

## ДЛИНА И ЧАСТОТА ПОКОЛЕНИЙ

В. А. Абакумов

Огромное многообразие взаимных отношений между организмами можно условно подразделить на два типа: отношения экологические (между организмами в пространстве) и отношения генеалогические (между организмами во времени, вся совокупность связей между последовательными поколениями), которые в сущности являются лишь двумя сторонами эволюции (Камшилов, 1961). Очевидно, при изучении основных закономерностей динамики популяций и при решении таких проблем, как рациональное использование биологических ресурсов океана, важнейшим моментом является анализ генеалогических взаимоотношений. В настоящей работе предпринимается скромная попытка рассмотреть некоторые немногие вопросы из всего неисчерпаемого многообразия проблем генеалогии популяции.

В физике нашего столетия произошла подлинная революция в представлениях о времени. В классической физике время рассматривалось как абсолютная сущность. В наше время специальная теория относительности отвергла постулат Ньютона об абсолютности времени, как и постулат об абсолютности пространства, и постулировала абсолютность пространственно-временного континуума: «Точно так же, как с ньютоновской точки зрения оказалось необходимым ввести постулаты *tempus est absolutum, spatium est absolutum*, так с точки зрения специальной теории относительности мы должны объявить *continuum spatii et temporis est absolutum*». (Эйнштейн, 1955). В хроногеометрической теории тяготения<sup>1</sup> Эйнштейна и пространственно-временной континуум лишается абсолютности. Одной из основных идей, лежащих в основе этой теории, есть идея единства тяготения и метрики, которые описываются метрическим тензором, компоненты коего одновременно являются гравитационными потенциалами; но единство тяготения и метрики возможно лишь на основе отказа от жесткости метрики, позволяющего учитывать зависимость ее от происходящих в природе процессов (Фок, 1966).

Революция понятия времени, происшедшая в физике, не могла не возыметь последствий в биологии. Одним из первых это понял В. И. Вернадский (1932, 1939, 1965), отмечавший, что, изучая живое вещество, тело или совокупность тел, биолог имеет дело не с пространством и не со временем, а с пространственно-временным континуумом. При этом В. И. Вернадский указывал на своеобразность проявления времени в

<sup>1</sup> Общую теорию относительности Эйнштейна мы называем хроногеометрической теорией тяготения вслед за академиком В. А. Фоком (1966), так как согласны с ним в том, что общий принцип относительности, понимаемый как физический принцип, в этой теории не существует, а если его понимать как формально-математическое требование, то он лишен в этой теории какого-либо физического содержания.

живом веществе. Он писал: «Опираясь исключительно на эмпирический материал биолога и геолога, мы видим своеобразное реальное проявление пространства — времени, отличного от пространства и от времени в земной природе — только в живом веществе». Принципиальное отличие, как мне представляется, обуславливается тем, что сама жизнь есть движение по координате времени. Все живое воспринимает мир, и в том числе свое собственное тело, как бы из окна поезда, движущегося по координате времени.

В том, что все химические элементы таблицы Менделеева закономерно охвачены живым веществом, В. И. Вернадский (1965) видел косвенное подтверждение тому, что отличие живого и косного вещества планеты связано не с различием физико-химических проявлений, а с различием состояния пространства—времени этих материально-энергетических систем. Особое состояние пространства—времени живого вещества, согласно В. И. Вернадскому, выявляется симметрией живого вещества, резко отличной от симметрии косных природных тел. Эта замечательная идея, развитая и углубленная В. И. Вернадским и принятая им как бы по эстафете от Луи Пастера (1960) и Пьера Кюри, плодотворно разрабатывается и в наши дни (Урманцев, Трусов, 1958, 1961; Урманцев, 1960, 1961, 1964а, 1964б, 1965). В. И. Вернадский (1965) настойчиво подчеркивал, что наиболее характерной чертой, отличающей живое вещество от косной материи, является существование поколений. В пространстве — времени именно смена поколений дает природную меру времени, свою, отличную для каждого организма.

Количественной характеристикой смены поколений является величина, обратная длине поколений и называемая мной частотой поколений. В демографии термин «поколение» имеет два значения: с одной стороны, им обозначают совокупность ровесников, с другой — интервал времени.

При изучении динамики популяции поколения являются постоянным объектом исследований, но в основном лишь как совокупность ровесников, особой одного года рождения. Поколение же как интервал времени исследуется недостаточно.

В дальнейшем изложении под термином «поколение» мы будем понимать исключительно совокупность особей одного года рождения. Понятие поколения как интервал времени мы будем обозначать термином «длина поколения», который в этом значении получает все более широкое распространение в демографической статистике.

Интересно отметить, что уже в конце XVII в. исчисление длин поколений привлекало внимание Исаака Ньютона. Начиная с исследований Жана Батиста Фурье, который среди своих занятий математической физикой также уделял внимание и демографической статистике (Fourier, 1826), длина поколения в большинстве случаев определяется как возраст родителей при рождении среднего ребенка. В некоторых случаях длина поколения определяется как возраст родителей при рождении старшего или младшего ребенка.

Такое определение длины поколений, на наш взгляд, недостаточно, и если оно вполне приемлемо в демографии, то менее приемлемо в динамике популяций разных организмов, отличающихся друг от друга различной продолжительностью плодоношения. Несомненно более точное и вполне приемлемое для динамики популяций определение длины поколений было предложено еще в III веке н. э. Сенсориусом, который писал: «Круг поколения замыкается, пока природа возвращается от семени к семени» (цит. по Я. С. Улицкому, 1959). Согласно этому определению, длина поколения есть промежуток времени от зачатия родительского организма до зачатия его потомка.

Промежуток времени между событиями — величина относительная, имеющая неодинаковое значение в жизни различных организмов. Поэтому при сопоставлении эквивалентных процессов, протекающих в организмах и популяциях различных видов, возникают естественные трудности. Для преодоления их в эмбриологических исследованиях Т. А. Детлаф и А. А. Детлаф (1960; Детлаф, 1965); (Dettlaff T. A. and Dettlaff A. A., 1961) пользуются безразмерными характеристиками продолжительности развития, принимая за элементарную единицу продолжительности развития, сопоставимую у различных видов животных, продолжительность одного митотического цикла первых стадий дробления. Нам представляется, что для преодоления подобных трудностей при сравнительном изучении процессов, протекающих в популяциях различных видов, можно воспользоваться средней длиной поколения по первому плодоношению в материнской линии, приняв ее за единицу времени, условно эквивалентную для популяций различных видов. Это равносильно тому, что мы условились бы рассматривать популяции различных видов связанными с различными системами отсчета, как бы движущимися друг относительно друга по координате времени со скоростями, пропорциональными отношению между средними длинами их поколений по первому плодоношению в материнской линии. Однако, как будет показано ниже, правильнее было бы рассматривать популяции различных видов связанными с системами отсчета, движущимися друг относительно друга по координате времени со скоростями, пропорциональными не отношению между средними длинами поколений, а со скоростями, пропорциональными скоростям реализации наследственной информации.

Действительно, все возможные для организмов того или иного вида жизненные пути, начиная от зарождения и гибели в момент зарождения и кончая гибелью в физиологически предельном для них возрасте, могут рассматриваться как полная система событий  $A_1, A_2, A_3, \dots, A_n$ , каждое из которых имеет некоторую вероятность наступления:  $P_1, P_2, P_3, \dots, P_n$ ; ( $P_i \geq 0$ ),  $\sum_{i=1}^n P_i = 1$ ).

Всякая конечная схема

$$A \begin{pmatrix} A_1, A_2, A_3, \dots, A_n \\ P_1, P_2, P_3, \dots, P_n \end{pmatrix}$$

описывает некоторое состояние неопределенности, в данном случае — связанное с количеством наследственной информации. По-видимому, чем более высокоорганизован тот или иной организм, тем он характеризуется большим состоянием неопределенности. Мерой неопределенности конечной схемы служит величина

$$H(A) = - \sum_{i=1}^n P(A_i) \log_2 P(A_i).$$

В теории информации эта величина носит название энтропии поля  $A$ ; реальное значение этой величины как количества информации, заключенной в поле  $A$ , или как меры неопределенности подробно рассмотрено А. Я. Хинчиным (1953, 1956). Количество неопределенности, присущее организму того или иного вида, по-видимому, является величиной, характерной для данного вида; характерна для данного вида, по-видимому, и скорость ее реализации. Именно поэтому было бы правильнее рассматривать популяции различных видов связанными с системами отсчета, движущимися друг относительно друга по координате

времени со скоростями, пропорциональными скоростям реализации неопределенности, характерными для этих видов, но практически это пока еще неосуществимо.

В связи с этим уместно вспомнить утверждение Лотки (Lotka, 1945), что направление эволюции обеспечивается принципом, согласно которому общие усилия живых организмов направлены на максимальное увеличение как энергии, получаемой ими от солнца, так и потери свободной энергии при процессах распада. Согласно принципу Лотки поток энергии, проходящий через биомассу, стремится к увеличению: птицы и млекопитающие перерабатывают энергию быстрее, чем более низшие классы позвоночных. Мне представляется, есть достаточно оснований предположить, что поток энергии количественно связан с неопределенностью, характеризующей организм того или иного вида, а скорость его изменения с изменением скорости реализации этой неопределенности; чем большей неопределенностью характеризуется организм, тем больше энергии необходимо на ее реализацию.

Фундаментальное онтологическое значение понятия количества информации глубоко раскрыто в обзорной работе А. Н. Колмогорова и В. М. Тихомирова (1959). Для нас очевидно, что элементарные объекты различных уровней строения материи несут с собой существенно различное количество информации и что биологические объекты обладают гигантской информационной емкостью. Это нельзя не учитывать при математическом моделировании биологических процессов. Л. С. Понтрягин и Л. Г. Шнирельман (см. дополнение к переводу: Гуревич и Волмен, 1948) еще в 1932 г. доказали теорему, согласно которой информационная емкость любой системы точек в евклидовом пространстве любой конечной размерности возрастает не быстрее логарифмической функции, умноженной на размерность пространства. Естественно, что такие пространства могут служить в качестве «рабочего математического инструмента» лишь при моделировании объектов, несущих с собой крайне ограниченное количество информации. При изучении биологических систем возникает необходимость рассматривать более абстрактные математические пространства, обладающие несоизмеримо большей информационной емкостью. При переходе к более абстрактным математическим пространствам принципиально меняется и характер роста информационной емкости; например, в пространстве действительных функций информационная емкость растет как некоторая степень  $\frac{1}{\epsilon}$ , в пространстве аналитических функций — как некоторая степень логарифма, в пространстве функционалов — как экспонента при основании двух величин  $\log \frac{1}{\epsilon}$  или  $\frac{1}{\epsilon}$ . Р. А. Минлос (1959), Б. С. Митягин (1960), А. Г. Костюченко и Б. С. Митягин (1960 а, б, в) доказали, что в пространствах, обладающих большой информационной емкостью, мера произвольных множеств, необходимая для интегрирования, обычно связана с некоторым вероятностным распределением и однозначно определена быть не может.

В древние времена единицей исчисления времени и хронологическим масштабом в истории человечества служила длина поколений, несмотря на то, что у людей длина поколений подвержена гораздо большей изменчивости, чем у других организмов, так как на нее, помимо биологических факторов, оказывают мощное воздействие и социальные факторы. Так, например, в России от Михаила Романова до Александра II прошло 7 поколений, средняя длина которых, по подсчетам Рюмелина (Rümelin, 1875), составила 31,5 года, а в Париже в век французской революции,

согласно подсчетам Фурье, средняя длина поколений в отцовской линии равнялась 33,3 года. Средняя длина поколений у различных видов животных и растений также не остается постоянной, а в большей или меньшей степени изменяется в зависимости от различных условий среды, в том числе от интенсивности промысла у промысловых организмов и от эффективности охранных мероприятий у охраняемых организмов, но тем не менее она более постоянная величина, чем средняя экологическая продолжительность жизни, которой, например, успешно пользуется Диви (Deevey, 1947) вместо астрономического времени при сравнении таблиц выживания особей различных видов. Как показали работы Ф. И. Баранова (1925), Г. В. Никольского (1961 а, б), Аюшин (Ayushin, 1963) и многие другие, средний и предельный экологический возрасты промысловых организмов во многом зависят от интенсивности промысла, что, в частности, позволило Н. Н. Андрееву (1964) разработать метод определения численности стада рыб, уловы которых состоят преимущественно из особей одного пола. Кроме того, в природных условиях определение среднего экологического возраста многих организмов бывает сопряжено с большими трудностями, а в лабораторных условиях продолжительность жизни организмов, как правило, существенно отличается от наблюдаемой в природе (Flower, 1925; Confort, 1957).

Уточнив выше понятие длины поколения, мы тем самым уточнили и введенное нами понятие частоты поколений. Согласно приведенному выше определению частота поколений имеет размерность:  $t^{-1}$  ( $t$  — время). В физике такую размерность имеет частота периодических процессов. В физике за единицу периодических процессов принят герц — один цикл периодического процесса в 1 сек. Естественно, что эта единица не может быть принята за единицу частоты поколений. За единицу частоты поколений (*е. ч. п.*) мы принимаем такую частоту поколений, при которой организм воспроизводит потомство через один год после своего рождения. Организмы с частотой поколений от 1 до 12 *е. ч. п.* мы условно называем среднечастотными, с частотой поколений более 12 *е. ч. п.* — высокочастотными и менее 1 *е. ч. п.* — низкочастотными.

Можно предложить два метода исчисления частоты поколений: метод параллельной выборки, или «поперечного сечения популяции», и метод изучения родословных линий или долгосрочных наблюдений одних и тех же индивидуумов. Первый из этих методов приводит к получению последовательности средних значений, второй — выражает среднюю последовательность значений.

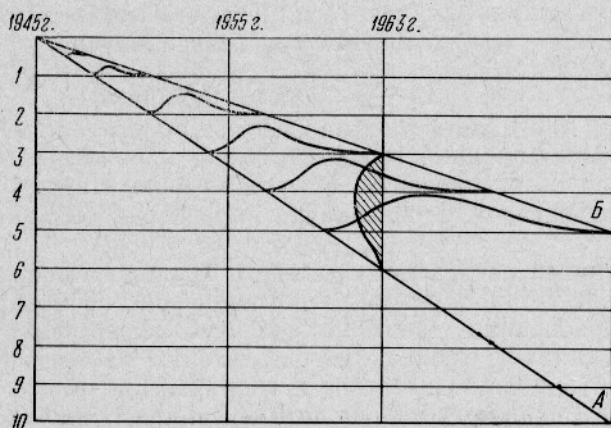


Рис. 1. Схема последовательности поколений.

Последовательность поколений можно изобразить графически, как показано на рис. 1, где линия А соответствует родословной линии с наибольшей частотой поколений, а линия Б — родословной линии с наименьшей частотой поколений. Между этими линиями располагаются родословные линии с промежуточной частотой поколений, которые на нашем рисунке не по-

казаны. Любая ордината, которую мы проведем на рис. 1, пройдет через несколько одновременно живущих поколений, принадлежащих к различным линиям потомства. Так ордината, соответствующая 1963 г., пересечет в линии с наибольшей частотой поколений шестое поколение, а в линии с наименьшей частотой поколений — третье поколение, если за исходное считать поколение 1945 г. Это позволяет определить, какие именно двоюродные, троюродные, четвероюродные и так далее прапрауродители живут одновременно со своими двоюродными, троюродными, четвероюродными праправнуками.

На временном интервале интересующих нас поколений можно построить кривые распределения численности представителей поколений по году их рождения. Тогда ордината года наблюдений ( $ab$ ) пересечет отрезки времени, охватывающие одновременно живущие поколения, а возрастное распределение всей численности популяции данного года наблюдения будет изображаться кривой распределения ( $aecb$ ), плоскость которой перпендикулярна как к плоскости рисунка, так и к вертикальным плоскостям кривых распределения численности представителей отдельных поколений по году их рождения, как это показано на рис. 2. При таком построении линии пересечения ( $cd$  и  $ef$ ) плоскости, проходящей через кривую распределения всей численности популяции в год наблюдения, с плоскостями, проходящими через кривые распределения численности представителей отдельных поколений по году их рождения, будут соответствовать численностям одновременно существующих поколений.

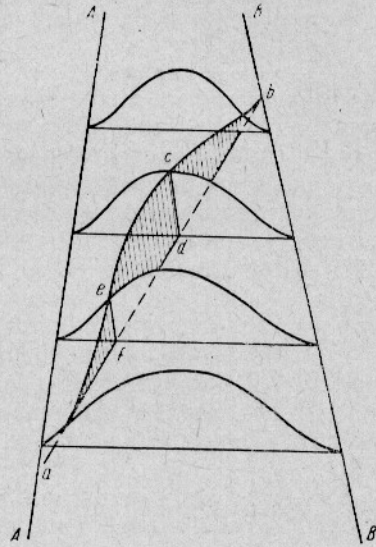


Рис. 2. Соотношение между численностью в год наблюдения и численностями отдельных поколений по году их рождения.

Частота поколений является характерной особенностью вида, позволяющей судить о состоянии популяции в различные периоды ее существования. По частоте поколений можно различать популяции моночастотные, поличастотные с однократным актом воспроизводства и поличастотные с многократными актами воспроизводства. Все эти реально существующие популяции характеризуются нестационарным воспроизводством, если под стационарным понимать такое воспроизводство, при котором каждая особь популяции в течение своей жизни воспроизводит одну и только одну особь.

Моночастотная популяция — это популяция, в которой особи воспроизводят потомство в одном и том же возрасте и притом единственный раз в своей жизни (например, *Sovettia sealis* Johnston<sup>1</sup>, роды *Aphya* и *Pomatoshistus* из подсемейства собственно бычков, род *Benthophilus* из подсемейства пуголовок и др.). Циклический процесс существования такой популяции схематически, в самом первом приближении, можно изобразить так, как показано на рис. 3.

<sup>1</sup> Исследования Блекберна (Blackburn, 1950) ставят под сомнение правомерность этого примера. По его данным, в Тасмании 0,001% популяции *Lavettia sealis* доживает до двухлетнего возраста, тогда как остальные 99,999% размножаются в возрасте одного года, после чего погибают.

Поличастотная популяция с однократным актом воспроизводства — это популяция, в которой особи воспроизводят потомство в различном возрасте, но один раз в своей жизни (например, речной угорь *Anguilla anguilla* Linné, дальневосточные лососи рода *Oncorhynchus* и др.).



Рис. 3. Схема колебаний численности моночастотной популяции.

Поличастотные популяции с многократными актами воспроизводства могут быть двух типов. Поличастотная популяция с многократными актами воспроизводства первого типа — это популяция, в которой особи воспроизводят потомство не один раз в своей жизни, но первый акт воспроизводства происходит у всех особей в одном и том же возрасте (например, хамса — *Engraulis encrasicolus* Linné, трехиглая колюшка — *Gasterosteus aculeatus* Linné и др.).

Поличастотная популяция с многократными актами воспроизводства второго типа — это популяция, в которой особи воспроизводят потомство не один раз в своей жизни и первый акт воспроизводства у различных особей происходит в различном возрасте (например, белуга *Huso huso* Linné, стерлядь *Acipenser ruthenus* Linné, калкан *Pombus maloticus* Pallas). Среди рыб этот тип популяций распространен наиболее широко.

Каждый вид имеет характерный для него спектр частот поколений, который изменяется в известных пределах под влиянием различных факторов, оказывающих влияние на численность вида и обладающих по отношению к данному виду определенным спектром поглощения. Например, промысел, селективно отбирающий в поличастотных популяциях более крупных рыб, характеризуется спектром поглощения в области низких частот, что приводит к увеличению средней частоты поколений с увеличением интенсивности промысла. Аналогично этому увеличение естественной смертности, вызываемой хищниками, для которых недоступны наиболее крупные особи, приводит в поличастотных популяциях к уменьшению средней частоты поколений (спектр поглощения в области высоких частот). Факторы, вызывающие изменение смертности на ранних этапах развития организмов, до наступления половой зрелости, обладают нейтральным спектром поглощения и не изменяют средней частоты поколений, если не являются косвенной причиной изменения сроков наступления половой зрелости.

Частота поколений в популяциях одного вида во многом зависит от климатических и кормовых условий района обитания. Так, например, весеннерестующая салака *Clupea harengus membras* Linné в Рижском заливе характеризуется большей частотой поколений, чем в Финском заливе. Л. А. Раннак (1961) объясняет более раннее половое созревание весеннерестующей салаки в Рижском заливе более континентальным климатом в нем по сравнению с Финским заливом. Значительное увеличение в 1950—1955 гг. в южной части Северного моря популяции калануса, служащего пищей для обитающей здесь сельди, привело к увеличению темпа ее роста и ускоренному созреванию, что также не могло не

отразиться и на частоте ее поколений (Burd, 1963). Подобных примеров можно привести множество.

Наиболее сложные спектры частот поколений в поличастотных популяциях с многократными актами воспроизводства, но и в моночастотных популяциях рыб спектры частот поколений, как правило, довольно сложной структуры, что связано с порционностью икротетания и продолжительностью нерестового периода. При этом важно отметить, что у рыб с одновременным икротетанием нерестовые периоды могут быть столь же продолжительны, как и у рыб с порциональным икротетанием, но достигается это с помощью различных механизмов: у первых — в результате одновременного перехода отдельных самок четвертой стадии зрелости в пятую, а у вторых — путем выметывания нескольких порций икры всеми самками, составляющими всю нерестовую часть популяции (Кошелев, 1965).

Одной из характерных черт моночастотных популяций являются большие флюктуации их численности. Значительно меньшие флюктуации численности наблюдаются обычно в поличастотных популяциях с многократными актами воспроизводства, особенно второго типа. Легко проанализировать, в какой мере эти флюктуации являются чисто случайными и в какой мере они специфичны для популяций того или иного типа.

Если  $\bar{N}$  — средняя численность популяции за некоторое достаточно большое число лет, то численность популяции в каждом году будет в большей или меньшей степени отличаться от  $\bar{N}$ : в одних случаях оно будет больше  $\bar{N}$ , в других — меньше или равно  $\bar{N}$ . Отклонение от среднего

$$\Delta \bar{N}_i = N_i - \bar{N}$$

будет поэтому то положительным, то отрицательным и, кроме того, будет иметь различные абсолютные значения. Однако среднее значение  $\Delta N$  не может служить мерой флюктуации, так как оно в любом случае непременно будет равно нулю:

$$\overline{\Delta N} = \overline{(N_i - \bar{N})} = \bar{N} - \bar{N} = 0.$$

Поэтому в качестве меры отклонения следует пользоваться квадратом  $(N_i - \bar{N})^2$ , который всегда положителен. Среднее значение квадрата отклонения

$$\overline{\varepsilon^2} = \overline{(N_i - \bar{N})^2}$$

является мерой «разброса» отдельных значений  $N_i$ , их отступления от среднего;  $\varepsilon^2$  поэтому называется квадратичной флюктуацией. Отклонение от среднего можно характеризовать также квадратичным корнем из  $\varepsilon^2$ , взятым со знаком плюс:

$$\sigma = \sqrt{\overline{\varepsilon^2}} = \sqrt{\overline{(N_i - \bar{N})^2}},$$

который в математике именуется стандартом. В математической статистике доказывается простой закон для любых случайных флюктуаций, состоящий в следующем: если среднее значение случайно изменяющейся величины есть  $\bar{N}$ , то и квадратичная флюктуация  $\varepsilon^2$  также равна  $\bar{N}$ , а поэтому стандарт

$$\sigma = \sqrt{\overline{\varepsilon^2}} = \sqrt{\bar{N}}.$$



Смысл этого закона станет ясным, если привести численные примеры. Пусть  $\bar{N}$ , по-прежнему, — средняя численность популяции. Если  $\bar{N} = 100$ , то  $\bar{r}^2$  также равен 100, а  $\sqrt{\bar{\epsilon}^2} = 10$ , или иначе случайные колебания численности популяции по годам составят 10% от средней численности, если же  $\bar{N} = 10^{10}$ , то  $\sigma = \sqrt{\bar{\epsilon}^2} = 10^5$  или  $10^{-3}\% \bar{N}$ , а при  $\bar{N} = 10^{20}$   $\sqrt{\bar{\epsilon}^2} = 10^{10}$  или  $10^{-8}\% \bar{N}$ .

В действительности популяции, обладающие весьма большой численностью, испытывают несоизмеримо большие флюктуации, чем те, которые предсказывались бы на основании вышеприведенных расчетов. Например, у атлантической сельди *Clupea harengus harengus* Linné и атлантической трески *Gadus morhua morhua* Linné, популяции которых достигают гигантской численности, многочисленные поколения бывают в 90 раз больше малочисленных поколений (Никольский, 1961).

В связи с этим уместно вспомнить высказывание одного из крупнейших современных биохимиков Альберта Сент-Дьердьи: «Биология — это наука о невероятном, и я думаю, что в принципе для организма существенны только статистически невероятные реакции... Реакции контролируются тем, что они статистически невероятны и могут происходить только благодаря специфическим механизмам, способным обеспечить их регулирование» (Сент-Дьердьи, 1964)<sup>1</sup>. Это, конечно, не противоречит утверждению, что в биологии наиболее полным выражением результатов серии наблюдений будет не точное значение наблюдаемой величины, а распределение вероятностей для нее. Вероятности, рассматриваемые в биологии, — это вероятности результатов взаимодействия организма и среды, характеризующие потенциальные возможности организма так или иначе реагировать на определенные условия среды (Абакумов, 1963). В биологии вероятности принадлежит фундаментальная роль. Не случайно поэтому, что особенности биологических процессов могут быть отображены более полно, если рассматривать их протекающими в пространстве, отличающемся от пространства Минковского наличием координаты вероятностей (пространство — время — вероятность). Естественно, что при рассмотрении биологических процессов особое положение занимает координата времени как координата, соответствующая направлению движения объекта.

Популяции видов организмов, обладающих большей частотой поколений, с большей скоростью отвечают изменениям своей численности на изменения условий существования. Так, например, гамбузия *Gambusia affinis* (Baird et Gir.), выделяющаяся среди рыб большой частотой поколений, становится половозрелой через полтора-два месяца после своего рождения и приносит в течение года до пяти пометов; на своей родине, в Америке, в благоприятные для нее дождливые годы она быстро заселяет все образовавшиеся водоемы, но в засушливые годы численность ее резко сокращается. Огромная частота поколений у организмов, принадлежащих к низшим трофическим уровням, позволяет им с еще большей скоростью отвечать изменениями своей численности на изменения условий существования.

Виды с большой или малой частотой поколений обладают различной продуктивностью. Определенная связь частоты поколений с биомассой

<sup>1</sup> Интересно сопоставить это высказывание Сент-Дьердьи с воззрениями на природу биологических организмов автора знаменитой теории флогистона — Георга Эрнста Штала, который еще на рубеже XVII—XVIII вв. постулировал, что случайность, как ее понимали Демокрит и Эпикур, не может быть принята в качестве принципа образования организмов.

организма дала основание Снядецкому (Sniadecki, 1825) еще в 1804 г. высказать мысль о том, что рост массы живого вещества путем смены поколений в отличие от закона всемирного тяготения идет обратно пропорционально массе организма.

В табл. 1 приведены цифры, характеризующие биомассу и продуктивность суши и различных водоемов. Обратные соотношения биомассы и продуктивности обусловлены различиями в частоте поколений у орга-

Таблица 1

Относительная биомасса и продуктивность суши и океанов, %  
(по В. А. Успенскому, 1956)

Области биосферы	Углерод автотрофных организмов		Углерод гетеротрофных организмов	
	биомасса	годовая продукция	биомасса	годовая продукция
Педосфера (растительный покров суши)	99,73	36,98	46,91	25,88
Болота	0,12	0,92	0,68	0,79
Реки и озера	0,01	1,09	1,26	1,18
Океаны	0,14	61,01	51,15	72,15

низмов, образующих биомассу на суше и в водоемах. Бактерии и одноклеточный фитопланктон характеризуются огромной частотой поколений, достигающей у первых до 500 *е. ч. п.*, а у вторых до 300 *е. ч. п.* Это и порождает их гигантскую продуктивность. Напротив, высшая сухопутная растительность обладает малой частотой поколений; ее годовая продукция значительно меньше веса (массы) продуцирующих индивидумов, что, естественно, имеет своим следствием многократное уменьшение годовой продуктивности суши сравнительно с биомассой ее автотрофов. С еще большей наглядностью это положение иллюстрируется цифрами, приведенными в табл. 2 и характеризующими соотношение

Таблица 2

Соотношение биомассы и продукции макрофитов, зоопланктона, фитопланктона и бактериопланктона в озерах

Группа организмов	Озеро	Биомасса		Продукция		Коэффициент P/B	Автор
		сырой вес (масса), г/м <sup>3</sup>	сухой вес (масса), г/м <sup>3</sup>	сырой вес (масса), г/м <sup>3</sup>	сухой вес (масса), г/м <sup>3</sup>		
Макрофиты	Баторин	—	13,9	—	13,9	1	И. С. Захаренкова (1959)
	Мястро	—	3,7	—	3,7	1	
	Нарочь	—	8,9	—	8,9	1	
Зоопланктон	Баторин	6,47	0,65	16,56	1,66	2,5	П. Г. Петрович (1961)
	Мястро	2,71	0,27	9,56	0,96	3,5	
	Нарочь	1,72	0,17	6,68	0,67	3,9	
Фитопланктон	Баторин	24,90	4,98	396,55	79,31	15,9	Н. И. Сретенская (1959)
	Мястро	9,84	1,96	275,60	55,12	28,1	
	Нарочь	2,91	0,58	65,20	13,04	22,0	
Бактериопланктон	Баторин	6,02	1,20	669,84	133,96	111,6	Ю. С. Беляцкая (1959)
	Мястро	0,95	0,19	80,65	16,30	94,1	
	Нарочь	0,75	0,15	48,85	9,77	65,1	

биомассы и продукции макрофитов, зоопланктона, фитопланктона и бактериопланктона в озерах.

Виды с большой частотой поколений, как правило, обладают большей численностью и оказывают большее влияние на абиотическую среду, чем организмы с малой частотой поколений. В водоемах, например, рыбы, обладающие несоизмеримо меньшей частотой поколений, чем организмы, относящиеся к низшим трофическим уровням, воздействуют биохимически на абиотическую среду в ничтожно меньшей мере, чем организмы, относящиеся к низшим трофическим уровням, которые самым существенным образом влияют на солевой состав, газовый режим, активную реакцию, прозрачность воды и т. п. В. И. Вернадский (1965) писал, что биохимический эффект живого вещества на нашей планете наиболее велик для одноклеточных микроорганизмов и что именно скопления организмов, не видимых невооруженным глазом, создают планетную атмосферу и играют первостепенную роль в других геологических процессах планетарного характера, резко меняя всю химию биосферы, а через нее и химию планеты.

Все это указывает, что частота поколений является очень важной характеристикой организмов. Мне представляется, что это утверждение не может быть снято и чрезвычайно интересными экспериментами, выявившими у бактерий прямо пропорциональную зависимость числа мутаций от промежутка астрономического времени как бы независимо от числа поколений (Novick and Szilard, 1950, 1951; Labrum 1953; Lee, 1953). Организмы, существенно различающиеся по частоте поколений, всегда имеют глубокие различия по многим важнейшим показателям: характеру обмена веществ, видовой численности, флуктуациям, и, конечно, по той роли, которую они играют в истории земли.

Н. В. Тимофеев-Ресовский (1964) различает четыре основных уровня в изучении явлений жизни на земле: генотипический, включающий основные внутриклеточные управляющие системы, онтогенетический, эволюционный и биохорологический. Частота поколений, на наш взгляд, выступает как своеобразное связующее звено между четырьмя перечисленными уровнями.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Абакумов В. А. Черты сходства в математическом аппарате квантовой механики и динамики численности популяции животных. Тезисы докладов на совещании молодых ученых. Изд. ВНИРО, 1963.
- Андреев Н. Н. Определение численности стада рыб, улов которых состоит преимущественно из особей одного пола «Вопросы ихтиологии», Т. 4. Вып. 4 (33), 1964.
- Баранов Ф. И. Рыболовство и предельный возраст рыб. «Бюллетень рыбного хозяйства», № 9, 1925.
- Беляцкая Ю. С. Сезонные изменения общего числа бактерий в воде трех озер разных типов Труды пятой научной конференции по изучению внутренних вод Прибалтики. Минск. Изд-во Министерства высшего, среднего специального и профессионального образования БССР, 1959.
- Вернадский В. И. Проблема времени в современной науке. Известия АН СССР. Отдел математических и естественных наук, № 4, Изд-во АН СССР.
- Вернадский В. И. О коренном материально-энергетическом отличии живых и косных естественных тел биосферы. Проблемы биохимии. Вып. 2. Изд-во АН СССР, 1939.
- Вернадский В. И. Химическое строение биосферы Земли и ее окружение. М., Изд-во «Наука», 1965.
- Гуревич В. и Волмен Г. Теория размерности, ИЛ, 1948.
- Детлаф Т. А. Продолжительность интеркинетических состояний клеток, клеточные деления и дифференцировка. Клеточная дифференцировка и индукционные механизмы. М., Изд-во «Наука», 1965.
- Детлаф Т. А. и Детлаф А. А. О безразмерных характеристиках продолжительности развития в эмбриологии. ДАН СССР. Т. 134, № 1, 1960.

Захаренкова И. С. Биологические факторы кислородного режима некоторых озер Белоруссии. Труды пятой научной конференции по изучению внутренних водоемов Прибалтики. Минск, Изд-во Министерства высшего, среднего специального и профессионального образования, БССР, 1958.

Камшилов М. М. Значение взаимных отношений между организмами в эволюции. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1961.

Колмогоров А. Н., Тихомиров В. М.  $\epsilon$ -энтропия и  $\epsilon$ -емкость множеств в функциональных пространствах. Успехи математических наук. Т. 14. Вып. 2, Изд-во АН СССР, 1959.

Костюченко А. Г. и Митягин Б. С. О представлении положительно определенных функционалов на ядерных пространствах. ДАН СССР. Т. 131. № 1, 1960а.

Костюченко А. Г. и Митягин Б. С. Многомерная проблема моментов. ДАН СССР. Т. 131, № 6, 1960б.

Костюченко А. Г. и Митягин Б. С. Положительно определенные функционалы на ядерных пространствах. Труды Московского математического общества. Т. 9. Изд-во АН СССР, 1960в.

Кошелев Б. В. Закономерности изменения половых циклов у рыб. Теоретические основы рыбоводства. М., Изд-во «Наука», 1965.

Минлос Р. А. Обобщенные случайные процессы и их продолжение до меры. Труды Московского математического общества. Т. 8, 1959.

Митягин Б. С. Ядерность и другие свойства пространства типа  $\epsilon$ . Труды Московского математического общества. Т. 9. Изд-во АН СССР, 1960.

Никольский Г. В. О причинах флюктуаций численности рыб. «Вопросы ихтиологии», Т. 1. Вып. 4 (21), 1961а.

Никольский Г. В. О некоторых закономерностях воздействия рыболовства на структуру популяции и свойства особой облавливаемого стада промысловой рыбы. Труды совещания ихтиологической комиссии АН СССР. Вып. 13, 1961б, Совещание по динамике численности рыб. Изд-во АН СССР, 1960.

Ньютон И. Математические начала натуральной философии. В кн. А. Н. Крылова. Собрание трудов. Т. 7. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1936.

Пектер Л. Исследования о молекулярной дисимметрии естественных органических соединений. Избранные труды. Т. 1. Изд-во АН СССР, 1960.

Петрович П. Г. Соотношение биомассы и продукции зоопланктона, бактерий, фитопланктона и макрофитов в озерах Нарочь, Мястро и Баторин. Первичная продукция морей и внутренних вод. Изд-во Министерства высшего, среднего специального и профессионального образования БССР, 1961.

Раннак Л. А. Соотношение роста и полового созревания весеннерестующей салаки. Труды совещаний ихтиологической комиссии АН СССР. Вып. 13, 1961. Совещание по динамике численности рыб. Изд-во АН СССР, 1960.

Сент-Дьердьи А. Введение в субмолекулярную биологию. М., Изд-во «Наука», 1964.

Сретенская Н. И. Фитопланктон озер Нарочь, Мястро, Баторин и его сезонные изменения. Труды пятой конференции по изучению внутренних водоемов Прибалтики. Минск. Изд-во Министерства высшего, среднего специального и профессионального образования БССР, 1959.

Тимсфеев-Ресовский Н. В. Некоторые проблемы радиационной биогеоэкологии. Проблемы кибернетики. Вып. 12, Изд-во «Наука», 1964.

Улицкий Я. С. Демографическое понятие поколения. Проблемы демографической статистики. М., Изд-во АН СССР, 1959.

Урманцев Ю. А., Трусов Ю. П. О специфике пространственных форм и отношений в живой природе. «Вопросы философии», Вып. 6, 1958.

Урманцев Ю. А., Трусов Ю. П. О свойствах времени. «Вопросы философии», Вып. 5, 1961.

Успенский В. А. Баланс углерода в биосфере в связи с вопросом о распределении углерода в земной коре. Л., Гостехиздат, 1956.

Урманцев Ю. А. О диссимметрии листьев и цветков растений. ДАН СССР. Т. 133. № 2, 1960.

Урманцев Ю. А. Некоторые вопросы проблемы диссимметрии в природе. ДАН СССР. Т. 140. № 6, 1961.

Урманцев Ю. А. О значении для философии проявлений симметрии в природе. «Вопросы философии», № 4, 1964а.

Урманцев Ю. А. О философском и естественнонаучном значении некоторых проявлений правизны и левизны в живой природе. В сб. «О сущности жизни». М., Изд-во «Наука», 1964б.

Урманцев Ю. А. Биосимметрия. Симметрия и диссимметрия цветков растений. Известия АН СССР. Серия биологическая, № 1, 1965.

Фок В. А. Физические принципы теории тяготения Эйнштейна. «Вопросы философии», № 8, 1966.

- Хинчин А. Я. Понятие энтропии в теории вероятностей. «Успехи математических наук», Т. 8. Вып. 3 (35), 1953.
- Хинчин А. Я. Об основных теоремах теории информации. «Успехи математических наук», Т. 11. Вып. 1 (67), 1956.
- Эйнштейн А. Сущность теории относительности. ИЛ, 1955.
- Ayushin B. N. Abundance dynamics of herring populations in the seas of the Far East, and reasons for the introduction of fishery regulations. Cons. Perm. Intern. Explor. Mer. Rapp. et procès-verb. réun., v. 154, 1963.
- Blackburn M. The Tasmanian whitebait, *Lovettia sealis* (Jonston and the white-bait fishery Australian. J. Marine a. Freshwater Res., v. 1, N 2, 1950.
- Burd A. C. Recent changes in the recruitment pattern on the «downs», Cons. Perm. Intern. Explor. Mer. Rapp. procès-verb. réun., v. 154, 1963.
- Confort A. Survival curves of mammals in captivity. Proc. Zoolog. Soc., v. 128, part 3, 1957.
- Deevey E. S. Life tables for natural populations of animals. Quart. Biol., v. 22, 1947.
- Dettlaf T. A. and Dettlaf A. A. On relative dimensionless characteristics of the development duration in embryology. Arch. biol., v. 72, f. 1, 1961.
- Flower S. S. Contributions to our knowledge of the duration of life invertebrate animals. Proc. Zool. Soc., v. 96, London, 1925.
- Fourie R. Memoire sur les resultats moyens deduits d'un grand nombre d'observations. Recherches statist. will de Paris et le depart. Seine, 1826.
- Labrum E. E. The effect of generation time on the delayed appearance of induced mutants in *Escherichia coli*. Proc. Nat. Acad. Sci., v. 39, N 12, 1953.
- Lee H. H. The mutation of *E. coli* to bacteriophage T<sub>6</sub>. Arch. Biochem. and Biophys., v. 47, 1953.
- Lotka A. J. The law of evolution as a maximal principle. Human Biol., v. 17, 1945.
- Novick A. and Szilard L. Experiments with the chemostat on spontaneous mutations of bacteria. Proc. Nat. Acad. Sci. Wash., v. 36, N 6, 1950.
- Novick A. and Szilard L. Experiments on spontaneous and chemical induced mutations of bacteria growing in the chemostat. Cold Spring Harbor Symposium Quant. Biol., 16, 1951.
- Rümelin. Rede und Aufsätze. Dauer der Generation, 1875.
- Sniadecki J. Chimie et theorie des etres organises, v. 1, Paris, 1825.