений Хатчинсон отмечает возможное различие в характере и скорости эволюции крупных и мелких организмов, обусловленное различием для них разнообразием одних и тех же мест обитания. С этой точки зрения можно объяснить ненормально большое видовое обилие класса насекомых с их мелкими сравнительно с наземными позвоночными размерами, а небольшое сравнительно с наземной фауной обилие видов морских животных гомогенностью условий обитания в море, что хорошо согласуется с данными Торсона (1952) о видовом разнообразии морских животных.

Исходя из близкого обсуждавшегося выше понимания экологических ниш, Маргалеф (1961б) предложил интересную модель существования во времени систем первой категории. Модель была построена применительно к морскому фитопланктону, однако ее общие принципы применимы очень широко. Пусть экологическая система — некоторый текст. Этот текст передается от одних поколений к другим «на несущей волне рождений и смертей». Для того чтобы система была устойчивой, передача текста должна вестись без существенных искажений. Ряд причин, прежде всего морские течения, постоянно нарушают структуру системы, перемешивают буквы текста или даже теряют некоторые из них. На языке теории связи это значит, что передача сопровождается сильным шумом, искажающим передаваемую информацию. Средством, снижающим влияние шума, является избыточность информации. Например, при передаче телеграммы имеется некоторый риск того, что до получателя она дойдет в силу каких-то помех в искаженном виде. Если же отправитель повторяет каждое слово дважды, то шанс того, что текст будет неправильно понят, становится крайне незначительным. Точно так же некоторые буквы в разных языках образуют наиболее вероятные сочетания, так что искажение одной из них часто не препятствует правильному восприятию текста. Избыточность лингвистической информации и обеспечивает правильное понимание сообщения при наличии искажений.

Избыточность экологической информации обеспечивается межвидовыми отношениями. Так как ниши обычно бывают реализованными, то обилие конкурирующих видов каким-то образом балансируется, можно считать, что между нишами имеется отрицательная (стабилизирующая) обратная связь. Это балансирование может идти различными путями. Александрова (1961), например, считает, что в растительных сообществах обратная связь обеспечивается ограниченными ресурсами среды. Паттен (1962а) нашел хорошее соответствие избыточности экологической информации временному существованию сообщества фитопланктона.

Маргалеф допускает в ряде случаев возможность увеличения объема передаваемой информации, увеличения ширины канала связи.

Это может происходить при успешном вселении в систему новых видов. Ширина каналов связи может уменьшаться, что ведет к упрощению системы. Совместное влияние изменений избыточности и ширины каналов и определяет направление сукцессии. «Молодые» системы не обладают достаточно тонкой и мощной обратной связью между нишами, так как при слабо заполненном биотопе нет оснований для жесткой конкуренции. Даже в случае заполненного биотопа «молодые» системы не разовьют достаточного аппарата обратных связей до тех пор, пока не осуществится реализация ниш. Для заполнения биотопа и реализации ниш требуется отбор из многих форм, потенциально способных обитать в данной системе, что требует определенного времени и материала для этого экологического подбора. Таким образом, для формирования систем оказываются важными исторический и географический факторы.

В некоторых случаях шум так велик, что система остается постоянно на ранних стадиях развития. Примером таких систем могут быть планктонные сообщества, где вся группировка довольно лабильна. Для планктона очень характерны всякого рода сезонные явления, вспышки размножения отдельных видов «цветения» и подобные свидетельства слабой сбалансированности системы. В сукцессии и становлении систем важную роль могут играть энергетические факторы, но они не являются единственными, поэтому схема Маргалефа кажется в большей степени отвечающей биологической сущности явления, нежели энергетические построения Паттена. Все сказанное касается систем первой категории, Маргалеф же необоснованно, что мы и постараемся показать, переносит эти соображения на энергетически сложные сообщества, такие как климактическая система тропического леса.

Отправным пунктом при рассмотрении систем второй категории служит в данном случае принцип стабильности сообщества. Даже такая простая система, как фитопланктон, по данным Паттена (1961в, 1962б), обнаруживает в 6—7 раз большую устойчивость, чем комплекс окружающих ее физико-химических факторов среды. Экосистема тропического леса настолько устойчива, что противостоит иногда даже деятельности человеческой цивилизации, не говоря уже о кратковременных вспышках размножений и нашествий вредителей.

Принцип стабильности, предложенный Макартуром (1955), сводится к следующему: основным фактором, регулирующим численности популяций отдельных видов в системе, считается количество доступной пищи. Если изменение в силу каких-то причин численности одного из видов влечет за собой значительные изменения численности других видов, то такую систему следует считать менее стабильной. Система, в которой изменение численности одного из видов меньше влияет на численность других, считается более стабильной. Требуется выяснить, каким образом условия прохождения потока энергии влияют на стабильность системы.

Мерой стабильности считается неопределенность прохождения потока энергии. Эта неопределенность задается формулой:

$$I = - \sum_i p_i \log_2 p_i,$$

где p_i — вероятности прохождения энергии от низших уровней к высшим по тому или иному пути.

Данная формула является общим выражением информации трофической ткани системы, включающим случаи не равной вероятности различных путей прохождения потока энергии и абсолютно эквивалентна формуле Маргалефа. Смысл ее таков, что стабильность возрастает с

увеличением числа звеньев пищевой цепи или с расширением спектров питания слагающих систему видов. Двумя указанными путями данная стабильность достигается с различной скоростью в том смысле, что при одинаковом числе видов более стабильной будет та система, которая состоит из видов с широкими спектрами питания; менее стабильной — система с длинной пищевой цепью или рядом параллельных цепей.

Относительно первого пути можно предположить, а относительно второго несомненно, что увеличение стабильности снижает эффективность системы. В связи с этим уместно вспомнить мнение Одума и Пинкертона (Odum H. T. and Pinkerton, 1955) и Одума (1956) о том, что даже в пределах одного уровня первичных продуцентов эффективность системы, как правило, ниже возможной. Это подтверждает напрашивающееся представление о неизбежно низкой эффективности природных экологических систем. Особенно это относится к системам второй категории, где низкая эффективность некоторых уровней усугубляется стабильной структурой, снижающей эффективность всей системы.

Термин «продуктивность» в гидробиологии обычно понимается в двух аспектах. Можно говорить о продуктивности популяции хозяйственно ценного вида рыб, в таком понимании продуктивность зависит от эффективности одного, реже немногих трофических уровней. Можно, однако, говорить и о продуктивности водоема в целом. Тогда величина продуктивности будет соответствовать интенсивности энергетических преобразований во всем водоеме, интенсивности происходящих в нем процессов распада и синтеза, его геохимической активности. Под продуктивностью в этом смысле можно понимать некоторое необходимое свойство экологической системы, адекватным отражением которого является скорость воспроизведения органического вещества (энергии). Конкретной мерой продуктивности может служить предельно допустимая скорость выхода энергии.

Этот выход может быть естественным или осуществляться искусственно. В таком понимании продуктивность прямо зависит от мощности потока энергии на входе системы и от эффективности системы. Мощность потока энергии на входе определяется в конечном счете географическими причинами, эффективность, как следует из принципа стабильности, связана с последней обратной зависимостью.

Географические факторы не являются пока что регулируемы, поэтому эффективность представляется единственным возможным источником повышения продуктивности систем второй категории. Однако сопутствующее повышению эффективности снижение стабильности может оказаться столь значительным, что система в целом лишится природной конкурентоспособности и необратимо перейдет в новое стабильное и малопродуктивное состояние. Поэтому важно при осуществлении реконструкции природных систем стараться не вносить значительных изменений в их стабильность. Возможности повышения продуктивности природных систем путем интродукции новых форм, изменения структуры пищевых цепей, более тонкого распределения ниш ограничиваются принципом стабильности. Для радикального повышения продуктивности всей системы на несколько порядков неизбежно придется лишать систему ее природной стабильности и поддерживать последнюю искусственно.

Так как стабильность свойственна прежде всего климактическим сообществам, их высокая продуктивность, постулируемая Уайттэкером, кажется сомнительной. Необходимое наличие пищевых связей между компонентами систем второй категории заставляет всегда иметь в виду принцип стабильности, выдвигать его при анализе таких систем на пер-

вый план, несмотря на схематизм и односторонность этих построений. Представляется невероятной допускаемая Маргалефом возможность сукцессионного изменения систем второй категории в сторону упрощения при неизменных условиях существования и без вмешательства человека. Система остается настолько сложной, насколько это допускает окружающая обстановка.

Применяемые методы и способы осмысливания экологического материала, свойственных прежде всего термодинамике и теории информации, позволяют по-новому оценить имеющиеся фактические сведения и перейти к некоторым вопросам, представляющим общеэкологический интерес. Одним из таких вопросов является вопрос об организации экологических систем, являющийся необходимой основой их целостности. Организация может рассматривать и обычно рассматривается (Уйвер, 1961) как строгое соподчинение элементов системы, обусловленное детерминированностью реакции на воздействия и их четкой последовательностью. Благодаря этому достигается высокая скорость реакции системы как целого на довольно ограниченное число внешних воздействий. Такого рода функциональная организация обычно сопровождается стабильной структурной организацией (Уоддингтон, 1947), проявляющейся в однозначной пространственной координации структурных элементов системы.

Другой путь сохранения целостности системы — ее нахождение в наиболее вероятном состоянии, нарушения при этом могут происходить только при изменении внешних параметров. Такое устойчивое состояние минимально организовано, характеризуется высоким содержанием информации.

Единственно возможным подходом к изучению организации вообще и экологической в частности кажется подход с самых общих позиций термодинамики и теории информации. Попытки такого рода приближения к проблеме организации экосистемы имеются в работе Одума с соавторами (Odum, Cantlin, Kornicker, 1961) и в цитированных статьях Маргалефа. Одум и его коллеги признают наличие иерархической организации в экосистеме, эта иерархия в первую очередь строится на энергетической основе. Допускается также возможность детерминированности реакций, вызванной чисто биологическими причинами. Маргалеф считает, что экосистему можно рассматривать просто как проявление интеграции популяций разных видов. Поставленный им вопрос «организация или интеграция?» разрешается в пользу последней.

Обе эти на первый взгляд противоречивые точки зрения требуют, как кажется, некоторых корректив. Американские авторы строили свои рассуждения применительно к системам второй категории. Стабильность таких систем требует минимального уровня организации, максимальной неопределенности и свободы выбора путей прохождения потока энергии. Так как стабильность системы определяет в значительной степени ее конкурентоспособность, уровень организации, следующий из гипотезы этих исследователей, кажется значительно завышенным.

Мнение Маргалефа о системах второй категории не совсем последовательно. Биотоп делится на ниши случайно, но в процессе реализации ниш между ними, как это следует из работ самого автора, устанавливается отрицательная обратная связь. Возникающая таким образом способность к саморегуляции является свидетельством некоторого уровня организации. Детерминированность такой регуляции не слишком велика, так как при некоторых возмущениях может происходить перераспределение ниш, поэтому уровень организации не высок.

В общем, в первом приближении складывается представление, что устойчивость экологических систем достигается обоими путями — организационным и вероятностным. Уровень организации у экосистемы следует признать гораздо более низким, чем у отдельного организма.

Другим важным вопросом кажется выяснение соотношения потока энергии в экосистеме с ее количественным обилием и качественным разнообразием. Этот вопрос представляет и некоторый методологический интерес, так как его разработка позволит определить компетенцию формальноэнергетического, с одной стороны, и зоологического (ботанического), с другой, подходов к изучению сообществ живых организмов.

В заключение отметим, что обсуждавшиеся здесь положения разнообразия, устойчивости и эффективности экосистемы по мере их дальнейшей разработки будут приобретать все большее практическое значение. Уже известны попытки (Маргалев, 1960б) анализа с таких позиций состояния рыбного промысла и запасов сардины. В настоящее время в ряде стран ведутся работы по конструированию искусственно-экологических систем, нужных для поддержания жизни людей в космическом пространстве (Liston, Sparks, Taub, Dollar, Achieng, Morris, 1960, 1961; Phillips, Neal, 1961). Для успешного проведения таких работ, как и для неизбежного в будущем всестороннего изменения человеком природных сообществ, важно знание основных закономерностей построения и регуляции экологических систем¹.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. Анализ явлений саморегуляции в фитоценозе с точки зрения некоторых идей кибернетики. Бюллетень МОИП, отделение биологическое, 66, 3, 1961.

Бриллюэн Л. Наука и теория информации. М., Изд-во Иностранная литература, 1960.

Воробьев В. П. Бентос Азовского моря. Труды АзчерНИРО. Т. 13, 1949.

Дуплаков С. Н. Материалы к изучению перифитона. Труды лимнологической станции в Косине. Т. 16, 1933.

Зенкевич Л. А. и Броцкая В. А. Материалы по экологии руководящих форм бентоса Баренцева моря. Ученые Записки МГУ, 13, 1937.

Ивлев В. С. О структурных особенностях биоценозов. Известия АН Латвийской ССР. Вып. 10 (83), 1954.

Кастлер Г. Азбука теории информации. Сб. «Теория информации в биологии». М., Изд-во «Иностранная литература», 1960.

Пригожин И. Введение в термодинамику необратимых процессов. М., Изд-во Иностранная литература, 1960.

Турпаева Е. П. Значение пищевых взаимоотношений в структуре морских донных биоценозов. Доклады АН СССР, 65, № 1, 1949.

Уивер У. Математика информации. Сб. «Автоматическое управление». М., Изд-во «Иностранная литература», 1961.

Уоддингтон К. Х. Организаторы и гены. М., Изд-во «Иностранная литература», 1947.

Шорыгин А. А. О биоценозах. Бюллетень МОИП, отделение биологическое, 60, 6, 1955.

Шредингер Э. Что такое жизнь с точки зрения физики? М., Изд-во «Иностранная литература», 1946.

Элтон Ч. Экология насекомых животных и растений. М., Изд-во «Иностранная литература», 1960.

Engelmann M. D. The role of soil Arthropods in the energetics of an old field community. Ecol. Monogr., 31, 3, 1961.

Fisher R. A., Corbet A. S., Williams C. B. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of animals population. J. Anim. Ecol., 12, 1943.

¹ С момента подготовки рукописи многие из упомянутых в работе представлений получили широкое распространение. Статья может служить для ознакомления с состоянием некоторых проблем экологии, но не может оцениваться как обзор и критическое рассуждение всей современной литературы по этим вопросам.

- Hairston N. G. Species abundance and community organisation. *Ecology*, 40, 1958.
- Hutchinson G. E. Concluding remarks. Cold Spring Harbour Symp. Quant. Biol., 22, 1957.
- Hutchinson G. E. Hommage to Saint Rosalia. *Amer. Naturalist*, 93, 1959.
- Hutchinson G. E., MacArthur R. H. A theoretical ecological model on size distribution among species of animals. *Ibid*, 1959.
- Kohn A. J. The ecology of *Conus* on Hawaii. *Ecol. Monogr.*, 29, 1959.
- Liston J. and others. Exploratory investigation of closed aquatic ecological systems. *Contr. Res. in Fish* 77, 1960.
- Liston J. and others. Investigation of potentially closed aquatic ecological systems. *Ibid*, 116, 1961.
- MacArthur R. H. Fluctuations of animal populations, and a measure of community stability. *Ecology*, 36, 1955.
- MacArthur R. H. On the relative abundance of bird species. *Proc. Nat. Acad. Sci. Wash.*, 43, 1957.
- MacArthur R. H., MacArthur J. W. On bird species diversity. *Ecology*, 42, 3, 1961.
- Margalef R. The information theory in ecology. *Gen. Syst.*, 1, 1957.
- Margalef R. Temporal succession and spatial heterogeneity in phytoplankton. In «Perspectives in marine biology», ed Buzzati-Trawerso. 1961a.
- Margalef R. Fluctuation in abundance and availability, caused by biotic factors. *Proc. World sci. meeting biol. sardines and related species. Vol. III, FAO*, 1961b.
- Margalef R. Correlations entre certains caractères synthétiques des populations de phytoplankton. *Hydrobiologia*, 18, 1961c.
- Margalef R. Communications of structure in plankton populations. *Limnol. and Oceanogr.*, 6, 2, 1961d.
- Odum H. T. Efficiencies, size of organisms, and community structure. *Ecology*, 37, 1956.
- Odum H. T. Trophic structure and productivity of Silver Springs, Florida. *Ecol. Monogr.*, 27, 1957.
- Odum H. T. and Pinkerton R. C. Times speed regulator, the optimum efficiency for maximum power output in physical and biological systems. *Amer. Sci.*, 43, 1955.
- Odum H. T., Cantlon J. E., Kornicker L. S. An organizational hierarchy postulate for the interpretation of species—individual distribution, species entropy, ecosystem evolution, and the meaning of species-variety index. *Ecology*, 41, 1960.
- Patten B. C. An introduction to the cybernetics of the ecosystems: the trophic-dynamic aspect. *Ecology*, 40, 1959.
- Patten B. C. Negentropy flow in communities of plankton. *Limn. and Oceanogr.*, 6, 1961a.
- Patten B. C. Plankton energetics of Raritan Bay. *Ibid.*, 4, 1961b.
- Patten B. C. Preliminary method for estimating stability in plankton. *Science*, 134, 3484, 1961c.
- Patten B. C. Species diversity in net phytoplankton of Raritan Bay. *J. Mar. Res.*, 20, 1962a.
- Patten B. C. Improved method for estimating stability in plankton. *Limn. and Oceanogr.*, 7, 2, 1962b.
- Pennak R. W. Species composition of limnetic zooplankton communities. *Limn. and Oceanogr.*, 2, 3, 1957.
- Phillips J., Neal Jr. Closed ecological systems for space travels and extraterrestrial habitation. *Developp. Industr. Microbiol.*, 3, 1961.
- Preston F. W. The canonical distribution of commonness and rarity. Part I. *Ecology*, 43, 2; Part II, *ibid*, 3, 1962.
- Thorson G. Zur jetzige Lage der marinen Bodentier-Ökologie. *Zool. Anz.*, 16 Suppl. 1952.
- Thorson G. Bottom communities. In «Treatise on marine ecology and paleoecology», 1, 1960.
- Turner F. B. The relative abundance of snake species. *Ecology*, 42, 5, 1961.
- Whittaker R. H. A consideration of climax theory; the climax as population and pattern. *Ecol. Monogr.*, 23, 1, 1953.