

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ  
САМАРСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

**Ю.П. Фролов, Г.С. Розенберг**

**УПРАВЛЕНИЕ  
БИОЛОГИЧЕСКИМИ  
СИСТЕМАМИ  
НА ОРГАНИЗМЕННЫЙ УРОВЕНЬ**

Под редакцией Ю.П. Фролова

Издательство "Самарский университет"  
2002

ББК 30.16  
УДК 574.6:577.4  
Ф 911

**Фролов Ю.П., Розенберг Г.С. Управление биологическими системами. Надорганизменный уровень / Под ред. Ю.П.Фролова.**  
Самара: Изд-во "Самарский университет", 2002. 192 с.

**ISBN 5-86465-210-5**

Книга завершает серию публикаций из четырех выпусков и посвящена вопросам управления природными и искусственными (сельскохозяйственными, биотехнологическими, космическими) надорганизменными системами. Рассматриваются математические модели этих систем, а также модели демографических процессов.

Предназначена для аспирантов, преподавателей и практических работников биологического профиля. Книга может быть использована как учебное пособие по вузовским дисциплинам "Введение в биотехнологию", "Биологическая кибернетика", а также при изучении спецдисциплины "Управление биологическими системами"

ББК 30.16  
УДК 574.6:577.4

Рецензенты: д-р мед. наук Л.Т. Волова  
(Самарский государственный  
медицинский университет),  
канд. биол. наук, профессор  
В.М. Астафьев  
(Самарский государственный  
педагогический университет)

ISBN 5-86465-210-5

© Фролов Ю.П., Розенберг Г.С., 2002  
© Изд-во "Самарский  
университет", 2002

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Настоящий, четвертый выпуск завершает серию книг, посвященных вопросам управления биологическими системами различных уровней сложности.

В первом выпуске (1999 г.) на примере ферментов были рассмотрены относительно простые, молекулярные системы, для которых во многих случаях разработаны достаточно адекватные математические модели, позволяющие намечать пути целенаправленного воздействия на скорость реакций и оценивать эффективность этих воздействий. Второй выпуск (2000 г.) был посвящен вопросам искусственного управления на клеточном уровне, включающим в себя в качестве подсистем молекулярные системы. Третий выпуск (2001 г.), в котором рассматриваются вопросы управления функциями многоклеточных организмов и, прежде всего, поддержания нормальной работы человеческого организма, вплотную примыкает к тематике настоящей книги.

Надорганизменные системы представлены сообществами организмов, управление которыми основывается в первую очередь на учете характера взаимоотношений между особями внутри вида и особями взаимодействующих видов. В практическом отношении представляет интерес управление как природными популяциями, так и искусственными, состоящими из одноклеточных и многоклеточных организмов.

Особое место среди надорганизменных систем занимает человеческое общество, которое, хотя и выделилось в особую, социальную систему, по-прежнему состоит из представителей класса млекопитающих, сохранивших практически в неизменном виде основные биологические функции и потребности. История человеческого общества – это прежде всего история становления и смены общественно-экономических формаций, переход ко все более прогрессивным формам общественных отношений, системам общественного самоуправления. Поэтому людям приходится осваивать не только управление популяциями растений и животных, но и постоянно совершенствовать систему управления общества, выстраивать различного рода “вертикали власти”, распределять полномочия между вла-

стными структурами и т.д., что является чрезвычайно актуальным в настоящее время. В связи с этим представляют интерес вопросы исторической преемственности механизмов и функций управления при переходе от биологических систем к социальным, а также анализ эволюции систем управления в человеческих обществах.

Параграф четвертый второй главы любезно согласился написать член-корреспондент РАН Г.С. Розенберг, всё остальное написал Ю.П. Фролов. Авторы считают своим долгом выразить признательность Е.Е. Макаровой и М.Ю. Власову, выполнившим компьютерный набор книги.

По всей видимости, книга не лишена недостатков, поэтому все замечания, направленные на её улучшение, будут с благодарностью приняты авторами по адресу: 443011, г. Самара, ул. Акад. Павлова, 1, Самарский госуниверситет, биофак.

*октябрь 2001 г.*

## ОБЩИЕ ВОПРОСЫ УПРАВЛЕНИЯ НАДОРГАНИЗМЕННЫМИ СИСТЕМАМИ

### § 1. Иерархическая структура надорганизменных систем

Одиночная особь способна к самостоятельному существованию, однако длительность его не превышает продолжительности жизни особи, которая, за редким исключением, невелика. По целому ряду причин нашу планету населяют различные совокупности особей, представляющие собой способные к длительному существованию надорганизменные системы. Они могут воспроизводить свою структуру и обладают повышенной выживаемостью в условиях действия неблагоприятных факторов. Экология, занимающаяся изучением надорганизменных систем, выделяет среди них элементарную совокупность особей – популяцию, которая объединяет организмы одного вида, длительное время населяющие определенное пространство. Вид объединяет множество пространственно разделенных популяций. С другой стороны, на одной территории обычно существует множество популяций, принадлежащих различным видам. У каждой из них имеются свои потребности, различным образом переплетающиеся между собой. Длительное совместное существование популяций, образующих сообщество, именуемое биоценозом, возможно лишь при тонком уравнивании этих, нередко вступающих в противоречие друг с другом потребностей. Оно было бы невозможным без наличия связей внутри популяций, между популяциями, а также между популяциями и окружающей их неживой средой. Эти связи имеют трофический, информационный характер, проявляются в форме силового воздействия, обмена особями.

Популяция, как правило, не является однородной и имеет свою внутреннюю структуру. Особи в пределах популяции, прежде всего, подразделяются по полу, который определяет их роль в сообществе. Они различаются по возрасту, с которым связано их семейное положение, половая зрелость, жизненный опыт. Каждая популяция в зависимости от образа жизни, характера размещения жизненных ресурсов на занимаемой ей территории имеет свою пространственную структуру. Последняя обусловлена, прежде всего, неравномерным распределением запасов пищи, температуры, влаги, солнечной ра-

диации, состава почвы и т.д. Образ жизни животных, определяющий пространственную структуру популяции, подразделяют на одиночно-семейный и групповой. При первом отдельные особи, парные семьи или самки с выводками занимают отдельные участки. Оседлые виды живут на них постоянно, другие – периодически покидают их и возвращаются после сезонных миграций. Такое разграничение территории гарантирует необходимое для выращивания молодняка количество пищи вблизи убежища, рассредоточение гнезд (у птиц) и кладок зарываемой в грунт икры (у рыб) с целью обезопасить их от хищников и т.д. При групповом образе жизни территория распределяется между большими группами животных – стадами, стаями, колониями, которые, как правило, представляют собой сложные образования, состоящие в свою очередь из семей или их объединений. Стада, стаи обычно занимают территории, обеспечивающие их пищей, для колоний основное значение имеет возможность устройства убежищ. В стадах, стаях, семьях существует подразделение животных по рангам, в основе которого лежат физические данные, индивидуальный опыт, врожденные особенности поведения животных. Такую иерархическую структуру называют еще этологической, поскольку в ее основе лежат особенности поведения, формирующиеся в ходе общения особей [1]. У общественных насекомых существует подразделение особей на «касты» рабочих, солдат, самок.

Таким образом, надорганизменные системы имеют иерархическую структуру. Популяция, будучи элементарным сообществом, тем не менее включает в себя группы организмов более низкого уровня (семьи, стаи, стада, колонии, ранги, «касты» общественных насекомых и др.). Вид является системой более высокого уровня, чем популяция, так как объединяет некоторое число последних, населяющих различные территории (аллопатрические популяции). Важной формой такого объединения является обмен особями. Степень панмиксии (свободного скрещивания) внутри популяции выше, чем между соседними популяциями вида. Еще более высокий уровень в иерархии сообществ занимает биоценоз, который включает достаточно большое количество популяций, относящихся к различным видам животных и растений, занимающих общую территорию – биотоп. Популяции в биоценозе связаны между собой метаболическими и пространственными отношениями. Между биоценозом и биотопом существуют тесные связи, поэтому вместе они образуют неразрывное единство, называемое биогеоценозом. Внутри биоценоза возможно существование сообществ, по тому или иному признаку объединяющих различные популяции. Примером таких сообществ являются

гильдии (трофические группировки), которые объединяют популяции, использующие один и тот же класс ресурсов среды одинаковым способом [2]. Вся совокупность биогеоценозов Земли, объединенных между собой различными связями, образует самую большую биологическую систему – биосферу, или экосферу.

Как общую тенденцию можно отметить повышение структурированности популяций с увеличением сложности слагающих их организмов. Наименее структурированы популяции одноклеточных, особенно прокариотических организмов; наиболее сложной структурой обладают популяции высших позвоночных, в первую очередь млекопитающих. У последних важная роль в формировании структуры популяции принадлежит лабильным этологическим (поведенческим) связям, в отличие от популяций общественных насекомых, структура которых жестко детерминирована анатомическими и связанными с ними физиологическими особенностями представителей различных «каст». «Кастовость» позвоночных проявляется в наличии полов. Их ранговая структура формируется на уровне ритуалов, обеспечивающих возможность перехода особей из одного ранга в другой, включая смену лидера (доминанта). У общественных насекомых такой обмен особями между «кастами» исключен.

Образование надорганизменных систем от небольших, часто кратковременно существующих групп (демы, семьи, кланы, стаи, гаремы, парцеллы и т.д.) до стабильно существующих многочисленных сообществ – биоценозов, – происходит вследствие действия различных системообразующих факторов [3]. Независимо от непосредственных мотивов образования сообществ, состава последних и взаимоотношений между особями, входящими в них, действие системообразующих факторов направлено на повышение выживаемости этих сообществ. Образование различного рода брачных групп связано, прежде всего, с отбором более жизнеспособных родительских особей (посредством состязаний соперников), а после появления детенышей – с выкармливанием их, защитой и обучением. Стаями легче преследовать жертву (волки), осуществлять сезонные миграции (перелетные птицы). Жизнь колониями позволяет раньше обнаружить врага, укрыться от него и даже отогнать его и т.д. В популяции и виды особей объединяет общая территория и, главное, возможность панмиксии, создающей разнообразие генотипов, которое повышает выживаемость сообществ. Близкородственное скрещивание в малых группах не способствует их выживанию. В биоценозе совместное проживание представителей различных видов держится на тонко уравновешенном системами саморегуляции круговороте живой материи, не исключая даже по-

жирание одних особей другими (взаимоотношение «хищник-жертва»). Несмотря на последнее обстоятельство, биоценозы являются наиболее стабильными сообществами.

## § 2. Сообщества как кибернетические системы

Одним из необходимых (но недостаточных) признаков кибернетической системы является ее организованность, то есть наличие определенной внутренней структуры, «выражающейся в усматриваемой целесообразности номенклатуры составляющих ее элементов и связей между ними» [4]. Надорганизменные системы этим свойством обладают в полной мере. Они имеют не только богатый набор составляющих элементов, но и большое разнообразие различных по природе взаимосвязей как между элементами сообществ, так и последних со средой (биотопом).

Не все организованные системы являются кибернетическими. Последние должны быть управляемыми, то есть иметь множество возможных состояний и управляющую часть, которая на основании имеющейся информации осуществляет целесообразный выбор определенного состояния системы и реализует его с помощью исполнительной структуры.

Важным критерием для выделения совокупности элементов в систему, как правило, служит более высокая прочность связи элементов внутри системы, чем системы с ее окружением, которое может быть представлено системами того же иерархического уровня, входящими в более сложную систему (надсистему), или внешней средой, являющейся также самостоятельной системой. Таким образом, по мере повышения иерархического уровня системы прочность связи между ее подсистемами ослабевает.

В пределах вида особи могут обмениваться между собой генетической информацией. Наиболее интенсивно такой обмен происходит внутри популяций. Последнее обстоятельство, а также привязанность популяции трофическими и прочими связями к определенной территории позволяют выделить ее (популяцию) в самостоятельную систему. Поскольку обмен генетической информацией является наиболее существенной формой связи, определяющей генотипы потомков и благодаря комбинативной изменчивости создающей разнообразие этих генотипов, популяция является надорганизменной системой с прочно связанными между собой элементами (особями). Возникающие в пределах популяции мутации наиболее интенсивно вовлекаются в генетический «котел» популяции и с помощью естест-

венного отбора могут быть как выведены из ее генофонда, так и сохранены. Это обстоятельство дало основание считать популяцию элементарной единицей эволюции [5]. Управляющее воздействие на генофонд популяции оказывают условия существования, прежде всего внешняя среда, а исполнительной структурой (в данном случае корректнее назвать ее исполнительным механизмом) является естественный отбор, который элиминирует особи с несоответствующим этим условиям генотипом и дает преимущество (через повышенные выживаемость и плодовитость) особям, более к ним приспособленным. Элиминирование особей необязательно означает их вымирание, это может быть переход особей в другой биотоп, более соответствующий их изменившимся возможностям. Пример тому – выход позвоночных из водной среды обитания на сушу, который дал начало появлению новых, более прогрессивных, чем рыбы, классов животных. Следует отметить, что «подтолкнула» первоначально исключительно водных животных к выходу на сушу среда обитания: обеднение водоемов кислородом и их усыхание.

В случае воздействия мощных возмущающих факторов (например, пожара) на биоценоз может произойти переход его в новое равновесное состояние с иным видовым составом. Такая последовательная смена одних биоценозов другими на определенном участке среды называется сукцессией. При естественном течении сукцессия заканчивается формированием устойчивой стадии сообщества – климаксом. С позиции кибернетики сукцессия является типичным переходным процессом на пути сложной системы из одного устойчивого состояния в другое.

На физиологическом уровне в пределах длительности жизни особи управляющее влияние на ее поведение и функциональное состояние оказывают многочисленные абиотические и биотические факторы, на воздействие которых она отвечает присущими ей реакциями или комплексами взаимосогласованных реакций (синергий). Последние выработались в процессе эволюции, закрепились в соответствующих структурах организма и обеспечивают адекватное реагирование организма при воздействии различных факторов. Эти реакции носят целесообразный для популяции характер, не всегда согласующийся с «интересами» отдельно взятых особей. Одним из примеров таких реакций является каннибализм – внутривидовое хищничество, выражающееся в поедании особей (чаще всего неродственных) своего вида или яиц (оофагия). Каннибализм наблюдается у беспозвоночных и позвоночных животных; поедают своих братьев не только взрослые особи, но и личинки. Каннибализм проявляется при неблагоприятных условиях среды, переуплотнении популяции и недостатке пищи или питья. С его

помощью осуществляется **саморегуляция** численности популяции, приведение ее в соответствие с кормовыми ресурсами биотопа. Различного рода механизмы саморегуляции обеспечивают текущее (не эволюционное) приспособление структуры и численности популяции к изменяющимся условиям среды, что дает основание считать популяцию элементарной единицей управления [5].

Таким образом, текущее управление популяциями внешняя среда осуществляет с помощью физиологических и этологических механизмов, а эволюционное – с помощью генетических механизмов.

В каждой популяции происходит отбор генотипов, наилучшим образом приспособленных к конкретным условиям. При изменении этих условий приспособление популяций к ним может быть облегчено за счет панмиксии с особями соседних популяций, хотя она выражена и слабее, чем внутри популяции.

Помимо обмена генетической информацией внутри вида существуют и другие способы взаимодействия. Это – общение особей друг с другом посредством звуковых сигналов, мимики, жестов, различных ритуалов, запахов и т.д., которые несут определенную смысловую нагрузку и служат для передачи информации. Пахучие выделения (различного рода метки) используются и для создания биологических сигнальных полей, которые помимо «заочного» общения организмов облегчают их ориентирование, что особенно важно, например, в условиях плохой видимости. Биологическое сигнальное поле – это и дополнительный канал связи организмов с измененным ими биотопом. В наибольшей мере сигнальные поля используются современным человеком. Они представлены названиями гор, рек, морей, островов, материков, населенных пунктов, улиц, организаций, номерами домов, дорожными знаками, картами, различными системами навигации, включая космические, и т.д. Информационный характер носит процесс обучения родителями своих детей правилам охоты, избегания встречи с хищниками, ухода от преследования ими, поиска пищи и т.д. Между особями внутри вида существуют и трофические связи, в частности выкармливание взрослыми особями, чаще всего родителями, детенышей. Все отмеченные внутривидовые взаимодействия, помимо участия в процессе саморегуляции, способствуют интеграции вида, а также укреплению его связи со своим биотопом.

Биологические сигнальные поля, созданные особями одного вида, равно как и прочие сигналы, в определенной мере могут быть «прочитаны» и особями других видов. Это способствует межпопуляционному общению в пределах биоценоза. Однако не меньшее значение в биоценозах имеют межпопуляционные связи трофического характера. Это

и конкуренция, имеющая место также внутри популяций, и отношения типа «хищник – жертва», паразитизм, аменсализм, комменсализм, мутуализм. По своей роли в материальном балансе и энергетике биоценоза все его организмы подразделяют на три группы: продуценты, консументы и редуценты. Каждая группа представлена рядом популяций, а в целом все они образуют сложную, иерархическую структуру, скрепленную названными выше трофическими связями (конкуренция, комменсализм и т.д.) и именуемую экологической пирамидой. Ее устойчивое функционирование в изменяющихся условиях среды возможно лишь благодаря наличию сложного механизма саморегуляции, включающего многочисленные связи между популяциями и популяций со средой, среди которых, как в любой управляемой системе, особо важное значение имеют отрицательные обратные связи.

С некоторых пор прогрессивно возрастающую роль в биосфере стал играть человек разумный (*Homo sapiens*). Это обусловлено не столько экспоненциальным увеличением численности населения, сколько его активным вмешательством в природу, именуемым трудовой (производственной) деятельностью. Вредное воздействие на биоценозы оказывают, прежде всего, факторы, связанные с ведением производства: загрязнение окружающей среды, отчуждение плодородных земель под размещение этих производств, дороги и т.д. Еще быстрее, чем рост численности населения, ведут к сокращению численности многих видов диких животных и нередко к их исчезновению увеличивающиеся потребности в продуктах питания и сырье. Сельское хозяйство, заменившее охоту и собирательство даров природы, дополнительно сократило площади естественных ареалов. Это привело к глобальному изменению всех компонентов биосферы, включая климат. Единственные оберегаемые от вмешательства человека уголки планеты – заповедники – сейчас лишь с определенной долей условности могут считаться естественными ареалами сравнительно недавнего прошлого, не говоря уже о рыбоводческих и охотничьих хозяйствах, имеющих дело с популяциями диких животных. В таких крайне неблагоприятных условиях приходится существовать сегодняшним биоценозам, которые от вымирания спасает их удивительная пластичность, обусловленная работой совершенных систем саморегуляции на популяционном и биоценотическом уровнях.

Принципиально новыми для биосферы являются попытки человека осмысленно управлять надорганизменными системами, включая их биотопы. Они начались с появлением растениеводства и животноводства, после чего стали распространяться на естественные ареалы. В этой ситуации управление популяциями и биоценозами в

большей мере начинает осуществляться не условиями естественной среды, а целенаправленными действиями человека.

Таким образом, надорганизменные системы любой степени сложности обладают всеми признаками, присущими кибернетическим системам, и по этой причине относятся к числу последних.

### **§ 3. Особенности управления надорганизменными системами**

Среди биосистем надорганизменные системы являются наиболее сложными хотя бы потому, что включают в свой состав все нижерасположенные уровни. Однако объединение в границах системы высокого уровня более простых подсистем не означает простого их суммирования. Между подсистемами появляются многочисленные связи, хотя и более слабые, но в то же время более лабильные, что обуславливает сложный характер реагирования и меньшую детерминированность, порою непредсказуемость их поведения. Эта тенденция имеет место на всех уровнях организации биосистем – от молекулярного до надорганизменного, поэтому многие особенности последнего сходны с таковыми других уровней, они лишь более выражены у надорганизменных систем. Меньшая детерминированность реакции последних на внешние воздействия усложняет задачу управления ими.

Тем не менее можно отметить и некоторые особенности, присущие только надорганизменным системам.

Надорганизменные системы способны к эволюции. Мутации возникают в половых клетках отдельных особей. Однако закрепиться полезная мутация может лишь благодаря тому, что особь, несущая ее, входит в состав популяции – элементарной единицы эволюционного процесса. Поэтому внешняя среда осуществляет не только текущее управление надорганизменной системой подобно тому, как она делает это по отношению к отдельным организмам, но и управляет историческим развитием популяции и вида, в состав которых входит мутантная особь. Последнее осуществляется с помощью иных, отличных от текущего управления механизмов.

Надорганизменные системы имеют более длительное время существования, чем составляющие их особи. В связи с этим виды за время своего длительного существования вынуждены приспосабливаться к гораздо более широкому диапазону изменений условий внешней среды, чем особи в течение их короткой жизни. Расширение этого диапазона требует выработки новых способов приспособления

к нему, что достигается путем направленного воздействия естественного отбора на генетическую систему управления.

Длительное существование популяций и видов обусловлено их живучестью, важнейшую роль в которой играет высокая численность входящих в них особей. Такое многократное дублирование элементов с относительно короткой продолжительностью жизни позволяет популяции выжить даже в случае гибели достаточно большого числа ее особей. Тем не менее существует минимальная, различная для разных видов численность популяции, ниже которой она неминуемо исчезнет (вымрет). Еще более жизнеспособными являются биоценозы и особенно биосфера. Полное выпадение из состава биоценоза особей вида или замена их особями другого вида обычно не ведет к гибели данного сообщества, равно как и биосферы по причине постоянного увеличения количества исчезнувших видов. Это обстоятельство облегчает управление надорганизменными системами.

Характерной особенностью надорганизменных систем является волновой характер изменения численности их особей. Диапазон этих колебаний часто очень широк. Отношение максимальной численности к минимальной для копытных, приматов, многих хищных, осетровых, зайца-беляка, белки и др. измеряется десятками раз, для кролика, некоторых мышевидных грызунов – сотнями, а для многих чешуекрылых, двукрылых, некоторых жесткокрылых – тысячами [5]. Это свидетельствует о высокой чувствительности надорганизменных систем к управляющим воздействиям.

Помимо непостоянства численности для многих надорганизменных систем характерны топографическое непостоянство, то есть размытость границ обитания («тела популяции»), и даже сезонная смена мест обитания. В последнем случае имеет место переход особей из одного биоценоза в другой с установлением в нем новых межвидовых связей и отношений с неживой средой. Данная особенность существенно затрудняет управление такими системами.

В отличие от управления функциями внутри отдельно взятого организма управление надорганизменными системами осуществляется с помощью менее жестких механизмов. Они включают такие каналы передачи информации, которые мало используются или вообще не используются внутриорганизменными системами управления, в частности акустический канал связи, захватывающий область ультразвуковых частот, оптический канал, занимающий помимо видимого диапазона также ультрафиолетовый и инфракрасный; запахи, несущие различную смысловую информацию, и, возможно, радиочастотный канал (феномен телепатической связи [6]). Это, с одной стороны,

обуславливает вероятностный характер управления надорганизменными системами, с другой – существенно расширяет арсенал управляющих воздействий.

Другой особенностью управления надорганизменными системами является зависимость характера взаимоотношения между особями от их физиологического состояния, обусловленного внешним воздействием. Например, при богатой пищевой базе между особями одной популяции и разных популяций, потребляющих эту пищу, складываются нейтральные отношения. Если же пищи не хватает, между ними возникают конкурентные взаимоотношения и даже каннибализм.

В популяции или биоценозе отсутствует особая управляющая система, как это имеет место в организме многоклеточного животного. Управление сообществом в естественных условиях осуществляет внешняя среда, которая, воздействуя на каждую особь, запускает соответствующую синергию (программу действий, связанных с сезонной миграцией, осуществлением репродуктивной функции и т.д.), определяющую ее поведение и отношение к другим особям.

Управляющее воздействие внешней среды на отдельно взятый организм в течение его жизни осуществляется на уровне физиологических функций через его системы управления. Работа последних направлена на поддержание гомеостаза внутри организма, однако достижение его (гомеостаза) может осуществляться за счет ущемления таких функций, которые влияют на популяционные показатели. К их числу относятся показатели смертности и рождаемости, а через них – численность, плотность, структура популяции.

В экспериментах на популяциях лабораторных животных и исследованиях на естественных популяциях была выявлена прямая зависимость между весом надпочечников и плотностью популяции. Интенсивность размножения, напротив, находится в обратной зависимости от плотности популяции, а смертность – в прямой. Состояние центральной нервной системы также влияет на плодовитость и выживаемость особей. На фоне повышения плотности популяции снижение плодовитости и повышение смертности происходит в первую очередь за счет неагрессивных подчиненных самок, в то время как наиболее агрессивные из них оказываются и наиболее плодовитыми. Понижение температуры среды приводило к уменьшению численности детенышей мышей в помете, что связывают со скученностью их родителей в этих условиях, то есть с плотностью популяции. Плотность популяции грызунов находится в прямой зависимости от содержания натрия в почве. Эти и другие факты позволили Кристиану высказать положение о саморегуляции численности популяции млекопитающих, проживающих на ограниченной территории, представленное в

схематической форме на рисунке (см. с.16). В его левой части указаны факторы, оказывающие угнетающее влияние на плотность популяции: «социальное» давление, возникающее внутри популяции на основе агрегационных реакций; увеличение численности животных и смертности взрослых особей. В правой части рисунка представлена последовательность развивающихся при этом физиологических и патологических явлений после достижения популяцией максимальной плотности, которые действуют с участием обратных связей [9].

Резкое изменение привычных условий существования (повышение плотности популяции сверх определенного уровня, существенное понижение или повышение температуры и т.д.) вызывает у животного стресс, который Г.Селье трактовал как неспецифическую реакцию на любое чрезвычайное воздействие. Цель этой реакции – повысить резистентность организма. Стресс – это нейроэндокринная реакция, протекающая по схеме: подбугорная область → гипофиз → АКТГ → усиление активности секреции кортикостероидов. Подбугорная область находится под контролирующим влиянием других отделов центральной нервной системы [11]. Исследования Д.К.Беляева, Ю.Я.Керкиса, М.Е.Лобашова и др. показали, что стресс и вызванная им перестройка гормонального статуса организма повышают частоту хромосомных и точковых мутаций как в половых, так и в соматических клетках [12]. Последнее ведет к возникновению злокачественных опухолей и возрастанию смертности особей.

Соматические мутации возникают и в клетках иммунной системы, которая осуществляет узнавание и элиминацию раковых клеток. Мутации в лимфоцитах, постоянно возникающие в организме животных и человека, способны привести к возникновению аутоиммунных заболеваний. Они характеризуются появлением лимфоцитов, которые либо синтезируют, либо несут на своей поверхности антитела к тканям собственного организма [11]. Недостаточность работы механизмов, сдерживающих проявление аутоиммунных расстройств, может ослабить жизнеспособность организма или даже привести его к гибели.

Высокая плотность популяции вызывает у ее особей стресс, который сопровождается увеличением уровня кортикостероидов, гипертрофией надпочечников, разрушением иммунной системы. В результате снижается половая активность особей, тормозится работа половых желез. Возникший популяционный стресс резко (в несколько раз) повышает эмбриональную смертность, понижает жизнеспособность молодняка. Таким образом, стресс выполняет функцию отрицательной обратной связи, приводящей численность популяции в соответствие с возможностями биотопа.

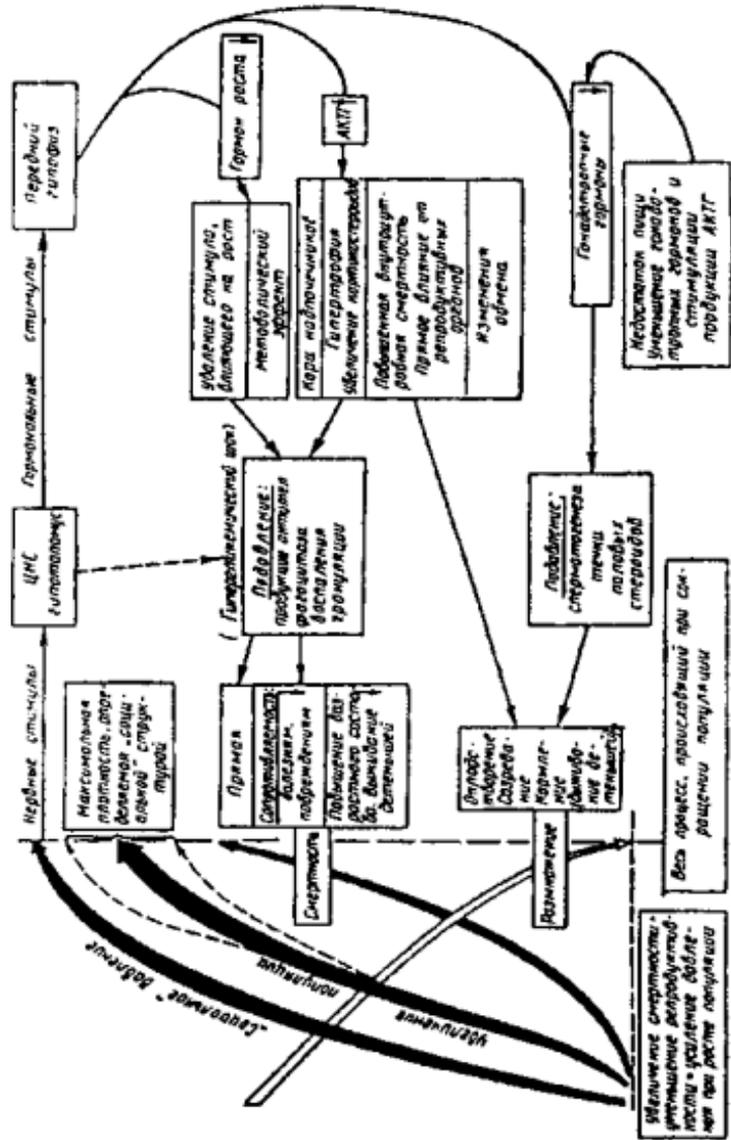


Схема регуляции численности особей в популяции [10]

Он противостоит экспоненциальному росту численности популяции, который в противном случае привел бы ее к гибели по причине перенаселенности биотопа. Прямым воздействием на систему саморегуляции численности популяции явилось чрезмерное увеличение ее плотности.

Таким образом, стресс, будучи по своей природе физиологической реакцией организма, способен воздействовать и на генетические механизмы. Это в конечном счете вызывает изменение не только численности популяции, но и ее структуры. В частности, повышенная плодовитость агрессивных самок ведет к увеличению их доли в популяции, сама же агрессивность имеет наследственную предрасположенность. Было показано также, что в условиях стресса растет доля гетерозиготных особей. Все это ведет к изменению генетической структуры популяции. С другой стороны, смертность особей от различного рода патологий, вызванных стрессом, связана с возрастом, что обуславливает изменение возрастной структуры популяции.

В неизменных условиях среды описанные выше механизмы в течение жизни многих поколений способны поддерживать сложившийся гомеостаз на организменном и популяционном уровнях. Спонтанно появляющиеся мутации, неблагоприятные для выживания популяции, будут элиминироваться естественным отбором, который в этих условиях выполняет стабилизирующую роль, обеспечивающую ее равновесие со средой. Но будучи стабильной, надорганизменная система сохраняет способность выходить из состояния равновесия, если произойдут стойкие изменения условий среды. Ведущая роль в этом процессе принадлежит генетическим системам популяционного уровня управления [13]. И опять же важное место здесь занимает стресс, вызванный резкой сменой условий существования, который повышает количество мутаций. Однако ведущую роль играют уже не соматические, а генеративные мутации, возникающие в клетках полового зачатка и половых клетках. Увеличение мутабельности в период стойкого изменения условий среды приобретает глубокий эволюционный смысл. Оно поставляет богатый материал для движущего отбора, благоприятствующего лишь одному направлению эволюции популяции. Стабилизирующие механизмы продолжают работать, но стабилизация генотипа происходит по отношению не к постоянным, а непрерывно изменяющимся внешним факторам. Популяция устойчиво движется вдоль траектории, задаваемой условиями среды (гомеорез).

Важную роль в эволюции играет повышение доли гетерозиготных организмов, о чем говорилось выше. Оно делает возможным появление гомозиготных по полезному признаку особей в количестве, достаточном для закрепления его (признака) в популяции.

Управляемость популяции в процессе эволюции, то есть способность ее на генетическом уровне быстро отслеживать изменение условий среды, зависит от степени мутабельности, повышающейся в период резкого их изменения, и темпа жизни, под которым в простейшем случае понимается скорость размножения, определяемая плодовитостью и частотой смены поколений. С увеличением значения этих показателей, а также повышением скорости развития и роста организмов возрастает темп (скорость) эволюции [14].

Придание окружающей среде функции управления живыми организмами кажется парадоксом. Однако не следует забывать, что возникновение жизни на Земле произошло лишь тогда, когда внешние условия стали благоприятными для этого, да и сама жизнь возникла из неживой материи при воздействии на нее абиотических факторов. С другой стороны, и биота затем произвела глобальные изменения на Земле, на что указывал в своих основополагающих работах В.И. Вернадский. Взять хотя бы создание с участием фототрофных организмов современной атмосферы с высоким содержанием кислорода.

#### **§ 4. Задачи управления надорганизменными системами**

Современная биота представлена сотнями тысяч видов животных, растений, микроорганизмов со множеством популяций внутри каждого из них. Еще большее число видов безвозвратно исчезло с лица Земли в ходе эволюции живого. Представители каждой популяции обладают множеством свойств, которые позволяют им существовать в самых разных условиях внешней среды. Под контролем последней формировались в процессе эволюции все эти свойства. Появившись в виде полезных мутаций первоначально у отдельных особей, благодаря наследственности и естественному отбору они впоследствии становились достоянием всех особей популяции (и вида).

Процесс формирования различных свойств у организмов занял очень много времени, повторить его невозможно, поэтому управление естественными популяциями должно быть направлено на рациональное использование уже имеющихся свойств. Поскольку особи – носители полезных для человека свойств – могут стабильно существовать и воспроизводить себя вместе с этими свойствами лишь в сообществах, практическая задача состоит в разработке и осуществлении способов обеспечения оптимальных условий для жизнедеятельности таких сообществ, для максимального проявления их полезных свойств.

Способы управления естественными и искусственными сообществами существенно различаются между собой.

Строго говоря, естественные сообщества в «чистом», первозданном виде на Земле в настоящее время отсутствуют, так как все живое в той или иной мере подвергается антропогенному воздействию, изменяющему свойства особей, структуру популяций, биоценозов и другие их признаки. Из представителей естественных сообществ непосредственно человек использует преимущественно различные виды растений и животных. К ним относятся древесные растения, растительность лугов, лекарственные, плодово-ягодные растения, грибы, водоросли и др. Из животных используются преимущественно объекты охотничьего и рыбного промыслов. Все эти организмы удовлетворяют потребности человека в продуктах питания, строительных материалах, лекарственном сырье, одежде и т.д. Микроорганизмы, беспозвоночные животные используются человеком опосредованно – они являются кормом для промысловых животных или живыми компонентами почвы (почвенные микроорганизмы, дождевые черви и др.). Особый класс естественных популяций, являющихся объектом управления со стороны человека, представлен вредителями полезных естественных сообществ, сельскохозяйственных растений и животных, сорняками.

Управление популяциями промысловых животных заключается в установлении рациональных норм добычи, обеспечивающих стабильное поддержание численности популяций или ее повышение. Поскольку многие из полезных свойств в максимальной мере проявляются у особей в определенном возрасте, управление сообществом должно обеспечивать такую его возрастную структуру, в которой бы преобладали особи с максимально выраженными полезными свойствами. Это относится и к поддержанию на достаточном уровне численности особей репродуктивного возраста, обеспечивающих воспроизводство популяций. Для животных, обитающих в пределах одного государства, указанные требования регламентируются соответствующими правилами охоты и рыбной ловли, предусматривающими время и нормы добычи, охрану нерестилищ, гнездовых и т.д. Для животных, совершающих миграции в пределах нескольких государств и в нейтральных водах, эти требования обеспечиваются посредством заключения международных соглашений.

Важными способами управления численностью популяций полезных животных являются поддержание на оптимальном уровне числа их хищников, подкормка животных в неблагоприятные периоды года, очистка загрязненных водоемов и т.д. При грамотном учете биологи-

ческих особенностей организмов и внешних условий может оказаться результативным управление составом биоценоза с помощью интродукции полезного вида животного.

В отличие от управления численностью полезных животных, борьба с вредными животными основана на максимальном снижении их численности. Она наиболее эффективна, если воздействие оказывается на репродуктивную часть популяции вредителей. Предпочтительными в борьбе с вредными видами животных являются биологические методы, основанные на взаимоотношениях типа «хищник – жертва» или «паразит – хозяин», где в роли жертвы или хозяина выступают вредители.

Управление естественными популяциями растений прежде всего заключается в охране и улучшении плодородия почв, например путем их дренирования, исключения длительного затопления, заболочивания, засоления, загрязнения, борьбы с водной и ветровой эрозиями и т.д. Проведение этих мероприятий предусмотрено земельным законодательством.

Важное место в сохранении численности лесных пород занимают соблюдение правил рационального лесопользования, а также борьба с вредителями деревьев (мышьями, личинками майского жука, большим сосновым долгоносиком, короедами, гусеницами большого соснового шелкопряда, непарного шелкопряда, растительными паразитами грибковой природы и др.), пожарами.

Искусственные надорганизменные системы состоят из самых разных организмов – бактерий, растений, животных. Большую долю среди них занимают организмы с измененным искусственным путем генотипом. Очень часто эти системы состоят из особей одного вида.

Популяции одноклеточных организмов – один из основных объектов биотехнологии. Выращивание микроорганизмов обычно ведется в специальных аппаратах – культиваторах – в строго контролируемых условиях. Управляемыми параметрами являются состав питательной среды, скорость ее протекания через аппарат, температура, кислотность и др. В результате культивирования микроорганизмов обычно получают продукты их ферментации или биомассу, имеющие самое разнообразное применение.

Наряду с монокультурами применяется совместное культивирование двух и более видов микроорганизмов. Смешанные популяции чаще всего используются для утилизации сложных субстратов, например, при получении биогаза из отходов сельского хозяйства, в системах биологической очистки воды, при силосовании кормов и др. Эти сообщества также относятся к числу управляемых. В примере с

биологической очисткой основным полезным продуктом является чистая вода (наряду с активным илом).

В биотехнологических системах наиболее полно выразился их искусственный характер. Искусственными являются как культивируемые объекты, так и условия культивирования. Для изменения свойств микроорганизмов используются сложнейшие методы генетической инженерии. Внушительные успехи биотехнологии в большой мере обусловлены особенностями ее объектов (относительной простотой их организации, малыми размерами, высокой скоростью роста и т.д.), а также возможностью удовлетворить с помощью технических устройств их непритязательные требования к условиям существования.

В рыбоводстве инкубационные аппараты используются для получения из искусственно оплодотворенных икринок личинок, которые затем содержатся в специальных водоемах, подкармливаются и окрепшими мальками выпускаются в естественные водоемы. Таким путем осуществляется расширенное воспроизводство ценных видов рыб, изменение структуры водных биоценозов. Этот же результат достигается и при акклиматизации рыб в новых условиях.

Сложной надорганизменной системой является прудовое хозяйство, где весь цикл (от вылупления мальков до получения товарной рыбы) проходит в контролируемых человеком условиях. Наряду с природными («дикими») особями в прудах выращивают выведенные путем искусственного отбора породы рыб, то есть используются генетические методы повышения продуктивности популяций. Так, широко используемый в рыбоводстве карп является одомашненной формой сазана, представленной рядом пород с различной структурой чешуйчатого покрова (чешуйчатый, зеркальный, голый, рамчатый). Прудовое хозяйство имеет отдельные нерестовые, выростные, зимовальные пруды, что позволяет в каждом из них независимо изменять условия и таким образом воздействовать на особей соответствующего возраста. С целью повышения продуктивности в рыбоводстве осуществляют физическую (внесение неорганических и органических удобрений) и механическую (подавление жесткой растительности, боронение ложа, углубление протоков и канав, выравнивание дна спускных водоемов) мелиорацию, оказывают химическое воздействие на водоемы (известкование, гипсование), изменяют структуру биоценоза путем введения в него продуктивных растительных беспозвоночных – организмов второго (после фитопланктона и бактерий) звена трофической цепи [7]. Существенное влияние на эффективность рыбоводства оказывает состояние естественной

кормовой базы рыб, вопросами формирования и управления которой занимается рыбоводная гидробиология.

Животноводство и растениеводство являются наиболее древними областями человеческой деятельности, поэтому, несмотря на сложность своих объектов, они достигли больших успехов в создании искусственных надорганизменных систем и управлении ими. В отличие от природных сообществ в сельском хозяйстве представители различных видов животных и растений, как правило, выращиваются раздельно, а трофическую связь между ними человек организует в форме соответствующего режима кормления.

При создании надорганизменных систем человек первоначально направлял свои усилия на отбор особей интересующего его вида, в наибольшей степени приспособленных к естественным условиям существования. Он по возможности обрывал связи этих особей с членами их биоценозов и путем одомашнивания налаживал новые связи с самим собой, формируя своего рода антропогенный биоценоз. Выращивая растения на обрабатываемых полях, животных – в специальных помещениях с регулярным кормлением, доением и т.д., человек изменял их условия существования, то есть создавал особый антропогенный биотоп.

Во всей этой деятельности человека просматриваются две тенденции: создание наиболее приспособленных к имеющимся климатическим и географическим условиям существования организмов и, напротив, создание условий их выращивания, позволяющих получить наибольший полезный эффект. Результатом первой тенденции явилось создание районированных сортов растений и местных пород животных. Содержание и выращивание таких организмов наиболее дешево и легко окупается при условии достаточно высокой их продуктивности. Управляющее воздействие человека в этом случае направлено только на организм (биоту). Вторая тенденция связана с выращиванием организмов, несвойственных данной местности и требующих особых условий, или генетически измененных особей с гипертрофированными в ущерб своему существованию полезными для человека функциями. Для таких организмов требуется разработка новых технологий выращивания и содержания, которые обычно дороги и могут окупиться только при условии высокой продуктивности организмов или особой ценности даваемого ими продукта. Управляющее воздействие на организмы в этом случае осуществляется через изменение условий существования (биотопа). Существует и промежуточный вариант управления, сочетающий улучшение про-

дуктивных качеств особей за счет изменения генотипа и относительно недорогие технологии их содержания.

В искусственных сельскохозяйственных популяциях человек не только организует содержание особей, но и в соответствии с экономическими требованиями управляет численностью и возрастно-половой структурой популяции, процессом ее воспроизводства.

Процесс улучшения важных для человека качеств животных и растений коснулся также природных популяций. Примером тому может служить заселение естественных водоемов улучшенными породами рыб. Ведутся работы по активной селекции и улучшению природных сообществ промысловых пушных зверей, птиц. Это касается и пород древесных растений в лесных хозяйствах. Классическим примером служит триплоидная осина, отличающаяся мощным ростом, высоким качеством древесины, устойчивостью против сердцевинной гнили. Эта новая форма нашла предпочтительное применение в спичечной промышленности [8].

Особую группу надорганизменных систем представляют человеческие популяции, входящие в состав единого вида – человек разумный (*Homo sapiens*). Современная численность вида превышает 6 млрд. человек. *Homo sapiens* является практически единственным видом, заселившим всю поверхность планеты. Более того, человек осваивает космическое пространство, недоступное другим живым существам.

Все население планеты делится на расы. Это деление произведено с учетом степени морфологического родства (по комплексу существенных признаков), географического распространения и имеющихся данных по формированию человеческих рас. Число различных рас превышает два десятка. В свою очередь они сгруппированы в три большие расы: экваториальную (австрало-негроидную), евразийскую (европеоидную) и азиатско-американскую (монголоидную), между которыми располагаются по две промежуточные расы. В целом же все человеческие расы связаны между собой целым рядом промежуточных типов, незаметно переходящих один в другой. Хотя принципы выделения рас у человека и подвидов у животных имеют некоторую аналогию, значение рас у человека иное, чем подвидов у животных.

Помимо расы, которая представляет собой совокупность людей, обладающих общностью физического типа, происхождение которого связано с определенным ареалом, различают нации. В нации людей объединяет общность языка, территории, экономической жизни и психологического склада [15].

Кроме рас и наций, существуют, как правило, более мелкие по численности группы людей, называемые популяциями. Обычно этим

термином пользуются в том или ином географическом контексте, говоря о популяции как о населении некоего города, местности, среды обитания. В генетике удобнее различать популяции в зависимости от распределения тех или иных генов, определив менделевскую популяцию словами Добржанского как «репродуктивное сообщество разнополых и перекрестно оплодотворяющихся особей, обладающих неким общим генетическим фондом» [16].

По анатомическому строению, функциям и биологическим потребностям человек имеет много общего с животными. Однако у него есть существенная особенность, принципиально отделяющая его от животных. Это – способность к разумной трудовой деятельности (умственной и физической).

Человеческие сообщества также имеют много общего с популяциями животных, может быть больше, чем нам этого хотелось. В межличностном общении человек полностью унаследовал, расширил и «очеловечил» все то, что существовало и существует в животном мире. Скромными выглядят наборы феромонов перед обилием ассортимента современной парфюмерии, брачные наряды животных – перед украшениями и разноцветьем модной одежды, их брачное поведение – перед свадебными обрядами людей. Как и у животных, у людей существует забота о потомстве, которая также ограничивается, как правило, узким кругом проблем и небольшим отрезком времени («вырастить, выучить, поставить на ноги»). При этом взрослое население без особой на то надобности все ускоряющимися темпами расточает природные ресурсы, в равной мере принадлежащие и всем будущим поколениям, обворовывает их. Сексуальные отношения, у животных связанные с воспроизведением себе подобных, превратились у человека по большей части лишь в источник удовольствия, которое можно купить за деньги. В отличие от животных, человек неизмеримо расширил ассортимент продуктов питания, превратив удовлетворение своих трофических потребностей в культ, как правило, не идущий на пользу здоровью. Более того, он развил в себе потребности, не существовавшие у животных, вредные (табакокурение, алкоголизм) и даже смертельно опасные (наркомания). Культ потребления, настойчиво навязываемый населению коммерческой рекламой, направлен на дальнейшее отвлечение творческих возможностей человека от духовной жизни, в сторону удовлетворения искусственно расширяемых, надуманных биологических (животных) запросов. И люди следуют по этому более легкому пути, поскольку получение удовольствия в биологической сфере требует меньшей затраты

труда, чем в духовной, которая является новым, свойственным только человеку видом деятельности.

Отношения между людьми в человеческой популяции (и людей с окружающей средой) регламентированы нормами морали и нравственности, а также уголовным кодексом, в котором скрупулезно представлены «расценки» наказаний на различные виды преступлений. Существуют и соответствующие структуры, поддерживающие выполнение этого правопорядка.

Биоэкологические отношения человека ограничиваются преимущественно сельскохозяйственными растениями и животными, хотя в сфере его интересов находятся и естественные популяции. Однако это не значит, что человек, который ест куриную лапу, до этого поймал курицу, как это имеет место в животном мире. Просто между людьми возникли разделение труда и товарно-денежные отношения – сугубо человеческое приобретение. К числу таких приобретений относятся и войны – жестокое и массовое истребление особей своего вида, напоминающее каннибализм (хотя и он еще встречается среди людей). В отличие от животных, истребление часто совершается без непосредственного контакта нападающего и жертвы, когда убийца не знает, кого конкретно он убивает.

Как и в животных популяциях, люди в человеческих сообществах рождаются и умирают.

Этот далеко не полный список животного наследия человека, гипертрофированного усилиями того же человека, по-видимому, дает основание говорить о преобладании в современном **человеческом** обществе **животного** начала, как ни прискорбно это осознавать.

В отличие от животных, в человеческом обществе возник новый канал межличностного общения – язык. Он является социальным средством хранения и передачи информации, важным средством управления человеческим поведением, то есть выполняет кибернетическую функцию. В мире существует свыше 2,5 тысяч языков, что создает трудности в общении людей. Делаются попытки преодолеть эти языковые барьеры. Кроме естественных языков, позднее появились и специальные языки (математический, алгоритмические, программирования и др.), которые также выполняют информационную функцию.

Человеческое общество чрезвычайно структурировано. Оно разделено по имущественному, национальному, половому, возрастному, религиозному, партийному, профессиональному и прочим признакам. Эти группы не изолированы, между ними существуют многообразные связи различной природы. Такая структурированность создавалась и усложнялась в течение всего периода развития человеческого обще-

ства. Каждое государство, отгородившись от всего мира границами, внутри этого «компартамента» осуществляло свой «натурный эксперимент» по выбору оптимального варианта общественного устройства. Человечество пережило ряд крупных общественно-экономических формаций, а оптимальный вариант общественного устройства до настоящего времени еще не найден. Одним из основных вопросов, который разрешался при смене различных формаций и режимов, был вопрос о власти. А власть – это инструмент управления обществом. Таким образом, человеческое общество представляет собой сложную саморазвивающуюся систему, состоящую из индивидов со свойствами животного и разумного существ. Власть глубоко иерархична, по государственной линии она разветвляется от федеративного до местного уровня. По производственной линии она дробится от министерского уровня до предприятий и бригад, а в армии – до взводов и отделений. Управление, естественно, осуществляется с участием как прямых, так и обратных связей. В странах с тоталитарным режимом (и в армейских структурах) преобладает прямая связь, в демократических государствах имеет место равновесие между этими видами связи. Любопытно, что помимо самой системы власти существуют различные системы формирования властных структур.

Возникает естественный вопрос: какая же задача стоит перед системами управления обществом? Прежде всего власть должна установить жизненные приоритеты человеческого общества (и отдельного человека). Такими приоритетами не могут быть задачи удовлетворения безгранично возрастающих материальных потребностей людей. Ориентация на них приведет человеческое общество вначале в тупик, а затем к гибели. Человеческий организм имеет определенный набор физиологических потребностей, которые позволяют поддерживать его в режиме оптимального функционирования, остальное, как говорится, от лукавого. Конечно, помимо рационального питания, человек должен иметь нормальное цивилизованное жилище, хорошую одежду, обувь, удобный транспорт, возможность качественного отдыха, лечения, интересную работу, социальную защищенность. Остальную же часть усилий он должен направлять на свое духовное развитие, познание окружающего мира и поиски своего места в нем, на дальнейшее освобождение от болезней, старости, власти непредвиденных обстоятельств и т.д. И никакие ссылки на нерешенность основной философской проблемы о смысле человеческого бытия не могут служить основанием для пессимистических выводов о бессмысленности человеческой жизни, отказа от духовного развития людей.

Эти проблемы общие для населения планеты, поэтому усилия власти должны быть направлены на объединение всех людей для их решения.

К числу приоритетных принадлежит, естественно, и проблема взаимоотношения человека с окружающей природой. Человек изменял и, конечно, будет дальше изменять свое окружение, это – жизненная необходимость развивающегося общества. Однако при этом нужно прилагать все усилия к сохранению многообразия организмов, к сохранению генофонда биоты. В противном случае нашим потомкам придется изучать зоологию и ботанику по иллюстрациям из многотомной Красной книги. Каждый генотип уникален, и даже если люди в будущем научатся конструировать их искусственным путем, создать приспособленный к конкретным условиям организм будет, как минимум, очень сложно, а может быть и невозможно. Ведь основная часть затрат материи, энергии и времени в процессе эволюции уходила не на получение различных вариантов организмов (мутации возникают быстро), а на испытание великого множества таких организмов в реальных условиях, на их «подгонку» к этим условиям, называемую естественным отбором. Поэтому ко всему, что создала Природа в процессе длительной эволюции, нужно относиться крайне бережно, стремиться ничего не растерять из ее сокровищ.

И, конечно, власть должна четко увязывать свою демографическую политику с материальными возможностями общества, которые, в частности, зависят также от бережного использования природных ресурсов.

## ГЛАВА ВТОРАЯ

---

### САМОРЕГУЛЯЦИЯ И УПРАВЛЕНИЕ В ПРИРОДНЫХ СООБЩЕСТВАХ

#### § 1. Возникновение жизни на Земле

В вопросе о возникновении жизни на Земле существуют различные точки зрения, которые практически невозможно подтвердить фактами. Аргументами в пользу той или иной из них обычно служат косвенные данные: результаты натуральных лабораторных экспериментов с имитацией предполагаемых условий, которые существовали на Земле в период возникновения жизни, теоретические соображения, термодинамические расчеты химических процессов и др. Наибольшее число сторонников имеет точка зрения, которая связывает возникновение жизни на Земле не с заносом на нее латентных форм простейших организмов из космоса, а с зарождением живой материи из неживого вещества непосредственно на нашей планете.

На основании анализа существующих моделей формирования Земли были предложены три основных варианта газового состава первичной атмосферы. Общими компонентами для них являлись метан и вода. Восстановительная атмосфера дополнительно содержала много аммиака и водород, слабоокислительная – мало аммиака, углекислый газ и азот, нейтральная – азот. В лабораторных условиях газовые смеси, содержащие разные концентрации названных компонентов, подвергались различным физическим воздействиям, которые, как полагают, оказывали влияние на первичную атмосферу (ионизирующее излучение, ультрафиолетовые лучи, электрические разряды, высокая температура и др.).

В 1950 г. Кальвин (M. Calvin) облучил ионами гелия с энергией 40Мэв, генерируемыми в 1,5-метровом циклотроне, газовую смесь, содержащую углекислый газ, воду и водород. Были получены такие органические соединения, как муравьиная кислота и формальдегид, последний является предшественником биополимеров. Позднее он подверг электронной бомбардировке, моделирующей распад калия-40 в земной коре, атмосферу, содержащую аммиак, водород, воду и метан. Очень велик был выход циановодорода (HCN), в значительных количествах образовывались аденин (HCN)<sub>5</sub>, имидазол, мочеви-

на и молочная кислота; кроме того, были выявлены некоторые аминокислоты [1].

В 1953 г. Юри (H.C.Urey) и Миллер (S.L.Miller) подвергли смесь метана, аммиака, водорода и воды действию электрических разрядов. Впервые с помощью такого эксперимента среди полученных продуктов были идентифицированы аминокислоты (глицин, аланин, аспарагиновая и глутаминовая кислоты). В экспериментах Грота (N.E.Groth), Вейсенхоффа (H.V.Weysenhoff), А.Н.Теренина путем воздействия коротковолновых ультрафиолетовых лучей (короче 185 нм) на смеси газов первичной атмосферы Земли ( $\text{NH}_3$ ,  $\text{CH}_4$ ,  $\text{H}_2\text{O}$ ,  $\text{CO}$ ,  $\text{CO}_2$ ) были получены альдегиды и аминокислоты.

Фокс (S.W. Fox) пропускал газовую смесь (метан, аммиак, вода) через горячую ( $950^\circ$  и  $1050^\circ\text{C}$ ) трубку, заполненную кремнеземом или глиноземом. Был получен большой набор аминокислот. Кальвин полагает, что на первичную атмосферу могла действовать энергия, порождаемая ударами метеоритов о воздух и земную поверхность. При вхождении в атмосферу метеорита со сверхзвуковой скоростью создается давление в тысячи атмосфер и температура в тысячи – десятки тысяч градусов. При ударе о земную поверхность температура и давление в атмосфере также достигают высоких значений. Все это ведет к образованию в конечном счете целого ряда органических соединений [1].

Румынские ученые Симионеску (C.I.Simionescu) и Денеш (F.Denes) предложили низкотемпературную модель происхождения живого [2], согласно которой основным источником энергии, инициировавшим первоначальные химические процессы, была холодная плазма (четвертое агрегатное состояние материи), вызывавшая образование активных частиц – радикалов в газовой фазе при низком атмосферном давлении (1–10 мм рт.ст.). Основными компонентами первичной атмосферы были, по мнению авторов, метан, аммиак и вода. Рекомбинация активных частиц на матрицах (например, апатитах) привела к образованию макромолекулярных соединений и далее к протобиополимерам, «выживанию» которых способствовало наличие на планете обширных поверхностей с низкой ( $-50$  –  $-60^\circ\text{C}$ ) температурой (например, замерзшего первичного океана). В экспериментах на установке, моделирующей эти условия, авторы получили соединения полипептидного, полисахаридного и липидного типов. В продукте реакции были выявлены порфириновые пигменты, а после кислотного гидролиза его – основания (аденин, гуанин, гипоксантин и цитозин). Получение в модельных синтезах незначительного количества биомономеров (аминокислот, сахаров, оснований и т.д.), по мнению ав-

торов, свидетельствует о том, что протобиополимеры предшествовали соединениям с малой молекулярной массой в хронологии их возникновения. Последние образовались в процессах гидролиза и расщепления протобиополимеров. Ионизация атмосферы (получение холодной плазмы) в установке румынских ученых осуществлялась с помощью высокочастотного генератора (13,6 МГц), в естественных условиях это происходило под действием корпускулярного и электромагнитного излучений, пронизывающих первичную атмосферу.

Независимо от вида модели сразу (в случае с холодной плазмой) или путем химического связывания друг с другом исходных малых молекул (в большинстве других теорий) образовались макромолекулы различного типа (полипептиды, полисахариды, липиды и др.), способные формировать мембранные структуры с каталитическими, сократительными и другими свойствами. Все это привело в конечном счете к появлению в водах первичного океана протоклеток, которые могли размножаться, то есть воспроизводить себе подобные простейшие одноклеточные организмы. Благодаря этому свойству они заселяли определенные участки океана, вступая в различного рода отношения с такими же или другими одноклеточными организмами [3]. Таким образом, живое с момента своего возникновения существовало в форме надорганизменных систем – сообществ организмов.

## **§ 2. Основные направления формирования надорганизменных систем**

Считается, что уже у самых примитивных организмов, возникших миллиарды лет назад в водах Мирового океана, носителем информации, позволившим многократно тиражировать их копии, была нуклеиновая кислота. Однако она способна не только к репликации, обусловившей появление основного свойства живого – возможности самовоспроизведения, но и к изменчивости под действием различных физических и химических факторов. Благодаря этому в результате естественного отбора появилось видовое разнообразие первичных сообществ, основанное на различии в трофических потребностях, скорости роста, степени приспособленности к конкретным условиям среды обитания и др. Так возникли многовидовые сообщества и определенные взаимоотношения между ними.

При отсутствии лимитирования по питательным субстратам и жизненному пространству в начальный период развития жизни, по видимому, отсутствовала внутривидовая конкуренция, а взаимоотношения между видами носили характер нейтрализма. Однако по

мере истощения питательных субстратов между видами со сходными трофическими потребностями возникала конкуренция, носившая характер соревнования, которая вела к снижению численности или вытеснению медленно растущих организмов быстро растущими, более устойчивыми к неблагоприятному действию внешних факторов. В случае, если организмы одного вида выделяли вещества, отрицательно действующие на рост организмов другого вида (аменсала), возникало широко распространенное в мире современных микроорганизмов взаимодействие, называемое аменсализмом. По-видимому, имели место случаи и такого взаимодействия, когда организмы одного вида (хозяина) повышали скорость роста организмов другого вида (комменсала). В случае с примитивными организмами ранней биосферы такого рода взаимодействие (комменсализм) могло иметь место, например, если одно из выделяемых веществ хозяина являлось субстратом для комменсала или улучшало его среду обитания. В борьбе за существование у примитивных организмов, вероятно, имело место взаимоотношение хищник-жертва. Косвенно об этом свидетельствуют встречающиеся у современных одноклеточных взаимоотношения паразит-хозяин и хищник-жертва. Так, некоторые виды бактерий рода *Bdellovibrio* являются факультативными внутриклеточными паразитами бактерий-хозяев (псевдомонад, энтеробактерий и др.). К числу инфузорий-хищников, в частности, относятся дидинии, которые питаются инфузориями туфельками. Достаточно широко у современных одноклеточных представлен мутуализм. В мире микробов можно найти многочисленные случаи синтрофии – взаимного снабжения необходимыми веществами (*Desulfovibrio* с *Chromatium*, *Mucor ramannianus* с *Rhodotorula rubra*, лишайники и др.). Наряду с эктосимбиозом имеет место и эндосимбиоз. Так, зеленая водоросль *Chlorella* может включаться в цитоплазму инфузории *Paramecium bursaria*, цианобактерия *Cyanocyta* – в простейшее *Cyanophora*. Эти факты (совместно с другими) дали основание Л. Маргулису создать симбиотическую теорию происхождения эукариотической клетки. Последняя, согласно этой теории, представляет собой сложную структуру, состоящую из некогда самостоятельных прокариотических клеток, находящихся в симбиотических отношениях друг с другом в пределах общей клеточной мембраны. Так, пластиды зеленых растений, по его мнению, происходят из клеток симбиотических водорослей, митохондрии возникли из некой азробной бактерии, ядро, возможно, также представляет собой эволюционный рудимент какого-то внутриклеточного симбионта, который с течением времени утратил

большую часть своей цитоплазмы, а клетка-хозяин сохранила свою цитоплазму, но утратила наследственный аппарат [4].

Исторические корни рассмотренных взаимоотношений между организмами уходят в тот период времени, когда на Земле еще не существовала жизнь, а имелись лишь ее предшественники – многочисленные неупорядоченные химические реакции. Легко обнаружить, что между участниками различных реакций существовали отношения, принципиально сходные с нейтральностью, конкуренцией и др., небезразличные для последующей эволюции живых существ.

Каждый вид взаимоотношений выполняет свою роль в функционировании надорганизменных систем. Конкуренция способствует появлению более жизнеспособных организмов, стимулирует заселение ими новых территорий, что в ряде случаев может привести к смене конкурентных отношений между двумя видами, обитающими на общей территории, нейтральными после переселения одного из конкурирующих видов на новую территорию. Сходным образом обстоит дело и с аменсализмом. Комменсализм способствует более полной утилизации веществ, недоиспользованных хозяином. Мутуализм позволяет благополучно существовать двум видам организмов в условиях, при которых каждый из них по отдельности не смог бы выжить или влачил жалкое существование. Хищники ускоряют смену поколений своих жертв, интенсифицируют непрерывный кругооборот живого вещества биосферы. Одновременно они выбраковывают среди своих жертв неполноценные особи, регулируют численность популяций жертв.

Возникновение эукариотической клетки менее 1 млрд. лет назад создало предпосылки для появления в позднем протерозое первых многоклеточных организмов.

Таким образом, с момента возникновения первых клеток (между 3 и 4,6 млрд. лет тому назад) до появления первых многоклеточных организмов биота нашей планеты была представлена одноклеточными организмами, обитающими в водной среде. Поскольку физические и химические условия (температура, освещенность, течение, приливы и отливы, характер грунта, солевой состав, насыщенность газами и др.) водной среды, в которой обитали организмы, различались как по вертикали, так и по горизонтали, произошло пространственное разграничение сообществ организмов в зависимости от степени их приспособленности к конкретным комплексам условий. Внутри сообществ, между сообществами, а также между ними и их биотопами сформировались устойчивые пути обмена веществом и энергией (особенно после появления фототрофных организмов), обеспечившие биоте возможность дальнейшей эволюции.

С появлением многоклеточных организмов увеличились их приспособительные возможности, позволившие вначале растениям, а затем животным выйти на сушу и заселить ее, сформировать новые биоценозы. Последующее освоение крылатыми беспозвоночными и птицами воздушного пространства завершило экспансию живого в новые, ранее безжизненные пространства, существенно расширив границы биосферы.

На примере с выходом растений на сушу наглядно выступает управляющая роль внешней среды в развитии биосферы. В конце силурийского периода (силура), приблизительно 400 млн. лет тому назад, спокойное развитие водорослей было нарушено крупным внешним вмешательством – большой геологической революцией. В результате горообразовательных процессов так называемой каледонской складчатости со дна бывших морей стали подниматься новые горные массивы и материки. Многие морские водоросли оказались в озерах и болотах, все более и более опресняющихся и высыхающих. Так начался переход растений на сушу, и вся дальнейшая эволюция наземных растений, подробно описанная в соответствующей литературе, происходила под направляющим влиянием динамично изменяющихся условий внешней среды, в наиболее жесткой форме проявившихся на суше. За сравнительно короткий отрезок времени растительный мир обогатился таким количеством видов, которое намного обогнало число видов водорослей, формировавшихся в течение более длительного периода в достаточно стабильных условиях Мирового океана. Внешние условия с помощью естественного отбора, используя присущую живым организмам биологическую изменчивость, подобно скульптору превращали примитивный исходный материал (морские водоросли) в богатые формами наземные растения, которые в процессе эволюции чутко откликались на каждое изменение условий среды появлением новых структур, органов, приспособительных механизмов.

Из животных первыми вышли на сушу какие-то беспозвоночные, однако сведения о них крайне скудны. О пионерах суши среди позвоночных и формировании у них механизмов, обеспечивших наземный образ жизни, известно гораздо больше. Первыми позвоночными, способными к длительному существованию в условиях суши, были земноводные. Свою родословную они ведут от кистеперых рыб. Непосредственная причина появления земноводных в конце следующего за силуром девона та же, что и у наземных растений. Необходимость передвигаться по дну высыхающих водоемов в другие, еще невысохшие, направляла естественный отбор на сохранение тех представи-

телей кистеперых предков земноводных, которые обладали лучшей приспособленностью к жизни на суше. Их эволюция шла по пути перехода от жаберного дыхания к легочному, изменения плавников в конечности, пригодные для хождения, изменения кровообращения в связи с новым способом дыхания и т.д. Однако «закрепиться» на суше земноводные и следующие за ними рептилии, птицы, млекопитающие не смогли бы без наличия наземной растительности, появившейся как следствие резкого изменения внешних условий за 50 млн. лет до возникновения первых земноводных. Отставание в освоении суши растительных организмов от растений явилось, по-видимому, одной из причин «кризиса перепроизводства» растительной массы, из которой в карбоне образовались залежи каменного угля, обеспечившие в течение многих веков выживание человечества и технический прогресс.

Как и в Мировом океане, на суше условия существования всюду разные, вследствие чего сформировались природные зоны с характерными для них видами растений и животных, которые в процессе коэволюции взаимно приспособились друг к другу. Коадаптация и возросшее видовое разнообразие наземных организмов существенно повысили устойчивость биосферы. Важное место в коадаптации животных, особенно высших позвоночных, занимают поведенческие реакции, которые стали важным дополнением к морфофизиологическим механизмам приспособления организмов к условиям жизни. Это связано с устойчивой тенденцией в эволюции позвоночных – цефализацией – увеличением отношения массы головного мозга к массе тела животных.

Условия жизни организмов на суше более суровы и динамичны, чем в водах Мирового океана. Периодически происходит изменение климата, в широком диапазоне изменяются его параметры, нередко геологические катаклизмы. Все это порою приводит к вымиранию отдельных видов и более крупных таксономических групп организмов. Однако благодаря многообразию связей, выработавшихся в процессе коадаптации организмов, биосфера сохраняет свою жизнеспособность, заменяя выбывшие звенья новыми, приспособленными к изменившимся условиям среды.

Появление нового вида – *Homo sapiens* – одного из многих сотен тысяч видов организмов, населяющих нашу планету, ознаменовало начало нового этапа в эволюции биосферы, который придется пройти ей вначале под мощным стихийным, а затем, вероятно, под разумным управляющим воздействием человеческого сообщества.

### § 3. Системообразующие факторы популяций и саморегуляция

С момента своего возникновения и до настоящего времени биосфера не являлась средой, в которой равномерно распределены организмы всех существующих видов. Каждая популяция, биоценоз занимают определенное пространство (биотоп), в границах которого некоторые силы удерживают организмы, не давая им «раствориться» во всем объеме биосферы.

К числу таких сил, выполняющих роль системообразующего фактора, прежде всего относится комплекс условий среды, необходимых для проявления жизнедеятельности. Важнейшую, но не всегда достаточную роль среди этих условий играет наличие пищи. Протоклетки, образовавшиеся в период возникновения жизни на Земле, вероятно, не обладали способностью к активному передвижению в пространстве. Их перемещение в водной среде представляло собой хаотическое броуновское движение. Важную роль играли и течения. Достигнув участка, где условия среды не удовлетворяли их потребностей, протоклетки погибали. Так создавались границы пространства, занимаемого популяцией конкретного вида простейших организмов. Впоследствии у них появились различные виды рецепции и способность к активной локомоции. Это позволило посредством таксисов находить благоприятные биотопы и не выходить за их пределы, что существенно снижало гибель организмов. У многих современных позвоночных животных с их совершенными системами ориентации в пространстве такие перемещения (миграции) в области с благоприятными для жизни условиями обычно носят регулярный характер и совершаются на расстояния, нередко измеряемые тысячами километров.

Границы обитания животных с узкоспециализированным рационом определяются наличием требуемого вида пищи. Так, австралийские коала, питающиеся исключительно листьями эвкалиптов, обитают только там, где растут эти деревья, а большая азиатская панда встречается там, где растет бамбук. Некоторые виды пресноводных рыб, например голец (*Nemachilus barbatulus*), нуждаются в высокой концентрации растворенного в воде кислорода. По этой причине гольцы обитают в верховьях ручьев, где вода, бурля между камней, насыщается кислородом. У других животных связь с местообитанием оказывается более сложной. Так, местообитание белого полярного медведя должно включать целый комплекс условий: наличие холодной воды, соответствующей пищи (тюленей, молодых моржей, рыбы,

выброшенных на мель китов) и дрейфующих льдов. Там, где отсутствует хотя бы одно из этих условий, белые медведи не водятся [5].

При наличии всех подходящих условий границы популяции одного вида (или нескольких видов) могут сужаться вследствие отрицательного действия организмов другого вида (аменсализм). Например, растения рода орех (*Juglans*) подавляют вокруг себя рост многих растений с помощью химического соединения юглон, которое из корней, с опадающей скорлупой или вымываясь из листьев осадками попадает в почву [6]. При конкуренции имеет место взаимное стремление конкурирующих видов различными способами вытеснить друг друга с общей территории, ограничить численность своего конкурента. В отличие от аменсалов, притесняемых другими видами, комменсалы расширяют границы своего местообитания благодаря положительному воздействию со стороны организмов-хозяев. Такое одностороннее «привязывание» комменсалов к местообитанию хозяев наблюдается у некоторых рыб, выработавших иммунитет к ядовитым выделениям медуз и актиний, благодаря чему они укрываются между пальцами этих кишечнополостных от хищников. У льва имеется целый ряд комменсалов (гиены, шакалы, птицы-падальщики), питающихся объедками, которые оставляет этот хищник [6].

Обоюдное «привязывание» местообитаний популяций имеет место при мутуалистических отношениях. Примеры тому – травяные тли и «пасущие» их муравьи; цветковые растения и опыляющие их насекомые; лишайники (взаимовыгодное сожительство водоросли и гриба); бобовые растения и обитающие в их ризосфере азотфиксирующие бактерии.

Хищники связаны со своими жертвами односторонними трофическими взаимоотношениями.

Внутри отдельного вида действуют силы как объединяющие особи, так и препятствующие их тесному сближению. С появлением полового процесса возникла необходимость в периодических контактах между особями одного вида. В ходе эволюции неизмеримо усложнилось как в морфо-функциональном, так и в поведенческом отношении половое размножение организмов. Эти контакты стали длительными и устойчивыми, поскольку они не ограничиваются совокуплением, а перерастают затем в вынашивание, выкармливание и обучение потомства, то есть в те действия, которые называются заботой о потомстве. К сближению особей одного вида обязывает необходимость в коллективном противостоянии своим врагам, более успешная охота объединенных хищников на свои жертвы. В ряде случаев животным легче переносить неблагоприятные условия внешней среды, объе-

динившись в большие группы. Так, суровые зимы Антарктиды императорские пингвины переносят, образуя многочисленные плотные колонии, что позволяет экономить тепло за счет уменьшения общей поверхности, соприкасающейся с холодным воздухом. При этом пингвины, находящиеся на периферии колонии, периодически перемещаются вглубь ее, заменяясь особями, вышедшими изнутри колонии.

Внутривидовая конкуренция, напротив, удерживает особи популяции на некотором расстоянии друг от друга. Например, в противоположность колониально гнездящимся птицам, обитающим в местах с богатыми кормовыми ресурсами, одиночно гнездящиеся птицы в большинстве случаев имеют более или менее выраженный индивидуальный участок. На нем они располагают гнездо и здесь же собирают корм для себя и птенцов. Поскольку кормовые продукты на таких участках обычно находятся в рассеянном состоянии, площадь, которую занимает одна семья, может достигать нескольких гектаров. Гнездовые участки разных пар в той или иной мере отграничены друг от друга, а у ряда видов они охраняются «хозяевами» от вторжения чужих особей своего или другого вида.

Существуют и другие факторы, с одной стороны, объединяющие отдельные особи в популяции, а популяции – в биоценозы, с другой – создающие определенные границы между популяциями и сообществами, формирующие структуру надорганизменных систем различного иерархического уровня.

Связь между членами популяции и популяциями сообщества, а также между сообществами низких рангов биотическая, непосредственно и легко выявляется. Между удаленными друг от друга крупными экологическими системами, например биомами, наряду с биотической связью существует и абиотическая, опосредованная через неживые компоненты биосферы. Биотическая связь осуществляется посредством периодических и непериодических миграций, нашествий перелетной азиатской саранчи и др. Абиотическая связь реализуется через общие компоненты среды обитания (атмосферу, гидросферу) и проявляется путем участия экосистем в формировании климата. Существование такой связи наглядно проявляется, когда одна из экосистем исчезает и происходит резкое изменение условий существования других экосистем. В качестве примера можно привести последствия сокращения лесов. Они являются одним из важнейших факторов регулирования климата и баланса воды в природе. За последние 10 тыс. лет на земном шаре вырублено 2/3 всех лесов, преимущественно в наиболее населенных районах. А. Гумбольдт писал: «Человеку предшествуют леса, – его сопровождают пустыни». Сахара и песчаные пустыни

Средней Азии в значительной степени обязаны своим происхождением деятельности человека, беспощадно вырубавшего и выжигавшего некогда существовавшие в этих районах леса. Хищническому уничтожению при помощи топора и огня подвергли леса Северной Америки колонизаторы. Все это ведет к катастрофическим последствиям: сокращению водоносности рек, высыханию озер, засухам, эрозии почв, пыльным бурям, наводнениям от вешних и ливневых вод, селевым потокам в горах, появлению пустыней, ухудшению климата, который становится более сухим и континентальным. Напротив, лесные полосы и лесопосадки различного назначения (водоохранные, полезащитные, приовражные, закрепляющие пески, садозащитные и др.) ослабляют негативные последствия, связанные с истреблением лесов в прошлом. Государственные лесополосы (ширина 30-100 м, состоят из 2-6 полос с расстоянием между ними 300 м, протяженность – сотни километров) способны оказать влияние на климат местности на значительные расстояния, повышая влажность воздуха в жаркое время и уменьшая скорость ветра, препятствуя сдуванию снега с водоразделов. Садозащитные полосы, кроме того, служат местом гнездования полезных птиц, собирающих насекомых в саду [21].

Рассмотренные системообразующие факторы, как правило, играют существенную роль в процессах саморегуляции популяций и сообществ. Даже такие «неодушевленные», абиотические явления, как погода, климат, смена времен года, напрямую способны вызвать на суше массовые миграции и спячку особей различных видов, стимулировать или тормозить их размножение, влиять на рост растений, а через них, опосредованно, на численность растительоядных и плотоядных животных. Сезонные изменения температуры, освещенности имеют место и в водоемах. Так, средний размах колебаний температуры поверхностных слоев в течение года в море составляет около 10°, а в пресной воде – около 25°. Благодаря этому в водах умеренных областей, как и на суше, можно ясно наблюдать времена года – весну, лето, осень и зиму. Разница с сушей проявляется только в том, что в водных бассейнах в поверхностных слоях времена года наступают позднее, чем на воздухе, а в глубинных слоях часто и намного позднее, чем в поверхностных. Сезонные изменения температуры воды зимой вызывают вынос с глубины на поверхность минеральных веществ, которые более или менее равномерно распределяются в верхних 500 метрах. По мере увеличения продолжительности дня температура воды поднимается, освещенность возрастает и создаются условия, благоприятные для развития растений. Если в воде уцелели клетки или покоящиеся споры от прошлого сезона,

происходит бурное размножение водных растений. В Арктике и Антарктиде наблюдается феноменальное цветение диатомовых, когда при весеннем таянии льдов освобождаются вмерзшие споры. С приходом весны верхние слои воды постепенно прогреваются и, будучи более легкими, парят над более плотными холодными водными массами, создавая тонкий слой температурного скачка (термоклин), разделяющий теплые и холодные слои. Происходит расслоение воды, и ее вертикальное движение прекращается. Теперь питательные вещества уже не могут поступать из глубины, и растительные клетки быстро выедаются животными. Растительная масса в течение лета сильно уменьшается. Осенью снова происходит перемешивание воды, термоклин разрушается, и к поверхности вновь поднимаются питательные вещества. Света для фотосинтеза еще достаточно, и наступает второй максимум цветения воды. Однако дни становятся короче, и количество растений снова убывает. Протоплазма растений может сгущаться, покрываться плотной кремнистой оболочкой, образуя покоящуюся спору; жизнь клетки замирает до наступления более благоприятных условий [7].

Температура влияет также на рост животных, в том числе водных. Они медленнее растут, реже размножаются и менее подвижны в холодной воде. У целого ряда пресноводных планктических организмов (водорослей, жгутиковых, ряда коловраток и ракообразных) наблюдаются сезонные изменения формы и размеров тела – цикломорфоз. До того момента, пока не было установлено явление цикломорфоза, каждая сезонная форма описывалась как самостоятельный вид; учение о цикломорфозе свело к двум видам прежнюю сотню видов ветвистоусых раков босмин и к одному или двум видам более ста видов дафний [8].

Сезонные изменения температуры воды влияют на качественный и количественный состав планктических организмов.

Помимо температуры и освещенности, существенное влияние на жизнь гидробионтов оказывают растворенные в воде соли, газы и кислотность водоемов, а также движение воды.

Большинству рыб свойственны активные миграции, когда их передвижение осуществляется по определенному пути и сопровождается затратой энергии, зачастую очень значительной. Основными типами миграции являются нерестовые (от мест зимовки или откорма к нерестилищам), нагульные (от нерестилищ или мест зимовки к местам откорма) и зимовальные (из районов откорма или нереста в районы зимовки). Каждый из этих типов миграции обусловлен определенными требованиями организма в тот или иной период жизненного цикла. Поэтому начало миграции определяется как внешними фактора-

ми, так и подготовленностью организма к изменению условий жизни (упитанностью, содержанием жира, состоянием зрелости гонад) [9].

Не менее эффективно на состояние популяций сказываются и биотические факторы, в частности рассмотренные выше типы межвидовых взаимоотношений.

Как абиотические, так и биотические факторы сказываются на таких важнейших показателях жизнедеятельности популяций, как рождаемость, смертность, численность (плотность), половой и возрастной состав и др., а применительно к биоценозам – на их видовом составе. Каждая конкретная популяция не является пассивно воспринимающей эти воздействия системой, она активно реагирует на них с помощью различного рода приспособительных механизмов, выработавшихся в процессе эволюции и коэволюции. В этом и проявляется саморегуляция популяций и их сообществ. Реагирование может основываться как на физиологических, так и на поведенческих механизмах, включающих отрицательные и положительные обратные связи.

#### **§ 4. Некоторые механизмы разногодичной изменчивости популяций и сообществ**

Если в аналитических моделях возможно достижение популяциями или сообществом стабильного состояния равновесия, то в реальной жизни на фоне непрерывно изменяющихся условий среды постоянно происходят колебания различных параметров надорганизменных систем, являющиеся результатом реагирования их систем саморегуляции на внешние воздействия. Такие колебания имеют место как в животных, так и в растительных популяциях.

Кратковременные разногодичные колебательные изменения компонент экосистем объединены понятием «флуктуационная изменчивость» в отличие от необратимых сукцессионных изменений [10]. Эти изменения сообществ давно привлекали внимание исследователей (например, теория популяционных волн С.С. Четверикова или теория подвижного равновесия А.А. Еленкина и А.П. Ильинского), и сейчас можно говорить о том, что описаны практически все основные механизмы колебаний отдельных популяций и сообществ в целом. Наиболее удачными из классификаций типов разногодичной изменчивости представляются классификация флуктуаций Т.А. Работнова [10] и классификация Ю. Одума [11]. В соответствии с причинами возникновения флуктуаций Т.А. Работнов различает следующие пять типов для растительных сообществ: экотопические, антропогенные, зоогенные,

фитопаразитарные и фитоциклические (последний тип флуктуаций следует расширить за счет фитоценоциклических изменений, связанных со взаимодействиями между растениями). Кроме того, колебательный характер носят и некоторые необратимые изменения растительности – в частности, циклические сукцессии [10]. Поэтому классификацию флуктуаций Т.А. Работнова в дальнейшем будем применять к колебательным процессам фитоценоциклических систем вне зависимости от величины временных интервалов между соседними колебаниями. Ю. Одум различает метеорологические (климатические) колебания, колебания в результате взаимодействия популяций, взаимодействия трофических уровней и случайные флуктуации. Последний тип в той или иной степени присутствует во всех других типах колебаний, и поэтому целесообразно рассматривать его как «вторую ось» классификации механизмов разногодичной изменчивости.

#### 4.1. Экотопические колебания

Этот тип колебаний связан с изменениями по годам климатических, гидрологических и других условий экотола. Такие изменения могут носить в большей или меньшей степени случайный характер. Рассматриваемые ниже примеры экотопических колебаний отдельных популяций растений и растительных сообществ расположены по степени возрастания влияния «случайности» в динамике этих фитоценоциклических систем (см., например, [12]).

**4.1.1. Периодические колебания.** На уровне популяции примером таких колебаний может служить возобновление ели красной (*Picea rubens*) на северных склонах Аппалачских гор (Северная Америка) [13]. Развитие данной популяции связано с периодическими штормовыми ветровалами (почти периодические колебания с 200-летним периодом). Поддержание популяции происходит не за счет непрерывной репродукции, а «пульсирующе»: после взрывоподобного возобновления следует период роста и спелости с более или менее постоянным числом деревьев, а потом наступает одновременная гибель почти всей популяции в результате штормового ветровала. Близки к периодическим колебания прироста древостоев при восстановительных сменах (в частности, в степном Зауралье; [14]).

Примерами почти циклических колебаний сообществ являются изменения растительности речных пойм при меандрировании или фуракации русла, колебания тугайных лесов в условиях долин Средней Азии (леса из *Populus diversifolia* и других туранговых топо-

лей разрушаются размыванием русла в возрасте 40-60 лет, за что получили название «кочующих» [15]). Аналогичные циклы с периодом 70-100 лет отмечены для растительных сообществ горных рек Урала (Попова, 1970; цит. по [15]). По данным Дж. Уивера, цикл изменений растительности в пойме р. Миссури составляет 800 лет (цит. по [15]).

**4.1.2. Случайные колебания.** Пример для популяций – динамика бородоча венчатого (*Androgon scoparius*) в злаковых прериях штата Небраска в США [13]. Данная популяция принадлежит к числу стойких доминантов прерии, флуктуирующих нерегулярно под воздействием климата (причем в зависимости от засушливости года покрытие может меняться от 1 до 50%).

Динамика степных сообществ поймы р. Белой [15] может рассматриваться в качестве примера климатогенных флуктуаций. Четыре изученных в течение четырех лет сообщества степного отрезка р. Белой отражали изменения метеорологической обстановки: они более или менее параллельно мезофитизировались и ксерофитизировались; причем для степных участков мезофитизация вызывала увеличение разнотравности, а для луговых – злаковости. Многочисленные примеры климатогенных флуктуаций урожайности культурных посевов зерновых приводятся в различных монографиях агроэкологической направленности.

**4.1.3. Скачкообразные (хаотические) колебания.** Примером служат колебания иван-чая (*Epilobium angustifolium*) в елово-пихтовых лесах Скалистых гор в США [13]. Основным фактором, влияющим на динамику иван-чая, являются случайно возникающие пожары: популяция иван-чая бурно развивается на горях, а в отсутствии пожаров сохраняется в угнетенном состоянии вдоль речек, на обвалах и пр.

Примером случайного и резкого воздействия на растительное сообщество может служить последствие поздней (в июне) снежной бури в субальпийской зоне штата Колорадо в США, в результате которой была сильно повреждена многолетняя травяная растительность и существенным образом изменилась вся экосистема (резкое уменьшение численности и полное исчезновение многих мелких млекопитающих и насекомых; Ehrlich et al., 1972; цит. по [13])

## **4.2. Антропогенные, зоогенные и фитопаразитарные колебания**

Данные типы разногодичной изменчивости рассматриваются Т.А. Работновым в отдельности, а Ю. Одумом объединены в один тип взаимодействия трофических уровней. Для целей аналитического моделирования отдадим предпочтение типу Ю. Одума, так

как эти колебания достаточно сходны по своей природе: на популяцию растений или растительное сообщество оказывают влияние объекты другого трофического уровня (человек, животное или паразитарный консорт). Можно сделать еще одно (правда, более спорное) предположение: изменения растительности, вызываемые человеком (управляемые), являются более целенаправленными и потому – менее случайными, чем зоогенные, и тем более фитопаразитарные изменения. Таким образом, подобно тому, как для экологических колебаний был задан градиент увеличения степени случайности, так и три данных типа разногодичной изменчивости растительности можно проиллюстрировать примерами увеличивающегося стохастического воздействия на фитоценозы.

**4.2.1. Периодические антропогенные воздействия.** Разумное хозяйствование предусматривает введение различных систем севооборота, пастбищеоборота, внесения удобрений и т.д., что способствует более цикличному характеру изменений растительности. Вмешательство человека в экотопическое развитие растительности способно в ряде случаев уменьшить разрушительное влияние на фитоценозы «вредных» факторов среды (например, внесение удобрений в какой-то степени способно компенсировать влияние засухи; [12]).

**4.2.2. Случайные колебания под воздействием зоогенных компонентов.** Уже классическим стал пример зоогенной флуктуации, описанный Е.М. Лавренко и А.А. Юнатовым (1952; цит. по [10]) в степных фитоценозах Монголии: воздействие полевки Брандта (*Microtus Brandtii Radde*) на ковыль (*Stipa krylovii*). Грызуны почти полностью уничтожают дернины ковыля, что дает конкурентное преимущество злакам, в частности – вострецу (*Elymus chinensis*). Когда пик развития полевки сменяется депрессией, происходит восстановление ковыля. Весьма значительную роль в динамике растительности лугов могут играть муравьи, подобные *Lasius flavus*, землероющая деятельность которых носит квазипериодический характер [12].

**4.2.3. Скачкообразные (хаотические) фитопаразитарные колебания.** Примером фитопаразитарных изменений растительности является массовое размножение паразитных грибов (например, ржавчины); в качестве паразитов могут рассматриваться и многочисленные насекомые. Весьма показательны в этом отношении вспышки массового размножения сибирского шелкопряда (*Dendrolium sibiricus superans Ts.*) в темнохвойных лесах Приенисейской части Средней Сибири [16].

Еще одним примером воздействия насекомых на популяцию растений являются хаотические колебания зверобоя (*Hypericum perforatum*), интродуцированного из Европы в западные районы США

и ставшего главным засорителем пастбищ под воздействием завезенной также из Европы блошки (*Chrysolina quadrigemina*), питающей-ся зверобоем [13]. За короткий срок блошки резко уменьшили численность зверобоя, доведя его до фактического уничтожения; однако этот сорняк не исчез полностью, а сохранился при незначительной численности в затененных участках лесов, где блошки не могут активно его потреблять (эффект укрытия от хищника).

Необходимо еще раз подчеркнуть, что данный градиент случайности при рассмотрении антропогенных, зоогенных и фитопаразитарных колебаний достаточно условен: можно привести множество примеров, когда «разумная» деятельность человека носит характер еще более стохастический, чем вспышки численности сибирского шелкопряда.

### **4.3. Фитоциклические и фитоценотические колебания**

Механизм этих колебаний связан с особенностями жизненного цикла отдельных популяций растений, ведущего к неравномерности распределения особей по возрастным группам, а также с различным характером взаимодействия между растениями в фитоценозе. Эти механизмы наиболее разнообразны, и лишь часть из них рассматривается ниже. Однако общей чертой, позволяющей объединить столь различные механизмы в один тип колебаний, является реакция по принципу отрицательной обратной связи, которая может ограничивать наступление популяционных экстремумов путем замедления или ускорения репродукционных процессов.

**4.3.1. Колебания за счет неравномерности распределения особей по возрастным группам.** Особенности жизненного цикла многих видов растений таковы, что процессы обсеменения и приживания всходов или вегетативного размножения в разные годы происходят с различной интенсивностью. Хорошими примерами таких разногодичных изменений могут служить «клеверные годы» в луговых фитоценозах [10] или динамика овсеца Шелля (*Helictotrichon schellianum*) в Попереченской степи Пензенской области [14]. Причем все это приводит к «расслоению» популяции на группы особей различного возраста, а так как численность особей в каждой возрастной группе неодинакова, то при дальнейшей репродукции возникают колебания общей численности популяции, дифференцированной по возрастам.

**4.3.2. Эффект зависимости от плотности популяции.** Для од-нолетников одним из основных механизмов фитоциклических колебаний является изменение интенсивности репродукционных процес-

сов в зависимости от плотности популяции. Причем если «стратегия» популяции при превышении максимально возможной плотности в данном месте представляется достаточно очевидной (замедление репродукционных процессов из-за «перенаселенности» [11,13]), то при падении численности популяции до нижней границы, после которой популяция почти наверняка погибнет, механизмы регуляции более разнообразны. Например, многолетние растения пустыни способны сбрасывать листья, ветви, снижать интенсивность физиологических процессов практически до нуля, то есть впадать в состояние анабиоза. Таким образом, в зависимости от плотности численность популяции будет носить колебательный характер.

**4.3.3. Колебания в результате конкуренции за ресурсы.** Фитоценоциклические колебания в основном определяются взаимодействием популяций растений в сообществе. Основным механизмом является внутривидовая и межвидовая конкуренция растений за свет, влагу, минеральное питание и пространство. Внутривидовая конкуренция осуществляется чаще всего через эффект зависимости от плотности популяции, рассмотренный выше. Примеры межвидовой конкуренции растений весьма многочисленны – хорошими обзорами экспериментальных исследований в этой области являются работы Дж. Харпера [17] и Т.А. Работнова [18]. Отметим, что межвидовая конкуренция в своей простейшей форме не является средством популяционного контроля и стабильности популяций: она зачастую ускоряет развитие одной популяции из конкурирующих в направлении к неустойчивости и гибели. Таким образом, наблюдать колебательные процессы при конкуренции в простейшей форме нельзя – в этом случае вступает в силу принцип конкурентного исключения Гаузе. Примером такой «простой» конкуренции за свет может служить динамика сообщества с тростником обыкновенным (*Phragmites communis*) и кровохлебкой лекарственной (*Sanguisorba officinilis*), в котором кровохлебка в связи с ее меньшей высотой в процессе роста получает настолько мало света, что ее развитие почти полностью подавляется.

Наблюдаемые в природе колебания конкурирующих популяций объясняются более сложными механизмами. В частности, подобно эффекту укрытия от хищника (пример 4.2.3) можно говорить и об эффекте укрытия от более сильного конкурента (например, динамика некоторых видов растений, приспособленных к произрастанию на серпентинитах – почвах специфического химического состава [13]), который приводит к возникновению устойчивой системы взаимодействующих видов. Стабилизирует систему одновременный учет внутри- и межвидовой конкуренции или учет конкуренции за несколько

видов ресурсов (например, конкуренция райграса (*Lolium rigidum*) и клевера (*Trifolium subterraneum*) за свет и азот).

**4.3.4. Колебания в результате аллелопатических воздействий растений.** Взаимодействия растений не ограничиваются только конкуренцией за факторы среды («конкуренцией за пищу») – известен также широкий класс аллелохимических взаимодействий (путем выделения растениями тех или иных химических соединений). В фитоценологии особое место среди таких взаимодействий занимает аллелопатия – отрицательное влияние прижизненных выделений и продуктов разложения одних растений на рост других растений [10,19,13]. Заметим, что аллелохимические взаимодействия нельзя рассматривать как форму непосредственного влияния одного растения на другое: метаболиты растений попадают в среду (воздух, воду, почву) и воздействуют на другие растения через ее изменение. Классическим примером аллелопатического взаимодействия является «наступление» кустарников мягкого чапаррала (шалфей белолистный – *Salvia leucophylla*) на злаковниковые сообщества в Южной Калифорнии в США [13]. Выделяемые в атмосферу этими кустарниками цинеол и камфара адсорбируются на частицах почвы в течение сухого периода, препятствуют прорастанию семян и подавляют рост видов злаковника в дождливое время. Это приводит к доминированию мягкого чапаррала; однако в дальнейшем аллелопатические вещества становятся ингибиторами роста самого доминирующего кустарника, что приводит к «наступлению» злаковника на мягкий чапарраль.

Ряд исследователей [10,20] неоднократно подчеркивали, что роль аллелопатии во взаимодействии растений несравненно меньше, чем других типов взаимодействий (в частности, конкуренции за ресурсы среды). В процессе сопряженной эволюции организмов создавались «аллелопатически нейтральные» сообщества. Поэтому роль аллелопатии в колебаниях растительности следует учитывать лишь там, где в процессе деятельности человека появились и развиваются эволюционно несопряженные виды – рудеральные и местные виды на побережье Японии, эвкалипты в Южной Калифорнии и в Средиземноморье и т.д.

**4.3.5. Колебания при благоприятном влиянии одних видов растений на поглощение другими видами элементов минерального питания.** В силу сложившихся традиций под аллелопатией чаще всего понимают отрицательное взаимодействие растений. В природе наблюдаются и положительные аллелохимические взаимодействия. Так, обеспечение мха *Hylocomium splendens* азотом и зольными элементами происходит в основном за счет их содержания в воде, стекающей с крон хвойных растений (цит. по [10]). В результате того, что корни большин-

ства растений окружены ризосферой, они способны концентрировать в почве некоторые минеральные вещества, которые поглощают другие растения: например, бобовые способны концентрировать азот, а люпин и гречиха, кроме того, – фосфор, и эти минеральные вещества потребляются произрастающими вместе с ними злаками. Строго циклический механизм такого взаимодействия (Turkington, Harper, 1979; цит. по [18]) включал шесть экспериментально наблюдаемых фаз:

- сообитание клевера и райграса,
- усиление райграса и угнетение клевера (увеличение конкурентоспособности злака за счет потребления накопленного клевером азота),
- внедрение в сообщество нитрофильных видов и вытеснение ими райграса,
- снижение содержания азота в почве за счет его потребления нитрофилами и замена их олиготрофными видами,
- новое внедрение клевера в медленно растущие дернинки злаков-олиготрофов и, наконец,
- дополнение клевера райграсом и формирование их новой группировки.

Этот механизм приводит к почти циклическим колебаниям численности взаимодействующих видов – райграса и клевера.

Заканчивая рассмотрение примеров, приводящих к колебательным процессам фитоценологических систем, отметим, что те или иные механизмы этих колебаний не действуют отдельно – колебания реальных фитоценологических объектов являются сложным продуктом взаимодействия различных механизмов. Так, экотопические колебания свойственны всем фитоценозам, и остальные типы колебаний проявляются на их фоне; более того, причины экотопических колебаний также носят комплексный характер (см., например, [12]). Трансабиотические взаимоотношения (примеры 4.3.3-4.3.5) являются основой, на которую «накладываются» колебания, связанные с трофическими взаимоотношениями (примеры 4.2.1-4.2.3). Аллелопатия (4.3.4) всегда связана с конкуренцией (4.3.3), и часто трудно определить, какой же из механизмов вносит больший вклад в наблюдаемые колебания ([10, с.102]). Колебания популяции черного саксаула (*Haloxyton ammodendron*) представляют собой «наложение» колебаний конкуренции с осокой (*Carex physodes*) на колебания, обусловленные неравномерностью распределения особей по возрастным группам и эффектом зависимости от плотности популяции (Вавилин, Георгиевский, 1974; цит. по [14]) (примеры 4.3.1-4.3.3); колебания сосны в багульниково-сфагновых сосняках в процессе ее возобновления объясняются сочетанием экотопических и фитоценоциклических механизмов [14] (примеры 4.1.1, 4.1.3 и 4.3.1-4.3.3).

Однако для построения аналитических моделей учет всех механизмов не обязателен: аналитические модели несут только объяснительную функцию теории [14] и, следовательно, при их построении можно сознательно идти на «огрубление» моделируемой системы, выделяя лишь наиболее существенные факторы ее динамики. Положенные в основу той или иной аналитической модели гипотезы могут выступать в качестве объяснения наблюдаемых в реальных популяциях или сообществах феноменов только в том случае, когда в результате анализа получены устойчивые колебания модельных характеристик, качественно соответствующие наблюдаемым в природе.

## § 5. Управление природными сообществами

В результате длительной коэволюции видов в конкретных природно-климатических условиях сформировались специфические сообщества растений и животных, приспособленных к этим условиям. Суша является наиболее разнообразной по своим условиям средой обитания, которым соответствует не менее разнообразная флора и фауна. По экологическим критериям она подразделяется на ряд биомов, каждый из которых представляет собой совокупность различных групп организмов и среды их обитания в определенной ландшафтно-географической зоне. Существует определенная тенденция широтной зональности в распределении биомов, что обусловлено разным количеством получаемой ими солнечной энергии. Однако различия между биомами в рельефе, удаленности от Мирового океана и некоторые другие факторы порой не позволяют тенденции перерасти в закономерность.

Самый северный биом – тундра. Она занимает обширные пространства суши, прилегающие к Северному Ледовитому океану (побережье Евразии, Северной Америки, Гренландии), а также многие его острова. Биом хвойных лесов располагается к югу от тундры и занимает большие территории Евразии и Северной Америки. Еще южнее произрастают лиственные деревья. Этот биом занимает обширные пространства в восточной части Северной Америки, в Китае, на Дальнем Востоке. В Европе лиственные леса нередко перемежаются с хвойными. Тропические леса покрывают большую часть Южной и Центральной Америки, Индии, Индокитая, экваториальной части Африки, острова Малайского архипелага. В Евразии степной биом располагается южнее лесных биомов, в Северной Америке на него приходится большая территория Центральной и Западной частей материка. Саванны с их своеобразной флорой и фауной являются

своего рода «визитной карточкой» Африки, располагаются к северу и югу от экватора. Имеются они также на севере и востоке Австралии. Пустыни занимают большие области Аравийского полуострова, севера Африки (Сахара), Центральной и Юго-Западной Австралии, Средней Азии (Каракумы, Кызылкум), встречаются на западном побережье Северной и Южной Америки, на границе Индии и Пакистана (пустыня Тар). Двум биомам – жестколиственным лесам и чапарралю принадлежат небольшие территории в субтропическом поясе Северного полушария (север Африки, полуострова: Пиренейский, Апеннинский и юг Балканского; Турция).

Все эти девять биомов [5] (у Одума [11] их больше) представляют собой относительно автономные экологические системы высшего порядка. Однако поскольку первичным источником энергии для их биот является свет, то обязательными участниками биотического кругооборота во всех биомов являются растения, которые с помощью фотосинтеза солнечную энергию переводят в энергию химических связей. Последняя, перемещаясь к вершине пирамиды энергии (растительноядные организмы, хищники первого порядка, хищники второго порядка), рассеивается; процесс диссипации энергии завершают редуценты. На схемах (рис. 2.1-2.6), заимствованных из [22], в крайне упрощенном виде представлены основные потоки энергии и трофические уровни в некоторых из биомов.

Своеобразную надорганизменную систему образуют многочисленные виды живых существ, обитающих в почве. Особенно широко распространены в ней микробы, для развития которых здесь имеются все необходимые условия. В 1 г черноземов содержатся миллиарды микроорганизмов (бактерий, грибов, водорослей, простейших). В почве живет большое количество беспозвоночных и позвоночных животных, принимающих постоянное и активное участие в почвообразовательных процессах. Основная роль в образовании почвы принадлежит зеленым растениям, с которыми теснейшим образом связано расчленение почвенного профиля на горизонты. В почве достигается наиболее тесное единство между живой частью (организмами) и неживыми компонентами. Вопросами управления плодородием почв занимается агрономия, которая разработала разнообразные способы воздействия на них (внесение минеральных, органических и бактериальных удобрений; мелиорация; севообороты; борьба с эрозией почв; многообразные виды механической обработки почвы; борьба с сорняками и др.).

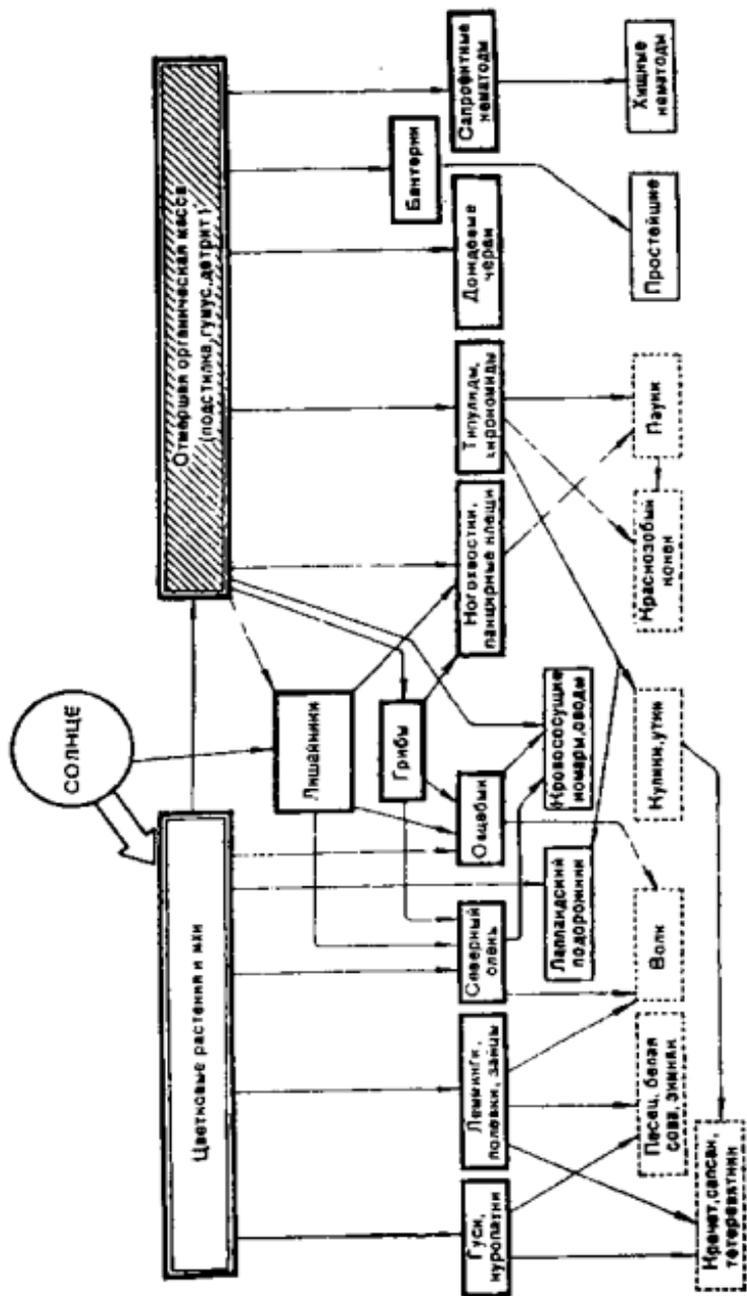


Рис. 2.1. Схема основных потоков превратимой энергии в экологической системе тундры [22]



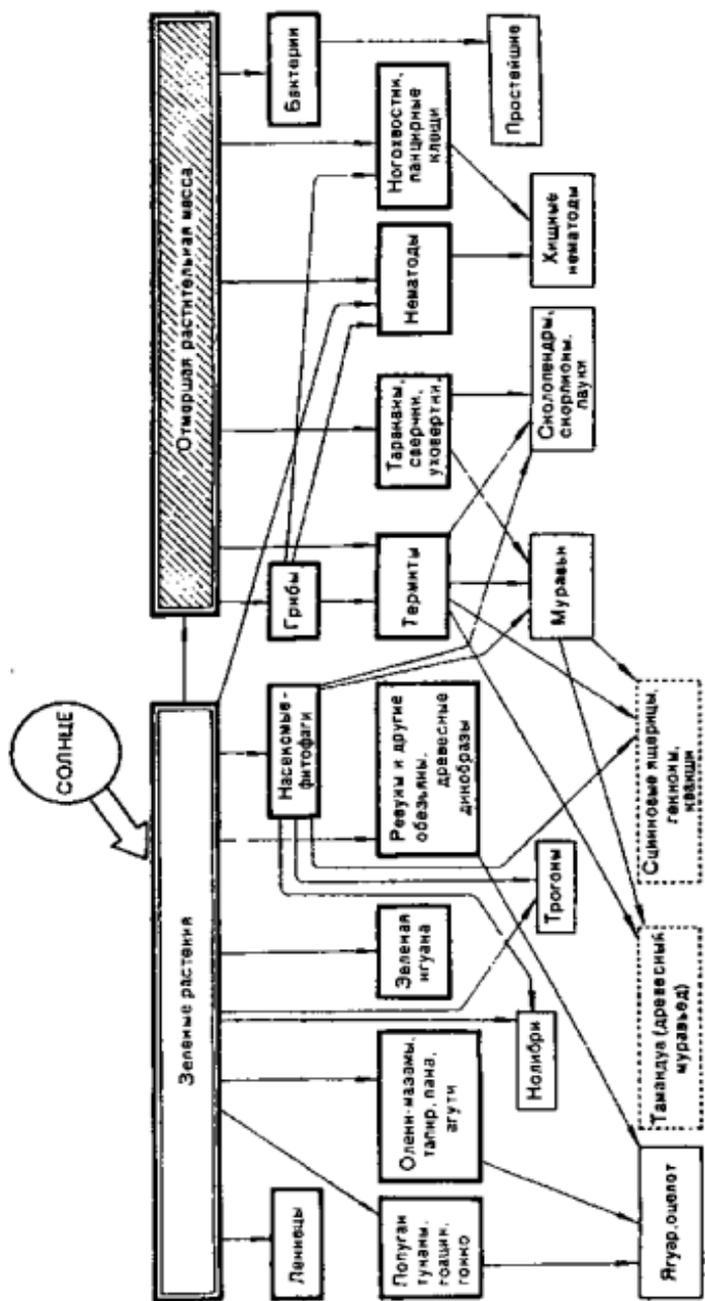


Рис. 2.3. Схема основных потоков превратимой энергии в экологической системе влажного тропического леса Южной Америки [22]

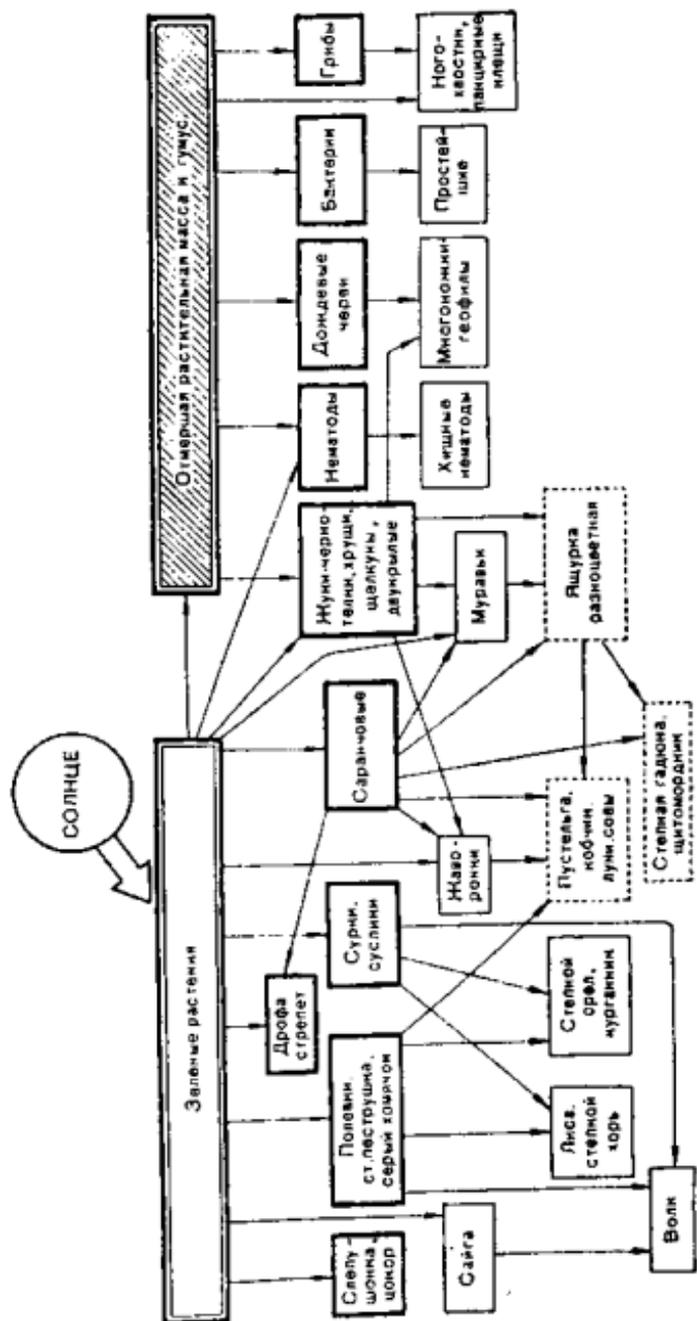


Рис. 2.4. Схема основных потоков превратимой энергии в экологической системе степи [22]

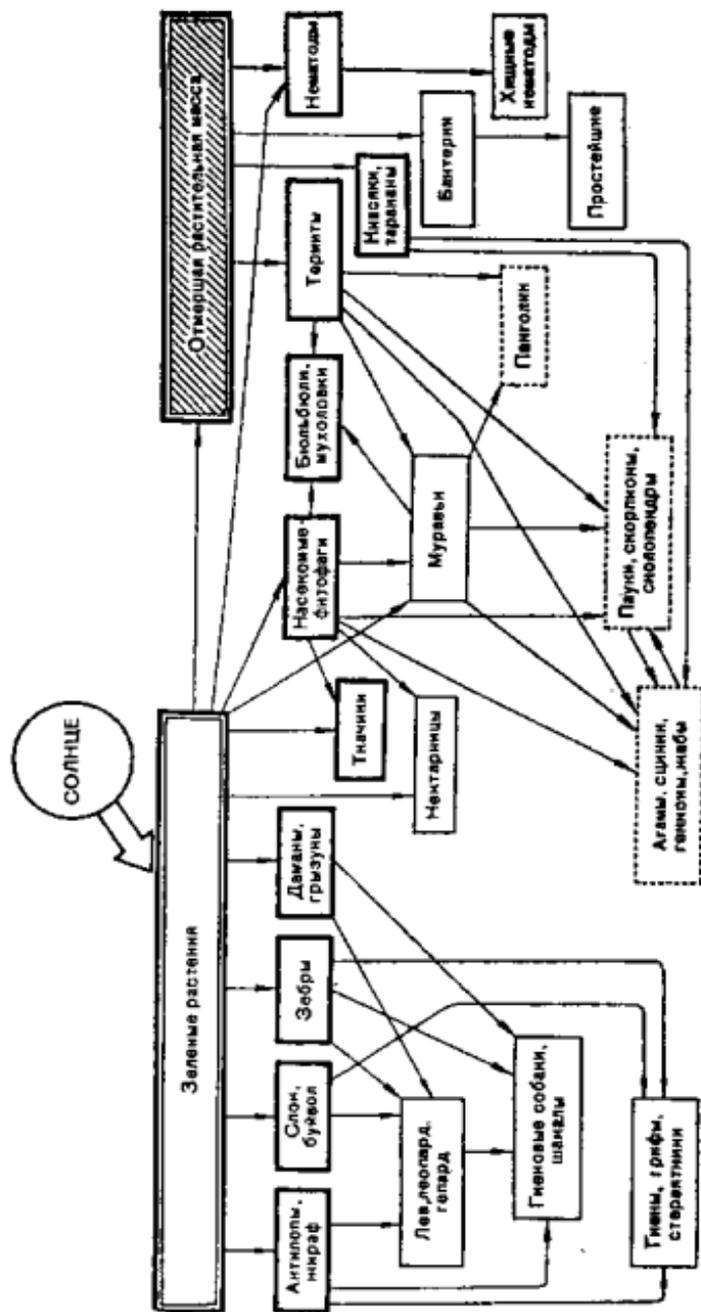


Рис. 2.5. Схема основных потоков превратимой энергии в экологической системе саванны и редколесья Африки [22]

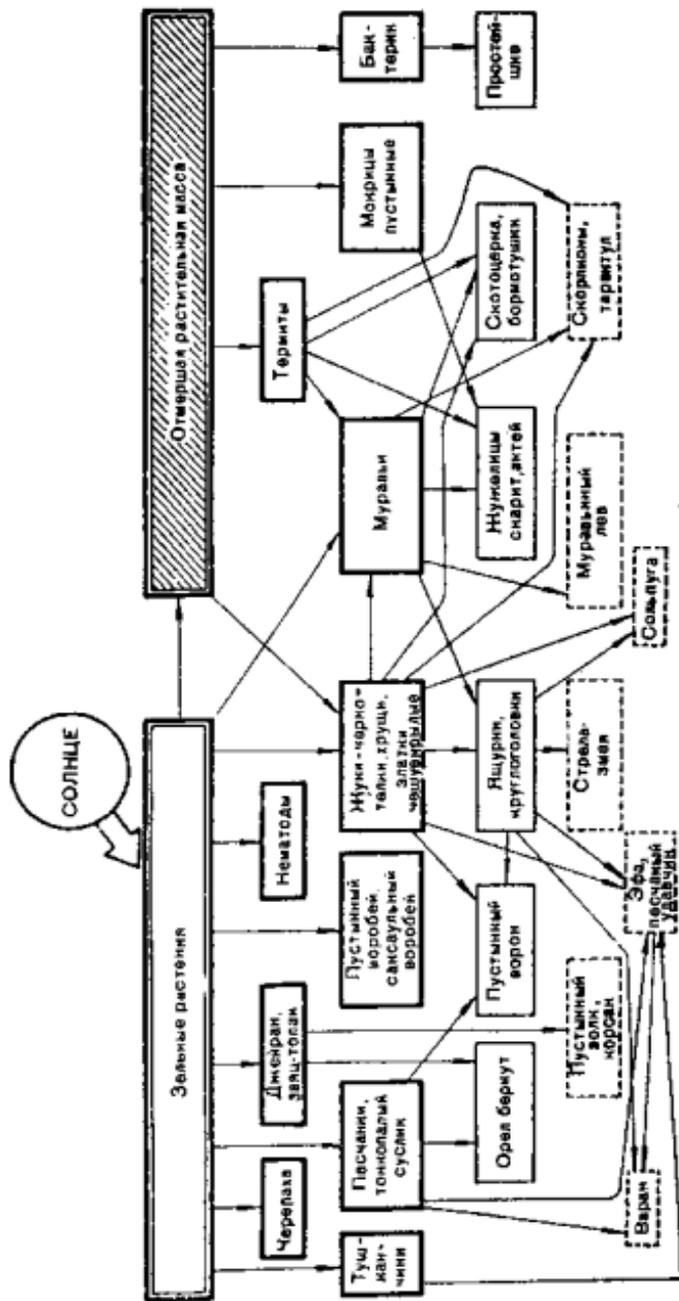


Рис. 2.6. Схема основных потоков превратимой энергии в экологической системе пустыни [22]

Естественно, трофические уровни имеются и в биоценозах водоемов, при этом трофическая сеть в них не менее сложна, чем в биомах суши. Об этом, в частности, свидетельствует упрощенный фрагмент схемы, отражающий трофические связи между организмами в волжских водохранилищах (рис. 2.7, [23]).

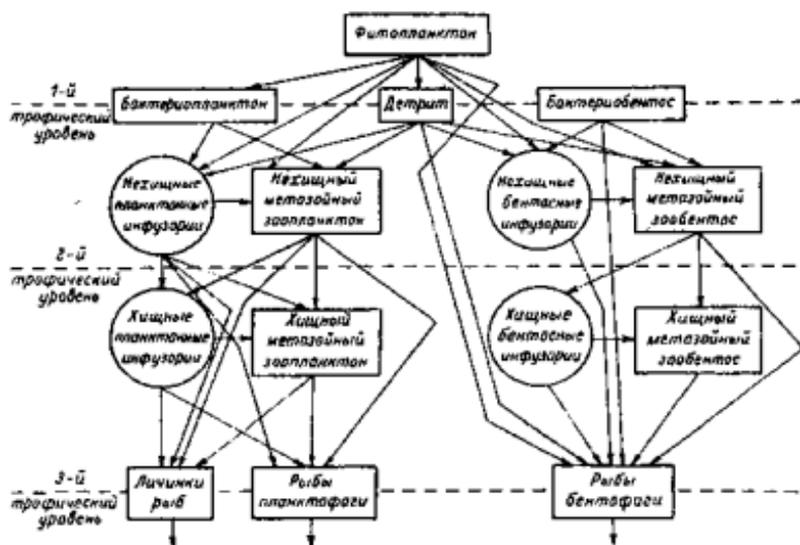


Рис. 2.7. Место инфузорий в системе трофических связей волжских водохранилищ [23]

Все сказанное выше свидетельствует о том, что природные экологические системы представляют собой сложные многовидовые сообщества, обычно обладающие высокой устойчивостью. Среди экологов считается почти аксиомой, что более сложные по своей структуре, более богатые по числу входящих в них видов сообщества более устойчивы. Полагают, что различные виды по-разному приспособлены к изменениям окружающей среды, поэтому сообщество с широким набором видов будет более успешно реагировать на разнообразные изменения внешней среды, чем сообщество с малым числом видов. Следовательно, первое сообщество устойчивее второго. Для количественной оценки видового разнообразия сообщества часто используют информационную меру разнообразия (по Шеннону):

$$D = -\sum p_i \ln p_i,$$

где  $p_i = N_i / N$ ,  $N_i$  - численность  $i$ -го вида,  $N$  - общая численность сообщества.

Следует отметить, что использование в качестве степени устойчивости сообщества его меры разнообразия признается не всегда оправданным. По всей вероятности, мера разнообразия сообщества может характеризовать его устойчивость не в состоянии равновесия, а на пути к нему, на ранних стадиях эволюции сообщества [24].

Предлагается также соотношение между сложностью биоценоза и его устойчивостью выражать через число трофических связей. Степень устойчивости связей между разными трофическими уровнями

$$S = \log n,$$

где  $n$  - число видов пищи, которыми питаются потребители конкретного трофического уровня.

В качестве подтверждения связи устойчивости биоценоза с его сложностью (и видовым разнообразием) ссылаются на факты, согласно которым при обеднении видового состава нарастает подвижность животных, увеличивается изменчивость их численности и падает устойчивость сообщества в целом. В частности, достаточно сопоставить тундру, тайгу и пустыню с широколиственными лесами умеренного пояса и особенно с лесами субтропиков и гилеи (вечнозеленых лесов влажных тропиков) [25].

Более очевидным подтверждением связи между сложностью сообщества и его устойчивостью, по нашему мнению, является существование биосферы и гибель в процессе эволюции отдельных ее звеньев с заменой их новыми. Чем выше ранг таксономической группы, тем больше мера ее видового разнообразия в сообществе и число занимаемых экологических ниш, а с ними – количество трофических связей и устойчивость сообщества, включая представителей этой группы. В частности, давно происходит вымирание видов под влиянием антропогенных факторов. Скорость вымирания неуклонно нарастала, достигнув наибольших темпов за последние полтора-два века. Так, за период с 1800 по 1950 год вымерло 73 вида млекопитающих и 120 видов (и подвидов) птиц. Из общего числа исчезнувших с лица Земли видов птиц абсолютное большинство относится к обитателям островов. Обитатели материков более экологически пластичны и легче переносят изменения условий среды, особенно если они протекают медленно. Исчезновение видов отмечено для всех материков, но в особенно значительных масштабах для Австралии,

Африки и Северной Америки. К числу вымерших животных относятся дикий бык тур, европейская степная дикая лошадь тарпан, морская, или стеллерова, корова, бескрылая гагарка, очковый (стеллеров) баклан, голубая лошадиная антилопа, зебра кваггу, странствующий голубь и др. [26]. Большое число видов относится к числу вымирающих и занесено в Международную «Красную книгу». С другой стороны, монокультуры сельскохозяйственных растений, породы домашних животных, будучи изолированными от естественных сообществ, являются крайне неустойчивыми по отношению как к абиотическим, так и биотическим факторам.

Вымирание видов в ходе эволюции биосферы – процесс естественный, в определяющей мере связанный с глобальными изменениями геологической и космической природы, порою носящими характер катаклизмов. Несмотря на это, биосфера сохранила свою жизнеспособность, однако заполнение освободившихся экологических ниш новыми видами организмов, восстановление утраченного природного равновесия занимает длительные периоды времени.

Человек не возмущается тем, что когда-то природные катаклизмы привели к вымиранию гигантских рептилий, мамонтов, саблезубых хищников и других животных. Его беспокоит то, что своими несовершенными технологиями, своим варварским отношением к окружающей среде он уничтожил еще недавно существовавшие виды и подвел к грани вымирания многие пока еще существующие. Воздействие антропогенных факторов на биосферу в настоящее время начинает принимать глобальные масштабы. Биосфера обладает достаточной пластичностью и, по-видимому, сможет противостоять этим воздействиям, тем более что многие из них повышают скорость возникновения мутаций и расширяют возможности естественного отбора в замене вымирающих видов новыми, лучше приспособленными. Серьезность проблемы заключается в том, что в числе вымирающих видов может оказаться и сам *Homo sapiens*, невольно способствующий появлению этой критической ситуации, а возвращение биосферы к прежнему состоянию даже при условии прекращения вредных антропогенных воздействий займет неприемлемо длительное время, которое человечество не сможет пережить. В связи с этим необходимо крайне осмотрительно и взвешенно относиться ко всякого рода вмешательствам в жизнь природных сообществ. Как и в медицине, имеющей дело со сложной системой – организмом человека, здесь уместен принцип «Не навреди».

В названиях биомов в явном или неявном виде делается акцент на их растительную компоненту, что, по-видимому, связано с ее ведущей

ролью в жизни сообществ. Эта роль обусловлена тем, что растения стоят в начале трофической цепи, и от состояния растительных сообществ зависит благополучие организмов на последующих трофических уровнях. Казалось бы, нелогично говорить о каком-то начале в биологическом **кругообороте** веществ. Однако следует иметь в виду, что этот кругооборот является открытым по энергии, которая приводит его в действие и поступает в виде света через растения.

Появление наземной фауны напрямую связано с ведущей ролью растений, которые, поселившись на суше, «вывели» за собой из водной среды животных. С другой стороны, наиболее серьезные последствия в жизни надорганизменных сообществ вредные антропогенные факторы вызывают, как правило, не путем прямого воздействия на животных, а опосредованно, через растения. К тому же последние не в состоянии, подобно животным, покидать места своего произрастания на период действия неблагоприятных факторов. Примерами ведущей роли состояния растений в реализации вредных воздействий антропогенных факторов на сообщество служит обеднение его видового состава в результате вырубки или выжигания лесов, приведение в негодное состояние почв (ветровая эрозия как результат неграмотной эксплуатации земель, засоление их и др.). В связи с этим управление природными сообществами заключается прежде всего в заботе о растительном покрове планеты посредством:

- сохранения и приумножения площадей, занятых лесами;
- проведения мероприятий по защите растений от вредителей;
- недопущения лесных пожаров, быстрого и эффективного их тушения в случае возникновения с последующим возобновлением посадки деревьев на выгоревших участках;
- грамотной эксплуатации лесов и естественных пастбищ;
- бережного отношения к почвам – основе благополучия всех живых организмов, включая человека;
- рекультивации земель на местах разработок полезных ископаемых, выведенных из эксплуатации свалок;
- окультуривания бесплодных территорий (пустынь, болот, солонцов, солончаков);
- неиспользования под строительство территорий с плодородными почвами;
- контроля за заготовками растительного сырья с целью недопущения подрыва воспроизводительных возможностей этих растений;
- охраны и посадки редких и исчезающих видов растений;

– замены «грязных» технологических процессов экологически чистыми, исключая загрязнение атмосферы и почвы вредными веществами и выпадение кислотных дождей и т.д.

Сказанное о растениях в определенной мере относится и к животным. Необходима рациональная система эксплуатации животных ресурсов, охрана и восполнение численности исчезающих видов, борьба с браконьерством, оказание помощи животным в неблагоприятных для них ситуациях, недопущение загрязнения среды обитания, а в случае загрязнения – быстрая и эффективная очистка ее и др.

Отдельно стоит вопрос об искусственном регулировании численности некоторых видов диких животных. Неоднократно объявлялись кампании по борьбе с хищниками, в частности по тотальному уничтожению волков. Однако практика показала, что для природных сообществ определенная численность хищных животных (млекопитающих, птиц) необходима и полезна. В этой связи можно упомянуть и о тотальной борьбе в Китае с воробьями как вредителями сельского хозяйства и ее негативных последствиях.

Интродукция животных (переселение их за пределы естественного ареала) относится к числу способов управления видовым составом естественных сообществ. Проводиться она должна с соблюдением целого ряда обстоятельств, игнорирование которых может привести к негативным последствиям. Самое мягкое из них – непрохождение животными следующей стадии – акклиматизации. Однако более серьезным последствием неудачной интродукции может стать чрезвычайно активная акклиматизация в ущерб существующим видам. Хрестоматийный пример – массовое размножение кроликов, завезенных колонистами из Европы в Австралию с целью обеспечить себя мясом и шкурками. Не встретив конкуренции, кролики с огромной скоростью (более 110 километров в год), опустошая пастбища, расселились по континенту, создав серьезную угрозу для скотоводства. Ничто не помогло в борьбе с ними, пока после второй мировой войны в Австралию не проник вирус миксоматоза, который вызвал массовую гибель кроликов. Однако впоследствии их смертность несколько снизилась, возможно, в результате возникновения новых, невосприимчивых к болезни линий кроликов [5]. Не меньший вред приносит и «неумышленная» интродукция, когда по недосмотру карантинных служб с продуктами или другими товарами на новые территории завозятся вредные животные, в частности вредители сельского хозяйства. Не встретив активного противодействия со стороны местной фауны, они быстро расселяются на новой территории и наносят большой ущерб. Пример тому – массовое нашествие колорад-

ского жука на территорию бывшего СССР во второй половине XX столетия.

Аналогичным образом обстоит дело в ряде случаев и с интродукцией растений. Кроме кролика, в Австралию завезли и опунцию в качестве материала для живых изгородей и продукта питания. Она разрослась на территории более 60 миллионов акров (приблизительно 25 миллионов гектаров), прежде чем ее дальнейшее расселение не было остановлено насекомыми-паразитами [5].

Численность населения на Земле непрерывно растет. По занимаемому пространству вид *Homo sapiens*, по-видимому, может быть отнесен к доминирующему виду биосферы с громадными потребностями в продуктах, предоставляемых ему живой природой. Большую часть этих продуктов дает сельское хозяйство с его искусственными надорганизменными системами, которые конкурируют с естественными сообществами. По этой причине площади суши под последними непрерывно сокращаются. Понизить конкуренцию можно путем повышения плодородия почв, агротехники, выведения высокоурожайных сортов сельскохозяйственных растений, а также получения в будущем многих продуктов на биотехнологических производствах. Сейчас же и в дальнейшем человек должен стремиться сохранить все видовое разнообразие биосферы, и делать это не только по эстетическим соображениям. Естественные сообщества биосферы по-прежнему дают человеку немалую долю полезных продуктов, обеспечивают стабильность климата на планете, поддерживают в пригодном для жизни состоянии окружающую среду, являются богатейшим источником исходного материала для сегодняшних и будущих биологических технологий. Ценным свойством биосферы является ее способность к саморегуляции и самовосстановлению. Для человека она является подаренной эволюцией гигантской системой жизнеобеспечения, которой, в отличие от аналогичной системы космической станции, не нужны «ремонт» и пополнение какими-то расходуемыми продуктами. От человека требуется одно – не мешать ей по-прежнему функционировать, не выводить ее параметры за пределы возможностей самовосстановления, после чего может наступить катастрофа.

Человечество вступает в эпоху ноосферы, и дальнейшая судьба планеты оказывается в его руках. Дальнейшее совместное существование человека с его неимоверно возросшей индустриальной мощью и биосферы с ее природной мощью возможно только на путях коэволюции человека и биосферы, основанной на компромиссе, учитывающем их потребности. Для этого нужно познать реальные границы устойчивости биосферы, создать систему запретов и реальный механизм их соблюдения, позволяющие удержать биосферу в этих

границах. Трудность состоит еще в том, что, в отличие от предприятия, где достаточно просто осуществлять управление производственным процессом, в управлении биосферой в той или иной мере принимает участие все население. Поэтому во всех странах должна быть создана эффективная система экологического воспитания, способная преодолеть человеческий эгоизм и внедрить в сознание людей нормы новой, общечеловеческой морали, регламентирующей межличностные отношения и отношения людей к среде обитания. В теории развития ноосферы, когда эта теория наконец будет создана, центральное место займет проблема управления биосферой [27].

## ГЛАВА ТРЕТЬЯ

---

### МАТЕМАТИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ НАДОРГАНИЗМЕННЫХ СИСТЕМ

#### § 1. Динамика плотности одиночной популяции

Живые организмы, населяющие планету, находятся в сложных отношениях между собой и с окружающей неживой природой. Чтобы создать математическую модель биосферы, позволяющую прогнозировать состояние этой архисложной системы, нужно, как минимум, знать характер функционирования отдельных элементов и коротких цепочек, составляющих живую ткань планеты. Для этого необходимо искусственно вычлнить из целой системы ее элементы и простейшие цепи и анализировать их поведение по отдельности.

Как отдельные особи популяции, так и вся популяция в целом, находятся в сложных отношениях с биотической и абиотической компонентами экосистемы, поэтому механически вычлнить из экосистемы популяцию или отдельную особь, не нарушив условий и характера их существования, невозможно. Однако мысленно, с целью моделирования поведения популяции, можно рассматривать ее отдельно существующей в пределах своего ареала, но испытывающей адекватные реальным воздействия со стороны внешней среды, оказывающей воздействия на внешнюю среду и сохраняющей все внутрипопуляционные взаимоотношения между особями. При описании популяции в целом индивидуальными различиями между особями популяции можно пренебречь и считать, что все они характеризуются одинаковыми средними показателями. Однако возможно выделение внутри популяции групп особей, различающихся между собой по полу, возрасту и иным признакам.

Существенным показателем, характеризующим состояние популяции, является ее плотность (число особей на единице площади или в единице объема). Скорость изменения плотности популяции  $dN/dt$  определяется темпами рождаемости и смертности, а также скоростью миграции (иммиграции и эмиграции). Для относительно изолированных экосистем, когда скоростью миграции можно пренебречь, а условия существования особей не изменяются, считают, что рождаемость и смертность прямо пропорциональны плотности популяции. С учетом сказанного, изменение плотности популяции соответствует уравнению Мальтуса

$$dN/dt = N(\alpha - \beta), \quad (3.1)$$

где  $\alpha$  и  $\beta$  - соответственно коэффициенты рождаемости и смертности.

Если популяция осваивает новый ареал с благоприятными для нее условиями существования, которые в течение определенного отрезка времени практически не изменяются, рост ее численности происходит по экспоненциальному закону ( $\alpha > \beta$ ). Однако поскольку площадь ареала ограничена, наступает такой момент, когда рост численности начнет сдерживаться недостатком пищи, причем соотношение рождаемости и смертности сдвигается в сторону последней. Увеличению смертности способствуют также повышение частоты массовых инфекционных заболеваний и встречи с размножившимися хищниками в условиях роста плотности популяции.

Поскольку не всегда возможно представить в отдельном виде влияние рождаемости и смертности на динамику численности популяции, суммарное влияние этих двух факторов выражают в форме коэффициента естественного прироста плотности популяции ( $r$ )

$$dN/dt = Nr. \quad (3.2)$$

Если принять значение  $r$  при неограниченной обеспеченности пищей и минимальной смертности за максимальное ( $r_m$ ) и считать, что величина  $r$  с увеличением плотности популяции снижается по линейному закону с коэффициентом пропорциональности  $\gamma$ , динамику плотности можно выразить в виде уравнения

$$\frac{dN}{dt} = N(r_m - \gamma N) = Nr_m \left( 1 - \frac{\gamma}{r_m} N \right). \quad (3.3)$$

Величину  $r_m$  называют мальтузианским параметром, а  $K = r_m / \gamma$  емкостью среды, или равновесной плотностью популяции. С учетом введенного показателя  $K$  уравнение (3.3) примет вид

$$\frac{dN}{dt} = Nr_m \left( 1 - \frac{N}{K} \right), \quad \text{или} \quad (3.4)$$

$$\frac{dN}{dt} = Nr_m \frac{K - N}{K}. \quad (3.5)$$

Оно называется логистическим уравнением Ферхюльста-Перла. При низких значениях  $N$  в первом приближении величиной  $\gamma N / r_m$  в уравнении (3.3) можно пренебречь. Тогда  $dN/dt \approx r_m N$ , что соот-

ветствует уравнению Мальтуса. При достижении популяцией плотности, численно равной значению  $K$ , рост ее прекратится (при  $N = K$   $dN/dt = 0$ , смертность равна рождаемости).

Решим дифференциальное уравнение (3.5), записав его в виде

$$\frac{dN}{dt} = -\frac{r_m}{K}(N^2 - KN).$$

Это уравнение с разделяющимися переменными

$$\frac{dN}{N^2 - KN} = -\frac{r_m}{K} dt. \quad (3.6)$$

Значение интеграла левой части уравнения (3.6)

$$\int_{N_0}^N \frac{dN}{N^2 - KN} = -\frac{r_m}{K} \int_0^t dt.$$

После интегрирования получаем уравнение в логарифмической форме:

$$\frac{1}{K} \ln \left| \frac{K - N}{N} \right| \Bigg|_{N_0}^N = -\frac{r_m}{K} t,$$

$$\ln \left( \frac{K - N}{N} / \frac{K - N_0}{N_0} \right) = -r_m t. \quad (3.7)$$

После потенцирования этого уравнения имеем

$$\frac{K - N}{N} = \frac{K - N_0}{N_0} e^{-r_m t}, \text{ откуда}$$

$$N = \frac{K}{1 + \frac{K - N_0}{N_0} e^{-r_m t}}. \quad (3.8)$$

Уравнению (3.8) соответствует логистическая кривая роста численности популяции (рис. 3.1, кривая 1), которая имеет S-образную форму, так как уравнение

$$\frac{dN}{dt} = -\frac{r_m}{K} N(N - K)$$

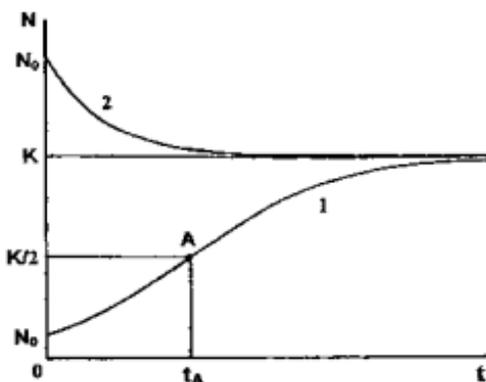


Рис. 3.1. Логистическая кривая (1) роста плотности популяции ( $N_0 < K$ ) и изменение плотности популяции при  $N_0 > K$  (2)

имеет два корня:  $N_1 = 0$ ,  $N_2 = K$ . Точку перегиба  $A$ , при которой значение  $dN/dt = (dN/dt)_{\max}$ , находим, приравнявая к нулю производную скорости:

$$\frac{d^2 N}{dt^2} = -\frac{r_m}{K} \cdot \frac{dN}{dt} (2N - K) = 0.$$

Так как в точке перегиба  $dN/dt \neq 0$ , то  $N_A = K/2$ . Точка перегиба будет иметь место, если  $N_0 < K/2$ . Само значение скорости в точке  $A$

$$\left(\frac{dN}{dt}\right)_{\max} = 0,25r_m K. \quad (3.9)$$

Время, соответствующее точке  $A$ , находим из уравнения (3.7):

$$t_A = \frac{\ln\left(\frac{K - N_0}{N_0} / \frac{K - N}{N}\right)}{r_m} = \frac{\ln\left(\frac{K - N_0}{N_0}\right)}{r_m}. \quad (3.10)$$

Если исходная плотность популяции превосходит емкость среды ( $N_0 > K/2$ ), то уравнение (3.8) будет отражать динамику снижения плотности популяции по экспоненциальному закону до значения  $K$  (рис. 3.1, кривая 2).

Поскольку выражение  $e^{-r_m t}$  при  $t \rightarrow \infty$  стремится к нулю, то в уравнении (3.8) при  $t \rightarrow \infty$  величина  $N \rightarrow K$  при любой исходной плотности популяции. При  $N_0 = K$  график плотности популяции представляет прямую линию, параллельную оси абсцисс. Таким образом, данная модель отражает устойчивый процесс достижения популяцией единого значения равновесной плотности (емкости среды  $K$ ) при любой исходной плотности популяции. Это связано с наличием отрицательной обратной связи, выраженной в уравнении (3.3) величиной  $-\gamma N$ .

Однако в логистическом уравнении сделано существенное допущение, согласно которому рождаемость и смертность мгновенно реагируют на изменение плотности популяции, то есть логистическая модель не учитывает запаздывание реальной системы при переходе к состоянию равновесия. Учет запаздывания приводит к уравнению

$$\frac{dN(t)}{dt} = (r_m - \gamma N(t - \tau))N(t), \quad (3.11)$$

где  $\tau$  - средняя продолжительность жизни одного поколения.

Работами Ю.М. Свирижева и О.Д. Логофета [1] было показано, что, как и логистическое уравнение без учета запаздывания, (3.11) имеет равновесие при  $N = K$ , но на его устойчивость существенным образом влияет величина  $r_m \tau$ . При ее малых значениях поведение с запаздыванием мало отличается от поведения системы без запаздывания. С ростом величины  $r_m \tau$  в системе могут возникать затухающие (в отсутствие возмущений) колебания плотности популяции; при дальнейшем увеличении  $r_m \tau$  появляются отклонения, после которых популяция не возвращается в исходное состояние. Наблюдаемая в природных условиях отрицательная корреляция между плодовитостью ( $r_m$ ) и продолжительностью жизни ( $\tau$ ), вероятно, обусловлена требованиями устойчивости равновесия и регулируемости плотности популяции. В реальных условиях емкость среды  $K$  испытывает циклические изменения, что также вызывает колебания плотности популяции.

## § 2. Классификация парных взаимодействий

Рассмотренное выше уравнение Ферхюльста-Перла отражает динамику численности популяции одного вида, которая односторонне зависит от емкости среды обитания, включающей комплекс биотических и абио-

тических факторов, испытывающих сезонные и прочие изменения. Влияние среды выражено в обобщенном виде и не включает в явном виде взаимодействие с другими популяциями организмов.

В реальных условиях любая популяция животных находится в различного рода взаимоотношениях со многими животными других видов. На пути к более полному математическому описанию взаимоотношения конкретной популяции со многими иными необходимо рассмотреть более простые случаи взаимодействия лишь между двумя видами животных, условно выделив их из реальной сложной системы.

Взаимодействия между популяциями разных видов, входящих в биоценоз, чрезвычайно многообразны, поэтому попытки классифицировать биотические отношения по их качественному проявлению не имели успеха. Получила распространение классификация, основанная на оценке влияния численности одного вида (популяции) на скорость роста другого. Это влияние оценивается по трехуровневой градации: положительное (+), отрицательное (-) и отсутствие взаимодействия (0). Число возможных комбинаций из этих трех градаций применительно к двум взаимодействующим видам равно 6 (см. табл.).

Рассмотрим математические модели парных биотических взаимодействий, сразу же отметив, что не для всех случаев в настоящее время имеются удовлетворительные уравнения. Это, прежде всего, связано с недостаточной изученностью конкретных механизмов взаимного влияния видов, а также воздействием абиотических факторов на состояние популяций, что нельзя игнорировать при анализе динамики реально существующих биоценозов.

#### *Классификация биотических отношений между двумя видами*

№	Тип взаимодействия	Влияние	
		первого вида на второй	второго вида на первый
1	Нейтрализм	0	0
2	Аменсализм	-	0
3	Комменсализм	+	0
4	Конкуренция	-	-
5	Жертва-эксплуататор	+	-
6	Мутуализм	+	+

### § 3. Нейтрализм

Под нейтрализмом понимают такой случай сосуществования популяций двух видов, когда они не оказывают непосредственного влияния друг на друга. Однако это еще не значит, что изменение плотности популяции одного вида не скажется на плотности популяции второго. Так, если оба вида являются пищей третьего вида, что можно записать в виде системы уравнений

$$\begin{aligned}\frac{dN_1}{dt} &= f_1(N_1, N_3), \\ \frac{dN_2}{dt} &= f_2(N_2, N_3), \\ \frac{dN_3}{dt} &= f_3(N_3, N_1, N_2),\end{aligned}\tag{3.12}$$

то снижение плотности популяции первого вида переключит особей третьего вида на ускоренное потребление второго вида и наоборот. Непосредственно же первый и второй виды друг на друга влияния не оказывают: они имеют разные источники питания, не стесняют друг друга территориально, конечные продукты жизнедеятельности каждого вида эффективно нейтрализуются или разбавляются.

Таким образом, рост численности популяций в простейшем случае может быть описан с помощью системы двух не связанных между собой уравнений Ферхюльста-Перла:

$$\begin{aligned}\frac{dN_1}{dt} &= r_{m1} N_1 \left( 1 - \frac{N_1}{K_1} \right), \\ \frac{dN_2}{dt} &= r_{m2} N_2 \left( 1 - \frac{N_2}{K_2} \right),\end{aligned}\tag{3.13}$$

и представлен двумя логистическими кривыми (рис. 3.2а). Фазовый портрет, отражающий динамику взаимосвязи  $N_1$  и  $N_2$  во времени (рис. 3.2б), можно построить: графически, по логистическим кривым; аналитически, вычисляя для заданных значений времени величины  $N_1$  и  $N_2$  по формулам вида (3.8); на основании уравнения фазового портрета.

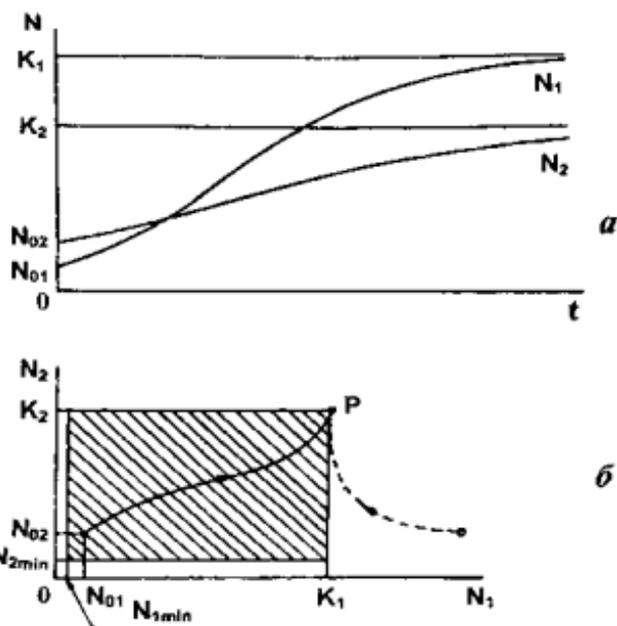


Рис. 3.2. Изменение плотности двух популяций для случая нейтрализма: а — динамика плотности; б — траектории фазового портрета

Последнее выводим из системы (3.13), деля второе уравнение на первое; при этом освобождаемся от переменной  $t$ :

$$\frac{dN_2}{dN_1} = \frac{r_{m2} K_1 N_2 (K_2 - N_2)}{r_{m1} K_2 N_1 (K_1 - N_1)}. \quad (3.14)$$

После разделения переменных в уравнении (3.14) получаем

$$\frac{dN_2}{r_{m2} K_1 N_2 (K_2 - N_2)} = \frac{dN_1}{r_{m1} K_2 N_1 (K_1 - N_1)}. \quad (3.15)$$

Интегрируем левую и правую части уравнения (3.15):

$$\frac{1}{r_{m2} K_1} \int \frac{dN_2}{N_2^2 - K_2 N_2} = \frac{1}{r_{m1} K_2} \int \frac{dN_1}{N_1^2 - K_1 N_1},$$

$$\frac{1}{r_{m2} K_1 K_2} \ln \left| \frac{K_2 - N_2}{N_2} \right| \Bigg|_{N_{02}}^{N_2} = \frac{1}{r_{m1} K_1 K_2} \ln \left| \frac{K_1 - N_1}{N_1} \right| \Bigg|_{N_{01}}^{N_1},$$

$$\frac{1}{r_{m2}} \ln \frac{(K_2 - N_2) N_{02}}{(K_2 - N_{02}) N_2} = \frac{1}{r_{m1}} \ln \frac{(K_1 - N_1) N_{01}}{(K_1 - N_{01}) N_1},$$

$$\frac{(K_2 - N_2) N_{02}}{(K_2 - N_{02}) N_2} = \left\{ \frac{(K_1 - N_1) N_{01}}{(K_1 - N_{01}) N_1} \right\}^{r_{m2}/r_{m1}}. \quad (3.16)$$

Из (3.16) находим значение  $N_2$ :

$$\frac{K_2}{N_2} - 1 = \frac{K_2 - N_{02}}{N_{02}} \left\{ \frac{(K_1 - N_1) N_{01}}{(K_1 - N_{01}) N_1} \right\}^{r_{m2}/r_{m1}},$$

$$N_2 = \frac{K_2}{1 + (K_2 / N_{02} - 1) \left\{ \frac{K_1 / N_1 - 1}{K_1 / N_{01} - 1} \right\}^{r_{m2}/r_{m1}}}. \quad (3.17)$$

Для проверки правильности уравнения (3.17) подставим в него значение  $N_1 = K_1$ , что имеет место при  $t \rightarrow \infty$ . В этом случае, как следует из (3.17), и  $N_2 = K_2$ , что соответствует модели Ферхюльста-Перла для одной популяции (3.8). Подставляя в уравнение (3.17) ряд значений  $N_1$ , находим соответствующие им значения  $N_2$ . На основании полученных цифровых данных строим траектории фазового портрета параллельного роста двух взаимонезависимых популяций (3.26). На этом графике заштрихована область возможных отклонений от состояния равновесия  $P(K_1; K_2)$ . Она несколько меньше области, вытекающей из модели Ферхюльста-Перла, так как реально существуют минимальные значения исходных плотностей популяций  $N_{1\min}$  и  $N_{2\min}$ , ниже которых происходит вымирание популяций. Если исходные плотности популяций соответственно больше  $K_1$  и (или)  $K_2$ , то траектории фазового портрета располагаются за пределами заштрихованной области (пунктирная линия на рис. 3.26).

#### § 4. Аменсализм

Этот тип взаимодействия характеризуется односторонним отрицательным влиянием одного вида на другой. Сюда относятся: аллелопатическое воздействие одного вида растений, осуществляемое путем выделения им в окружающую среду специфических ингибиторов, на рост и размножение растений другого вида; выделение микробами антибиотиков, отрицательно действующих на другие микроорганизмы; выделение растениями антимикробных токсинов и, наоборот, микроорганизмами веществ, нарушающих нормальное функционирование растений. Существует аменсализм между растениями и животными, животными и микроорганизмами.

Таким образом, при аменсализме один вид получает преимущества в существовании, подавляя в определенном пространстве вокруг себя другой вид как своего потенциального конкурента или вредителя, уменьшая емкость его среды. В общей форме этот вид взаимодействия (точнее, одностороннего действия) может быть представлен в виде системы уравнений:

$$\begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= f_1(N_1), \\ \frac{dN_2}{dt} &= f_2(N_2, N_1), \end{aligned} \quad (3.18)$$

где  $N_1$  – численность вида, подавляющего рост другого вида – аменсала, имеющего численность  $N_2$ .

Рост численности как первого вида, так и второго подчиняется уравнению Ферхюльста-Перла, однако емкость среды у второго зависит от численности  $N_1$  первого вида. Она равна  $K_2 - \alpha_{21}N_1$ , где  $K_2$  – емкость среды второго вида при отсутствии влияния на нее первого вида;  $\alpha_{21}$  – коэффициент ингибирования, показывающий, насколько уменьшается емкость среды при увеличении плотности первого вида на единицу. С учетом сказанного запишем систему уравнений, выражающих динамику двухвидового сообщества для случая аменсализма:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_{m1} N_1 \left( 1 - \frac{N_1}{K_1} \right),$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_{m2} N_2 \left( 1 - \frac{N_2}{K_2 - \alpha_{21} N_1} \right). \quad (3.19)$$

Первое уравнение этой системы после интегрирования дает ранее рассмотренную логистическую зависимость:

$$N_1 = \frac{K_1}{1 + \frac{K_1 - N_{01}}{N_{01}} e^{-r_{m1} t}}, \quad (3.20)$$

где  $N_{01}$  - исходная численность первого вида.

Подставив это значение во второе уравнение, получим громоздкое дифференциальное уравнение с неразделяющимися переменными  $N_2$  и  $t$ , которое решается численными методами. Для этого, задавая временной интервал  $\Delta t$ , находим при  $t = \Delta t$  из (3.20) плотность  $N_1$ ; подставляя  $N_1$  во второе уравнение системы (3.19), вычисляем  $\Delta N_2$  и  $N_2 = N_{02} + \Delta N_2$ . Затем находим значение  $N_1$  при  $t = 2\Delta t$  и повторяем указанные выше операции для нахождения нового значения  $N_2$ . При  $t \rightarrow \infty$   $N_1 \rightarrow K_2$ , а

$$\frac{dN_2}{dt} = r_{m2} N_2 \left( 1 - \frac{N_2}{K_2 - \alpha_{21} N_1} \right) = 0 \quad (3.21)$$

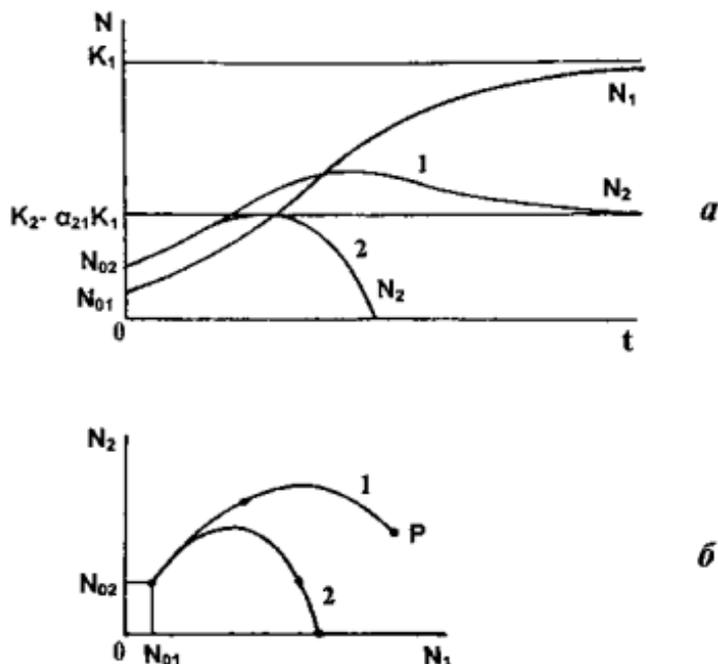
Это тождество будет иметь место при условии  $K_2 - \alpha_{21} K_1 \neq 0$ . В этом случае  $K_2 - \alpha_{21} K_1 - N_2 = 0$ , откуда

$$N_2 = K_2 - \alpha_{21} K_1. \quad (3.22)$$

Плотность  $N_2$  в стационарном состоянии будет отличной от 0 ( $N_2 > 0$ ), если  $K_2 - \alpha_{21} K_1 > 0$ , откуда коэффициент ингибирования

$$\alpha_{21} < K_2 / K_1. \quad (3.23)$$

Таким образом, вытеснение популяции второго вида (аменсала) не произойдет, если коэффициент ингибирования по величине будет меньше отношения емкости его среды к емкости среды первого вида (рис. 3.3, кривая 1).



**Рис. 3.3.** Изменение плотности двух популяций для случая аменсализма: а – динамика плотности; б – траектории фазового портрета. Кривой 1 соответствует  $\alpha_{21} < K_2/K_1$ , кривой 2 –  $\alpha_{21} > K_2/K_1$ .

При  $\alpha_{21} = K_2 / K_1$   $N_2 = 0$ . Из (3.21)  $dN_2/dt = 0$ , следовательно, плотность популяции аменсала будет стремиться к нулю при  $t \rightarrow \infty$

При  $\alpha_{21} > K_2 / K_1$ , когда имеет место сильное ингибирование, популяция аменсала будет вытеснена за конечный промежуток времени (рис. 3.3, кривая 2).

Поделив второе уравнение системы (3.19) на первое, получим дифференциальное уравнение траектории фазового портрета:

$$\frac{dN_2}{dN_1} = \frac{r_{m2} N_2 \left( 1 - \frac{N_2}{K_2 - \alpha_{21} N_1} \right)}{r_{m1} N_1 \left( 1 - N_1 / K_1 \right)} \quad (3.24)$$

Оно относится к уравнениям с неразделяющимися переменными и может быть решено только численными методами. Начальная точка

траектории фазового портрета имеет координаты  $N_{01}$  и  $N_{02}$ . Задавая интервал  $\Delta N_1$  с помощью уравнения (3.24), вычисляем  $\Delta N_2$ . Координаты новой точки будут равны  $N_{01} + \Delta N_1$  и  $N_{02} + \Delta N_2$ .

Аналогичным образом последовательно находим координаты следующих точек. Координаты точки устойчивого стационарного состояния для слабого ингибирования ( $\alpha_{21} < K_2/K_1$ ) равны  $K_1$  и  $K_2 - \alpha_{21}K_1$ .

При сильном ингибировании имеется лишь одна точка устойчивого стационарного состояния с координатами  $K_1; 0$ .

## § 5. Комменсализм

К комменсализму относятся случаи одностороннего положительного воздействия со стороны одного вида («хозяина») на другой вид — комменсал. Комменсал на «хозяина» влияния не оказывает. В качестве примера можно назвать питание животных одного вида остатками пищи «хозяина», его прижизненными выделениями, экскрементами, а также, по-видимому, и трупами «хозяина», так как число трупов (скорость отмирания) прямо пропорционально численности популяции «хозяина». Комменсалами часто обитают в жилищах «хозяина» (норах, гнездах). Комменсалами являются животные, питающиеся выделениями растения-хозяина, его отмершими тканями, например, опавшими листьями.

Для описания комменсализма используется логистическое уравнение для «хозяина» и близкое к нему уравнение для комменсала, учитывающее увеличение емкости среды комменсала за счет «хозяина». По аналогии с аменсализмом будем считать, что увеличение емкости среды комменсала прямо пропорционально плотности популяции «хозяина» с коэффициентом пропорциональности  $\beta_{21}$ , который указывает, насколько увеличивается емкость среды комменсала при увеличении плотности популяции «хозяина» на единицу. Динамика плотности популяций этого двухвидового сообщества описывается системой двух дифференциальных уравнений:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_{m1} N_1 \left( 1 - \frac{N_1}{K_1} \right),$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_{m2} N_2 \left( 1 - \frac{N_2}{K_2 + \beta_{21} N_1} \right), \quad (3.25)$$

где  $N_1$  и  $N_2$  – соответственно плотности популяций «хозяина» и комменсала.

Уравнение для «хозяина» имеет аналитическое решение, уравнение для комменсала такого решения не имеет, так как является уравнением с неразделяющимися переменными. Оно решается численными методами.

Изменение плотности популяций «хозяина» и комменсала выражается соответственно логистической и качественно сходной с ней кривыми (рис. 3.4а). После деления второго уравнения системы (3.25) на первое получим дифференциальное уравнение фазового портрета:

$$\frac{dN_2}{dN_1} = \frac{r_{m2} N_2 \left( 1 - \frac{N_2}{K_2 + \beta_{21} N_1} \right)}{r_{m1} N_1 \left( 1 - N_1 / K_1 \right)}, \quad (3.26)$$

которое не имеет аналитического решения. По данным решения численными методами уравнения (3.26) или системы уравнений (3.25) строится траектория фазового портрета для конкретных значений  $r_m$ ,

$K$  и  $N_0$  популяций «хозяина» и комменсала (рис. 3.4б). Координаты устойчивого стационарного равновесия обеих популяций, в отличие от случая с аменсализмом, никогда не могут быть равны нулю.

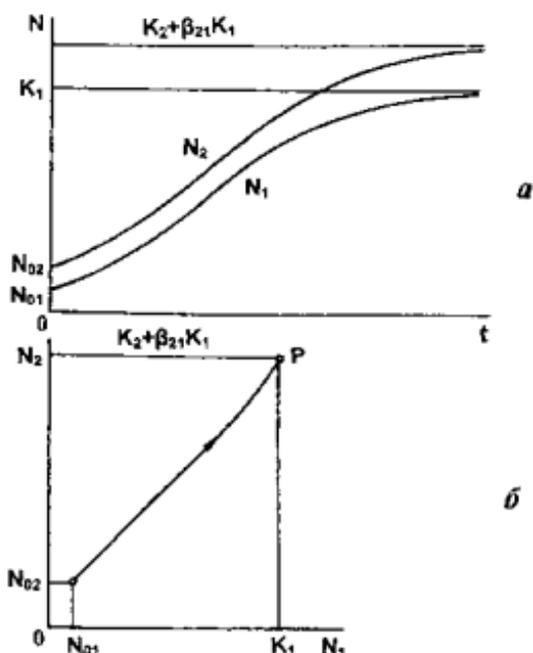


Рис. 3.4. Изменение плотности двух популяций для случая комменсализма:  $\alpha$  – динамика плотности;  $\beta$  – траектории фазового портрета

## § 6. Конкуренция

Конкуренция широко распространена как между видами одного царства (растение – растение; животное – животное; микроорганизм – микроорганизм), так и между представителями разных царств. Конкуренцией называют взаимное отрицательное влияние двух видов друг на друга. Первые математические модели межвидовой конкуренции предложили независимо друг от друга А. Лотка в 1925 г. и В. Вольтерра в 1926 г. Ингибирующее влияние одного вида на другой, согласно их модели, отражается путем введения в логистическое уравнение отрицательного члена, пропорционального численности ингибирующего вида с соответствующим коэффициентом ингибирования:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_{m1} N_1 \left( 1 - \frac{N_1}{K_1} - \frac{\alpha_{12} N_2}{K_1} \right),$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_{m2} N_2 \left( 1 - \frac{N_2}{K_2} - \frac{\alpha_{21} N_1}{K_2} \right). \quad (3.27)$$

Уменьшить значение выражения, заключенного в скобки, например, в первом уравнении системы (3.27)

$$1 - \frac{N_1}{K_1} - \frac{\alpha_{12} N_2}{K_1} = 1 - \frac{N_1 + \alpha_{12} N_2}{K_1},$$

вероятно логичнее не путем как бы увеличения плотности популяции первого вида на величину  $\alpha_{12} N_2$ , а путем уменьшения емкости среды

$K_1$  на величину, пропорциональную численности популяции конкурирующего вида. Действительно, если при выделении одним микроорганизмом антибиотика уменьшается объем жизненного пространства для микроорганизма, не переносящего этот антибиотик (случай аменсализма), то в случае конкуренции за территорию имеет место аналогичная ситуация, а при конкуренции за общий источник питания уменьшается емкость среды как для первого, так и для второго видов. Таким образом, конкуренцию вероятно логичнее рассматривать как специфический случай «взаимного аменсализма», взаимного уменьшения емкости среды. С учетом сказанного, по-видимому, логичнее было бы записать систему дифференциальных уравнений в следующем виде [3]:

$$\begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= r_{m1} N_1 \left( 1 - \frac{N_1}{K_1 - \alpha_{12} N_2} \right), \\ \frac{dN_2}{dt} &= r_{m2} N_2 \left( 1 - \frac{N_2}{K_2 - \alpha_{21} N_1} \right). \end{aligned} \quad (3.28)$$

Они не имеют аналитического решения и могут быть решены численным методом.

В состоянии устойчивого равновесия  $dN_1/dt = 0$ ,  $dN_2/dt = 0$ , то есть

$$\begin{aligned} 1 - \frac{N_1}{K_1 - \alpha_{12} N_2} &= 0, \\ 1 - \frac{N_2}{K_2 - \alpha_{21} N_1} &= 0. \end{aligned}$$

При условии неравенства нулю знаменателей этих уравнений получаем новую систему:

$$\begin{aligned} K_1 - \alpha_{12} N_2 - N_1 &= 0, \\ K_2 - \alpha_{21} N_1 - N_2 &= 0. \end{aligned} \quad (3.29)$$

Решение системы линейных уравнений (3.29) дает значения плотности популяций в состоянии устойчивого равновесия

$$\tilde{N}_1 = \frac{K_1 - \alpha_{12} K_2}{1 - \alpha_{21} \alpha_{12}}; \quad \tilde{N}_2 = \frac{K_2 - \alpha_{21} K_1}{1 - \alpha_{21} \alpha_{12}}. \quad (3.30)$$

На графике в осях  $N_1 - N_2$  это решение представлено точкой  $P$  с координатами  $\tilde{N}_1$  и  $\tilde{N}_2$  (рис. 3.5б). Для случая сохранения конкурирующих популяций в состоянии устойчивого равновесия необходимо, чтобы точка пересечения прямых, соответствующих уравнениям (3.29), находилась в первом квадранте.

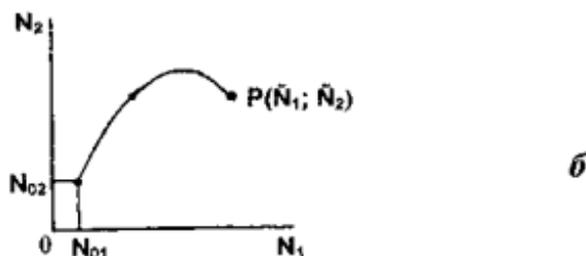
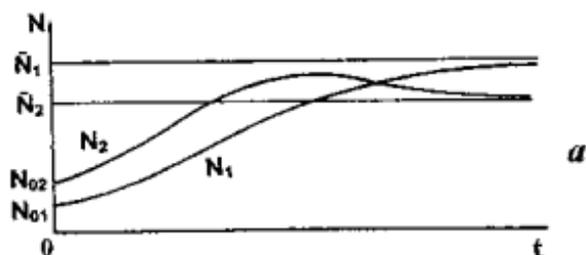


Рис. 3.5. Изменение плотности двух популяций при конкуренции: а — динамика плотности; б — траектории фазового портрета

При условии  $1 - \alpha_{21}\alpha_{12} > 0$  из (3.30) следует, что в случае полного вытеснения первой популяции ( $\tilde{N}_1 = 0; \tilde{N}_2 > 0$ )

$$K_1 - \alpha_{12}K_2 \leq 0; \quad K_2 - \alpha_{21}K_1 > 0, \text{ откуда}$$

$$\alpha_{12} \geq K_1/K_2, \quad \alpha_{21} < K_2/K_1.$$

Аналогично, в случае полного вытеснения второй популяции ( $\tilde{N}_2 = 0; \tilde{N}_1 > 0$ )

$$K_1 - \alpha_{12}K_2 > 0; \quad K_2 - \alpha_{21}K_1 \leq 0, \text{ откуда}$$

$$\alpha_{12} < K_1/K_2, \quad \alpha_{21} \geq K_2/K_1.$$

В этих случаях точка пересечения прямых находится соответственно в четвертом или втором квадрантах. Плотность популяции победившего вида в состоянии равновесия равна емкости его среды ( $K_2$  или  $K_1$ ), точка равновесия лежит соответственно на осях  $N_2$  или  $N_1$ .

## § 7. Отношения типа жертва-эксплуататор

К рассматриваемому типу биотических отношений принадлежат все случаи взаимоотношений, при которых изменение плотности популяции жертвы ведет к изменению скорости роста популяции эксплуататора в том же направлении, а изменение плотности популяции эксплуататора вызывает противоположно направленное изменение скорости роста плотности популяции жертвы.

Отношения типа жертва-эксплуататор широко распространены в природе, они имеют место как между представителями одного царства (например, животное-животное), так и разных царств (растение-животное, животное-микроорганизм, растение-микроорганизм). Наиболее характерными случаями такого рода отношений являются отношения растения и травоядного животного; жертвы и хищника; хозяина и паразита.

Исследования динамики взаимоотношений типа жертва-эксплуататор в природе и модельных лабораторных условиях позволили установить 5 разновидностей (сценариев) изменения плотности взаимодействующих популяций. В основу построения математических моделей А. Лоткой и В. Вольтеррой был положен заимствованный из химической кинетики принцип столкновений, в соответствии с которым в рассматриваемой ситуации встреча хищника (эксплуататор) с жертвой должна заканчиваться гибелью последней. Однако, в отличие от случайного столк-

новения молекул, встрече хищника с жертвой предшествует их активное поведение. Со стороны хищника – это выслеживание, преследование, со стороны жертвы – затаивание, использование убежищ, бегание от преследователя. Результат их схватки (как и при столкновении молекул) не всегда однозначен, ведь жертва тоже может иметь средства активной защиты. Не просты механизмы взаимодействия применительно и к другим сочетаниям жертвы и эксплуататора. Отсюда и разнообразие сценариев взаимодействия.

1. Если защитные возможности жертвы выше охотничьих или паразитических способностей эксплуататора (сильная жертва – слабый эксплуататор), то последний не способен себя прокормить и вымирает, а численность предполагаемой жертвы достигает стационарного уровня, соответствующего отсутствию эксплуататора. Такому исходу может способствовать наличие убежищ, недоступных эксплуататору.

2. Эксплуататор очень эффективен в поисках жертвы, прожорлив и быстро размножается (слабая жертва – сильный эксплуататор). В результате эксплуататор полностью истребляет жертву и сам погибает от голода.

3. Если эксплуататор достаточно эффективен в истреблении жертвы, но эта эффективность быстро снижается с уменьшением плотности популяции последней, то через определенное время жестко (без колебаний) устанавливаются равновесные плотности жертвы  $\tilde{N}_1$  и эксплуататора  $\tilde{N}_2$ , которые сохраняются на неизменном уровне.

4. Этот случай сходен с только что рассмотренным, но переход двухвидовой системы из исходного состояния  $(N_{01}; N_{02})$  в равновесное  $(\tilde{N}_1; \tilde{N}_2)$  происходит не жестко, а с затухающими колебаниями. Такой сценарий характерен для взаимодействия растений и растительноядных копытных.

5. Характерным для этого случая является колебательный характер изменения плотности популяций жертвы и эксплуататора, совершающегося с постоянным временным периодом, причем в такой колебательный режим система переходит из любого начального состояния  $(N_{01}; N_{02})$ . На фазовой плоскости такое колебательное состояние системы изображается замкнутой кривой, которая называется предельным циклом. Это явление часто наблюдается в природе и получило название «волны жизни». Причиной периодических колебаний плотности популяций могут быть как внешние факторы (сезонные изменения; вспышки на Солнце и др.), так и внутренне присущее

свойство некоторых систем из разряда жертва – эксплуататор к автоколебаниям с характерным для каждой пары периодом. В реальной жизни имеет место суперпозиция (наложение) колебаний, обусловленных как внешними, так и внутренними факторами, особенно если жертвой является растительноядное животное, а урожай растений зависит от погодно-климатических условий (то есть имеет место достаточно связанное взаимодействие трех различных участников).

На рис. 3.6 представлены графики изменения плотности популяций видов и фазовые портреты для рассмотренных сценариев взаимодействия типа жертва-эксплуататор.

Конструированию математической модели рассматриваемого взаимодействия должно предшествовать построение вербальной модели. Примем ряд упрощающих допущений: отсутствие внутривидовой конкуренции в популяциях жертвы и эксплуататора; отсутствие миграции организмов; достаточно высокая плотность популяций жертвы и эксплуататора, благодаря которой можно пренебречь дискретностью числа особей и математическую модель строить в виде системы дифференциальных уравнений.

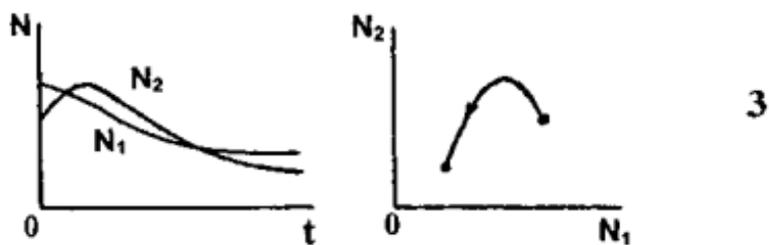
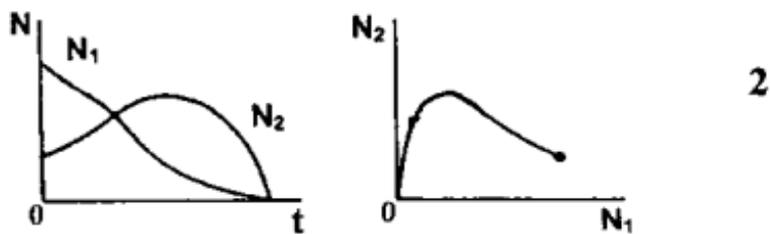
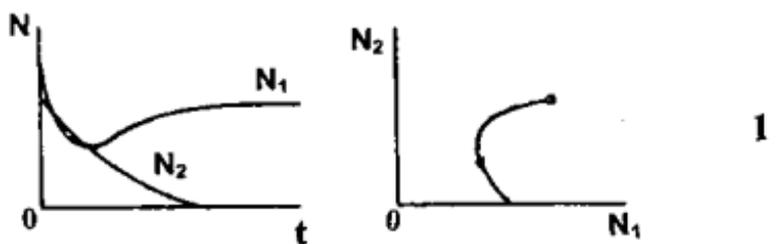


Рис. 3.6. (начало)

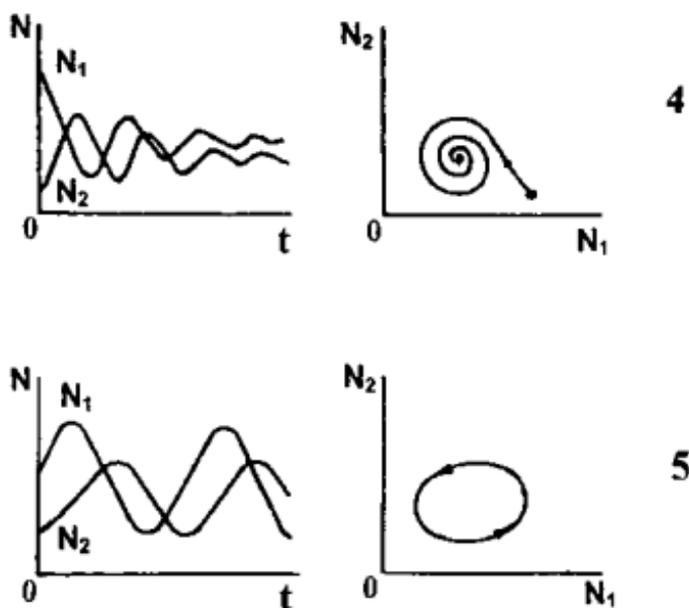


Рис. 3.6. *Различные варианты (сценарии) динамики двухвидовой системы жертва-эксплуататор (по [2])*

Скорость роста плотности популяции жертвы в этом случае зависит, прежде всего, от скорости ее рождаемости и естественной (ненасиленной) смертности, то есть прямо пропорциональна плотности популяции с коэффициентом пропорциональности, численно равным коэффициенту естественного прироста. Эта ситуация описывается уравнением Мальтуса. Однако в него необходимо внести коррективы на насильственную смертность жертвы вследствие поедания ее эксплуататором. В простейшем случае, по аналогии с применяемым в химической кинетике принципом столкновений, будем считать скорость снижения плотности популяции жертвы по причине поедания ее эксплуататором прямо пропорциональной произведению плотностей популяций жертвы и эксплуататора. Величина коэффициента пропорциональности при этом произведении, который вносит временной параметр, зависит от результативности встречи, то есть от способности эксплуататора поймать жертву и справиться с ней, а также от способности жертвы избежать встречи с эксплуататором и противостоять ему, если встреча состоится. В упрощенном случае будем считать,

что этот коэффициент пропорциональности для каждой встречи является постоянной величиной, а при встречах эксплуататора с жертвой они вступают во взаимодействие. В реальной ситуации сытый хищник при встрече с жертвой может не прореагировать на нее, и коэффициент пропорциональности является средней арифметической величиной результативности отдельных встреч.

Скорость роста плотности популяции эксплуататора зависит также от соотношения скоростей рождаемости и смертности. Скорость рождаемости при неизменном уровне обеспеченности пищей прямо пропорциональна в соответствии с законом Мальтуса плотности популяции эксплуататора. Обеспеченность пищей прямо пропорциональна плотности популяции жертвы. Отсюда можно принять, что скорость роста плотности популяции эксплуататора прямо пропорциональна произведению плотностей популяций жертвы и эксплуататора. Поскольку жертва путем физического воздействия не может вызвать гибель эксплуататора, то можно считать, что смертность последнего прямо пропорциональна плотности популяции эксплуататора с коэффициентом пропорциональности, равным коэффициенту смертности. Будем считать этот коэффициент величиной, не зависящей от плотности взаимодействующих популяций.

Этой вербальной модели соответствует математическая модель в форме двух дифференциальных уравнений:

$$\begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= r_1 N_1 - \lambda_1 N_1 N_2, \\ \frac{dN_2}{dt} &= \lambda_2 N_1 N_2 - \beta_2 N_2, \end{aligned} \quad (3.31)$$

где  $N_1$  и  $N_2$  - плотности популяций жертвы и эксплуататора;  $r_1$  коэффициент естественного прироста жертвы (без учета поедания ее эксплуататором);  $\beta_2$  - коэффициент смертности эксплуататора;  $\lambda_1$  и  $\lambda_2$  коэффициенты, характеризующие соответственно скорость поедания жертвы эксплуататором и обусловленную этим скорость увеличения плотности популяции эксплуататора.

Уравнения системы (3.31) не имеют аналитического решения и решаются численными методами. Алгоритм этих вычислений прост (предлагается их выполнить самостоятельно, задав предварительно начальные условия и значения входящих в уравнение коэффициентов).

Уравнение траекторий фазового портрета может быть найдено путем деления одного уравнения системы на другое:

$$\frac{dN_2}{dN_1} = \frac{\lambda_2 N_1 N_2 - \beta_2 N_2}{r_1 N_1 - \lambda_1 N_1 N_2}. \quad (3.32)$$

Это уравнение с неразделяющимися переменными, поэтому уравнение траекторий фазового портрета будем искать в иной форме. В стационарном состоянии  $dN_1/dt = 0$  и  $dN_2/dt = 0$ , то есть из (3.31)

$$\begin{aligned} r_1 N_1 - \lambda_1 N_1 N_2 &= 0, & N_1 (r_1 - \lambda_1 N_2) &= 0, \\ \lambda_2 N_1 N_2 - \beta_2 N_2 &= 0, & N_2 (\beta_2 - \lambda_2 N_1) &= 0. \end{aligned}$$

откуда

$$N_{1CT} = \beta_2 / \lambda_2; \quad N_{2CT} = r_1 / \lambda_1.$$

Введем новые переменные:

$$y_1 = N_1 / N_{1CT}; \quad y_2 = N_2 / N_{2CT}, \text{ откуда}$$

$$N_1 = N_{1CT} y_1 = \frac{\beta_2}{\lambda_2} y_1; \quad \frac{dN_1}{dt} = \frac{\beta_2}{\lambda_2} \cdot \frac{dy_1}{dt};$$

$$N_2 = N_{2CT} y_2 = \frac{r_1}{\lambda_1} y_2; \quad \frac{dN_2}{dt} = \frac{r_1}{\lambda_1} \cdot \frac{dy_2}{dt}.$$

Подставив эти значения в ранее записанные дифференциальные уравнения (3.31), получим новую систему уравнений:

$$\frac{dy_1}{dt} = r_1 (1 - y_2) y_1,$$

$$\frac{dy_2}{dt} = -\beta_2 (1 - y_1) y_2. \quad (3.33)$$

Разделим второе уравнение на первое:

$$\frac{dy_2}{dy_1} = -\frac{\beta_2 (1 - y_1) y_2}{r_1 (1 - y_2) y_1}. \quad (3.34)$$

Приведем (3.34) к общему знаменателю (при условии неравенства нулю этого знаменателя), после чего разделим левую и правую части полученного уравнения на произведение  $y_1 y_2$ . Получим дифференциальное уравнение с разделенными переменными:

$$r_1 \frac{dy_2}{y_2} - r_1 dy_2 + \beta_2 \frac{dy_1}{y_1} - \beta_2 dy_1 = 0, \quad (3.35)$$

после интегрирования которого имеем решение в аналитической форме:

$$r_1 \ln y_2 - r_1 y_2 + \beta_2 \ln y_1 - \beta_2 y_1 = C, \quad (3.36)$$

или после потенцирования

$$(y_1/e^{y_1})^{\beta_2} \cdot (y_2/e^{y_2})^r = e^C, \quad (3.37)$$

где  $C$  - постоянная интегрирования, зависящая от начальных плотностей популяций.

Заменив в уравнении (3.37) значения переменных

$$y_1 = N_1/N_{1CT} = \frac{\lambda_2}{\beta_2} N_1,$$

$$y_2 = N_2/N_{2CT} = \frac{\lambda_1}{r_1} N_2,$$

получим уравнение

$$\left(\lambda_2 N_1 / \beta_2 e^{\lambda_2 N_1 / \beta_2}\right)^{\beta_2} \cdot \left(\lambda_1 N_2 / r_1 e^{\lambda_1 N_2 / r_1}\right)^r = e^C,$$

которое после преобразования примет следующий вид:

$$\left(\frac{\lambda_2}{\beta_2}\right)^{\beta_2} \cdot \frac{N_1^{\beta_2}}{(e^{\lambda_2})^{N_1}} + \left(\frac{\lambda_1}{r_1}\right)^r \cdot \frac{N_2^r}{(e^{\lambda_1})^{N_2}} = e^C. \quad (3.38)$$

Обозначив постоянные величины

$$B = (\lambda_2/\beta_2)^{\beta_2}; \quad D = (\lambda_1/r_1)^r;$$

$$P = e^{\lambda_2}; \quad Q = e^{\lambda_1},$$

запишем уравнение траекторий фазового портрета:

$$B \frac{N_1^{\beta_2}}{P^{N_1}} + D \frac{N_2^r}{Q^{N_2}} = e^C. \quad (3.39)$$

Значение постоянной интегрирования  $C$  находим из (3.36), подставив в него начальные численности популяций  $N_{01}$  и  $N_{02}$ :

$$C = \beta_2 (\ln y_{01} - y_{01}) + r_1 (\ln y_{02} - y_{02}), \quad (3.40)$$

где  $y_{01} = N_{01} \lambda_2 / \beta_2$ ;  $y_{02} = N_{02} \lambda_1 / r_1$ .

Несложно показать, что траектория фазового портрета представляет замкнутую кривую. Действительно, подставив в (3.37) значение

постоянной интегрирования из (3.40), получим для заданного значения  $y_2$  уравнение

$$y_1 e^{-y_1} = \frac{e^{(c+r_1 y_2) y \beta_2}}{y_2^{r_1/\beta_2}} = F_1(y_2). \quad (3.41)$$

Уравнение вида  $F(y) = ye^{-y}$  является трансцендентным (неалгебраическим), его корни можно найти приближенно, с любой заданной точностью. Графически это уравнение выражается кривой с максимумом при  $y = 1$  и положительными значениями  $F(y)$  при положительных значениях  $y$ . Любому значению  $F(y)$  от 0 до  $F(y)_{\max} = 0,3679$  соответствуют два корня (рис. 3.7), за исключением  $F(y)_{\max}$ , которому соответствует одно значение корня, равное 1.

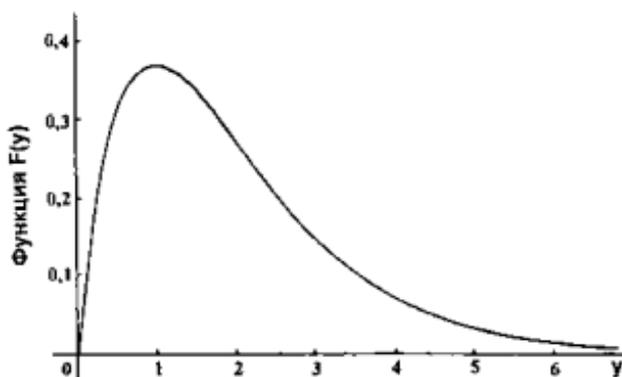


Рис. 3.7. График функции  $F(y) = ye^{-y}$

Аналогичным образом находим для заданного значения  $y_1$  уравнение

$$y_2 e^{-y_2} = \frac{e^{(c+y_1 \beta_2) y r_1}}{y_1^{\beta_2/r_1}} = F_2(y_1). \quad (3.42)$$

Оно тоже трансцендентное вида  $F(y) = ye^{-y}$ , имеет два корня, то есть любому заданному в определенном диапазоне значению  $y_1$  соответствуют два значения  $y_2$ . Наоборот, если задать в (3.41) в определенном диапазоне значение  $y_2$ , то ему будут соответствовать два значения  $y_1$ .

Это свойство присуще замкнутым кривым, поэтому траектории фазового портрета для рассматриваемой модели (при разных значениях  $N_{01}$  и  $N_{02}$ ) являются замкнутыми кривыми. Таким траекториям соответствует колебательный характер изменения плотности популяций жертвы и эксплуататора. Траектория фазового портрета имеет по две экстремальные точки по осям  $N_1$  и  $N_2$ . Для нахождения координат этих точек необходимо вычислить производные функции фазовой траектории и приравнять их

к нулю. Обозначив в (3.37)  $f(y_1) = (y_1/e^{y_1})^{\beta_2}$ ;  $f(y_2) = (y_2/e^{y_2})^{\gamma_1}$ ,

дифференцируем функцию

$$f(y_1) \cdot f(y_2) = e^C,$$

заданную в неявном виде:

$$f(y_2)f'(y_1)dy_1 + f(y_1)f'(y_2)dy_2 = 0,$$

$$\left(\frac{y_2}{e^{y_2}}\right)^{\gamma_1} \cdot \beta_2 \left(\frac{1-y_1}{e^{y_1}}\right)^{\beta_2-1} \cdot dy_1 + \left(\frac{y_1}{e^{y_1}}\right)^{\beta_2} \cdot \gamma_1 \left(\frac{1-y_2}{e^{y_2}}\right)^{\gamma_1-1} \cdot dy_2 = 0,$$

откуда

$$\frac{dy_1}{dy_2} = r_1 \left(\frac{y_1}{e^{y_1}}\right)^{\beta_2} \cdot \left(\frac{1-y_2}{e^{y_2}}\right)^{\gamma_1-1} / \beta_2 \left(\frac{y_2}{e^{y_2}}\right)^{\gamma_1} \cdot \left(\frac{1-y_1}{e^{y_1}}\right)^{\beta_2-1}$$

$$\frac{dy_2}{dy_1} = \beta_2 \left(\frac{y_2}{e^{y_2}}\right)^{\gamma_1} \cdot \left(\frac{1-y_1}{e^{y_1}}\right)^{\beta_2-1} / r_1 \left(\frac{y_1}{e^{y_1}}\right)^{\beta_2} \cdot \left(\frac{1-y_2}{e^{y_2}}\right)^{\gamma_1-1}. \quad (3.43)$$

В точках экстремума  $dy_1/dy_2 = 0$  и  $dy_2/dy_1 = 0$ , откуда соответственно  $y_2 = 1$  и  $y_1 = 1$ . Поскольку

$y_1 = N_1/N_{1CT}$  и  $y_2 = N_2/N_{2CT}$ , то

$$N_1 = N_{1CT} = \beta_2/\lambda_2, \quad N_2 = N_{2CT} = r_1/\lambda_1.$$

Подставив в (3.41) значение  $y_2 = 1$ , вычисляем величину правой части уравнения:

$$y_1 e^{-y_1} = e^{(C+r_1)y\beta_2}, \quad (3.44)$$

после чего по графику (рис. 3.7) находим значения корней  $y_{1\min}$  и  $y_{1\max}$ . Поскольку  $N_1 = (\beta_2/\lambda_2)y_1$ , то

$$N_{1\min} = \frac{\beta_2}{\lambda_2} y_{1\min}, \quad N_{1\max} = \frac{\beta_2}{\lambda_2} y_{1\max}.$$

Аналогичным образом при  $y_1 = 1$  из уравнения (3.42) следует

$$y_2 e^{-y_2} = e^{(C + \beta_2) y_1}, \quad (3.45)$$

откуда по графику (рис. 3.7) находим значения  $y_{2\min}$  и  $y_{2\max}$ . Им соответствуют

$$N_{2\min} = \frac{r_1}{\lambda_1} y_{2\min}, \quad N_{2\max} = \frac{r_1}{\lambda_1} y_{2\max}.$$

В осях плотностей популяций  $N_1$  и  $N_2$  после этого можно нанести координату стационарного состояния  $P(N_{1CT}; N_{2CT})$  и пяти точек, лежащих на траектории фазового портрета:  $E(N_{01}; N_{02})$ ,  $A(N_{1\min}; N_{2CT})$ ,  $C(N_{1\max}; N_{2CT})$ ,  $B(N_{1CT}; N_{2\max})$ ,  $D(N_{1CT}; N_{2\min})$  (рис. 3.8). Чтобы найти координаты промежуточных точек, разделим отрезок  $y_{1\max} - y_{1\min}$  на определенное количество интервалов и для каждого значения  $y_1$  найдем на графике (рис. 3.7) величины двух корней  $y_2$ , которые совместно со значениями  $y_1$  пересчитаем в соответствующие значения плотностей популяций.

Каждому начальному состоянию системы ( $N_{01}; N_{02}$ ) соответствует одна траектория на фазовой плоскости. Каждой точке траектории соответствует свое значение времени  $t$ , повторяющееся с постоянным периодом  $T$ . Чтобы определить направление обхода траектории, найдем значение тангенса угла наклона касательной к точке  $C$  (рис. 3.8), подставив в знаменатель (3.32) координату этой точки:

$$N_2 = N_{2CT} = r_1 / \lambda_1$$

$$\frac{dN_2}{dN_1} = \frac{N_2(\lambda_2 N_1 - \beta_2)}{N_1 \cdot 0}.$$

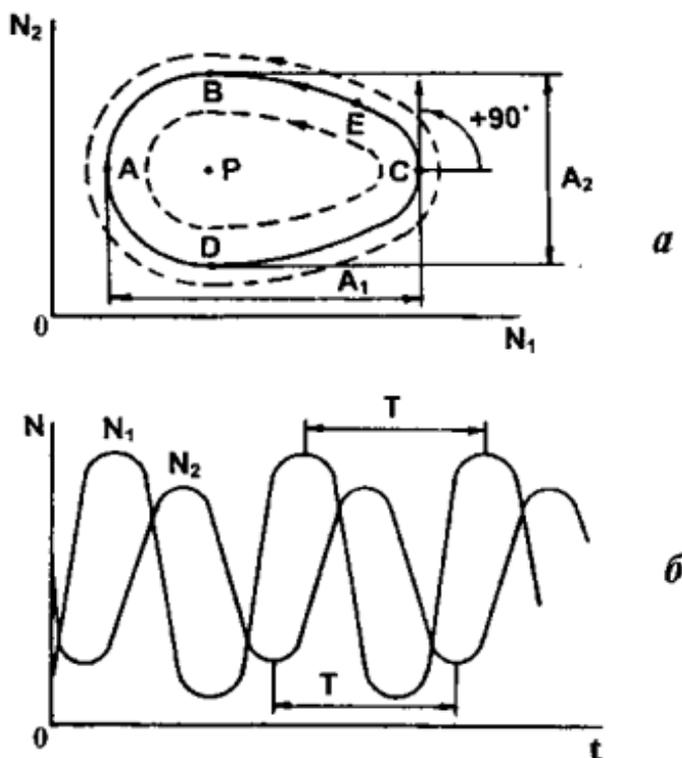


Рис. 3.8. Траектории фазового портрета (а) и временная развертка плотности популяций (б) для системы жертва-эксплуататор

Знаменатель равен нулю, числитель положителен, так как значение абсциссы т.  $C$   $N_1 > N_{ICT} = \beta_2 / \lambda_2$ . Следовательно, тангенс наклона касательной равен  $+\infty$ , а сам угол равен  $90^\circ$ , чему соответствует направление обхода против часовой стрелки.

Полный цикл изменения плотности популяций как жертвы, так и эксплуататора совершается за одно время, равное периоду  $T$ , причем амплитуда колебаний плотности жертвы  $A_1 = N_{1\max} - N_{1\min}$ , эксплуататора -  $A_2 = N_{2\max} - N_{2\min}$ . Анализ траектории показывает, что если условно за начало отсчета взять точку  $C$  и рассматривать график в направлении против часовой стрелки, то с уменьшением плот-

ности популяции жертвы от  $N_{1\max}$  плотность популяции эксплуататора растет до  $N_{2\max}$  в т.  $B$ , а затем снижается до т.  $D$ ; хотя плотность популяции жертвы, достигнув в т.  $A$  минимального значения, начинает расти до конца цикла (т.  $C$ ), плотность популяции эксплуататора начинает расти лишь с т.  $D$ . Таким образом, между  $N_{1\max}$  и  $N_{2\max}$  имеет место сдвиг во времени (отрезок  $CB$ ), и между  $N_{1\min}$  и  $N_{2\min}$  тоже (отрезок  $AD$ ), причем достижение максимума и минимума плотности популяции эксплуататора отстает от соответствующих показателей жертвы. Исходя из этого анализа, можно дать качественную временную развертку изменения плотностей популяций жертвы и эксплуататора (рис. 3.8). Количественную развертку, как упоминалось выше, можно получить после решения численными методами системы уравнений (3.31).

Чтобы определить величину периода  $T$ , необходимо проинтегрировать уравнения системы (3.33). Для первого уравнения

$$\int_{y_1(0)}^{y_1(T)} \frac{dy_1}{y_1} = r_1 \int_0^T (1 - y_2) dt$$

$$\ln y_1 \Big|_{y_1(0)}^{y_1(T)} = r_1 T - r_1 \int_0^T y_2 dt. \quad (3.46)$$

Поскольку  $y_1(0) = y_1(T)$ , то  $\ln(y_1(T)/y_1(0)) = 0$ . Следовательно,

$$r_1 T = r_1 \int_0^T y_2 dt, \text{ или } \frac{1}{T} \int_0^T y_2 dt = 1.$$

Подставив значение  $y_2 = N_2/N_{2CT}$ , получим

$$\frac{1}{T} \int_0^T N_2 dt = N_{2CT}. \quad (3.47)$$

Так как  $\int_0^T N_2 dt$  - площадь под графиком  $N_2(t)$  на отрезке абсциссы длиной  $T$  - равна числу прожитых «организмо-суток» за период  $T$ , то деленная на  $T$  эта величина дает среднюю плотность  $\bar{N}_2$ , а

она, как вытекает из уравнения, оказывается равной плотности популяции в стационарном состоянии ( $\bar{N}_2 = N_{2CT}$ ). Период

$$T = \frac{\int_0^T N_2 dt}{N_{2CT}}. \quad (3.48)$$

Аналогичным образом анализируем второе уравнение системы (3.33) и получаем

$$T = \frac{\int_0^T N_1 dt}{N_{1CT}}. \quad (3.49)$$

Сопоставляя (3.48) и (3.49), получаем

$$\frac{\int_0^T N_2 dt}{\int_0^T N_1 dt} = N_{2CT}/N_{1CT}, \quad (3.50)$$

то есть отношение площадей под графиками  $N_2(t)$  и  $N_1(t)$  на отрезке абсциссы длиной  $T$  равно отношению соответствующих стационарных значений плотностей популяций. В. Вольтерра показал, что в непосредственной близости от стационарной точки  $P$  фазовые траектории по форме близки к эллипсам, а период  $T$  для них почти одинаков и приблизительно равен

$$T_0 = 2\pi / \sqrt{r_1 \beta_2}. \quad (3.51)$$

Таким образом, рассмотренная модель позволяет теоретически показать способность системы жертва-эксплуататор к автоколебаниям, которая является внутренне присущим ей свойством. Если под действием внешних факторов изменится состояние системы, она перейдет на новую траекторию. Подобно кругам на воде от брошенного камня, точки траектории фазового портрета будут тем более удалены от состояния стационарного равновесия (т.  $P$ , рис. 3.8), чем сильнее возмущение, которое вывело систему жертва-эксплуататор из этого состояния. Рассмотренная модель соответствует лишь сценарию 5 и не объясняет остальные 4 случая взаимодействия типа жертва-эксплуататор. Это связано с тем, что в модель не включен ряд реально существующих закономерностей, в частности: не учтено ограничивающее влияние на рост плотности жертвы емкости среды  $K_1$ ; не

учтено, что при наличии убежищ или трудности охоты при низком значении плотности популяции жертвы оно (значение) остается неизменным, несмотря на увеличение плотности популяции эксплуататора, то есть становится неприемлемым принцип столкновений (встреч); в случае большой плотности жертвы, напротив, при относительно низкой плотности эксплуататора наступает его быстрое насыщение и не всякая встреча с жертвой может закончиться гибелью последней и тем более поеданием ее.

Учет этих моментов позволяет модифицировать рассмотренную модель и делает ее более реалистичной. Так, если учесть влияние конкуренции между особями жертвы (см. модель Ферхюльста-Перла), то новая система уравнений примет вид

$$\begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= r_{1m}N_1 - \gamma N_1^2 - \lambda_1 N_1 N_2, \\ \frac{dN_2}{dt} &= \lambda_2 N_1 N_2 - \beta_2 N_2. \end{aligned} \quad (3.52)$$

Небольшое на первый взгляд изменение первого уравнения (член  $\gamma N_1^2$ ) привело к тому, что оно стало объяснять сценарий 4, когда система через ряд колебаний с затухающей амплитудой из любого начального состояния приходит к состоянию устойчивого равновесия (рис. 3.6). Рассмотренная ранее модель (3.31) описывала систему, которая, будучи переведена из одного установившегося колебательного режима в другой, продолжала оставаться в этом новом режиме. Она является частным случаем модели (3.52), в которой принимается  $\gamma = 0$  (плотность популяции жертвы не влияет на ее смертность). Корректируя исходную модель (3.31) с учетом конкретных особенностей взаимодействия в системе жертва-эксплуататор, можно получить систему уравнений, адекватно отражающую изменение плотности популяций.

## § 8. Мутуализм

При мутуализме проявляется обоюдное («ты – мне, я – тебе») положительное влияние взаимодействующих видов: увеличение или уменьшение плотности одного вида соответственно ведет к увеличению или уменьшению скорости роста другого и наоборот. В этом отношении мутуализм является прямой противоположностью конкуренции.

Мутуализм широко распространен в природе. Он имеет место как в отношениях между представителями одного царства, так и разных

царств. В качестве примера можно назвать взаимоотношения гриба и водоросли (лишайники), растения и бактерии (бобовые и клубеньковые азотфиксирующие бактерии), растения и гриба (орхидеи и симбиотические грибы), животного и растения (насекомые-опылители и цветковые растения), животного и животного (травяные тли и пасущие их муравьи) и т.д.

Возможны различные варианты как вербальных, так и математических моделей, отражающих динамику плотности популяций, находящихся между собой в отношениях мутуализма. При ограниченных пищевых ресурсах и (или) жизненных пространствах необходимо учесть внутривидовую конкуренцию, влияние которой отражено в логистическом уравнении Ферхюльста-Перла. Положительное воздействие одного вида на другой может проявиться в увеличении емкости среды или скорости роста популяции последнего. В первом приближении можно считать, что увеличение емкости среды и коэффициента скорости роста прямо пропорционально плотности популяции воздействующего вида с соответствующими коэффициентами пропорциональности.

Так, для случая, когда имеет место внутривидовая конкуренция в обеих популяциях, а мутуализм проявляется в увеличении скорости роста первого вида за счет второго и увеличении емкости среды второго вида за счет первого, система уравнений будет иметь следующий вид:

$$\begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= N_1 (r_{m1} - \gamma_1 N_1 + \beta_{12} N_2), \\ \frac{dN_2}{dt} &= r_{m2} N_2 \left( 1 - \frac{N_2}{K_2 + \delta_{21} N_1} \right), \end{aligned} \quad (3.53)$$

где  $\beta_{12}$  - коэффициент, учитывающий снижение коэффициента смертности особей первого вида за счет влияния второго вида;  $\delta_{21}$  - коэффициент, учитывающий увеличение емкости среды второго вида за счет влияния первого вида.

Это сообщество имеет единственную стационарную точку с координатами  $N_{1CT}$  и  $N_{2CT}$ . Значения последних находим, приравняв к нулю  $dN_1/dt$  и  $dN_2/dt$ . В этом случае получаем систему из двух линейных уравнений с двумя неизвестными:

$$\begin{aligned} r_{m1} - \gamma_1 N_1 + \beta_{12} N_2 &= 0, \\ 1 - N_2 / (K_2 + \delta_{21} N_1) &= 0. \end{aligned} \quad (3.54)$$

Решение ее дает следующие значения координат точки стационарного состояния (считая, что  $K_2 + \delta_{21} N_1 \neq 0$ ):

$$\begin{aligned} N_{1CT} &= \frac{r_{m1} + K_2 \beta_{12}}{\gamma_1 - \delta_{21} \beta_{12}}, \\ N_{2CT} &= \frac{r_{m1} \delta_{21} + K_2 \gamma_1}{\gamma_1 - \delta_{21} \beta_{12}}. \end{aligned} \quad (3.55)$$

Временную развертку плотности популяций рассчитывают путем решения системы уравнений (3.53) численными методами, равно как и траекторию фазового портрета, которой соответствует дифференциальное уравнение (3.56), полученное из системы (3.53) путем деления второго уравнения на первое:

$$\frac{dN_2}{dN_1} = \frac{r_{m2} N_2 (K_2 + \delta_{21} N_1 - N_2)}{N_1 (r_{m1} - \gamma_1 N_1 + \beta_{12} N_2) (K_2 + \delta_{21} N_1)}. \quad (3.56)$$

Сходным образом решается задача и при других вариантах симбиотических взаимодействий.

При анализе динамики многовидовых сообществ приходится решать более сложные системы обыкновенных дифференциальных уравнений, включающих столько уравнений, сколько взаимодействующих видов входит в сообщество.

Математические модели надорганизменных систем могут быть использованы при анализе влияния периодически изменяющихся условий среды на численность популяций, для оценки эффективности использования химических и биологических методов борьбы с вредителями сельского хозяйства, выработки оптимального варианта этой борьбы. Нередко возникает необходимость в снижении численности отдельных видов животных (волков; коала в Австралии и др.). В других случаях приходится, напротив, осуществлять реакклиматизацию животных или вселять их в новые места обитания. Определенную помощь при анализе названных ситуаций математические модели способны оказать, особенно если они достаточно полно и адекватно учитывают основные факторы, влияющие на протекание исследуемых процессов.

Другая область применения математических моделей – изучение состояния микрофлоры кишечника человека и животных в норме и при патологии, лечение дисбактериозов, гельминтозов, инфекционных болезней. Во всех этих случаях имеют место различные типы взаимодействия между организмами разных видов, а также избирательное воздействие лекарственных препаратов на болезнетворные виды.

## ГЛАВА ЧЕТВЕРТАЯ

### УПРАВЛЕНИЕ ИСКУССТВЕННЫМИ НАДОРГАНИЗМЕННЫМИ СИСТЕМАМИ

#### § 1. Одомашнивание животных и управление поведением домашних животных

Все виды домашних животных произошли от диких предков. Одомашниванию (доместикации) подвергались те виды животных, которые представляли для людей какой-либо практический интерес. Доместикация начиналась с приручения животных. Прирученные животные пользовались покровительством человека, но в неволе не размножались, как, например, не размножаются до настоящего времени индийские слоны. Для тех прирученных животных, которые приносили существенную пользу, человек создавал новые условия жизни. Постепенно они привыкали к этим условиям и начинали в неволе давать потомство, то есть превращаться в домашних животных. Путем отбора из их потомков особей с более выраженными полезными качествами человек формировал стада одомашненных животных, по многим показателям все более и более отдалявшихся от своих диких предков.

Одомашнивание шло на всех материках. Первым домашним животным стала собака, доместикация которой произошла на Евразийском континенте 10 – 15 тыс. лет назад. За ней последовали овцы и козы (9 – 10 тыс. лет), свиньи (8 – 9 тыс. лет), крупный рогатый скот (6 – 8 тыс. лет), лошади и верблюды (5 – 6 тыс. лет), куры (5 – 6 тыс. лет), гуси (4 – 5 тыс. лет), утки (3 – 4 тыс. лет), индюки (2 тыс. лет) и т.д. Люди широко разводят одомашненных промысловых рыб, например карпа. Из беспозвоночных 5 – 5,5 тыс. лет назад домашними стали пчелы и тутовый шелкопряд.

Полагают [1], что настоящее прочное одомашнивание происходило только у людей первобытной общины. Ни в рабовладельческую, ни в феодальную, ни в капиталистическую формацию его не было. Объясняется это тем, что первобытный человек каменного и меднокаменного века стоял еще очень близко к природе, дорожил всеми животными, на которых охотился, а не убивал их больше того, что требовалось ему для питания. Знания природы, свободный труд, терпение и любовное отношение к зверям позволили первобытному человеку приручить и одомашнить весь перечень видов животных, с которыми в настоящее время имеют дело животноводы. Тем не ме-

нее этот перечень составляет лишь очень малую долю известных видов животных, что объясняется не только отсутствием у других животных полезных хозяйственных качеств, но и трудностью их одомашнивания, для которого необходимы определенный тип функции нервной системы, а также большая способность приспособления к условиям внешней среды и к выполнению требуемой от них человеком работы. Кандидаты в домашние животные должны обладать большой морфофизиологической пластичностью, которую обычно имеют представители широкораспространенных, малоспециализированных видов. Так, лось, животное сильное, нетребовательное, сравнительно легко приручается, но узко приспособлено к таежной зоне и не может жить в степях. Его зубы не могут перетирать степные травы, а по причине ослабленной терморегуляции при работе он, в отличие от степного оленя или лошади, часто перегревается. Лось относится к промысловым животным, так как имеет большой вес (до 570 кг) и является источником мяса, кожи, рогов. По этой причине проводятся опыты по его одомашниванию в условиях лесной зоны. С другой стороны, дальний предок современного крупного рогатого скота – тур (первобытный бык *Bos primigenius*) был чрезвычайно свирепым животным, и его трудом многих поколений удалось укротить. Главным стимулом для одомашнивания тура была высокая хозяйственная отдача от этого вида животного.

Практически важным вопросом, который интересовал и интересует в настоящее время специалистов-животноводов, является выявление методов, с помощью которых осуществлялось одомашнивание. По вполне понятным причинам, письменные источники на этот счет отсутствуют и приходится ограничиваться косвенными материалами и сообщениями. Видный немецкий зоолог А. Неринг, опирающийся на свой богатый опыт приручения животных, считал, что первое приручение происходило с целью «позабавить себя и детей». Он так рисовал картину одомашнивания в далеком прошлом: «Охотник, убивший мать, находил у трупа беспомощного жеребенка <...>. Из сострадания и любопытства брали его для забавы детям и собственной утехы. <...>. Молодые животные быстро привыкали к человеку, тем более что и условия существования его (наверное *ix* – Ю.П. Фролов) менялись мало. Они становились любимцами детей и товарищами в играх. Дети влезали жеребенку на спину, носиться на нем было приятно, им научились управлять, и вот молодое животное становилось животным верховым и вьючным. Один такой благоприятно закончившийся опыт служил далее примером, и жеребят начали воспитывать чаще. Соседи подражали. Позднее научились ловить и укрощать также и взрослых более

сильных лошадей, когда набрались ловкости и опыта на тех, кого поймали молодыми» (цит. по [1]). Другим обстоятельством, способствовавшим приручению животных, был голод, который привлекал животных к человеческому жилью. Более того, при этом происходила своего рода спонтанная, не желательная для человека domestикация некоторых, так называемых синантропных животных (домовых мышей, крыс, мух, тараканов, постельных клопов и др.). Насильственный голод применялся как жесткий способ domestикации взрослых особей.

Важное значение в одомашнивании играл импринтинг (запечатлевание) – формирование в раннем периоде развития особи устойчивой индивидуальной избирательности к внешним стимулам. Понятие запечатлевания было впервые введено в науку К. Лоренцом (1935, 1937). Оно заключается в установлении связи в определенный период жизни животного с объектом внешней среды. Эта связь может проявиться в следовании за любым движущимся объектом, впервые предъявленным животному в первые часы жизни, в приближении к этому объекту, вступлении с ним в контакт, прикосновении, лизании, подаче звуков довольства или дистресс-реакции (соответственно низкого или высокого тона). В естественных условиях первым движущимся и познанным объектом оказываются родители. Новорожденные, изолированные от родителей, будут привязываться к любым индифферентным объектам. Сама реакция следования является врожденной формой поведения. Цыплята, как только начинают ходить, следуют за любым движущимся объектом. Такая реакция отмечалась у многих видов млекопитающих: гну, зебры, бизона, муфлона (в зоологическом саду), у верблюдов и гибридов собственно ламы и викуньи. В понимании классического учения об условных рефлексах И.П. Павлова импринтинг – это ассоциативное обучение [2]. Раньше считалось, что импринтинг – это особая форма научения. Однако позднее было показано, что он имеет много общего с обычным условно-рефлекторным научением. Интересно, что даже у человека независимо от условий жизни существуют определенные периоды восприимчивости, например к овладению языком. У детей эта поразительная способность проявляется в возрасте от 2 до 7 лет, независимо от конкретного вида языка (немецкого, русского, английского, французского и т.д.) [3].

Важную информацию о возможных способах domestикации, применявшихся в древности, дает современный опыт одомашнивания животных, некоторые примеры которого будут рассмотрены позднее.

Основные усилия при разведении домашних животных направлены на получение более высоких хозяйственных показателей (удоя, привеса,

яйценоскости и др.). По этим показателям ведется селекция животных, содержащихся в специфических условиях животноводческого хозяйства. Однако в силу плейотропного эффекта происходят генетически наследуемые изменения и в этологии животных, которые также подвергаются искусственному отбору. Например, появляются особи, проявляющие ярко выраженные признаки агрессии, полезные для выживания диких животных и неприемлемые для домашних, выбраковываются.

В связи с исключением из жизни домашнего животного необходимости добывать себе пищу, совершать сезонные миграции, спасаться от хищников в большинстве случаев упрощается его поведение, строение головного мозга. Так, у свиней произошло уменьшение числа борозд и извилин, существенное (до 30%) уменьшение объема серого вещества и относительной поверхности коры. Отмечены изменения даже в архитектонике мозга. При одомашнивании происходит увеличение размеров нервных клеток при одновременном уменьшении их плотности. В наибольшей степени уменьшение объема мозга и утрата характера диких предков произошли у животных, разводимых для получения мяса. У собак и лошадей, напротив, умственные способности стали более высокими.

В целом же состояние одомашненности поддерживается постоянным воспроизводством поголовья в условиях животноводческого хозяйства, поскольку это состояние обратимо, и многие домашние животные, отпущенные на свободу, легко дичают. Одичание иногда бывает до того значительным, что зоологи-систематики не могут отличить одичавших свиней от диких [1].

У диких животных в естественной среде складываются определенный ритм жизни, стереотипные реакции на изменение внешних условий, определенные отношения с особями своего вида и других видов. При одомашнивании происходит серьезное изменение привычных условий существования, которое ведет к слому сложившихся в течение очень длительного периода времени норм реагирования и вызывает необходимость формирования нового характера поведения. То же, может быть в менее резкой форме, происходит у домашних животных при переводе их от одного способа содержания к другому. Все это требует учета видовых особенностей поведения животных, прежде всего в сельском хозяйстве. В качестве примера кратко рассмотрим этологические особенности основных групп сельскохозяйственных животных и проблемы, возникающие при их содержании.

Наиболее хозяйственно важной и первой одомашненной группой сельскохозяйственных животных является крупный рогатый скот. К нему относятся домашние парнокопытные жвачные животные семей-

ства полорогих рода настоящих быков. Произошли от дикого быка тура, разводят в основном из-за молока и мяса. До одомашнивания эти животные обитали в местах с обширными лесными и степными травостоями, часто меняли места своего пребывания. Они объединялись в малые стада (до 20-30 голов), которые состояли обычно из коров, нетелей и телят и включали несколько быков [4]. Возникали и малые стада, состоящие из одних быков, которые в период гона объединялись со стадом коров. Объединение животных в стаде вызвано определенными поведенческими мотивами, вынуждающими особей к сближению с другими представителями своего рода. Этот социальный инстинкт основан на взаимном привлечении особей одного вида, которое нередко проявляется в целом ряде поведенческих реакций. Если эта побудительная потребность неудовлетворена, то животное испытывает беспокойство и начинает активно искать других индивидуумов, по возможности своего же вида. На социальный инстинкт влияют сезонные изменения в организме, связанные с половой активностью.

В стадах многих животных, включая крупный рогатый скот, существует типичное для каждого вида распределение членов стада по рангам. Социальное ранжирование стада проявляется в существовании определенной иерархии (соподчиненности) между особями одного вида, породы, пола, возраста. Ведущих животных признают все остальные члены стада, что выражается в соблюдении соответствующих дистанций между особями. Существуют особи, угнетаемые почти всеми остальными членами стада, в том числе и теми, которые принадлежат к низшим рангам. На пастбище эти отношения проявляются менее выражено, поскольку здесь легче избежать встречи с агрессивными особями. Иначе дело обстоит при беспривязном содержании, когда животные могут двигаться лишь на относительно ограниченной площади, что не всегда позволяет уклониться от встречи со старшим по рангу.

Так, было установлено, что в стаде скота с неудаленными рогами 2-3 особи высокого ранга настолько подавляли остальных, что это вызывало постоянное беспокойство стада. Используя острые рога, виновники беспокойства нападали друг на друга и на более слабых членов стада, что нередко приводило к ранениям кожи и обширным подкожным кровоизлияниям. У коров при этом наблюдались случаи выкидышей. Менее агрессивных животных отгоняли от кормушек, из-за чего они не могли поесть спокойно и досыта. Следствием этого является слабость низкоранговых особей от недоедания и снижение их продуктивности. У коров более низкого ранга намного короче время лежания.

Распределение особей по рангам почти пропадает, если всем животным удаляют рога. Если удалить рога только у особенно агрессив-

ных, их агрессивную роль примут на себя другие животные. Однако и в таком стаде появляется главенствующий индивидуум (или несколько индивидуумов), который водит стадо на пастбище, в доильный зал и т.д. В случае введения в стадо новых животных происходит новое распределение по рангам, ведущее к очередным конфликтам.

Существенное влияние на поведение животных оказывает численность стада. В крупных группах в конечном счете устанавливаются социальные отношения ранжирования, сходные с таковыми в малых группах. Тем не менее с позиции этологии наиболее приемлемая численность группы крупного рогатого скота близка к той, которую имели стада до одомашнивания. Эта численность в зависимости от производственных решений и степени привыкания животных колеблется в диапазоне от 30 до 50 голов (хотя, по сведениям некоторых исследователей, в условиях беспривязного содержания коров в крупногабаритных помещениях численность стада может быть увеличена до 100 голов). Вопрос о максимальной численности стада, ощутимо не нарушающей привычные взаимоотношения между особями, приобрел практическую значимость в связи с созданием крупных животноводческих комплексов, а также широкой механизацией и автоматизацией производственных процессов, своего рода индустриализацией животноводства. Такие изменения технологии разведения животных требуют обязательного учета требований этологии, обеспечения приемлемой этологической структуры стада.

Одним из основных условий гармонического сосуществования в животном сообществе является соблюдение дистанций между особями. Недостаток жизненного пространства служит важнейшей причиной беспокойства коров в группе. Протivoестественное скопление животных на очень малой площади предрасполагает к взаимным конфликтам. Поскольку на фермах, в отличие от пастбищ, площадь движения очень ограничена, животные не могут выдерживать необходимой дистанции. Более слабые и робкие из них испытывают страх и подвержены стрессу во время кормления, поения, доения или на пути к местам доения и кормления. Отсутствием необходимых дистанций между животными разного ранга объясняется и неблагоприятное влияние доильной установки «Ёлочка» (УДЕ-8) на удои. Эта установка имеет две доильные площадки, по 8 станков на каждой. Сюда для доения одновременно впускают 8 коров. Коровы вынуждены стоять вплотную друг к другу, что вызывает у господствующих особей неприятное ощущение, а у подчиненных – страх.

Очевидным способом снятия социального напряжения в стаде, возникающего по причине стесненности особей, является их раскре-

доточение: увеличение фронта кормления при самокормлении, например за счет выделения дополнительного второго помещения; обеспечение свободного доступа к питьевой воде; введение боксового содержания животных, когда они располагаются малыми группами в помещениях, которые могут сами выбирать, и т.д. Интересно, что животные чувствуют себя увереннее (спокойнее), если боксы разделены перегородками из труб, через которые они могут видеть друг друга. При введении в группу новых животных на определенное время создается конфликтная ситуация, пока они не займут место в своем социальном ранге. В этот период у «новичков» снижается продуктивность. Лучше такие перемещения животных осуществлять в условиях пастбищного содержания.

Серьезные конфликты возникают в период формирования новых групп, создающихся принудительно, в отличие от стад диких животных, объединяющихся добровольно. В связи с этим без особой необходимости не нужно изменять состав групп с устоявшейся социальной (ранговой) структурой.

Чем больше стадо и чем больше в нем одновозрастных животных, тем чаще между ними возникают драки и тем реже фазы стабильного социального равновесия.

Создание социального порядка в группе представляет собой учебный процесс, а его результаты закладываются в память животных. Поэтому величина групп должна быть по возможности меньшей, и состав их не следует часто менять.

Подобно диким животным, приспосабливающимся к естественным условиям, домашние животные приспосабливаются к искусственному ритму, который задает человек в животноводческом хозяйстве. Частая смена этого ритма негативно сказывается на состоянии животных, вызывает стрессы.

Серьезные трудности в условиях группового содержания вызывают коровы, находящиеся в охоте и приводящие в смятение и беспокойство всю группу. Коровы в охоте игнорируют существующую социальную иерархию и покушаются приблизиться к коровам высшего ранга, а если в стаде есть бык, они активно завязывают контакты с ним.

Социальная напряженность возникает при выгоне стада на пастбище после долгого пребывания в помещении, так как более молодые животные становятся к этому времени сильнее, а более старые – слабее. Как следствие возникают драки и происходит изменение ранее существовавшего состава рангов.

Все это и еще целый ряд этологических моментов необходимо учитывать и разрешать, чтобы свести к минимуму негативные по-

следствия от стрессовых ситуаций, возникающих при выращивании скота в условиях животноводческого хозяйства.

Сходные ситуации имеют место и во второй по важности отрасли животноводства – свиноводстве. Предки свиней современных пород – европейские дикие свиньи, обитающие группами по 10 – 50 особей, состоящими из маток, поросят и подсвинков [4]. Взрослые хряки живут обособленно, присоединяясь к группам в период охоты маток, когда между самцами происходят драки. Дикая свинья приплод приносит обычно один раз в год (до 9 поросят), в благоприятные годы – два раза. Дикие свиньи – ночные животные, на кормежку выходят ночью. Они всеядны. Охотно валяются в грязи, чтобы избавиться от паразитов. В холодный период устраивают логова с сухой подстилкой.

Как и в стадах крупного рогатого скота, в группах свиней существует иерархия особей. Она начинает формироваться у поросят сразу же после рождения в форме конкуренции за лучшие места у вымени матери. Соперничество прекращается после того, как каждый поросенок приобретает свое постоянное место. У поросят и молодых животных борьба выражается преимущественно в форме отталкивания друг друга головой, позднее при случайном поранении она может создать стимул к каннибализму (обгрызанию ушей и хвоста).

У взрослых свиней борьба за социальный ранг проявляется в первую очередь при изменении состава группы в момент кормления. Вновь поступившие в группу особи всегда подчиняются старожилам независимо от своего прежнего ранга. В связи с этим группы свиней рекомендуется формировать на новом для них месте, где превалирующее любопытство снижает драчливость.

В условиях откорма свинки занимают в группе большей частью подчиненное положение, хрячки же сохраняют и после кастрации доминирующее положение.

Степень агрессивности свиней в значительной мере зависит от их породы, поэтому нельзя включать в состав одной группы особей разных пород.

Как и в случае с крупным рогатым скотом, оптимальная численность свиней при откорме должна быть небольшой – 10-12 животных в станке. Это способствует более спокойной обстановке и лучшему комфорту, что благоприятно влияет на продуктивность животных.

Учет этологических особенностей всех видов сельскохозяйственных животных (помимо рассмотренных, овец, лошадей, кроликов, птицы и др.) обязателен, наряду с соблюдением других, более очевидных, биологических требований. Подход к животным только как к потребителям корма и производителям сельскохозяйственной про-

дукции, без учета их поведенческих особенностей, связанных с работой центральной нервной системы, может привести к большим производственным потерям.

В настоящее время с учетом накопленного опыта по содержанию домашних животных, возросшими потребностями на меховую продукцию на фоне снижения численности промысловых животных и по ряду других причин ведутся работы по приручению и одомашниванию новых видов животных. К числу таких животных, еще не ставших домашними, но уже успешно разводимых и приносящих человеку пользу, относятся лисицы, песцы, норки, лоси, африканские антилопы, пантовые олени и др.

Антилоп канн разводят из-за прекрасного качества мяса и кожи – сырья для обуви. Вес самцов канн доходит до полутонны. Молоко канн имеет жирность до 10% и обладает ценными свойствами, особенно для лечения легочных больных. Канны пасутся в степи с пастухами, как и коровы. Антилопы гну приручаются труднее, чем канны, волю человека они воспринимают с трудом, чаще сохраняя свою дикость. Работы по одомашниванию антилоп в зоопарке Аскания-Нова (Украина) потребовали от воспитателей животных ровности, громадной выдержки, любви и терпения. Задача заключается в том, чтобы заглушить у животных природный рефлекс свободы и создать новый – повиновения человеку. Был разработан большой набор приемов domestikации, основанный на хорошем знании биологии и повадок одомашниваемых животных. Приручать их начинают вскоре после рождения [1].

Большой опыт накоплен в Печеро-Ильчском заповеднике по одомашниванию лося. Первоначальная задача, как и в работах с приручением антилоп, – преодоление страха перед человеком. Это достигается методом ручной выпойки с импринтингом на человека, после чего лоси на всю жизнь теряют страх перед человеком и сохраняют постоянную привязанность к воспитателю и доверие к людям. Привязанность к воспитателю с годами не утрачивается и становится одним из главных стимулов удержания выросших ручных лосей в районе лосефермы при вольном выпасе в тайге. Лосята, выращиваемые под лосихой, никогда не становятся ручными и для целей одомашнивания не пригодны.

Обобщая опыт, накопленный при современной domestikации диких копытных животных и опираясь на свои эксперименты по одомашниванию пантовых оленей, А.А. Салганский выделяет четыре основных комплекса воздействия на формирование domestikационного поведения у копытных: 1) групповая тренировка животных с формированием управляемого стадного поведения как прием приручения;

2) систематический управляемый выпас стада в условиях естественных неогороженных пастбищ как определенная форма зоотехнического обслуживания; 3) искусственное воспитание молодняка с использованием импринтинга в период выпаивания молоком; 4) индивидуальная тренировка животных с целью хозяйственного освоения – получения дойных самок и транспортных животных [6].

Важное значение в одомашнивании придается групповому воспитанию особей, в естественных условиях ведущих стадный или стайный образ жизни. Стадный инстинкт у овец сильнее, чем инстинкт самосохранения. Когда на бойне убивают одну овцу, остальные стремятся следом или спокойно ожидают поодаль [4]. С молодью промысловых рыб, ведущей стайный образ жизни, следует проводить «обучение» на хищника. Пуская в водоем со стаями мальков несколько хищных рыб, можно создать у мальков стайный оборонительный рефлекс на хищника за счет некоторого количества мальков, съеденных хищниками [5].

Дрессировка животных использует многие приемы, применяемые при одомашнивании животных. С дрессировкой животных человек сталкивается при показе их в цирке, при конных выступлениях, подготовке служебных собак и др. И здесь наиболее успешно проходит обучение животных, если его начинать с их молодого возраста, используя особенности формирования условных рефлексов. Более того, успешно осуществляется «дрессировка» пчел. Если пчел кормить медом с запахом того растения, на которое необходимо направить их деятельность, то вскоре такие «дрессированные» пчелы будут преобладать на этом растении. Мед можно заменять 50%-ным сахарным сиропом, настоянным на чашелистиках цветков того растения, для которого требуется интенсивное перекрестное опыление (гречиха, красный клевер, люцерна, яблоня, клубника и др.). Н.П. Иойриш описывает курьезный случай, произошедший в Ульяновской области. В 1948 году на пасеке одного из колхозов на подкормку пчелам дали сироп из забракованного сахара с запахом керосина. В этот же день возле авторемонтных мастерских было замечено большое скопление пчел. Запах керосина в течение последующих двух дней возбуждал пчел, и они искали в природе нектар с этим запахом [5].

## **§ 2. Управление растительными и животными популяциями в сельском хозяйстве**

Работники сельского хозяйства имеют дело преимущественно с популяциями растений и животных, выращиваемых для удовлетво-

рения различных потребностей людей. Последнее обстоятельство обуславливает выбор конкретных растений и животных из громадного разнообразия видов, существующих в природе.

В растениеводстве, как правило, возделываются синхронные монокультуры растений, что имеет свои достоинства и недостатки. Выращивание на большой площади монокультуры упрощает технологию проведения земледельческих работ (посадки, прополки, уборки урожая и др.), позволяет более рационально применять удобрения, осуществлять выбор почв, в наибольшей мере соответствующих требованиям конкретного вида (и сорта) растения, осуществлять обработку земли с учетом его специфики и т.д. Синхронность роста и развития монокультур достигается использованием однородного посевного материала, одинаковыми почвенными условиями поля и, главное, - единым сроком посадки семян. В результате этого достигается одновременное (дружное) созревание растений, что позволяет собрать урожай при минимальных потерях с одинаковой степенью зрелости плодов. Кроме того, синхронность монокультур позволяет получать максимальный эффект от различных агротехнических процедур, проведение которых обычно приурочено к определенным стадиям развития растений.

Существенным показателем, влияющим на состояние растительной популяции, является плотность посадки растений. При оптимальной плотности между растениями существуют отношения нейтральности или мутуализма. Последнее обусловлено тем, что нередко растения выделяют наружу фитотоксины, которыми они подавляют рост своих конкурентов (аллелопатия). Фитотоксины могут быть летучими или распространяющимися с помощью воды. К сожалению, многие культурные растения являются аллелопатически слабоактивными. Однако при достаточно высокой плотности посадки аллелопатический эффект отдельных растений суммируется, да и затенение ими сорняков увеличивается. Тем не менее при чрезмерно плотной посадке состояние популяции ухудшается, поскольку между растениями складываются конкурентные отношения из-за нехватки влаги, солей, света, углекислого газа.

Недостатком возделывания монокультур на больших площадях является массовое размножение вредных насекомых. Улучшаются условия и для распространения спор паразитарных грибов.

Растения существенным образом влияют на состояние своего биотопа - почвы. Длительное выращивание монокультур на одном поле ведет к истощению почвы по тому элементу питания, который больше всего потребляется данным растением. Горчица, овес, гре-

чиха и некоторые другие растения с помощью корневых выделений переводят труднодоступные соединения фосфора в усвояемую форму, бобовые культуры обогащают почву азотом.

С другой стороны, при повторном выращивании на полях льна и клевера в почве накапливаются возбудители специфических болезней, льна и подсолнечника – появляются растения-паразиты (повилика и заразиха), пшеницы – корневая гниль, картофеля – фитофтороз и т.д. Для возвращения плодородия почвы, борьбы с вредителями и сорными растениями используется севооборот – научно обоснованное чередование сельскохозяйственных культур и паров в течение определенного времени. Важным способом интенсификации растениеводства является внесение в почву удобрений.

Помимо монокультур в растениеводстве применяются смешанные посевы, при которых на одной площади совместно выращивают два и более одновременно посеянных растения. Часто смешанные посевы используют при производстве кормов, когда совместно высевают клевер с тимофеевкой, люцерну с житняком, вику с овсом, кукурузу с соей и т.д. При создании таких двухвидовых растительных сообществ учитывается их взаимная совместимость, в частности отсутствие отрицательного аллелопатического взаимодействия.

Между растениями, испытывающими нехватку питательных веществ, света, воды, возникает конкуренция, причем культурные растения, выведенные в расчете на высокую хозяйственную продуктивность, оказываются неконкурентными по отношению к диким видам других растений, которые не представляют хозяйственной ценности и могут быть отнесены к сорнякам. В этих случаях используются прополка последних или химическое воздействие гербицидов, избирательно подавляющих рост сорняков.

Сходная ситуация имеет место и в отношении вредных насекомых, для которых возделывание монокультур на больших площадях создает благоприятные условия: им уже нет необходимости отыскивать нужное растение среди разнотравья. Отсюда – массовое размножение вредителей. В этом случае используется обработка полей инсектицидами, важным требованием к которым является узкая избирательность действия, направленная на вредителей. Перспективно использование для этих целей биологических методов борьбы.

Таким образом, выращивание сельскохозяйственных растений создало ряд специфических трудностей, характерных для искусственных биоценозов. Практика растениеводства выработала большой набор средств для преодоления этих проблем, позволивших создать

благоприятные условия для популяций культурных растений и получать высокий урожай.

Породы сельскохозяйственных животных, как и сорта растений, выводились, прежде всего, с целью получения максимальной продуктивности (молочной, мясной, яйценоскости и др.), а не высокой выживаемости, которую им обеспечил человек, освободив от трудностей добывания пищи и переживания неблагоприятных климатических условий. В процессе одомашнивания животных люди изменяли в желаемом направлении их генотип, обрывали связи, которые ранее удерживали этих животных в составе естественного биоценоза, создавали новый, управляемый биотоп, меняли их образ жизни, поведение. В условиях регулярного полноценного кормления, профилактики и лечения болезней понизилась смертность одомашненных животных. «Дань», которую ранее популяция диких неприрученных животных платила хищникам, паразитам, болезнетворным микроорганизмам, неблагоприятным условиям среды, теперь стал забирать человек, избавивший домашних животных от этих напастей, в качестве вознаграждения за свой труд. Он определяет численность популяции сельскохозяйственных животных, ее возрастную-половую структуру, сроки появления потомства, режим кормления и т.д. В частности, с помощью гормональных препаратов осуществляют синхронизацию охоты и родов у телок и свиноматок, что способствует повышению производительности труда в животноводстве, уменьшает долю ночных опоросов и исключает опоросы в выходные дни [7]. В природных популяциях синхронизацию режима воспроизводства осуществляет смена сезонов. Человек организует трофический конвейер, начинающийся звеном сельскохозяйственных растений и заканчивающийся человеком. Продукты растениеводства он направил по двум потокам: один – напрямую на удовлетворение своих пищевых потребностей, второй – на корм животным. Все остальные представители «неорганизованного» растительного и животного мира создают преимущественно лишь помехи для нормального функционирования этих потоков, и человек с ними борется.

Степень оторванности популяции сельскохозяйственных животных от естественных биоценозов определяется системой содержания животных. Наименее оторваны от естественных условий животные при пастбищном содержании, когда скот в течение всего года сам добывает себе корм. Эта система применяется в оленеводстве, овцеводстве, верблюдоводстве, табунном коневодстве, частично в мясном скотоводстве. Так, северных оленей круглый год содержат на пастбищном корме. Зимой они питаются преимущественно лишайни-

ком (ягелем), который достают из-под снега, а летом – кустарником и травянистыми растениями. В передовых хозяйствах оленей в конце зимы подкармливают рыбной мукой, солью, отходами рыбного и зверобойного промыслов. Разновидностями пастбищного содержания являются отгонно-пастбищные и культурно-пастбищные содержания. В первом случае скот перегоняется (или перевозится) с одних пастбищ на другие, например с долинных на горные, во втором – скот зимой подкармливают концентратами и создают страховые запасы кормов, а также летние постройки (базы, навесы, загоны). Это наиболее дешевые способы содержания животных.

Наиболее оторваны от естественных условий животные при стойловом содержании, когда они находятся в капитальных постройках с высоким уровнем механизации и весь корм получают в кормушках. Это наиболее интенсивная система содержания, но она имеет существенный недостаток – ограниченную подвижность животных и отсутствие солнечного освещения. Кроме того, скученность животных, возникающая при переводе животноводства на промышленную основу, нередко вызывает у них стрессы, ведущие к снижению продуктивности, болезням и даже смерти.

Существуют промежуточные системы содержания, например, стойлово-пастбищная, при которой зимой животные находятся в помещениях, а летом – на естественных и улучшенных пастбищах.

Аналогичным образом обстоит дело и с оторванностью сельскохозяйственных растений от естественных биоценозов. Наиболее близкими к естественному состоянию являются луга, особенно естественные, которые подвергаются со стороны человека улучшению, скашиванию и используются под выпас сельскохозяйственных животных. В остальном они подвержены всем возможным природным воздействиям. В максимальной степени изолированными от внешних воздействий являются растения, выращиваемые в теплицах, где поддерживается оптимальный режим температуры, освещенности, влажности и др.

Популяции, с которыми в сельском хозяйстве ведется планомерная борьба, представлены сорными растениями, вредными насекомыми, нематодами, микроорганизмами (грибами, бактериями, вирусами) и др. Этот процесс также является управляемым.

Борьба с вредителями сельского хозяйства преследует цель, диаметрально противоположную разведению полезных животных и растений. Идеальным вариантом исхода этой борьбы явилось бы полное искоренение вредных организмов, но в действительности, как правило, речь идет о снижении их численности до приемлемого предела. Для

достижения этой цели разработаны различные способы, которые используют как по отдельности, так и в сочетании друг с другом.

В борьбе с вредителями сельскохозяйственных растений применяют агротехнические, физико-механические, химические и биологические методы. К агротехническим методам относятся обработка почвы, использование здорового посадочного материала, пространственная изоляция культур, имеющих общих вредителей и т. д. Физико-механические методы включают наклеивание ловчих поясов против плодожорки, снятие и сжигание зимующих гнезд боярышницы, очистку штамбов от старой отмершей коры и побелку их известковым молоком, использование световых ловушек и т.д. Химические методы заключаются в использовании для борьбы с вредителями различных ядов – пестицидов, а для уничтожения сорняков – гербицидов. В последнее время на смену экологически грязным гербицидам приходят микробные гербициды. Большой интерес представляют биологические методы защиты растений, безопасные для человека и сельскохозяйственных животных. Они включают использование живых организмов – паразитических и хищных насекомых, клещей, микроорганизмов, насекомоядных птиц, млекопитающих и т.д.

Для борьбы с фитопатогенными микроорганизмами используют микроорганизмы, паразитирующие на них, или антибиотики, подавляющие рост фитопатогенных микроорганизмов. Благодаря успехам биотехнологии удалось осуществить массовое культивирование в ферментаторах микроорганизмов, продуцирующих антибиотики. Эти микроорганизмы-антагонисты или выделенные из культуральной среды антибиотики используются для предпосевной обработки семян или вегетирующих растений и защищают их от фитопатогенных микроорганизмов. В некоторых случаях микроорганизмы-антагонисты используются для общего оздоровления почвы. Из грибов-антагонистов широко используются представители рода триходерма, вырабатывающие антибиотики. В рассмотренных случаях человек с целью защиты сельскохозяйственных растений использует естественные механизмы борьбы различных микроорганизмов друг с другом, при этом он искусственным путем в специальных аппаратах (ферментаторах) увеличивает численность популяции полезного микроорганизма-антагониста.

В борьбе с вредными насекомыми широко используются вирусы. Их выращивают путем заражения соответствующих насекомых-вредителей (обычно личинок), в клетках которых вирусы размножаются. Более перспективным является биотехнологический метод получения вирусных препаратов, при котором вирусы выращивают в культурах клеток насекомых.

Наряду с вирусами для борьбы с вредными насекомыми используются бактерии, которые, в отличие от вирусов, можно культивировать в питательных средах. Бактерии вырабатывают токсины, специфически действующие на насекомых и вызывающие их гибель. Культивируют на искусственных средах и грибы, например мускардиновые. Препараты, содержащие споры и гифы таких грибов, поражают многочисленных вредителей сельскохозяйственных растений. В этих случаях человек в искусственных условиях увеличивает численность популяции микроорганизмов, вызывающих гибель вредителей культурных растений. Нередко в борьбе с вредителями используют сочетание биологического и химического методов.

Перспективно применение феромонов (соединений, обеспечивающих у насекомых привлечение других особей или, напротив, играющих роль сигнала тревоги), с их помощью можно заманивать вредителей в ловушку или отпугивать их от посевов. Используют феромоны и для нарушения системы ориентации насекомых по запаху, которая служит для пространственного объединения особей разного пола. В этом случае происходит дезориентация самцов, препятствующая их встрече с самками.

Оправдал себя на практике и метод половой стерилизации насекомых с помощью ионизирующей радиации (сочетание физического и биологического методов). Сущность этого метода заключается в следующем. Облученных соответствующей стерилизующей дозой насекомых в большом количестве выпускают в районах, пораженных вредителями. В этом случае большинство спариваний не будет успешным, так как нормальные особи, спарившиеся со стерильными, не дадут потомства. Самоуничтожение вредителей происходит вследствие их естественного инстинкта продолжения вида. Этот метод действует только на один компонент биоценоза, то есть обладает абсолютной избирательностью, совершенно безвреден для человека и полезных животных, а также исключает возможность возникновения устойчивых к данному методу особей, как это имеет место в случае использования инсектицидов. Метод применяется в борьбе как с вредителями растений, так и с паразитами сельскохозяйственных животных, например мясными мухами – паразитами скота [8].

В борьбе с вредителями сельского хозяйства приходится сталкиваться с волнообразным характером изменения численности их популяции (волны жизни по С.С. Четверикову), обусловленным в определенной мере ритмическим изменением солнечной активности, как показали исследования А.Л. Чижевского.

Если в борьбе с вредителями сельскохозяйственных растений используются микроорганизмы-антагонисты, то для обеспечения рас-

тений доступными формами азота применяют микроорганизмы, находящиеся с ними (растениями) в симбиотических отношениях. В таких отношениях находятся клубеньковые бактерии и бобовые растения. Существуют и два других пути биологической фиксации молекулярного азота: свободноживущими почвенными микроорганизмами, в том числе цианобактериями, и небобовыми растениями за счет несимбиотических ассоциативных связей с ризосферными бактериями.

Ведутся работы по созданию генно-инженерными методами новых бактерий-симбионтов, которые могут уживаться с растениями, лишенными, в отличие от бобовых, собственных бактерий – поставщиков азота, например злаками, подсолнечником. Перспективными представляются работы по инокуляции небобовых растений бактериями из рода азоспириллы. Еще более тесный контакт достигается при создании сельскохозяйственных растений, внутри тканей которых находятся цианобактерии, способные к фиксации молекулярного азота.

Практическое применение нашли методы инокуляции семян бобовых клубеньковыми бактериями (препарат ризоторфин) перед посевом, а также внесение в почву бактериального удобрения азотобактерина, содержащего свободноживущий микроорганизм азотобактер. Наряду с клубеньковыми бактериями и азотобактером в качестве бактериального удобрения используются цианобактерии. В странах тропического и субтропического климата широко проводятся работы по использованию в условиях затопления азотфиксирующей способности водного папоротника азоллы, осуществляемой благодаря симбиозу с цианобактериями, обитающими в полостях при основании листьев.

Таким образом, для непосредственного получения полезного продукта в сельскохозяйственном производстве человек использует достаточно широкий набор высших растений и животных организмов от беспозвоночных (тутовый шелкопряд, пчелы) до млекопитающих. Этот набор существенно расширяется за счет привлечения к выполнению обслуживающих функций различных микроорганизмов (вирусов, бактерий, грибов, микроводорослей и др.). В их число можно включить и сложные ассоциации микроорганизмов, осуществляющих силосование кормов, микробиологическое превращение навоза в доступное для использования растениями органическое удобрение, микроорганизмы, принимающие участие в переработке исходных продуктов сельского хозяйства в разнообразные пищевые продукты, материалы для легкой промышленности. Во всех этих случаях для получения полезного результата с минимальной затратой средств приходится осуществлять оптимальное управление надорганизменными системами – популяциями организмов, используя различные по

своей природе управляющие воздействия и выбирая среди управляемых параметров оптимальные сочетания их значений. Существенно облегчает проблему выбора оптимального варианта ведения хозяйства использование растительных и животных организмов, специализированных на преимущественной выработке какого-то одного продукта (например, молока, яиц, мяса, шерсти и т.д.). Важнейшим критерием рентабельности сельскохозяйственного производства является величина себестоимости конечной продукции.

### § 3. Искусственные космические биосферы

Земная биосфера существует более 3,5 млрд. лет. В ее недрах ориентировочно 40 тыс. лет назад появился *Homo sapiens*, в руках которого в настоящее время находится собственная судьба и будущее биосферы.

Численность населения Земли растет в ускоряющемся темпе (рис. 4.1). Среднее потребление энергии человеком во много раз превышает его мускульные возможности и в настоящее время составляет более 2 кВт, продолжая увеличиваться. Это обстоятельство вместе с возрастанием численности населения планеты вызывает обеспокоенность за судьбу не только будущих, но и ныне живущих поколений, которые могут оказаться в условиях жесточайшего дефицита пригодной для практического использования энергии, признаки которого появились в середине прошлого (XX) столетия и грозят перерасти в энергетический кризис мирового масштаба. Наиболее значимые источники энергии, которыми пользуется человек, относятся к числу невозполнимых запасов Природы, образованных биосферой в течение многих сотен миллионов лет. Людям потребовалось всего несколько веков, чтобы существенно опустошить эти кладовые Природы и реально ощутить наступление энергетического кризиса. То же самое можно сказать и о многих природных материалах, в частности, рудах, содержащих цветные металлы, а также уран – источник энергии для АЭС.

Одновременно уменьшается и площадь плодородной земли в расчете на одного человека, что неуклонно приближает время наступления глобального кризиса продуктов питания, недостаток которых имеет место во многих странах уже сейчас.

С другой стороны, на Земле может произойти глобальная катастрофа, например, вследствие столкновения с небесным телом больших размеров. Такая катастрофа может погубить едва возникшую на нашей планете разумную жизнь, задачей которой является превращение окружающей неживой материи в подобные себе мыслящие существа.

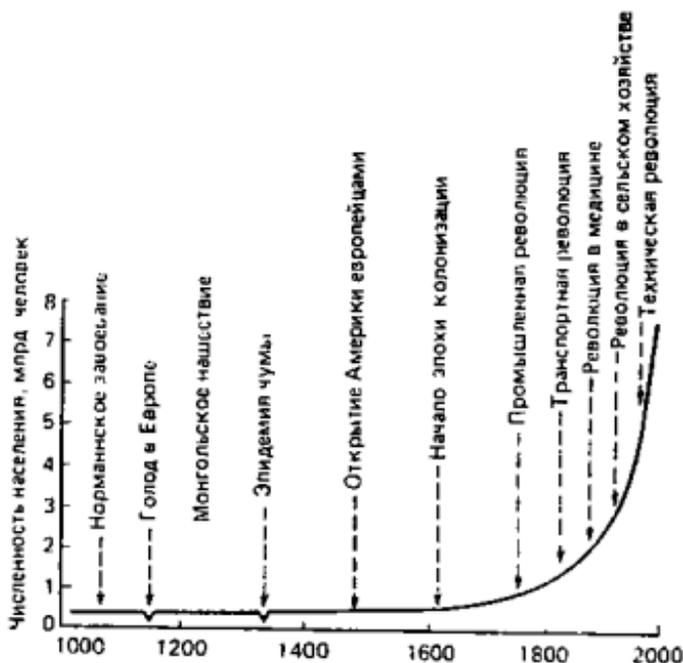


Рис. 4.1. Численность населения Земли в разные исторические периоды [9]

Таковы основные мотивы учения основоположника современной космонавтики К.Э. Циолковского (1857-1935) о промышленном освоении космоса [10]. Реально же освоение космического пространства началось по иным мотивам. Оно в первую очередь преследовало решение военных задач и лишь затем — народно-хозяйственных и научных.

Чтобы попасть в космическое пространство, необходимо сообщить запускаемому телу, как минимум, первую космическую скорость, равную 7,8 км/с (на высоте 200 км). При такой скорости корабль будет двигаться вокруг Земли по круговой орбите (сила земного тяготения уравновешена центробежной силой). При второй космической скорости (11,0 км/с на высоте 200 км) траектория полета из замкнутой фигуры (эллипса) превращается в разомкнутую (гиперболу), и корабль уходит из сферы преимущественного действия земного тяготения, став искусственным спутником Солнца или другой, более массивной, чем Земля, планеты. При третьей космической ско-

рости (16,7 км/с) корабль выходит из-под действия солнечного притяжения и навсегда покидает Солнечную систему.

Кинетическая энергия, которую нужно сообщить телу для выхода в космическое пространство, даже без учета сопротивления воздуха очень велика, причем она прогрессивно растет с увеличением скорости ( $mv^2/2$ ). Для достижения второй космической скорости ее требуется в 2 раза, а третьей – уже в 4,6 раза больше, чем для достижения первой космической скорости.

Принципиально возможны несколько путей достижения космических скоростей: с помощью ракет, особых пушек («из пушки на Луну») и других экзотических способов. К числу последних можно отнести так называемый фотонный ракетный двигатель; ионный (в частности, протонный) ракетный двигатель, в котором происходит ионизация молекул и выброс ускоренных в электрическом поле ионов; магнитный двигатель, работа которого основана на взаимодействии мощного поля сверхпроводящего соленоида с магнитным полем Земли или других планет (Юпитера, Сатурна), и др. В настоящее время для космических целей используются многоступенчатые баллистические ракеты, работающие на жидком топливе, которое составляет до 90% их стартовой массы. Впервые обосновал возможность использования ракет для межпланетных полетов К.Э. Циолковский.

Современное состояние пилотируемой космонавтики ограничивается околоземным пространством, хотя были полеты и на Луну. Вывод корабля на околоземную орбиту и возвращение на Землю связаны с экстремальным воздействием перегрузок, а нахождение на орбите – с невесомостью. Кроме того, околоземные траектории космических кораблей и станций проходят через радиационные пояса Земли, которые представляют радиационную опасность для человека и других живых существ. С наружной стороны станции – безвоздушное пространство, жесткое ультрафиолетовое излучение и резкий перепад температур – от крайне низких (в тени) до очень высоких (в освещенной области). Все это требует создания особых устройств и систем, обеспечивающих нормальную жизнедеятельность человека.

Вывод в космическое пространство груза очень дорог – до десятков тысяч долларов за 1 кг полезного веса, включая, конечно, вес человека и системы его жизнеобеспечения. Выбор оптимального типа последней зависит от удаленности пилотируемого космического аппарата от поверхности Земли, численности экипажа и продолжительности нахождения его в космическом пространстве. В случае предполагаемого заселения землянами других планет Солнечной

системы и их спутников (а также Луны) придется учитывать и их природные условия.

Системы жизнеобеспечения экипажей космических кораблей и станций подразделяют на три класса: физико-химические, биотехнические и биологические.

**Физико-химические системы** используются для полетов длительностью до 120 суток (без дозаправки запасов). При продолжительности полета до 30 суток достаточна трехэлементная система жизнеобеспечения, включающая запасы кислорода, воды и пищи. Увеличение длительности полета вдвое (до 65 суток) требует использования блоков сбора конденсата и его физико-химической регенерации, что позволяет уменьшить вес запасов воды, забираемой с Земли. При 90-суточном полете берется запас кислорода и пищи, а вода полностью подвергается физико-химической регенерации, стерилизации озоном и многократно используется. Для полета длительностью 120 суток берут полный запас пищи, а кислород (частично или полностью) и воду подвергают физико-химической регенерации. Для продолжения полета после истечения названных сроков необходимо пополнение запасов пищи, средств очистки воды и регенерации кислорода, а также удаление с космической станции отработанных материалов и отходов жизнедеятельности экипажа. Если такой возможности не имеется (полет к другой планете), используются биотехнические системы, позволяющие поддерживать нормальные условия для жизнедеятельности до года (365 суток).

**Биотехнические системы** включают, помимо блоков физико-химической регенерации воды и минерализации твердых экскрементов человека, биологическое звено, осуществляющее регенерацию кислорода, а также пищи (частично или полностью). В качестве биологических объектов предполагается использовать низшие и высшие растения, а также хемоавтотрофные организмы.

**Биологические системы** предназначены для поддержания жизнедеятельности людей в течение длительного времени (год и более). Они осуществляют биологическую регенерацию кислорода, воды и пищи с помощью низших и высших растений, а также животных. Минерализация отходов жизнедеятельности экипажа осуществляется биологическим путем [11].

Все звенья системы жизнеобеспечения (физико-химические и биологические) ориентированы на поддержание нормальной жизнедеятельности экипажа и выполняют по отношению к нему обслуживающую роль. Они должны автоматически подстраиваться под изменяющийся режим жизнедеятельности людей. В связи с этим необхо-

димо кратко остановиться на основных параметрах функционирования человеческого организма. Имеющиеся в литературе данные по ряду вполне объяснимых причин несколько различаются между собой, не затрагивая существа рассматриваемых вопросов.

В среднем принимается вес космонавта равным 70 кг, суточный расход энергии (и выделяющееся количество тепла) – 3000 ккал. Суточное потребление кислорода – 700 л, или 1 кг, допустимое содержание углекислого газа в атмосфере герметичной кабины при длительных полетах – до 1% (выдыхаемый воздух содержит 4% CO<sub>2</sub>). Дыхательный коэффициент (ДК), равный отношению объема выделенного при дыхании углекислого газа к объему потребленного за тот же промежуток времени кислорода, для здорового человека приблизительно равен 0,85 (зависит от состава пищи).

Суточное потребление и выделение воды (мл) человеком (водный баланс) складывается из ряда источников [12]:

Приход		Расход	
Поступление воды с пищей	700	Выделение воды с потом	500
Поступление воды с жидкостями	1500	Выделение воды легкими	400
Вода от процессов окисления (метаболическая вода)	300	Выделение воды с мочой	1500
		Выделение воды с калом	100
Всего	2500	Всего	2500

Необходима вода и для гигиенических целей – 1-2,5 кг в сутки на одного человека.

Пища человека должна содержать достаточное количество сбалансированных по аминокислотам белков (80-100 г в сутки на одного человека), столько же жиров и 350-400 г углеводов, которые являются основным источником энергии в рационе. Кроме того, пища должна содержать витамины и минеральные соли. Суточная потребность в витаминах (мг) составляет [12]:

Витамин А	- 1,5	Витамин В <sub>6</sub>	- 2,0
Витамин В <sub>1</sub>	- 2,0	Витамин РР	- 15,0
Витамин В <sub>2</sub>	- 2,5	Витамин С	- 70,0

Суточное потребление минеральных солей (мг) должно составлять [12]:

Макроэлементы		Микроэлементы	
Кальций	800-1000	Кобальт	10
Фосфор	1500-1600	Йод	1-1,5
Магний	500-600	Фтор	1
Калий	2000-3000	Медь	2
Натрий	4000-6000	Цинк	5-10
Хлор	4000-6000	Железо	15
Сера	800-1000		

Суточная порция мочи в расчете на одного человека содержит [12]:

Азот общий	- 15 г	Кальций (СаО)	- 250 мг
Нитриты	- 0,5 г	Магний	- 250 мг
Калий	- 2,8 г	Натрий	- 4,5 г
Фосфор	- 0,9 г	Сера	- 2,6 г
Железо	- 0,08 мг	Хлориды	- 12,5 г

и другие вещества (включая витамины, гормоны), общее число которых свыше 180.

Суточная порция кала здорового человека (в среднем 150 г) состоит из следующих основных веществ [12]:

Вода	- 100-120 г	Натрий	1-5 мгэкв
Азот	- 0,25-2,0 г	Сера	- 71-150 мг
Фосфор	- 200-700 мг	Жиры	- 2,5-10 мг
Калий	- 7-12 мг	Другие органические вещества	1-2 г
Кальций	- 400-900 мг		
Магний	- 5-18 мгэкв		

Среди органических веществ кала современными методами определено около 200 различных соединений.

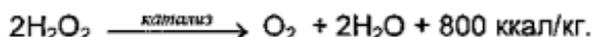
Химический состав пота очень сложен. Он насчитывает более 270 компонентов, в том числе воды – 98%, хлористого натрия – до 0,8%, мочевины – 0,05%, аммиака – 0,01%, незначительные количества молочной, лимонной, аскорбиновой кислот, следы калия, кальция, магния, фосфора, серы, белковых соединений и др. [12].

В общей сложности человек выделяет более 400 различных органических и неорганических веществ, многие из которых в незначительных количествах накапливаются в атмосфере космического ко-

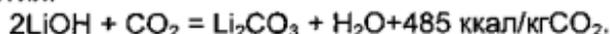
рабля или станции и негативно сказываются на состоянии человека. Поэтому необходимо принимать меры для детоксикации атмосферы жилых отсеков. Кроме того, желательно поддерживать в них оптимальный состав атмосферы (78% азота, 21% кислорода, 0,03% углекислого газа), атмосферное давление 760 мм рт.ст., температуру 20°, относительную влажность 30%.

Таким образом, количество и химическое разнообразие ежедневно потребляемых и выделяемых человеком веществ велики, при этом диапазон колебаний оптимальных значений параметров среды сравнительно невелик. Отсюда – серьезные требования к системе жизнеобеспечения и безотказности ее работы, которые должны быть выдержаны при минимальном весе конструкции.

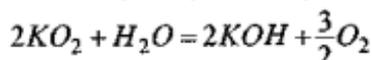
В физико-химических системах жизнеобеспечения используются различные способы поддержания оптимального состава атмосферы. Так, возможно получение кислорода из запасов перекиси водорода путем разложения ее на платиновом катализаторе:



При этом, помимо получения кислорода, пополняется и запас воды. Образующийся при дыхании углекислый газ поглощается регенерируемыми или нерегенерируемыми поглотителями, например, гидроксидом лития:

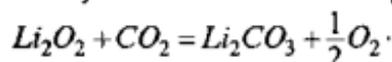


В этом случае процессы получения кислорода и поглощения углекислого газа не связаны между собой, что позволяет согласовывать соотношение скоростей поглощения  $\text{CO}_2$  и выделения  $\text{O}_2$  с величиной ДК человека. В системах регенерации атмосферы используются и надперекиси металлов, например, надперекись калия:



Надперекись калия, реагируя с парами воды, выделяет кислород. Образующаяся гидроксид калия удаляет из воздуха углекислый газ. Согласно записанным уравнениям дыхательный коэффициент регенерации  $V(\text{CO}_2)/V(\text{O}_2) = 2/3 \approx 0,67$ , то есть ниже, чем среднее значение ДК человека.

Перекись лития при некотором содержании влаги в воздухе реагирует непосредственно с углекислым газом и образует кислород:



Дыхательный коэффициент регенерации в этом случае равен 2.

Регенерация воды в простейшем случае осуществляется путем пропускания конденсата через систему пассивных фильтров (например, на основе активированных углей) и соленасыщающее устройство (например, гранулированный мраморный фильтр). Конденсат образуется в результате пропускания воздуха через специальный холодильно-сушильный агрегат, где он собирается и затем поступает на очистку.

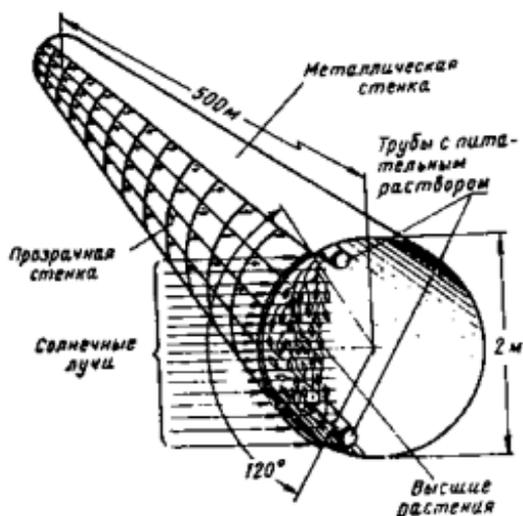
Очистка влаги, извлеченной из жидких и твердых экскрементов, затруднена. Отгонка воды не дает окончательной очистки ее от примесей. Для доочистки воды применяют обработку ее озоном и вторичную перегонку в испарителе-конденсаторе для освобождения от образующихся неорганических солей. Обработанная озоном вода имеет свежий вкус и абсолютно стерильна. Для получения озона может быть использован ультрафиолетовый участок солнечного излучения.

Неутилизированные остатки твердых экскрементов складироваются с использованием консервантов, исключаяющих их брожение.

Таким образом, физико-химические системы дают экономию веса запасов воды, но опять же требуют различного рода расходных материалов и не в состоянии обеспечить длительный автономный полет корабля (например, к другим планетам). Разрешить эту проблему в состоянии биотехнические и биологические системы жизнеобеспечения. Их особенностью является, прежде всего, использование для регенерации воздуха фототрофных организмов, которые в процессе фотосинтеза поглощают углекислый газ и выделяют кислород согласно суммарному уравнению



Дыхательный коэффициент регенерации равен 1. Одновременно в растениях образуются продукты фотосинтеза, которые непосредственно или опосредованно через звено растительных животных могут быть использованы в качестве источника питания человеком. Этот вариант системы жизнеобеспечения будущих поселений людей в космосе впервые предложил и обосновал К.Э. Циолковский. Он считал, что в окосолосолнечном пространстве, где много света, необходимо сооружать оранжереи с растениями, которые полностью обеспечат поселенцев продуктом питания и чистым воздухом (рис. 4.2).



**Рис. 4.2.** Оранжерея космического корабля К.Э. Циолковского с прямым вводом световой солнечной энергии [11]

К.Э. Циолковский полагал, что 1 кв. м такой оранжереи, обращенной к солнечному свету, уже достаточен для питания одного человека [10]. Поскольку животные, питаясь растениями, превращают в массу своего тела приблизительно лишь десятую часть потребленной растительной пищи, К.Э. Циолковский считал нецелесообразным использовать их в качестве источника питания. К тому же он был вообще противником животной пищи, считая убийство животных как человеком, так и хищниками в природной среде антигуманным явлением. Будущее Земли он видел без животных, среди которых существует животный ад – истребление слабых сильными [10].

Последующие проработки биотехнических систем основываются на использовании в качестве биологического звена в первую очередь зеленых водорослей (хлореллы, сценедесмуса), обладающих большой скоростью роста, высоким содержанием близкого по аминокислотному составу к животным белка, легкостью культивирования, устойчивостью к действию радиации и т.д. Биомасса микроводорослей содержит от 40 до 60% белка (по отношению к сухому весу), по составу она близка к биомассе рыбьей икры, а также к тканям паренхиматозных органов высших животных (печени, почкам и др.) [11]. Сис-

тема жизнеобеспечения, основанная на использовании микроводорослей (система человек – популяция микроводорослей), должна удовлетворять ряду требований [13]:

1. Культивирование микроводорослей должно быть непрерывным, поскольку обмен веществ у человека протекает непрерывно.

2. Процесс культивирования должен быть интенсивным (экономия массы) и по уровню подстраиваемым под периодичность обмена веществ у человека.

3. С целью уменьшения необходимого потока энергии через систему процесс культивирования должен проходить с высоким КПД использования световой энергии.

4. Процесс биосинтеза в культиваторе должен максимально замыкаться на метаболизме человека.

В отличие от физико-химических систем с запасами, масса которых растет с увеличением продолжительности полета, биотехническая система с микроводорослями, осуществляющая полную регенерацию воздуха, воды и в большей мере пищи, обладает высокой степенью замкнутости:

$$R = \left(1 - \frac{m}{M}\right) 100\%,$$

где  $M$  – суточная обменная масса (количество вещества, потребляемого человеком в газообразной, жидкой и твердой фазах в сутки);  $m$  – количество вещества, используемого из запаса за сутки.

Система, в которой с помощью микроводорослей полностью регенерируется воздух и вода, может иметь степень замкнутости, несколько превышающую 90%, что позволяет на порядок сократить массу веществ, запасаемых для поддержания жизнедеятельности. Это свидетельствует о высокой эффективности и перспективности разработки таких систем жизнеобеспечения.

Экспериментальные исследования [14] показали, что при нестерильном культивировании хлореллы до весьма высоких значений концентраций клеток (до 100 г/л по сухому веществу клеток), продукты обмена не оказывают заметного ингибирующего влияния на рост культуры, которое можно не учитывать.

Поскольку высокая плотность популяции хлореллы практически выгодна для эффективности работы космических систем жизнеобеспечения, приходится учитывать лимитирующее влияние плотности популяции на обеспеченность последней светом. Было установлено, что максимальное значение КПД фотосинтеза достигается при сравнительно невысоких значениях освещенности, после чего следует

снижение КПД. Максимальное значение КПД фотосинтеза имеет место у популяций хлореллы с более низкой плотностью.

Продуктивность хлореллы вначале растет с увеличением концентрации углекислого газа, после чего наступает насыщение (выход кривой на плато). Чем выше освещенность, тем выше располагается плато (выше продуктивность) и тем при больших значениях концентрации углекислого газа это плато достигается (рис. 4.3).

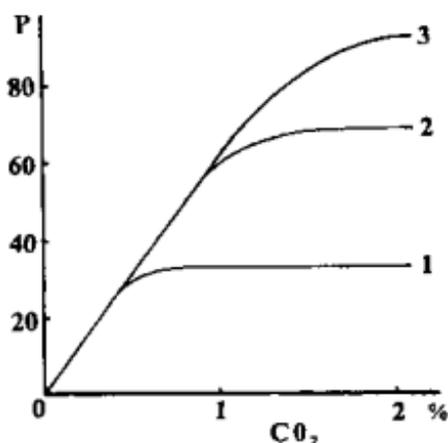


Рис. 4.3. Зависимость продуктивности  $P$  (г/м<sup>2</sup>·сут.) хлореллы в реакторе от концентрации углекислоты в газовой среде при разных поверхностных освещенностях: 1 – освещенность  $0,8 \cdot 10^4$ ; 2 –  $1,7 \cdot 10^5$ ; 3 –  $2,7 \cdot 10^5$  эрг/см<sup>2</sup>·с (по [13])

Твердые экскременты в биотехнических системах предполагается подвергать минерализации путем окисления озоном, который может быть получен в электрическом или оптическом (использующем ультрафиолетовый участок солнечного спектра) озонаторе.

При полетах на значительном удалении от Солнца в условиях слабой освещенности биотехнические системы жизнеобеспечения могут использовать хемоавтотрофные организмы, например водородные бактерии, которые из газообразного водорода, углекислого газа, кислорода и минеральных солей осуществляют синтез биомассы. Водород в условиях космического полета предполагается получать путем электролиза воды за счет электрической энергии, вырабатываемой ядерной энергетической установкой. Сравнительный анализ физико-химических и биотехнических систем жизнеобеспечения показал, что системы с водородными бактериями целесообразно

применять для полетов длительностью более года при условии, что 20% диеты человека будут составлять компоненты биомассы этих бактерий. Такие системы способны снабжать экипаж кислородом, потреблять углекислоту, очищать воду от метаболитов человека и синтезировать высокобелковую массу. Выделяемый при дыхании людей углекислый газ используется водородными бактериями как источник углерода для образования биомассы. Источником энергии является водород. Водородные бактерии в качестве источника азота могут использовать азотсодержащие компоненты мочи (мочевину, аллантаин, гиппуровую и мочевую кислоты и др.), осуществляя при этом регенерацию воды. Биомасса водородных бактерий отличается высоким содержанием белков с полным набором незаменимых аминокислот, однако содержание в ней углеводов и липидов небольшое, что требует создания их запаса. Белки по своему качеству близки к казеину, однако для использования в пищу человека необходима разработка технологии выделения их из клеток и очистки [15].

Наиболее приемлемым для микроводорослей является турбидостатное, а для водородных бактерий – хемостатное культивирование.

Таким образом, известные в настоящее время биотехнические системы жизнеобеспечения с одноклеточными организмами удовлетворить в течение длительного времени регенерацию воздуха и воды могут, а продуктов питания – не могут. Однако не исключено, что с помощью методов клеточной и генетической инженерии удастся создать генетически стабильные одноклеточные автотрофные организмы специально для космических систем жизнеобеспечения, которые смогут осуществлять достаточно полную регенерацию пищи.

Искусственные двухвидовые сообщества людей и одноклеточных организмов в космических системах жизнеобеспечения в целом основаны на мутуалистическом взаимоотношении. Действительно, углекислый газ, выделяемый при дыхании членами экипажа, для микроводорослей является источником газового питания и потребляется при фотосинтезе за счет световой энергии, опять же подводимой к ним человеком. В ответ на это микроводоросли выделяют кислород, необходимый для дыхания людей. Сходным образом обстоит дело с регенерацией воды и пищи. Несмотря на то, что микроводоросли постоянно используются в пищу, члены экипажа создают все условия для возобновления численности их популяции.

Для более длительных полетов больших экипажей и особенно в случае организации поселений на других небесных телах целесообразно использовать биологические системы жизнеобеспечения с многовидовыми сообществами, главная роль в которых отводится высшим растениям.

Высшие растения, включаемые в биологическую систему жизнеобеспечения, подобно микроводорослям, должны при минимальной собственной массе обеспечивать наибольшую скорость циркуляции веществ в искусственной экологической системе, то есть быть высокоурожайными и иметь малый вегетационный период. Кроме того, они должны содержать в необходимых количествах основные компоненты пищи, быть привычны человеку, обладать сходными требованиями к условиям выращивания (что позволяет культивировать разные растения совместно). Желательно также, чтобы требования к температуре и составу воздуха у растений и человека были близкими. В этом случае отпадает необходимость поддерживать в жилых помещениях и оранжерее разные климатические условия. Большое значение имеет совместимость всех выбранных растений между собой и с человеком. Это связано с тем, что многие растения выделяют через корни и листья различные вещества, которые могут оказать на своих соседей и на человека негативное влияние. Доля несъедобной массы у культивируемых растений должна быть небольшой, а технология приготовления пищи из них – простой.

Можно сконструировать растительные сообщества, полностью обеспечивающие человека в белках (хотя есть мнение, что дополнительно нужны белки животного происхождения), жирах, углеводах и других компонентах. К сельскохозяйственным растениям с преобладающим содержанием углеводов относятся овощи и злаки, белков (и жиров) – бобовые, с большим содержанием витаминов – лук, редис, укроп, салат, петрушка, различные виды капусты и др. Достоинством корнеплодов и многих других овощных культур является их готовность к употреблению сразу после уборки, в отличие от злаков (например, пшеницы), которые нужно вначале обмолотить, затем подсушить зерна, смолоть их, приготовить тесто и испечь его.

В качестве примера рассмотрим набор из 7 сельскохозяйственных растений (см. табл.), выращиваемых в искусственных условиях на площади 16,3 кв. м, который обеспечивает одного человека энергией на 30%, белками на 25-30%, углеводами на 60%, зольными элементами и витаминами с избытком, полностью очищенной водой, поглощает 480 л  $\text{CO}_2$  и дает 525 л  $\text{O}_2$  в сутки [12]. Увеличение площади оранжереи до 20 кв. м в состоянии полностью обеспечить регенерацию кислорода до ранее названной величины (700 л/сут.). Полная биологическая регенерация пищи возможна при более широком наборе растений и желательном подключении к нему гетеротрофных организмов, которые могли бы утилизировать несъедобную массу растений.

*Пример биологического звена космической системы жизнеобеспечения, представленного высшими растениями [12]*

Показатели	Картофель	Капуста		Морковь	Редис	Свекла	Томаты	Итого
		белокачанная	китайская					
Ежедневный рацион в сыром весе (г)	900	100	100	50	50	50	200	1450
Содержание энергии (ккал)	846	30	15	19	11	25	44	990
Содержание (г):								
белка	18	2	1,5	0,7	0,6	0,7	1,2	24,7
жира	-	-	-	-	-	-	-	-
углеводов	189	5,4	2,2	4,0	2,0	5,4	8,4	216,4
зола	9,0	1,2	0,8	0,4	0,35	0,5	0,8	13,05
Вегетационный период (дни)	90	90	40	90	25	90	90	
Урожай съедобной части (кг/м <sup>2</sup> )	8,5	7,0	10,0	8,0	5,0	7,5	12,5	58,5
Урожай несъедобной части (кг/м <sup>2</sup> )	8,5	4,6	1,3	4,0	5,0	7,5	12,5	43,4
Необходимая площадь (м <sup>2</sup> )	11,2	1,5	0,4	0,6	0,3	0,7	1,6	16,3

Определенные сложности возникают с возделыванием растений в условиях невесомости. По-видимому, для этой цели могут быть применены методы фитильной культуры и «пленочной культуры». Суть первого метода заключается в следующем: в культуральную ванну, заполненную хорошо смачивающимся рыхлым субстратом (например, минералами вермикулитом или перлитом) с посаженными в него растениями, по фитилю из емкости подается питательный раствор. Перемещение его по фитилю и по субстрату происходит под действием капиллярных сил. Во втором методе используется пористая пластинка с хорошими капиллярными свойствами, которая сгибается под острым углом. Ее свободные концы погружают в питательный раствор, а корни растений «сажают» на острый угол пластины. Питательный раствор к корням поступает опять же под действием капиллярных сил.

Для непрерывного снабжения экипажа растительными продуктами питания необходимо обеспечить своего рода зеленый конвейер, по принци-

пу работы напоминаящий культивирование популяций микроорганизмов на протоке: взамен изъятых для питания растений различных видов высаживается соответствующее количество их семян (или саженцев).

В условиях действия гравитационных сил (даже слабых), например на Луне, перспективными могут оказаться гидропоника (напоминает метод фитильной культуры, только питательный раствор подается насосом по трубе, а не по фитилю) и аэропоника, при которой корни растений находятся в воздухе и периодически с помощью форсунок опрыскиваются питательным раствором.

Благоприятным моментом при создании космических биосфер на других планетах (например, на Марсе) и спутниках планет (например, на Луне) помимо силы тяжести является наличие материала, который можно использовать для сооружения помещений космических станций, а также получения воды, кислорода, углекислого газа, азота и др.

Ученые, работающие над созданием искусственных биосфер, считают, что биосфера Земли рано или поздно исчезнет, «не оставив следа, и произойдет это в том случае, если ее молодые ростки – новые биосферы – не будут (при ее участии) отправлены в космическое путешествие для освоения новых районов Вселенной.

Использование всего генетического богатства Биосферы I (*биосферы Земли*. – Ю.П. Фролов) для создания на нашей планете новых биосфер – энергетически и информационно открытых, с контролируемым входом и выходом вещества – означает подготовку к огромному эволюционному скачку всех форм жизни на Земле. Создание новых биосфер не только пойдет на пользу биосфере Земли в оставшийся ей период существования, но и послужит дальнейшему распространению и эволюционному развитию жизни в пространственном, временном и энергетическом измерениях» [16, с.66].

В нашей стране идею изучения замкнутых экологических систем активно поддерживал С.П. Королев, результатом чего явилась программа “Биос”, включавшая серию экспериментов, проводившихся под руководством И.И. Гительсона в Институте физики им. Л.В. Киренского в г. Красноярске. В настоящее время академик И.И. Гительсон является председателем научного совета Международного центра по замкнутым экологическим системам.

В США неподалеку от г. Оракл (штат Аризона) действует комплекс, построенный в рамках осуществляемого проекта «Биосфера II». Этот комплекс расположен на площади 1850 кв. м, включает в себя оранжерею с прототипом биома интенсивного ведения сельского хозяйства, с системами аквакультуры и регенерации отходов, накопителем солнечной энергии для подогрева воды и другие службы. В состав комплекса

входит испытательный модуль объемом 353 куб. м, предназначенный для испытания замкнутых экологических систем жизнеобеспечения, космических станций, проверки первых сценариев создания на поверхности Луны и Марса обитаемых поселений и т.д. [16].

Все рассмотренные системы жизнеобеспечения космических кораблей и станций обслуживают потребности их персонала. Поскольку эти потребности изменяются в течение суток и под влиянием различных обстоятельств, система жизнеобеспечения имеет сложную систему управления, осуществляющую поддержание основных параметров среды и блоков системы жизнеобеспечения на требуемом уровне.

#### **§4. Управление ростом популяций одноклеточных организмов в биотехнологии**

Биотехнология, объектами которой являются одноклеточные организмы, клетки и ферменты, функционирующие в искусственных условиях, а также рекомбинантные (искусственно созданные) ДНК, широко использует математические модели.

Традиционная отрасль биотехнологического производства – промышленная микробиология – свою продукцию получает путем культивирования микроорганизмов. Существует два способа культивирования, принципиально различающихся между собой. Наиболее старый, но в то же время наиболее распространенный, – способ периодического культивирования. Более прогрессивным является проточное культивирование, при котором используются опять же два принципиально различающихся между собой типа аппаратов (ферментаторов) – с полным вытеснением (поршневого типа) и с идеальным перемешиванием. Каждый из этих типов культивирования имеет ряд разновидностей, которым соответствуют свои математические модели. Математическое моделирование позволяет выбрать оптимальную технологическую схему и наиболее экономичный режим культивирования, рассчитать производительность ферментатора и ряд других показателей. Кратко рассмотрим названные способы культивирования и их математические модели.

##### **4.1. Кинетика численности простой периодической культуры одноклеточных организмов**

Простой периодической культурой называется популяция одноклеточных организмов одного вида, выращиваемая в замкнутом объеме с исходным ограниченным запасом питательных веществ. В

процессе культивирования питательные вещества в объеме не вводятся и ничего из него не выводится (для аэробных организмов может вводиться кислород и выводиться углекислый газ). Считаем, что исходно в замкнутом объеме содержатся в избытке все необходимые субстраты, а концентрация лимитирующего субстрата  $S$  (который расходуется наиболее быстрыми темпами и в последующем сдерживает рост популяции) значительно превышает константу  $K_s$  ( $[S] \gg K_s$ ). Константа  $K_s$  численно равна концентрации субстрата  $S$ , при которой удельная скорость роста популяции  $\mu$  равна половине максимальной ( $\mu_{\max}$ ). Согласно уравнению Михаэлиса – Моно

$$\mu = \mu_{\max} \frac{[S]}{K + [S]} \quad (4.1)$$

Из уравнения Мальтуса применительно к численности микроорганизмов ( $n$ ), выращиваемых в замкнутом объеме, скорость

$$\frac{dn}{dt} = (\mu - \varepsilon)t, \quad (4.2)$$

где  $\varepsilon$  - удельная скорость отмирания микроорганизмов.

Решение (4.2) дает выражение

$$\ln n = \ln n_0 + (\mu - \varepsilon)t, \quad (4.3)$$

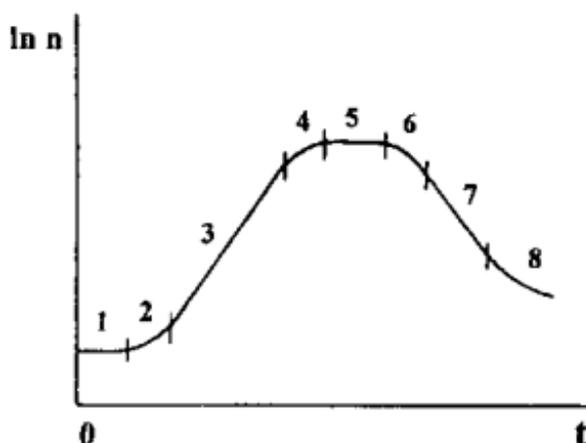
из которого следует, что в начальный период культивирования  $\ln n$  возрастает практически линейно, так как  $\mu \approx \mu_{\max}$ , а значение  $\varepsilon$  близко к нулю ( $n_0$  - исходная численность микроорганизмов).

Гибель клеток обусловлена действием случайных факторов. По мере расходования субстратов наступает лимитирование по одному из них, что ведёт к снижению величины  $\mu$ . Если продукты метаболизма вызывают ингибирование, то оно в некоторой мере тоже может снижать  $\mu$ . На графике, построенном в осях  $t - \ln n$ , появится криволинейный участок, отражающий уменьшение относительной скорости роста. Чтобы нормально функционировать, клетка должна непрерывно обновлять повреждающиеся структуры. Для этого в неё должно поступать хотя бы минимальное количество субстратов, которое требуется для самообновления внутриклеточных структур. Если это условие не

выдерживается, в клетке начинают накапливаться функционально неполноценные структуры, что ведёт к её старению и последующей гибели. В силу неидеальной однородности среды, в которой культивируются клетки, возрастной неоднородности популяции и индивидуальных различий в функциональном состоянии даже клеток одного возраста, старческая деградация наступает не для всех клеток сразу. Скорость её, а следовательно, и величина  $\varepsilon$ , растут постепенно, и в определённый момент наступает состояние равновесия, когда относительные скорости роста и отмирания сравниваются ( $\mu = \varepsilon$ ). Рост численности популяции прекратится. В дальнейшем смертность начинает превышать прирост ( $\varepsilon > \mu$ ), что ведёт к снижению численности популяции. Этот процесс в некоторой мере сдерживается использованием продуктов аутолиза отмирающих клеток для удовлетворения пищевых потребностей живых клеток, что, однако, не в состоянии спасти популяцию от неминуемой гибели или частичного перехода в состояние покоя. Несложно показать, что при отмирании имеет место экспоненциальное снижение численности популяции с отрицательным значением показателя  $\mu - \varepsilon$ .

Таким образом, при выращивании клеток в замкнутом объёме сложным образом изменяется не только численность популяции, но и физиологическое состояние самих клеток. Если клетки из различных стадий роста популяции поместить в питательную среду с нелIMITИРОВАННЫМИ концентрациями субстратов, скорость роста и частота деления их будут разными. Клетки, перенесённые из стадии, на которой ещё не наступило лимитирование концентрацией субстрата, в новой среде будут расти практически с прежней, максимальной скоростью, так как содержание органоидов и ферментов в них соответствует максимальной скорости поступления субстратов внутрь клетки. Если же в эту среду перенести клетки из стадии, на которой их рост замедлен недостатком субстрата и присутствием метаболитов-ингибиторов, сразу с максимальной скоростью расти они не смогут, так как содержат меньшее количество органоидов и ферментов, соответствующее низким концентрациям субстратов в прежней среде. В новых условиях вначале скорость роста будет невысокой, равно как и величина  $\mu$ , соответствующая прежним условиям, но со временем концентрация внутриклеточных структур придёт в соответствие с составом новой среды, обновятся отравленные вредными метаболитами молекулы ферментов, и после этой адаптации относительная скорость роста станет максимальной. Процесс же обновления органоидов и молекул ферментов прироста массы клетки не даёт.

Картина изменения численности популяции, наблюдаемая в эксперименте, соответствует той, которая была описана нами на основании анализа несложных моделей (уравнений 4.1 – 4.3). Действительно, на графике роста численности популяции, построенном в полупологарифмических осях (рис. 4.4), имеются все те характерные участки, которые предсказывает теория.



**Рис. 4.4.** Типичная кривая роста численности популяции микроорганизмов при периодическом культивировании: 1 – лаг-фаза; 2 – фаза ускорения роста; 1,2 (совместно) – лаг-период; 3 – фаза экспоненциального роста; 4 – фаза замедления роста; 5 – стационарная фаза; 6 – фаза ускорения гибели; 7 – фаза логарифмической гибели; 8 – фаза уменьшения скорости отмирания

Умножив левую и правую части уравнений Мальтуса (4.2) на среднюю массу клетки и поделив на практически постоянное значение объема культуральной среды ферментатора, получим выражение для кинетики концентрации биомассы  $[x]$ :

$$\frac{d[x]}{dt} = (\mu - \varepsilon) [x].$$

В связи с тем, что ферментатор снаряжают инокулятом, взятым из фазы экспоненциального роста, лаг-период при культивировании отсутствует, и кривая роста начинается с фазы 3. Поскольку при периодическом культивировании обычно процесс останавливают в конце

фазы 4, кинетику гибели рассматривать не будем. Упростим модель, считая в фазах 3 и 4 значение  $\varepsilon \approx 0$ .

Рассмотрим простейший случай, когда на скорость увеличения биомассы  $x$  влияет лишь концентрация лимитирующего субстрата  $S$ . Этому случаю соответствует простейшая концептуальная модель (рис. 4.5.), в которой нумерованными стрелками показаны зависимости между величинами (блоками).

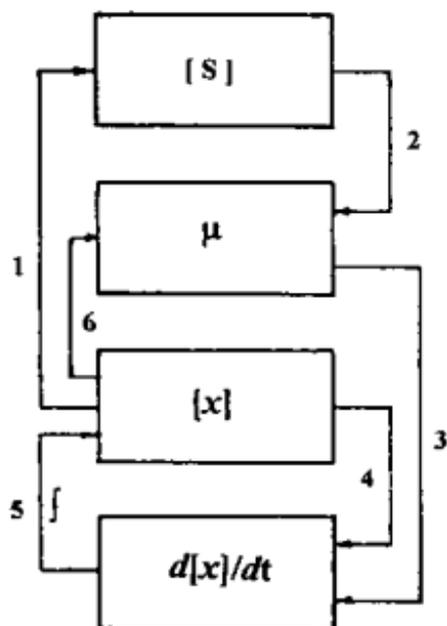


Рис. 4.5. Простейшая концептуальная (графическая) модель роста численности популяции при периодическом культивировании

Поскольку необходимо прежде всего установить зависимость концентрации биомассы  $[x(t)]$ , построение математической модели осуществим путем обхода концептуальной модели по часовой стрелке, начиная с блока  $[x]$ . В процессе обхода математическая модель усложняется:

1.  $[S] = [S_0] - ([x] - [x_0]) / Y_{x/S}$ ,

где  $[S_0]$  и  $[x_0]$  - начальные концентрации субстрата и биомассы (при  $t = 0$ );  $Y_{x/S} = \Delta[x]/\Delta[S]$  - экономический коэффициент.

2.

$$\mu = \mu_{\max} \frac{[S]}{K_S + [S]} = \mu_{\max} \frac{[S_0] - ([x] - [x_0])/Y_{x/S}}{K_S + [S_0] - ([x] - [x_0])/Y_{x/S}} = \mu_{\max} \frac{a - [x]}{b - [x]},$$

где  $a = [S_0]Y_{x/S} + [x_0]$ ;  $b = (K_S + [S_0])Y_{x/S} + [x_0] = a + K_S Y_{x/S}$ .

3,4.

$$\frac{dx}{dt} = \mu[x] = \mu_{\max} \frac{a - [x]}{b - [x]} [x]. \quad (4.4)$$

5. Уравнение (4.4) с разделяющимися переменными. Проинтегрируем его по частям:

$$\frac{(b - [x])d[x]}{[x](a - [x])} = \mu_{\max} dt, \quad (4.5)$$

$$b \int_{[x_0]}^{[x]} \frac{d[x]}{[x](a - [x])} - \int_{[x_0]}^{[x]} \frac{d[x]}{a - [x]} = \mu_{\max} t. \quad (4.6)$$

Используя табличные значения интегралов, решим (4.6):

$$-\frac{b}{a} \ln \left| \frac{a - [x]}{[x]} \right| \Big|_{[x_0]}^{[x]} + \ln |a - [x]| \Big|_{[x_0]}^{[x]} = \mu_{\max} t, \quad (4.7)$$

откуда

$$t = \frac{\left(1 - \frac{b}{a}\right) \ln(a - [x]) + \frac{b}{a} \ln[x] - \left(1 - \frac{b}{a}\right) \ln(a - [x_0]) - \frac{b}{a} \ln[x_0]}{\mu_{\max}}. \quad (4.8)$$

Подставив в (4.8) значения  $a$  и  $b$ , получим

$$t = \left\{ K_S Y_{x/S} \ln \frac{[S_0] Y_{x/S}}{[S_0] Y_{x/S} + [x_0] - [x]} + \right. \\ \left. + \left( (K_S + [S_0]) Y_{x/S} + [x_0] \right) \ln \frac{[x]}{[x_0]} \right\} / \mu_{\max} ([S_0] Y_{x/S} + [x_0]), \quad (4.9)$$

или

$$t = \frac{\ln \frac{[x]}{[x_0]} + \frac{K_S Y_{x/S}}{[S_0] Y_{x/S} + [x_0]} \ln \left( \frac{[x]}{[x_0]} \cdot \frac{[S_0] Y_{x/S}}{[S_0] Y_{x/S} + [x_0] - [x]} \right)}{\mu_{\max}} \quad (4.10)$$

Величина концентрации биомассы изменяется в диапазоне  $[x_0] \leq [x] \leq [x_0] + [S_0] Y_{x/S}$ . Задавая  $[x]$ , вычисляют по (4.10) соответствующее значение  $t$ .

Подставив в (4.10) значение

$$[x] = [x_0] + ([S_0] - [S]) Y_{x/S},$$

получим зависимость

$$t = \left\{ \frac{K_S Y_{x/S}}{[S_0] Y_{x/S} + [x_0]} \ln \frac{[S_0]}{[S]} + \left( 1 + \frac{K_S Y_{x/S}}{[S_0] Y_{x/S} + [x_0]} \right) \cdot \ln \left( 1 + \frac{([S_0] - [S]) Y_{x/S}}{[x_0]} \right) \right\} / \mu_{\max} \quad (4.11)$$

6. Подставив в уравнение (пункт 2)

$$\mu = \mu_{\max} \frac{a - [x]}{b - [x]}$$

значение  $[x]$ , вычислим  $\mu$  в момент времени  $t$ .

Значение  $[S]$  для времени  $t$  проще найти по уравнению пункта 1 через концентрацию  $[x]$ .

В качестве примера рассмотрим рост популяции, для которой  $K_S = 0,2$  г/л;  $\mu_{\max} = 0,6$  час<sup>-1</sup>;  $Y_{x/S} = 0,5$ ;  $[S_0] = 2$  г/л;  $[x_0] = 0,1$  г/л.

Для этого воспользуемся уравнением (4.9). На графике (рис. 4.6), построенном по расчетным данным рассматриваемого примера, прослеживается четко выраженный практически прямолинейный участок, соответствующий фазе экспоненциального роста, и фаза замедления роста, в течение которой происходит резкое снижение удельной скорости роста  $\mu$ .

Скорость роста популяции может сдерживаться и продуктами метаболизма, накапливающимися в окружающей среде. В этом случае математическая модель (4.11) усложняется, поскольку приходится учитывать ингибирование роста популяции продуктами метаболизма.

Во многих случаях зависимость значения  $\mu$  от концентрации продукта метаболизма  $P$  выражают с помощью уравнения Иерусалимского:

$$\mu = \mu_{\max} \frac{K_p}{K_p + [P]},$$

где  $K_p$  – константа ингибирования, численно равная концентрации  $P$ , при которой  $\mu = 0,5\mu_{\max}$ .

Совместное влияние концентраций лимитирующего субстрата  $S$  и продукта метаболизма  $P$  на значение  $\mu$  выражают с помощью уравнения Моно-Иерусалимского:

$$\mu = \mu_{\max} \frac{[S]}{K_S + [S]} \cdot \frac{K_p}{K_p + [P]}.$$

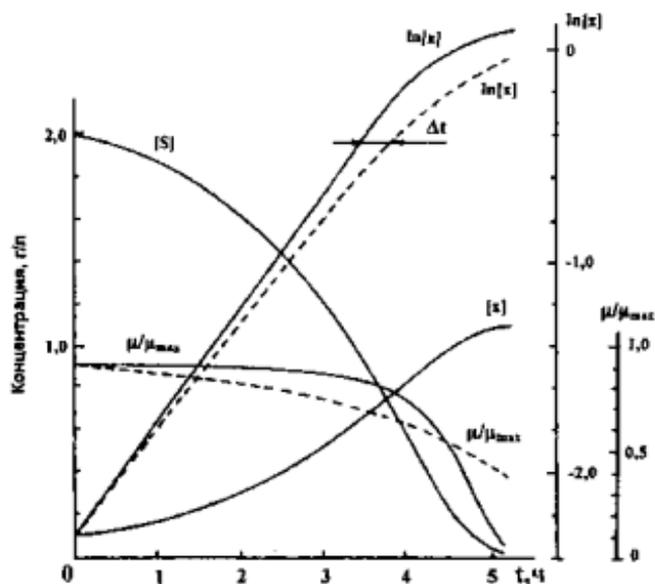


Рис. 4.6. Графики, отражающие изменение концентраций субстрата, биомассы и значения  $\mu$  во времени при периодическом культивировании в соответствии с концептуальной моделью (рис. 4.5). Штриховыми линиями изображены графики для случая торможения роста продуктами метаболизма

Математически модели, учитывающие влияние продуктов метаболизма на рост популяции микроорганизмов, а также отмирание клеток, рассмотрены в [17].

#### 4.2. Периодическое культивирование микроорганизмов

Важным экономическим показателем работы ферментатора является его производительность, под которой подразумевают количество продукта, получаемого за единицу времени культивирования. Если продуктом является биомасса, то мгновенная производительность ферментатора  $R$  равна произведению его рабочего объема  $V$  на скорость увеличения концентрации биомассы в момент времени  $t$ :

$$R = V \frac{d[x]}{dt}. \quad (4.12)$$

Поскольку рабочий объем ферментатора  $V$  постоянен, удельная производительность  $R_{y0}$  (в расчете на единицу рабочего объема) в процессе культивирования изменяется по закону

$$R_{y0} = d[x]/dt = \mu[x]. \quad (4.13)$$

Для случая, учитывающего влияние на скорость роста микроорганизмов лишь концентрации субстрата, согласно (4.4)

$$R_{y0} = \frac{d[x]}{dt} = \mu_{\max} \frac{a - [x]}{b - [x]} [x]. \quad (4.14)$$

Чтобы найти координаты и само значение  $(d[x]/d[t])_{\max}$ , приравняем к нулю значение

$$\frac{d^2[x]}{dt^2} = \mu_{\max} \frac{(a - 2[x])(b - [x]) + (a - [x])[x]}{(b - [x])^2} = 0. \quad (4.15)$$

При условии  $b - [x] \neq 0$  получаем квадратное уравнение вида

$$x^2 + px + q = 0,$$

$$\text{где } p = -2b; q = ab.$$

Корни уравнения равны

$$x_{1,2} = b \pm \sqrt{b(b-a)}.$$

Удовлетворяющее условию задачи значение корня должно лежать в диапазоне

$$[x_0] < [x] < [x_{\max}] = [x_0] + [S_0] Y_{x/S}$$

Характерно, что величина  $[x]$ , соответствующая максимальному значению скорости роста, не зависит от  $\mu_{\max}$ .

Для рассмотренного ранее случая

$$(K_S = 0,2 \text{ г/л}; \mu_{\max} = 0,6 \text{ час}^{-1}; Y_{x/S} = 0,5; [S_0] = 2 \text{ г/л};$$

$$[x_0] = 0,1 \text{ г/л})$$

$$a = 2 \cdot 0,5 + 0,1 = 1,1 \text{ г/л}; b = 1,1 + 0,2 \cdot 0,5 = 1,2 \text{ г/л};$$

$$x_{1,2} = 1,2 \pm \sqrt{1,2(1,2 - 1,1)} = 1,200 \pm 0,346;$$

$$x_1 = 1,546; x_2 = 0,854.$$

Поскольку  $[x_0] = 0,1 \text{ г/л}$ , а  $[x_{\max}] = 0,1 + 2 \cdot 0,5 = 1,1 \text{ г/л}$ , то  $[x] = 0,854 \text{ г/л}$ . Согласно (4.10) и (4.4), этому значению  $[x]$  соответствует время культивирования

$$t = \left\{ \ln \frac{0,854}{0,1} + \frac{0,2 \cdot 0,5}{2 \cdot 0,5 + 0,1} \ln \left( \frac{0,854}{0,1} \cdot \frac{0,2 \cdot 0,5}{2 \cdot 0,5 + 0,1 - 0,854} \right) \right\} / 0,6 =$$

$$= 4,11 \text{ часа и}$$

$$R_{y_0, \max} = \left( \frac{d[x]}{dt} \right)_{\max} = 0,6 \cdot \frac{1,1 - 0,854}{1,2 - 0,854} \cdot 0,854 = 0,364 \text{ г/л час.}$$

Используя формулы (4.4) и (4.10), можно построить график изменения  $R_{y_0} = d[x]/dt$  во времени (рис. 4.7).

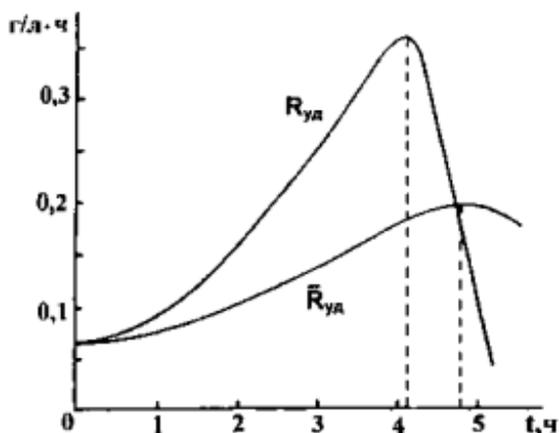
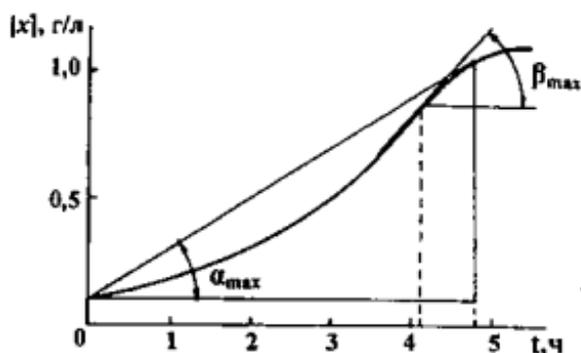


Рис. 4.7. Изменение концентрации биомассы (а) и удельных производителей ферментатора (б) при периодическом культивировании микроорганизмов

Для производственных условий имеет смысл среднее значение производительности ферментатора  $\bar{R}$ , равное отношению прироста биомассы за время культивирования  $t$  к этому времени:

$$\bar{R} = \frac{([x_t] - [x_0])V}{t}, \quad (4.16)$$

где  $[x_t]$  — концентрация биомассы в момент завершения культивирования  $t$ .

Среднее значение удельной производительности

$$\bar{R}_{уд} = \bar{R}/V = \frac{[x_t] - [x_0]}{t}. \quad (4.17)$$

График изменения величины  $\bar{R}_{y\theta}$  от времени культивирования  $t$  (см. рис. 4.7) строится на основании графика зависимости  $[x]$  от  $t$ . Максимальное значение  $\bar{R}_{y\theta, \max}$  не совпадает по времени с величиной  $R_{y\theta, \max} = (d[x]/dt)_{\max}$ , оно сдвинуто на более поздний срок (4,73 часа). Для рассматриваемого примера в соответствии с (4.17)

$$\bar{R}_{y\theta, \max} = (1,05 - 0,10)/4,73 = 0,201 \text{ г/л час.}$$

Реальное время культивирования желательнее увеличить сверх того значения, которому соответствует  $\bar{R}_{y\theta, \max}$ , так как при этом полнее используется субстрат и несколько сокращается доля вспомогательного времени, идущего на загрузку и выгрузку ферментатора, от общего времени его эксплуатации (культивирование и загрузка-выгрузка).

### 4.3. Кинетика культуры полного вытеснения

Культивирование по этому методу осуществляется в тубулярном (трубчатом) ферментаторе (рис. 4.8). Считают, что на входе в ферментатор происходит идеальное перемешивание среды и инокулята, после чего культура с постоянной объемной скоростью  $U$  течет внутри него без перемешивания. В этом случае любой объем, заключенный между двумя плоскостями поперечных сечений, удаленных друг от друга на величину бесконечно малого отрезка  $\Delta l$ , представляет собой периодическую культуру. Время, прошедшее с начала культивирования в этом объеме, равно  $l/v$ , где  $l$  - расстояние объема от входа в ферментатор,  $v$  - линейная скорость потока в нем. В свою очередь линейная скорость равна отношению объемной скорости  $U$  к площади поперечного сечения ферментатора  $F$ :  $v = U/F$ .

Таким образом, время

$$t = \frac{lF}{U}. \quad (4.18)$$

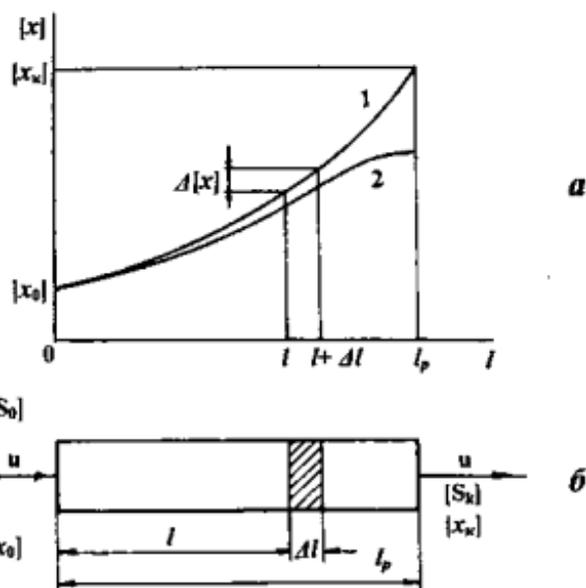


Рис. 4.8. Изменение концентрации биомассы (а) по длине трубчатого ферментатора (б) при нелимитированном (1) и лимитированном (2) концентрацией субстрата росте

Выходу культуральной среды с микроорганизмами из ферментатора соответствует время

$$t_K = \frac{l_p F}{U} = \frac{V}{U} = 1/D, \quad (4.19)$$

где  $l_p$  - длина ферментатора,  $V$  - его объем,  $D = U/V$  - скорость разбавления. Концентрация биомассы на выходе из ферментатора  $[x_K]$  находится по графику, который может быть построен путем исследования кинетики роста периодической культуры.

Если культивирование осуществляется в фазе экспоненциального роста, когда

$$[x] = [x_0] e^{\mu_{\max} t},$$

концентрация биомассы на выходе из ферментатора (рис. 4.8, кривая 1)

$$\text{будет равна } [x_K] = [x_0] e^{\mu_{\max}/D}. \quad (4.20)$$

Производительность ферментатора

$$R = ([x_K] - [x_0])U, \quad (4.21)$$

удельная производительность

$$R_{y\phi} = R/V = ([x_K] - [x_0])D. \quad (4.22)$$

Подставляя в (4.21) и (4.22) значение  $[x_K]$  из (4.20), получим

$$R = [x_0] \left( e^{\mu_{\max}/D} - 1 \right) U, \quad (4.23)$$

$$R_{y\phi} = [x_0] \left( e^{\mu_{\max}/D} - 1 \right) D. \quad (4.24)$$

В уравнение (4.24) в явном виде не входят не только геометрические размеры  $l_p$ ,  $F$  и объем  $V$  ферментатора, но и скорость потока  $U$ . Это говорит о многовариантности способов достижения одинакового экономического эффекта ( $R_{y\phi}$ ). Анализ (4.24) свидетельствует о непрерывном, вначале быстром, а затем медленном снижении  $R_{y\phi}$  по мере увеличения  $D$ .

В случае, когда величина  $\mu$  уменьшается по мере движения микроорганизмов к выходу из ферментатора в соответствии с уравнением  $\mu = \mu_{\max} [S]/(K_S + [S])$ , для нахождения  $R_{y\phi, \max}$  необходимо определить оптимальное время культивирования периодической культуры и соответствующее ему значение концентрации биомассы  $[x_K]$ . Так, в рассмотренном ранее примере (см. разделы 4.1 и 4.2) это время  $t_K = 4,73$  часа, концентрация  $[x_K] = 1,05$  г/л, скорость разбавления, согласно (4.19)

$$D = 1/t_K = 1/4,73 = 0,21 \text{ час}^{-1}.$$

Максимальная удельная производительность ферментатора в соответствии с (4.22)

$$R_{y\phi, \max} = (1,05 - 0,10) \cdot 0,21 = 0,201 \text{ г/л час}.$$

В производственных условиях тубулярный ферментатор после запуска сам себя обеспечивает инокулятом путем частичного возврата биомассы с выхода (рис. 4.9). Доля потока  $U$ , возвращаемая на вход ферментатора, равна  $a$ . Путем отстаивания или центрифугирования производят концентрирование биомассы, подаваемой на вход ферментатора, поэтому в первом приближении можно считать, что ее объем не влияет на скорость потока  $U$  и концентрацию субстрата  $[S_0]$  на входе ( $a \ll 1$ ). Если лимитирование концентрацией субстрата не имеет места ( $[S_K] \gg K_S$ ), то

$$[x_K] = [x_0] e^{\mu_{\max}/D}, \quad (4.25)$$

С другой стороны,  $[x_0] = a[x_K]$ . Следовательно, в стационарном состоянии

$$[x_K] = a[x_K] e^{\mu_{\max}/D}. \quad (4.26)$$

Отсюда

$$a = 1/e^{\mu_{\max}/D} = e^{-\mu_{\max}/D}. \quad (4.27)$$

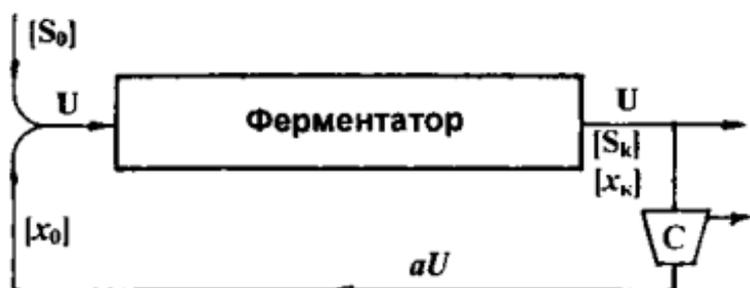


Рис. 4.9. Схема работы тубулярного ферментатора с частичным возвратом биомассы.  $C$  – сепаратор (центрифуга или отстойник)

Таким образом, концентрация на выходе  $[x_K]$  при заданном  $D$  прямо пропорциональна концентрации на входе  $[x_0]$  в момент запуска ферментатора (4.25). При  $a < e^{-\mu_{\max}/D}$  происходит «вымывание» микроорганизмов из ферментатора, в результате чего со временем  $[x_K]$  станет равной нулю. При  $a > e^{-\mu_{\max}/D}$  происходит нарастание  $[x_K]$ , однако истощение субстрата остановит этот рост в конечном счете на величине  $[x_K] = [S_0] Y_{x/S} (1 + a)$ .

При  $a = e^{-\mu_{\max}/D}$  удельная производительность ферментатора  $R_{y0} = ([x_K] - [x_0])U/V = [x_0](e^{\mu_{\max}/D} - 1)D$ , или  $R_{y0} = [x_K](1 - a)D$ .

При  $a > e^{-\mu_{\max}/D}$ , с учетом полного израсходования субстрата,  $R_{y0} = [S_0] Y_{x/S} D$ .

#### 4.4. Кинетика хемостатного культивирования

Хемостатное культивирование характеризуется полным (идеальным) перемешиванием суспензии биомассы, в которую с постоянной скоростью подается среда и из которой с той же скоростью отбирается культура, благодаря чему общий объем суспензии  $V$  остается постоянной (рис. 4.10).

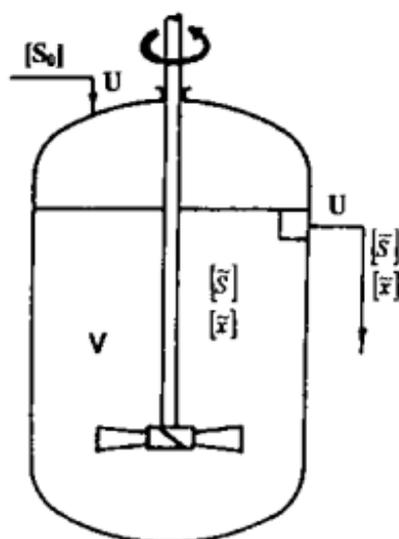


Рис. 4.10. Схема работы хемостата

В стационарном состоянии имеет место баланс по субстрату

$$[S_0]U = [\tilde{S}]U + ([\tilde{x}]/Y_{x/S})U, \quad (4.28)$$

где  $[\tilde{S}]$  и  $[\tilde{x}]$  - соответственно равновесные концентрации субстрата и биомассы. Разделив каждый член уравнения (4.28) после преобразования на  $U$ , получим

$$[\tilde{x}] = Y_{x/S} ([S_0] - [\tilde{S}]). \quad (4.29)$$

С другой стороны, в стационарном состоянии в расчете на единицу объема за единицу времени прирост биомассы  $\mu[\tilde{x}]$  равен ее убыли  $D[\tilde{x}]$ , откуда  $D = \mu$ . С учетом лимитирования роста микроорганизмов концентрацией субстрата

$$\mu = \mu_{\max} \frac{[\tilde{S}]}{K_S + [\tilde{S}]} = D, \quad (4.30)$$

откуда равновесная концентрация субстрата

$$[\tilde{S}] = \frac{DK_S}{\mu_{\max} - D}. \quad (4.31)$$

Подставив значение  $[\tilde{S}]$  из (4.31) в (4.29), получим уравнение хемостата

$$[\tilde{x}] = Y_{x/S} \left( [S_0] - \frac{DK_S}{\mu_{\max} - D} \right), \quad (4.32)$$

которое связывает между собой три величины:  $[\tilde{x}]$ ,  $[S_0]$ ,  $D$ .

Для фиксированного значения концентрации субстрата на входе  $[S_0]$  можно построить хемостатную кривую (рис. 4.11), отражающую зависимость равновесной концентрации биомассы  $[\tilde{x}]$  от скорости разбавления  $D$ .

Из (4.32) следует, что при  $D = 0$

$$[\tilde{x}] = Y_{x/S} [S_0]. \quad (4.33)$$

Приравнявая в (4.32) к нулю равновесную концентрацию  $[\tilde{x}]$  и считая  $\mu_{\max} - D \neq 0$ , находим критическое значение скорости разбавления  $D_{кр}$ , при которой происходит «вымывание» биомассы из ферментатора (хемостата):

$$D_{кр} = \frac{\mu_{\max} [S_0]}{K_S + [S_0]}. \quad (4.34)$$

С увеличением  $[S_0]$  значение  $D_{кр}$  растет, в пределе  $D_{кр} \rightarrow \mu_{\max}$ .

Хемостатная кривая вначале медленно, а затем с нарастающим темпом снижается по мере увеличения  $D$  от значения  $Y_{x/S} [S_0]$  при  $D = 0$  до нуля при  $D = D_{кр}$ .

Удельная производительность хемостата (в расчете на единицу объема суспензии биомассы)

$$R_{y0} = D[\bar{x}] = D Y_{x/S} \left( [S_0] - \frac{DK_S}{\mu_{\max} - D} \right). \quad (4.35)$$

Значение  $R_{y0}$  может быть найдено графически по хемостатной кривой. Для точки  $C$  оно численно равно площади заштрихованного прямоугольника (см. рис. 4.11). График зависимости  $R_{y0}$  от  $D$  имеет две точки пересечения с осью  $D$ : при  $D = 0$  и  $D = D_{кр}$ .

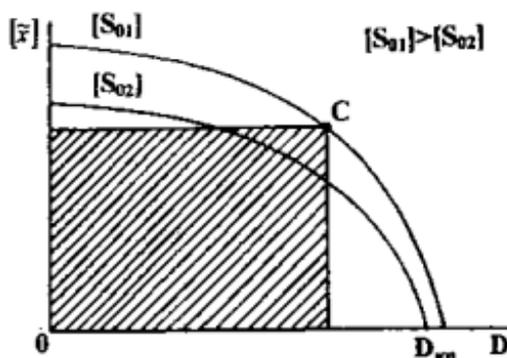


Рис. 4.11. Хемостатные кривые

Между этими значениями на графике (рис. 4.12) находится точка, соответствующая максимальному значению удельной производительности ( $R_{y0, \max}$ ).

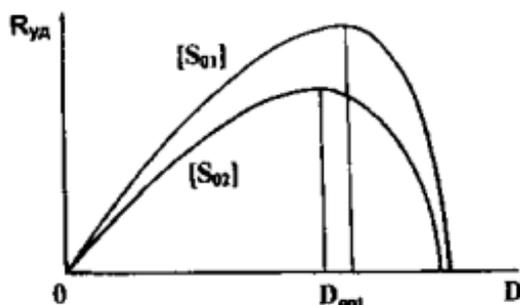


Рис. 4.12. Влияние скорости разбавления на удельную производительность хемостата

Оптимальное значение скорости разбавления  $D_{opt}$ , при котором  $R_{y\sigma} = R_{y\sigma, \max}$ , находим, приравняв к нулю выражение для производной:

$$\frac{dR_{y\sigma}}{dD} = Y_{x/S} [S_0] - \frac{2DK_S Y_{x/S} (\mu_{\max} - D) + D^2 K_S Y_{x/S}}{(\mu_{\max} - D)^2} = 0. \quad (4.36)$$

Приведа (4.36) к общему знаменателю и отбросив этот знаменатель (он не равен нулю), получим уравнение

$$D^2 - 2\mu_{\max} D + \frac{\mu_{\max}^2 [S_0]}{K_S + [S_0]} = 0.$$

Корни квадратного уравнения

$$D_{1,2} = \mu_{\max} \left( 1 \pm \sqrt{\frac{K_S}{K_S + [S_0]}} \right).$$

Так как  $D < \mu_{\max}$ , то

$$D_{opt} = \mu_{\max} \left\{ 1 - \left( \frac{K_S}{K_S + [S_0]} \right)^{0.5} \right\}. \quad (4.37)$$

Подставив значение  $D_{opt}$  в (4.35), получим

$$R_{y\sigma, \max} = D_{opt} Y_{x/S} \left\{ [S_0] - \frac{\mu_{\max} \left( 1 - \left( \frac{K_S}{K_S + [S_0]} \right)^{0.5} \right) K_S}{\mu_{\max} - \mu_{\max} \left( 1 - \left( \frac{K_S}{K_S + [S_0]} \right)^{0.5} \right)} \right\} =$$

$$= D_{opt} Y_{x/S} \left\{ [S_0] - K_S^{0.5} (K_S + [S_0])^{0.5} + K_S \right\}. \quad (4.38)$$

Если  $[S_0] \gg K_S$ , то  $K_S + [S_0] \approx [S_0]$ , откуда

$$R_{y\sigma, \max} \approx D_{opt} Y_{x/S} \left\{ [S_0] - (K_S [S_0])^{0.5} + K_S \right\} =$$

$$= D_{opt} Y_{x/S} [S_0] \left\{ 1 - \left( \frac{K_S}{[S_0]} \right)^{0.5} + \frac{K_S}{[S_0]} \right\}.$$

Пренебрегая малыми величинами  $(K_S/[S_0])^{0.5}$  и  $(K_S/[S_0])$ , получим

$$R_{y_0, \max} \approx D_{opt} Y_{x/S} [S_0]. \quad (4.39)$$

Как показывает анализ (4.37), значение  $D_{opt}$  увеличивается с возрастанием  $[S_0]$ , стремясь в пределе к величине  $\mu_{\max}$  (рис. 4.13), однако после достижения этой величины происходит «вымывание» микроорганизмов из хемостата, а  $R_{y_0}$  становится равной нулю.

Важным экономическим показателем работы хемостата является степень превращения субстрата

$$X_S = \frac{[S_0] - [\tilde{S}]}{[S_0]} = 1 - \frac{[\tilde{S}]}{[S_0]}. \quad (4.40)$$

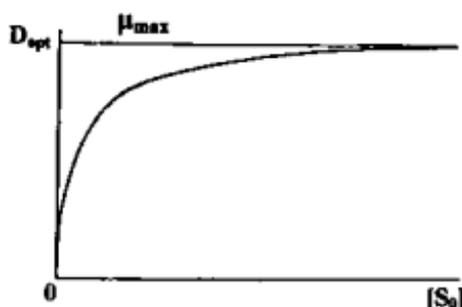


Рис. 4.13. Влияние концентрации субстрата на оптимальную скорость разбавления

При  $D = D_{opt}$

$$\begin{aligned} X_S &= 1 - \frac{D_{opt} K_S}{(\mu_{\max} - D_{opt}) [S_0]} = \\ &= 1 - \frac{K_S}{[S_0]} \frac{\mu_{\max} \left\{ 1 - (K_S / (K_S + [S_0] D))^{0.5} \right\}}{\mu_{\max} - \mu_{\max} \left\{ 1 - (K_S / (K_S + [S_0] D))^{0.5} \right\}} = \\ &= 1 - \frac{K_S}{[S_0]} \cdot \left\{ \left( \frac{K_S + [S_0] D}{K_S} \right)^{0.5} - 1 \right\}. \end{aligned}$$

Учитывая, что при  $[S_0] \gg K_S$  значение  $K_S + [S_0] \approx [S_0]$ , получим

$$X_S \approx 1 - \left( \frac{K_S}{[S_0]} \right)^{0.5} + \frac{K_S}{[S_0]}$$

Поскольку  $(K_S/[S_0])^{0.5}$  и  $(K_S/[S_0])$  являются малыми величинами,  $X_S \approx 1$ . Таким образом, максимальным значениям удельной производительности соответствуют высокие значения степени превращения субстрата, особенно при насыщающих концентрациях субстрата на входе  $[S_0]$ .

#### 4.5. Работа хемостата с частичным возвратом биомассы

Для интенсификации роста микроорганизмов часто используют культивирование с частичным возвратом биомассы (рис. 4.14). При такой технологии вся выходящая из хемостата суспензия микроорганизмов в сепараторе (отстойнике или центрифуге) концентрируется в  $g$  раз, после чего часть этого потока, составляющего долю  $a$  от исходного ( $U_S$ ), подается на вход хемостата. Следовательно, количество подаваемой в единицу времени на вход хемостата биомассы равно  $aU_Sg[\bar{x}]$ .

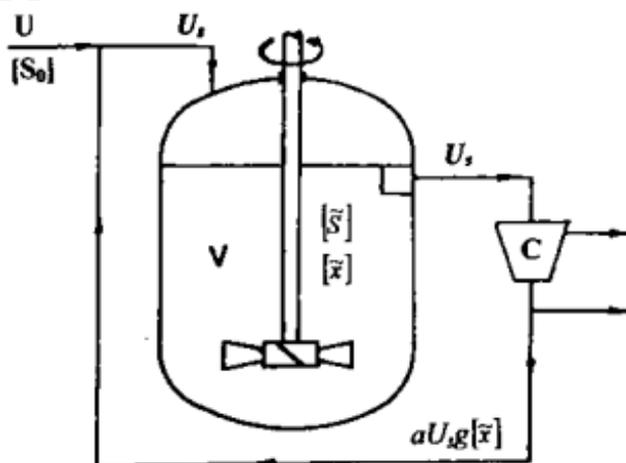


Рис. 4.14. Схема работы хемостата с частичным возвратом биомассы.  $C$  – сепаратор

Уравнение материального баланса по биомассе для единицы времени в стационарном режиме имеет вид:

$$\mu[\bar{x}]V + aU_S g[\bar{x}] = U_S[\bar{x}]. \quad (4.41)$$

Величина  $U_S = U + aU_S$ , откуда

$$U_S = \frac{U}{1-a}. \quad (4.42)$$

Подставив в (4.41) значение  $U_S$  из (4.42) и поделив все члены выражения на  $V$ , получим

$$\mu[\bar{x}] + \frac{aDg[\bar{x}]}{1-a} = \frac{D[\bar{x}]}{1-a},$$

откуда

$$\mu = \frac{(1-ag)D}{1-a}. \quad (4.43)$$

Подставим в (4.43) значение  $\mu = \mu_{\max} \frac{[\bar{S}]}{K_S + [\bar{S}]}$ :

$$\mu_{\max} \frac{[\bar{S}]}{K_S + [\bar{S}]} = \frac{(1-ag)D}{1-a},$$

откуда (при  $K_S + [\bar{S}] \neq 0$  и  $1-a \neq 0$ )

$$[\bar{S}] = \frac{DK_S(1-ag)}{\mu_{\max}(1-a) - D(1-ag)}. \quad (4.44)$$

Составим уравнение материального баланса по лимитирующему субстрату для единицы времени в стационарном режиме:

$$U[S_0] + aU_S[\bar{S}] = U_S[\bar{S}] + \mu[\bar{x}]V/Y_{x/S}. \quad (4.45)$$

Подставим в (4.45) значение  $U_S$  и поделим каждый член выражения на  $V$ :

$$D[S_0] + \frac{aD[\bar{S}]}{1-a} = \frac{D[\bar{S}]}{1-a} + \frac{\mu[\bar{x}]}{Y_{x/S}}. \quad (4.46)$$

Из (4.46) найдем значение

$$[\tilde{x}] = \frac{DY_{x/S} ([S_0] - [\tilde{S}])}{\mu}$$

и введем в него выражение (4.43) для  $\mu$  :

$$[\tilde{x}] = \frac{Y_{x/S} ([S_0] - [\tilde{S}]) (1-a)}{1-ag} \quad (4.47)$$

Значение  $[\tilde{S}]$  в уравнение (4.47) подставляем из (4.44). Если возврат биомассы отсутствует ( $a=0$ ), то (4.47) превращается в уравнение (4.29) для простого хемостата.

Удельная производительность хемостата с частичным возвратом биомассы

$$R_{y_{0,s}} = \frac{U[\tilde{x}] - aU_S g[\tilde{x}]}{V} = \frac{U_S [\tilde{x}] (1-ag)}{V} \quad (4.48)$$

Заменяем  $U_S$  на выражение (4.42):

$$R_{y_{0,s}} = \frac{U[\tilde{x}] (1-ag)}{V(1-a)} = \frac{D[\tilde{x}] (1-ag)}{(1-a)} \quad (4.49)$$

Подставим в (4.49) значение  $[\tilde{x}]$  из (4.47):

$$R_{y_{0,s}} = DY_{x/S} ([S_0] - [\tilde{S}]), \quad (4.50)$$

а затем в (4.50) – значение  $[\tilde{S}]$  из (4.44):

$$\begin{aligned} R_{y_{0,s}} &= DY_{x/S} \left\{ [S_0] - \frac{DK_S (1-ag)}{\mu_{\max} (1-a) - D(1-ag)} \right\} = \\ &= DY_{x/S} \left\{ [S_0] - \frac{DK_S}{\mu_{\max} K - D} \right\}, \end{aligned} \quad (4.51)$$

где  $K = \frac{1-a}{1-ag}$  – коэффициент концентрирования. Поскольку

$1 > ag > a$ , то  $K > 1$ .

Частичный возврат биомассы ведет к увеличению удельной производительности хемостата. Сравнивая  $R_{y_{0,s}}$  для простого хемостата (4.35) с

(4.51), убеждаемся, что  $R_{y_{0,e}} > R_{y_0}$ , так как концентрация субстрата на выходе из хемостата  $[S]$  с возвратом биомассы ниже, чем без возврата:

$$\frac{DK_S}{\mu_{\max} K - D} < \frac{DK_S}{\mu_{\max} - D}.$$

Схема с возвратом биомассы наиболее эффективна при низкой исходной концентрации субстрата и высоких значениях коэффициента концентрирования  $K$  (например, на установках по биологической очистке воды, где  $K$  составляет примерно 100). Кроме того, возврат биомассы позволяет повысить значение  $D_{кр}$ . Поскольку при  $D = D_{кр}$  значение  $R_{y_{0,e}} = 0$ , то из (4.51) (при  $\mu_{\max} K - D \neq 0$ ) находим

$$D_{кр} = \frac{\mu_{\max} K [S_0]}{K_S + [S_0]}. \quad (4.52)$$

Это значение в  $K$  раз больше, чем для хемостата без возврата биомассы (4.34). Увеличение  $D_{кр}$  в свою очередь также ведет к повышению  $R_{y_{0,e}}$ .

#### 4.6. Кинетика работы батареи хемостатов

Существуют биотехнологические схемы, включающие два хемостата и более, работающие последовательно.

Если в первый хемостат поступает питательная среда, из последнего отбирается продукт, а промежуточные хемостаты имеют вход, соединенный с предшествующим, и выход – с последующим хемостатами, то такая батарея представляет однопроточную систему (рис. 4.15а). Кинетика превращения субстрата в биомассу у однопроточной системы сходна с кинетикой тубулярного ферментатора, различие состоит лишь в том, что концентрация биомассы при переходе от одного хемостата к другому изменяется ступенчато, а в тубулярном ферментаторе она по длине изменяется плавно.

Если же на вход последовательно соединенных хемостатов дополнительно подается питательная среда (см. рис. 4.15б), систему называют многопроточной. Рассмотрим батарею из двух последовательно соединенных хемостатов, работающих по многопроточной схеме.

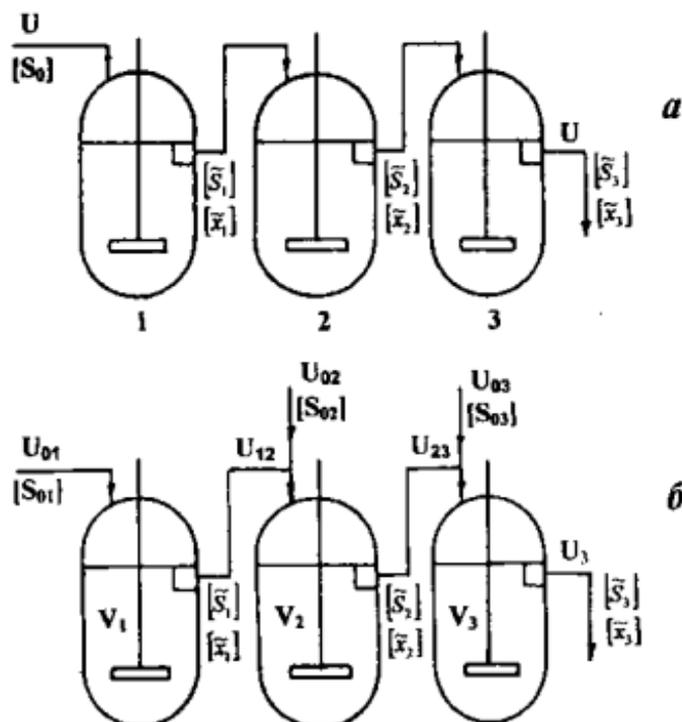


Рис. 4.15. Схема работы батареи хемостатов, включенных по однопроточной (а) и многопроточной (б) системе

В стационарном состоянии для первого хемостата

$$D_1 = U_{01}/V_1; \mu_1 = D_1; [\tilde{S}_1] = D_1 K_S / (\mu_{\max} - D_1);$$

$$[\tilde{x}_1] = Y_{x/S} ([S_{01}] - [\tilde{S}_1]); R_{y_{o,1}} = D_1 [\tilde{x}_1].$$

Для второго хемостата

$$D_2 = (U_{12} + U_{02})/V_2 = (U_{01} + U_{02})/V_2; \quad (4.53)$$

$$\mu_2 = \mu_{\max} [\tilde{S}_2] / (K_S + [\tilde{S}_2]); \quad (4.54)$$

баланс по биомассе

$$[\tilde{x}_1] U_{12} + \mu_2 [\tilde{x}_2] V_2 = [\tilde{x}_2] U_{23},$$

откуда

$$[\tilde{x}_2] = \frac{[\tilde{x}_1] U_{12}}{U_{23} - \mu_2 V_2} = \frac{[\tilde{x}_1] D_{12}}{D_2 - \mu_2}; \quad (4.55)$$

баланс по субстрату

$$U_{12} [\tilde{S}_1] + U_{02} [S_{02}] = U_{23} [\tilde{S}_2] + \mu_2 [\tilde{x}_2] V_2 / Y_{x/S}, \text{ или} \\ D_{12} [\tilde{S}_1] + D_{02} [S_{02}] - D_0 [\tilde{S}_2] = \mu_2 [\tilde{x}_2] / Y_{x/S}. \quad (4.56)$$

где  $D_2 = U_{23}/V_2 = U_{12}/V_2 + U_{02}/V_2 = D_{12} + D_{02}$ ;

$$R_{y0,2} = (U_{23} [\tilde{x}_2] - U_{12} [\tilde{x}_1]) / V_2 = D_2 [\tilde{x}_2] - D_{12} [\tilde{x}_1] = \\ = D_{12} [\tilde{x}_1] \left( \frac{D_2}{D_2 - \mu_2} - 1 \right).$$

Подставим в (4.56) значения  $\mu_2$  из (4.54),  $[\tilde{x}_2]$  из (4.55) и  $[\tilde{x}_1] = Y_{x/S} ([S_{01}] - [\tilde{S}_1])$ . После преобразования получим квадратное уравнение относительно  $[\tilde{S}_2]$ :

$$a [\tilde{S}_2]^2 + b [\tilde{S}_2] + c = 0, \quad (4.57)$$

где  $a = \mu_{\max} - D_2$ ,

$$b = - \left( \frac{\mu_{\max} (D_{02} [S_{02}] + D_{12} [S_{01}])}{D_2} + D_2 K_S - D_{12} [\tilde{S}_1] - D_{02} [S_{02}] \right),$$

$$c = K_S (D_{12} [\tilde{S}_1] + D_{02} [S_{02}])$$

Из (4.57) находим корень, удовлетворяющий практическому смыслу задачи.

Из (4.55) следует, что если в первом хемостате не происходит «вымывания» микроорганизмов, то есть  $[\tilde{x}_1] \neq 0$ , то во втором и последующих хемостатах при любой скорости разбавления  $D_2 > \mu_2$  «вымывания» биомассы не будет.

Аналогичным образом могут быть найдены показатели, характеризующие работу третьего и последующих хемостатов.

### МАТЕМАТИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ ДЕМОГРАФИИ

#### § 1. Основные понятия демографии

Демография – наука о народонаселении, под которым понимается совокупность людей, проживающих на определенной территории: страны или ее части (республики, области, штата), группы стран, мира. Демография изучает численность, территориальное размещение и состав населения, их изменения, причины и следствия этих изменений, закономерности воспроизводства населения. Воспроизводство населения – это непрерывное возобновление населения в результате естественного движения (рождения и смерти), механического движения (миграционный обмен между территориями), а также переход людей из одних состояний в другие (получение образования, начало трудовой деятельности, уход на пенсию, вступление в брак и т.д.). При этом постоянно воспроизводятся структура (состав) населения и все общественные отношения.

Человек – существо биосоциальное; его биологические отправления совершаются по тем же законам, что и во всем животном мире, но в иных, свойственных только разумному обществу социальных условиях. Как и животные, человек рождается, растет, дает потомство, старится, умирает, нуждается в пище, жилище, экологически чистой среде и т.д. По многим показателям человеческая популяция более разнородна, чем популяция животных, поэтому внутри нее существуют межличностные и межгрупповые отношения, сходные с ранее рассмотренными межвидовыми взаимоотношениями (конкуренция, мутуализм и прочее). В своей общественной жизни люди создали три разделенных потока: материи, энергии, информации. Существуют отрасли, специфическим образом обеспечивающие потребности людей в материалах, сырье, энергии, осуществляющие получение, накопление и обработку информации (научной, хозяйственной, социальной), управление на основе этой информации различными сферами человеческой деятельности. К тому же большая часть трудовых затрат людей направлена на удовлетворение их биологических потребностей. Все это дает основание применять отдельные математические модели биологических явлений и при анализе демографических процессов.

Рассмотрим основные термины и понятия, применяемые в демографии [1].

Общая численность населения – общее число людей, проживающих в определенный момент на конкретной территории. Плотность населения – отношение общей численности населения к площади территории, на которой оно проживает.

Возрастно-половая структура населения – распределение населения по возрастам отдельно для мужчин и женщин – дается в форме таблиц и графиков (рис. 5.1). Социально-экономическая структура – распределение населения по классам, по отношению к видам деятельности. Этническая структура – распределение населения по национальностям и языкам. Кроме этих показателей, структуру народонаселения определяют характер расселения (городское, сельское население), распределение по образовательному уровню, семейная структура и др.

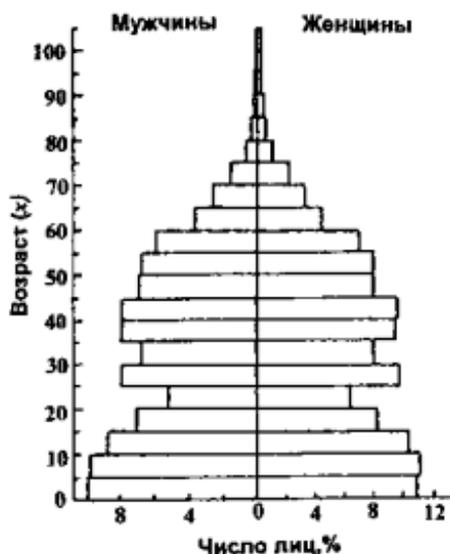


Рис. 5.1. Возрастно-половая пирамида населения (рассчитана и построена по исходным данным [2], с.64-65)

Средняя численность населения – среднее значение численности населения, проживающего на данной территории за данный период времени  $T$ . Она вычисляется по формуле

$$\bar{S} = \frac{1}{T} \int_{t_0}^{t_0+T} S(t) dt.$$

Интеграл дает общее число человеколет, прожитых населением за период от  $t_0$  до  $t_0 + T$ .

Рождаемость, или коэффициент рождаемости ( $n$ ) – отношение годового числа живорожденных ( $N$ ) к средней численности населения:

$$n = \frac{N}{T\bar{S}}.$$

Обычно рождаемость дается в расчете на 1000 населения, для чего выражение  $N/T\bar{S}$  умножают на 1000. Получают рождаемость в промилле (‰). Промилле – это тысячная часть числа.

Смертность, или коэффициент смертности ( $m$ ) – отношение годового числа умерших ( $M$ ) к средней численности населения:

$$m = \frac{M}{T\bar{S}}.$$

Обычно смертность также выражают в промилле.

Естественный прирост населения – разность рождений и смертей  $N - M$ . Часто используют коэффициент естественного прироста

$$k = \frac{N - M}{T\bar{S}} = n - m,$$

который также можно выражать в промилле.

Специальный коэффициент рождаемости ( $F$ ) – число рождений в год на 1000 женщин плодovитого возраста (15-50 лет – принятые в демографии условные границы начала и конца плодovитого возраста). Наряду с ним применяется повозрастной коэффициент рождаемости  $F_x$ , который показывает среднее число рождений детей, происходящих в течение года в совокупности из 1000 женщин данного возраста.

На демографические процессы влияют факторы, связанные как с возрастом, так и со временем. Лица, родившиеся в один и тот же период и поэтому имеющие один возраст, называются ровесниками. Совокупность ровесников называют когортой.

Если динамика демографических показателей изучается путем наблюдения за одной когортой, его (наблюдение) называют продольным. Исследования, которые проводятся путем параллельного наблюдения за разными когортами, называют поперечными.

Результаты демографических наблюдений и расчетов обычно представляют в форме демографических таблиц, графиков и показателей.

Наиболее существенными показателями, входящими в демографические таблицы, являются:  $l_x$  – число людей из 10 000 одновременно родившихся, доживающих до возраста  $x$  лет;  $d_x = l_x - l_{x+1}$  – число умирающих в возрасте  $x$  лет;  $q_x = d_x / l_x$  – вероятность умереть в течение года для возраста  $x$  лет;  $p_x = l_{x+1} / l_x$  – вероятность дожить до возраста  $x + 1$ ,  $p_x = 1 - q_x$ . Если данные по числу доживающих в таблице даны с интервалом более одного года (например, 5 лет), то показатели  $d_x, q_x, p_x$ , будут соответствовать этому более крупному интервалу. Исходными данными являются значения  $l_x$ , остальные показатели определяются расчетным путем (табл 5.1).

Таблица 5.1.

Фрагмент таблицы смертности мужчин СССР по данным переписи населения 1959 г. [2]

Возраст ( $x$ ), годы	Число доживающих до возраста $x$ лет ( $l_x$ )	Число умирающих в возрасте $x$ лет ( $d_x$ )	Вероятность умереть в течение предстоящего года ( $q_x$ )	Вероятность дожить от $x$ до $x + 1$ лет ( $p_x$ )
0	100 000	4 424	0,04424	0,95576
1	95 576	814	0,00852	0,99148
2	94 762	353	0,00372	0,99628
3	94 409	218	0,00231	0,99769
4	94 191	162	0,00172	0,99828
5	94 029	134	0,00143	0,99857
...	...	...	...	...

По данным граф  $x - l_x$  строят кривую дожития (рис. 5.2а), а граф  $x - d_x$  – кривую смертности (рис. 5.2б).

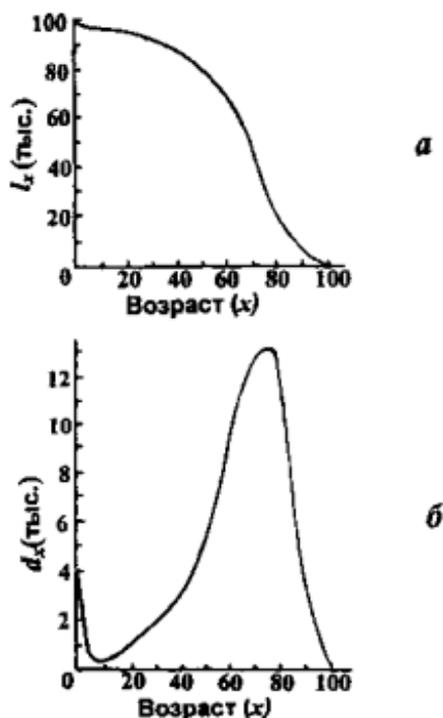


Рис. 5.2. Кривые дожития населения (а) и числа умерших (б) (СССР, мужчины, 1968-1971г.г.) (рассчитана и построена по исходным данным [1], с. 52)

Строгая аналитическая зависимость числа доживающих от возраста отсутствует, однако есть математические модели, достаточно адекватно отражающие ее в сравнительно широком диапазоне возрастов. К их числу относится формула Гомперца-Мейкема:

$$\mu(x) = -\frac{dl_x}{l_x dx} = A + R \exp(\alpha x), \quad (5.1)$$

где  $\mu(x)$  – интенсивность смертности в возрасте  $x$ ;  $l_x$  – число доживающих до возраста  $x$ ;  $A$  – одинаковая для всех возрастов «случайная» фоновая компонента смертности;  $\alpha, R$  – постоянные величины, входящие в выражение для увеличивающейся с возрастом компоненты смертности  $R \exp(\alpha x)$ . Модель Гомперца-Мейкема применима не только к человеку, для которого она достаточно точно описывает

возрастной интервал от 20 до 80 лет, но и для самых разнообразных представителей животного мира (дрозофил, комаров, головной вши, мышей, крыс, лошадей, горных баранов и др.). Первоначально предложенная формула Гомперца не содержала параметра  $A$ :

$$\mu(x) = R \exp(\alpha x) \quad (5.2)$$

График этой зависимости, построенный в полулогарифмических осях, представляет прямую линию (рис. 5.3). Действительно

$$\ln \mu(x) = \ln R + \alpha x. \quad (5.3)$$

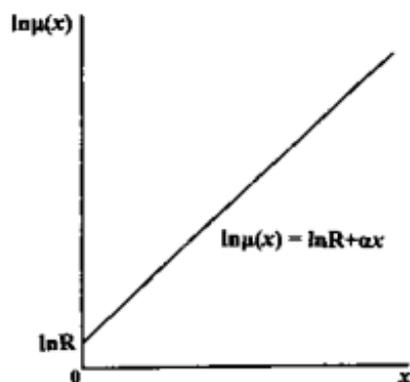


Рис. 5.3. График зависимости логарифма интенсивности смертности от возраста для модели Гомперца

Интегрируя (5.1), получим зависимость  $l_x$  от  $x$ :

$$-\int_{l_0}^{l_x} \frac{dl_x}{l_x} = A \int_0^x dx + R \int_0^x e^{\alpha x} dx$$

$$\ln l_0 - \ln l_x = Ax + \frac{R}{\alpha} (e^{\alpha x} - 1)$$

$$l_x = l_0 e^{-\left[Ax + \frac{R}{\alpha} (e^{\alpha x} - 1)\right]}, \quad \text{или}$$

$$l_x = \frac{l_0}{e^{Ax} e^{\frac{R}{\alpha} (e^{\alpha x} - 1)}} \quad (5.4)$$

По данным Л.А. Гаврилова и Н.С. Гавриловой [3], средние значения параметров  $A, R, \alpha$  для мужчин Швеции равны:  $A = 3,76 \cdot 10^{-3} \text{ год}^{-1}$ ;  $R = 2,74 \cdot 10^{-5} \text{ год}^{-1}$ ;  $\alpha = 0,104 \text{ год}^{-1}$ . Величина  $A$ , характеризующая фоновую смертность, для мужчин Швеции понижается с начала XX века до 1983 года с  $5,25 \cdot 10^{-3} \text{ год}^{-1}$  до  $0,48 \cdot 10^{-1} \text{ год}^{-1}$ , значения же  $R$  и  $\alpha$ , определяющие возрастную компоненту смертности, отличаются стабильностью и за указанный исторический период изменяются незначительно.

## § 2. Перспективное исчисление населения с постоянным режимом воспроизводства

Чтобы рассчитать динамику возрастно-половой структуры населения на предстоящие годы, необходимо иметь данные по возрастно-половой структуре на начальный (настоящий) момент времени, таблицу смертности мужчин и женщин, а также значения повозрастных коэффициентов рождаемости  $F_x$  для всего диапазона плодородных возрастов. Если значения повозрастной смертности и повозрастных коэффициентов рождаемости принимают неизменными в течение всего периода, для которого рассчитывается прогноз, говорят о перспективном исчислении с постоянным режимом воспроизводства. Учет в перспективном исчислении населения будущих изменений режима его воспроизводства значительно усложняет задачу, а формальная экстраполяция динамики повозрастных показателей рождаемости и смертности не всегда повышает точность прогноза. Повышению точности прогноза способствует изменение возрастного интервала с 5 лет до 1 года, введение некоторых поправочных коэффициентов. Поскольку ни для коэффициентов рождаемости, ни для коэффициентов смертности не существует строгой аналитической зависимости их значений от возраста, математическая модель динамики численности населения будет численной.

Вербальная модель динамики возрастно-половой структуры закрытого (без учета миграции) населения с постоянным режимом воспроизводства может быть представлена в следующей редакции. Имеется популяция людей, для которой известны: общая численность, возрастно-половая структура, значения вероятностей переместиться в следующую возрастную группу ( $p_x$ ) и повозрастных ко-

эффициентов рождаемости ( $F_x$ ). Убыль численности популяции происходит за счет смертности, которой подвержены в конечном счете все члены популяции. Прирост численности популяции обеспечивает лишь часть населения – женщины в возрасте от 15 до 50 лет («камбий» популяции). Изменение численности популяции за принятый временной интервал  $\Delta t$  равно разности между числом родившихся детей и количеством умерших людей за этот интервал. Общее число родившихся равно сумме произведений коэффициента рождаемости на число женщин в соответствующей возрастной группе плодovитого возраста и на величину временного интервала, для которого определяется прирост. Доля девочек среди родившихся равна  $\delta$ , мальчиков —  $1-\delta$ . Число людей, выживших за этот интервал, равно сумме произведений численности возрастной группы на соответствующую вероятность дожития. Общая численность популяции по истечении принятого интервала равна сумме числа выживших и родившихся (также с учетом их коэффициента смертности). Разница между полученной общей численностью и исходной численностью дает естественный прирост (или убыль) населения за выбранный интервал времени. Аналогичным образом рассчитывают численность населения за последующие отрезки времени. Возрастной состав мужчин и женщин получают путем перемещения в более старшую возрастную группу произведения численности данной возрастной группы на соответствующую вероятность дожития после истечения принятого временного интервала. Величина этого интервала равна принятому диапазону возрастной группы.

Приведенной вербальной модели соответствует концептуальная модель, делающая более наглядной последовательность расчета динамики возрастно-полового состава населения (рис. 5.4). При ее анализе просматривается аналогия с процессом транскрипции РНК на молекулах ДНК: восполнение численности населения происходит также с участием лишь одной из «комплементарных» половин популяции – представительниц женского пола.

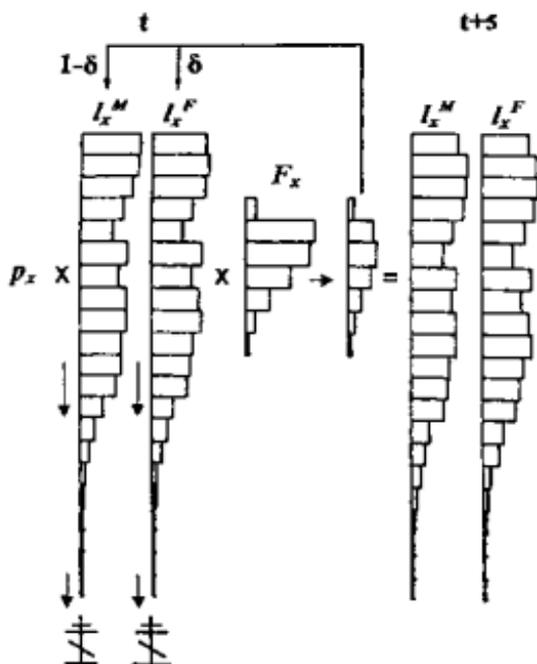


Рис. 5.4. Графическая модель динамики возрастно-половой структуры закрытого населения с постоянным режимом воспроизводства

Математическая модель динамики возрастно-полового состава населения представляет собой алгоритм вычислительных операций, осуществляемых по относительно простым формулам. Численность возрастной группы по прошествии выбранного временного интервала (примем его равным 5 годам)

$$l_{x+5}^F = p_x^F l_x^F; \quad l_{x+5}^M = p_x^M l_x^M, \quad (5.5)$$

где за  $x$  условно принята середина возрастного диапазона группы, а индексы  $F$  и  $M$  обозначают женскую и мужскую части населения. Общая численность населения через 5 лет

$$L_{t+5} = L_{t+5}^F + L_{t+5}^M = L_t - \left( \sum_{x=2,5}^{\infty} l_x^F q_x^F + \sum_{x=2,5}^{\infty} l_x^M q_x^M \right) + (\delta p_0^F + (1-\delta) p_0^M) 5 \cdot 0,5 \sum_{x=17,5}^{47,5} F_x (l_{x,t}^F + l_{x,t+5}^F), \quad (5.6)$$

где  $\omega$  – предельный возраст людей;  $p_0^F$  и  $p_0^M$  – вероятности новорожденных перейти в первую возрастную группу (дожить до 2,5 лет – ее среднего значения);  $x=17,5$  и  $47,5$  лет – срединные значения возрастных групп, начинающих и завершающих плодовитый период;  $I_{x,t}^F$  и  $I_{x,t+5}^F$  – численность группы женщин во время  $t$  и  $t+5$ . Общая численность населения может быть вычислена и по иной формуле:

$$L_{t+5} = \sum_{x=2,5}^{\omega} I_x^F q_x^F + \sum_{x=2,5}^{\omega} I_x^M q_x^M + (\delta p_0^F + (1-\delta) p_0^M) 5 \cdot 0,5 \sum_{x=17,5}^{47,5} F_x (I_{x,t}^F + I_{x,t+5}^F). \quad (5.7)$$

В уравнениях (5.6) и (5.7) легко можно выделить части, соответствующие общей численности женского и мужского населения  $L_{t+5}^F$  и  $L_{t+5}^M$ .

Расчет можно вести, используя либо матрицы, либо обычные таблицы. Рассмотрим упрощенный вариант перспективного исчисления закрытого населения страны с постоянным режимом воспроизводства. Исходные данные представлены условными цифрами, близкими к реальным [2]; они занесены в таблицы 5.2 и 5.3 (графы 1, 2, 3) и 5.4 (графы 1, 2). Через 5 лет первая возрастная группа мужчин численностью  $12,20$  млн. переместится во вторую группу, уменьшившись на величину  $12,20 \cdot 10^6 q_1$ , где  $q_1$  – вероятность умереть за период от 2,5 до 7,5 лет (середины первого и второго интервалов). Поскольку  $q_1 = 1 - p_1$ , численность мужчин во второй возрастной группе станет равной произведению  $12,20 \cdot 10^6 p_1 = 12,20 \cdot 10^6 \cdot 0,9907 = 12,09 \cdot 10^6$ . Аналогичным образом произойдет изменение численности всех последующих возрастных групп и передвижение их на одну строку таблицы вниз. Будем условно считать, что численность последней возрастной группы ( $100 - \omega$  лет) через 5 лет станет равной нулю. Таким же образом определяют численность возрастных групп через 5 лет в женской части населения.

Чтобы установить численность первой возрастной группы через 5 лет, необходимо рассчитать, сколько детей родится за указанный срок. Для этого среднее значение численности женщин каждой возрастной группы  $0,5(I_{x,t}^F + I_{x,t+5}^F)$  умножают на величину соответствующего коэффициента рождаемости  $F_x$ , суммируют полученные для всего плодовитого диапазона значения произведений и резуль-

тат увеличивают в 5 раз, так как длительность периода равна 5 годам. Эта величина равна

$$0,5 \cdot [(8,90+11,06) \cdot 0,0209 + (6,90+8,85) \cdot 0,1485 + \dots + (8,70+10,23) \cdot 0,0040] \cdot 5 = 20,80 \text{ млн.}$$

Умножив ее на  $\delta = 0,488$ , находим число родившихся

Таблица 5.2.

Динамика возрастной структуры мужской части населения

Возраст (x), годы	$p_x$	Число доживающих до возраста x ( $l_x$ ), млн.					
		0	5	10	15	20	...
0 - (5)	0,9907	<u>12,20</u>	10,07	10,38	11,28	12,10	...
5 - (10)	0,9950	12,00	<u>12,09</u>	9,98	10,28	11,18	
10 - (15)	0,9938	10,80	11,94	<u>12,03</u>	9,93	10,23	
15 - (20)	0,9901	8,70	10,73	11,87	<u>11,96</u>	9,87	
20 - (25)	0,9868	6,50	8,61	10,62	11,75	<u>11,84</u>	
25 (30)	0,9840	9,90	6,41	8,50	10,48	11,59	
30 - (35)	0,9804	8,40	9,74	6,31	8,36	10,31	
35 - (40)	0,9750	9,80	8,24	9,55	6,19	8,20	
40 - (45)	0,9674	9,80	9,56	8,03	9,31	6,04	
45 - (50)	0,9526	8,50	9,48	9,25	7,77	9,01	
50 - (55)	0,9296	8,40	8,10	9,03	8,81	7,40	
55 (60)	0,8973	7,30	7,81	7,53	8,39	8,19	
60 - (65)	0,8588	4,40	6,55	7,01	6,76	7,53	
65 - (70)	0,8039	3,10	3,78	5,63	6,02	5,81	
70 - (75)	0,7276	1,90	2,49	3,04	4,53	4,84	
75 - (80)	0,6260	0,70	1,38	1,81	2,21	3,30	
80 - (85)	0,5034	0,30	0,44	0,86	1,13	1,38	
85 - (90)	0,3902	0,20	0,15	0,22	0,43	0,57	
90 - (95)	0,2873	0,20	0,08	0,06	0,09	0,17	
95 - (100)	0,2000	0,10	0,06	0,02	0,02	0,03	
100 - ( $\omega$ )	0,0000	0,10	0,02	0,01	0,004	0,004	
Всего		123,30	127,73	131,74	135,70	139,59	
$k$ , год <sup>-1</sup>			0,0071	0,0062	0,0059	0,0057	

девочек (10,15 млн.), количество мальчиков равно  $20,80 - 10,15 = 10,65$  млн. Вероятность  $p_0$  дожить до 2,5 лет (середина первой возрастной группы) для девочек равна 0,9535, для мальчиков - 0,9459. Умножив

значения родившихся за 5 лет мальчиков и девочек на величины  $p_0^M$  и  $p_0^F$ , получим численность первой возрастной группы мужской и женской частей населения. Они соответственно равны 9,68 млн. и 10,07 млн. Аналогичным образом ведется расчет для всех последующих периодов времени.

Величина коэффициента естественного прироста численности населения (относительный прирост) вычисляется по формуле Броди:

$$k = \frac{L_{t+5} - L_t}{0,5(L_{t+5} + L_t) \cdot 5}$$

Таблица 5.3.

Динамика возрастной структуры женской части населения

Возраст (x), годы	$P_x$	Число доживающих до возраста x ( $l_x$ ), млн.					
		0	5	10	15	20	...
0 (5)	0,9918	<u>11,70</u>	9,68	9,96	10,83	11,62	...
5 (10)	0,9963	11,90	<u>11,60</u>	9,60	9,88	10,74	
10 - (15)	0,9962	11,10	11,86	<u>11,56</u>	9,56	9,84	
15 - (20)	0,9943	8,90	11,06	11,81	<u>11,52</u>	9,52	
20 - (25)	0,9933	6,90	8,85	11,00	11,74	<u>11,45</u>	
25 - (30)	0,9921	10,50	6,85	8,79	10,93	11,66	
30 (35)	0,9905	8,50	10,42	6,80	8,72	10,84	
35 (40)	0,9875	10,20	8,42	10,32	6,74	8,64	
40 - (45)	0,9839	10,40	10,07	8,31	10,19	6,66	
45 (50)	0,9774	8,70	10,23	9,91	8,18	10,03	
50 (55)	0,9673	8,60	8,50	10,00	9,69	8,00	
55 - (60)	0,9513	7,60	8,32	8,22	9,67	9,37	
60 - (65)	0,9228	4,80	7,23	7,91	7,82	9,20	
65 - (70)	0,8728	3,50	4,43	6,67	7,30	7,22	
70 - (75)	0,7979	2,30	3,05	3,87	5,82	6,37	
75 - (80)	0,6896	1,20	1,84	2,43	3,09	4,64	
80 (85)	0,5676	0,70	0,83	1,27	1,68	2,13	
85 - (90)	0,4631	0,40	0,40	0,47	0,72	0,95	
90 (95)	0,3714	0,20	0,19	0,19	0,22	0,33	
95 - (100)	0,2919	0,20	0,07	0,07	0,07	0,08	
100 - ( $\omega$ )	0,0000	0,20	0,06	0,02	0,02	0,02	
Всего		128,50	133,96	139,18	144,39	149,31	
$k$ , год <sup>-1</sup>			0,0083	0,0076	0,0073	0,0067	

Так, за первые 5 лет относительный прирост численности мужской части населения

$$k = \frac{127,73 - 123,30}{0,5(127,73 + 123,30)} \cdot 5 = 0,0071 \text{ год}^{-1}.$$

Таблица 5.4.

Динамика рождаемости

Возраст матери (x), годы	$F_x$	Число рождённых за пять лет, млн.				
		5	10	15	20	...
15 (20)	0,0209	1,043	1,200	1,219	1,104	...
20 (25)	0,1485	5,847	7,369	8,442	8,609	
25 (30)	0,1367	5,929	5,345	6,739	7,720	
30 (35)	0,0944	4,465	4,064	3,663	4,616	
35 - (40)	0,0498	2,318	2,333	2,124	1,915	
40 - (45)	0,0198	1,013	0,910	0,916	0,834	
45 - (50)	0,0040	0,189	0,201	0,181	0,182	
Всего		20,80	21,42	23,28	24,98	
Мальчики		10,65	10,97	11,92	12,79	
Девочки		10,15	10,45	11,36	12,19	
Дожили до 2,5 лет:						
мальчики		10,07	10,38	11,28	12,10	
девочки		9,68	9,96	10,83	11,62	

Коэффициент рождаемости  $n$  для каждого периода времени равен отношению среднего числа родившихся за год детей к средней численности населения. Для первых 5 годов рождаемость мужской части населения

$$n = \frac{10,65}{0,5(127,73 + 123,30)} \cdot 5 = 0,0170 \text{ год}^{-1}.$$

Поскольку  $k = n - m$ , то коэффициент смертности

$$k = n - m = 0,0170 - 0,0071 = 0,0099 \text{ год}^{-1}.$$

Динамика численности конкретной возрастной группы (когорты) при последовательном прохождении временных периодов отражена в табли-

цах 5.2 и 5.3 диагонально расположенным рядом чисел (для одной из них эти числа в таблицах подчеркнуты). Как следует из порядка построения таблиц, соотношения между этими (подчеркнутыми) численностями определяются значениями вероятностей доживания  $p_x$ .

Концептуальная модель (рис. 5.4) наглядно свидетельствует о наличии обратной связи с запаздыванием между возрастной структурой действующего «камбия» популяции. Следствием этого является колебание численности всех возрастных групп во времени. Естественно возникает вопрос о возможности существования населения с неизменяющимися во времени возрастно-половой структурой и общей численностью. Такое население называют стационарным. Для его существования прежде всего необходимо, чтобы распределение численности женщин по возрастным группам соответствовало вероятностям доживания  $p_x^F$ , то есть отношение численности более старшей возрастной группы  $(I_{x+s}^F)$  к младшей  $(I_x^F)$  должно быть равным  $p_x^F$ . Однако это необходимое, но недостаточное условие. Стационарное население образуется, если будет иметь место постоянное соотношение между числом родившихся девочек и числом девушек, перешедших за этот же отрезок времени в первую возрастную группу плодovитого возраста (15–20 лет). Для принятого временного интервала (5 лет), согласно таблицам 5.3 и 5.4, может быть составлено балансовое уравнение:

$$I_0^F p_0 p_1 p_2 (p_3 F_4 + p_3 p_4 F_5 + p_3 p_4 p_5 F_6 + \dots + p_3 p_4 p_5 p_6 p_7 p_8 p_9 F_{10}) \cdot 5 = I_0^F.$$

Поделив левую и правую части на число девочек  $I_0^F$ , родившихся за 5 лет, получим условие воспроизводства стационарного населения:

$$p_0 p_1 p_2 (p_3 F_4 + p_3 p_4 F_5 + p_3 p_4 p_5 F_6 + \dots + p_3 p_4 p_5 p_6 p_7 p_8 p_9 F_{10}) \cdot 5 = 1. \quad (5.8)$$

И, наконец, население будет стационарным, если сохраняются неизменными значения повозрастных вероятностей  $p_x$  для мужчин и женщин и повозрастных коэффициентов рождаемости  $F_x$ .

Проверим, удовлетворяет ли рассмотренная ранее женская часть населения уравнению (5.8):

$$0,9535 \cdot 0,9918 \cdot 0,9963(0,9962 \cdot 0,0209 + 0,9962 \cdot 0,9943 \cdot 0,1485 + \\ + 0,9962 \cdot 0,9943 \cdot 0,9933 \cdot 0,1367 + \dots + 0,9962 \cdot 0,9943 \cdot 0,9933 \cdot 0,9921 \cdot \\ - 0,9905 \cdot 0,9875 \cdot 0,9839 \cdot 0,0040) \cdot 0,488 \cdot 5 = 1,0697 > 1.$$

Если левая часть будет уменьшена в 1,0697 раза, например вследствие снижения вероятности дожить до возраста 2,5 года с 0,9535 до 0,8914, то при условии сохранения значений всех остальных параметров воспроизводства население станет стационарным.

Более сложным является случай, когда на фоне неизменного порядка вымирания (неизменные значения  $p_x$ ) происходит увеличение (или уменьшение) общей численности населения по закону геометрической прогрессии с постоянным знаменателем (то есть с постоянным темпом). Такое население называют стабильным. Стационарное население является частным случаем стабильного населения, когда коэффициент естественного прироста  $k = 0$ . Разработкой теории стабильного населения занимались Л. Эйлер, В. Борткевич, А. Лотка, А. Боярский и другие. Схемы расчета стабильного населения даются в книгах по демографии, приведенных в библиографическом списке [1,5]. Анализ возрастной структуры стабильного населения показывает, что чем выше темп роста его численности, тем оно моложе по своему составу. Напротив, снижение численности стабильного населения сопровождается увеличением доли людей старшего возраста.

Первоначально нестабильное население при сохранении неизменным режима воспроизводства может в течение длительного времени прийти к стабильному состоянию. Этот процесс называют стабилизацией населения.

### § 3. Управление воспроизводством населения

Репродуктивная функция выполняет важнейшую роль в поддержании численности популяции животных организмов на уровне, обеспечивающем ее длительное существование. В случае, когда коэффициент рождаемости равен коэффициенту смертности или превышает его, численность популяции соответственно остается неизменной или возрастает. Если же коэффициент рождаемости становится меньше коэффициента смертности, численность популяции снижается, что может привести к ее вымиранию. Равенство коэффициентов рождаемости и смертности или превышение первого над вторым еще не говорит о благополучии популяции. Важно знать сами значения этих коэффициентов, чтобы установить, какой ценой дости-

гается видимое благополучие в динамике численности популяции. В целом сказанное относится и к популяциям людей, поскольку как рождение человека, так и смерть – явления биологические, общие с животными.

Однако человек – существо еще и социальное, разумное, что естественно сказывается на динамике численности населения. С помощью труда он активно, а благодаря разумной деятельности еще и целенаправленно воздействует на окружающую среду, подчиняя ее своим интересам. Это существенно повышает его выживаемость, способствует стремительному увеличению численности населения.

Рост численности людей на нашей планете от нескольких сот тысяч (может быть, одного миллиона) первых представителей вида *Homo sapiens* 35–40 тысяч лет назад до нескольких миллиардов человек в наше время **усредненно** происходил по экспоненциальному закону с годовым приростом 0,023 % (0,23 промилле) [4]. В действительности он был не плавным, а скачкообразным, знал периоды относительной стабильности с большими или меньшими колебаниями вокруг некоторого устойчивого уровня и периоды заметного ускорения темпов роста. А.Г. Вишневский, основные положения работы которого [4] использованы при написании настоящего параграфа, различает три исторических типа воспроизводства населения: архетип, традиционный и современный, или рациональный. Скачкообразные переходы от одного типа воспроизводства к другому осуществляются путем демографических революций. В периоды демографических революций складываются промежуточные, переходные типы воспроизводства населения, включающие в себя черты уходящего и нового типов.

Архетип сложился в палеолите (древнем каменном веке), начавшемся свыше 2 млн. лет назад и существовавшем примерно до X тысячелетия до н.э. Для него характерна присваивающая экономика (охота, собирательство). Однако использование простейших орудий (каменных, деревянных, костяных), несмотря на примитивность присваивающей экономики, позволяло древним людям брать у природы больше, чем это удавалось животным. Благодаря этому ранние неантропы смогли выйти из-под жесткого контроля биологических и экологических факторов, действовавших прежде всего на процесс размножения, резко увеличить свою численность и расселиться на огромной территории земного шара, преодолев «такие экологические перепады, такие водные и прочие препятствия, каких ни один вид животных вообще никогда не мог преодолеть» [6]. Масштаб и темпы этой пространственной экспансии неантропов были так велики, что ее можно считать первым в истории человечества демографическим взрывом. Исчерпав возможности экс-

пансии, взрыв закончился, после чего на тысячелетия и десятки тысячелетий установилась устойчивая, относительно неизменная численность человеческих популяций. По современным меркам она была относительно небольшой, поскольку присваивающая экономика могла обеспечить очень низкую плотность населения – от нескольких человек до нескольких десятков человек на 100 кв. км территории. Полагают, что тогда и сложились свойственные архетипу демографические отношения, которые обеспечили неизменность численности населения.

Несмотря на примитивность первобытно-общинного (родового) строя как первой в истории человечества социально-экономической формации, безраздельно господствовавшей в палеолите, за время его длительного существования многочисленные поколения людей методом проб и ошибок выработали нормы демографического поведения, всесторонне учитывающие специфические для человеческих популяций особенности взаимодействия с естественной средой обитания и межличностного общения членов сообщества. К их числу относятся: запрет эндогамии (половых связей внутри рода); ограничение периодов половых контактов; определенность круга возможных брачных партнеров; регламентация прав и обязанностей различных половозрастных групп в отношении их участия в воспроизводстве населения; ритуалы, связанные с различными событиями демографического характера (принятием родов, началом половой жизни, погребением и т.д.); обычаи вскармливания младенцев; дозволенность или недозволенность детоубийства, каннибализма; отношение к жизни взрослых соплеменников и иноплеменников. Жесткое соблюдение этих норм позволяло поддерживать относительно постоянную численность населения, при которой коэффициент смертности практически равен коэффициенту рождаемости ( $m = n$ ). Сами же коэффициенты были велики. Высокая смертность компенсировалась высокой рождаемостью, а средняя продолжительность жизни была очень малой. Археологические данные по возрасту умерших в период палеолита и мезолита (среднего каменного века, переходного от палеолита к неолиту), указывают на бимодальность в распределении: первая мода – детская смертность, вторая – смертность взрослых. Первая мода была очень высока. Неокрепший детский организм, сталкиваясь с тяжелыми условиями существования, очень часто погибал, выживали наиболее приспособленные. Кроме того, было широко распространено детоубийство и забрасывание детей, что обрекало их на гибель. Вторая мода, более низкая, приходилась на возрастную группу 21-30 лет. Для этой группы преобладающей была насильственная смерть (гибель в различного рода стычках и от диких

животных, людоедство, смерть от голода, холода, стихийных бедствий, ритуальные убийства).

Плодовитость первобытных народов была велика. Об этом можно косвенно судить по плодовитости современных народов, отставших в своем развитии. Так, у австралийских аборигенов, которых европейцы в XX веке застали живущими в условиях каменного века, средний возраст матери при рождении первого ребенка составлял 14 лет. Среди них было широко распространено детоубийство, которое в Центральной Австралии совершали около 60% женщин [7]. Детоубийство было селективным: в первую очередь умерщвлялись девочки, в силу чего, по некоторым австралийским данным, численность мужчин в 1,5 раза превышала численность женщин. Таким образом, искусственно увеличивалась, прежде всего, женская смертность, непосредственно влияющая на показатели воспроизводства. Все это позволяло в первобытном обществе поддерживать относительное постоянство численности населения при неизменном числе детей в семье, в среднем близком к двум.

Переход общества от присваивающей экономики к производящей, аграрной экономике (земледелие, животноводство), существенно уменьшил зависимость людей от стихийных сил природы. Одновременно он привел к разрушению первобытно-общинного строя, замене родовой формы организации воспроизводства населения семейной. Этот переход произошел в эпоху неолита (нового каменного века, приблизительно с VIII по III тысячелетие до н.э.). Таким образом, в результате неолитической революции, начавшейся приблизительно 10 тысяч лет назад, произошел переворот не только в социально-экономической, но и в демографической сфере, поэтому его можно считать и первой демографической революцией [4]. В новых усложнившихся условиях семейная форма воспроизводства населения по сравнению с родовой ячейкой давала существенное преимущество в плане повышения как материальных возможностей, так и ответственности взрослых членов семьи за продолжение рода, производство потомства, преемственность поколений. Семья способствовала, с одной стороны, осознанию каждым ее членом своего «я» и, с другой стороны, их слитности между собой и противостоянию всем остальным. Тем не менее условия жизни оставались тяжелыми, болезни, особенно инфекционные, вызывали массовую гибель людей. Смертность была высокой, модальный пик взрослого населения неолита приходился на 32 года по сравнению с 26 годами палеолита [7]. Новые темпы роста численности населения (сотые доли процента в год) кажутся высокими только на фоне совершенно ничтожных темпов

роста эпохи верхнего палеолита (тысячные доли процента в год), и они очень низки. Их удается поддерживать за счет высокой рождаемости, достигаемой путем грубого насилия над индивидуумами, прежде всего, женщинами. Социальное управление рождаемостью осуществлялось через семью. В его основе лежало неукоснительное соблюдение традиционных норм демографического поведения, контролируемое как мерами морального воздействия общества, так и грубыми, варварскими методами принуждения. Для этого типа воспроизводства характерно раннее вступление в брак. По причине высокой смертности часто имело место раннее прекращение брака вследствие смерти одного из супругов. Недоиспользование репродуктивного потенциала в связи с ранним овдовением нейтрализовалось повторными браками, нередко почти обязательными. Половые связи рассматривались как элемент исключительно брачной жизни, внебрачные связи женщин и добрачные связи девушек осуждались. Аборты и контрацепция использовались редко. Семейная жизнь регламентировалась нормами, выступающими обычно в религиозной оболочке различного рода ритуалов и обрядов, лишенных рациональной мотивации. Эти закостенелые, часто разумно не обоснованные нормы, принимаемые в течение тысячелетий на веру, закрепляли несвободу личности перед обществом. Общественная роль и социальный горизонт женщины были настолько сужены, что материнские функции нередко становились единственными, которые ей позволялось выполнять. Все это дало основание называть тип воспроизводства населения, просуществовавший до формирования капиталистического производства, традиционным [4].

Современный тип воспроизводства населения, который пришел на смену традиционному, сформировался в условиях капиталистического способа воспроизводства, разрушившего узкие рамки феодального общества, основанного на одной лишь аграрной экономике. Быстрое накопление знаний и непрерывное совершенствование техники давали людям мощные и экономически эффективные орудия и средства воздействия на неподвластные им стихийные силы природы. Все это изменило самосознание людей, создало новый тип личности, достаточно свободной, способной выйти из узких рамок регламентированного поведения и осуществлять рациональный выбор своего жизненного пути. В связи с этим изменились и демографические отношения, появилась рациональная мотивация брачной жизни, освобожденная от старых норм. Благодаря успехам в экономике и науке снизилась смертность людей. Модальный интервал возраста умерших мужчин в России за неполных полвека (с 1853-1862 гг. по

1897-1906 гг.) переместился с 55-59 лет на десятилетие (65-69 лет) [7]. В связи с отставанием в перестройке механизмов управления рождаемостью адекватное уменьшение последней в условиях сниженной смертности не произошло, что привело к современному демографическому взрыву. В 1800 г. население Земли не достигло еще 1 млрд. человек, за XIX век оно увеличилось более чем в полтора раза, через полвека (в 1950 г.) достигло 2,513 млрд. человек, через четверть века (в 1975 г.) – 4,033 млрд. и в течение последующей четверти века (к концу XX века) перевалило за 6 млрд. человек. В промышленно развитых странах сформировалась современная структура смертности. Удалось резко снизить влияние экзогенных факторов природного характера на смертность людей. Одновременно повысилась смертность, вызванная такими новыми экзогенными факторами, как техногенное загрязнение окружающей среды, травматизм на транспорте и на производстве, напряженный ритм жизни в городах и др. Возросла доля смертности от действия внутренне обусловленных (эндогенных) факторов, связанных прежде всего с возрастом. Установилось определенное соотношение между смертностью от экзогенных и эндогенных факторов, увеличилась продолжительность жизни, появились новые возможности для приближения ее к границам видовой продолжительности жизни. Все это привело к увеличению доли старших возрастных групп в структуре населения, к его «постарению».

Одновременно со снижением смертности все сильнее проявляется и снижение рождаемости. С середины второго тысячелетия стал распространяться так называемый «европейский» тип брачности, который характеризовался поздним вступлением в брак. При позднем браке женщина проводила в замужестве чуть больше половины репродуктивного периода, что вело к уменьшению числа рождений. В XIX веке во всех странах Западной Европы и заокеанских странах, заселенных европейцами, такой тип брачности был преобладающим. Одновременно в этом же веке зародилась новая, прямо противоположная тенденция к снижению возраста вступления в первый брак, благодаря чему в среднем увеличилось число лет, прожитых женщиной в замужестве. Тем не менее рождаемость при этом не только не повысилась, а напротив продолжила тенденцию к снижению. Причина его – массовое изменение характера прокреационного (имеющего непосредственное отношение к зачатию и вынашиванию плода) поведения в браке. Человек сам решает, сколько и когда ему иметь детей, а общество признает за ним это право. В середине XX века такой тип рождаемости прочно утвердился в экономически развитых странах. Снижение рождаемости на фоне низкой смертности ведет к

уменьшению числа детей в семье. Согласно прогнозным предположениям ООН, в этих условиях для прекращения роста численности населения число детей, рождаемых в среднем одной женщиной, должно опуститься до 2,08. Если для многих менее развитых стран проблема состоит в ограничении рождаемости сверху, в экономически развитых странах приходится решать противоположную задачу – ограничение рождаемости снизу, не допустить слишком сильного ее уменьшения.

Поскольку большая часть детей рождается в семье, которая решает, когда и сколько их иметь, то при современном типе воспроизводства внутрисемейное регулирование рождаемости является главным в установлении динамики численности населения. Стимулирование рождаемости экономическими методами (равно как и меры административного характера по ограничению рождаемости) существенной роли в регулировании процесса воспроизводства играть не могут. С помощью денежных доплат рожать детей женщину против ее воли не заставишь. В современных условиях управление воспроизводством населения должно основываться на новых мотивациях, учитывающих изменения, которые происходят в людях. На смену старым стимулам к деторождению приходят новые, определяемые формированием и укреплением специфических терминальных ценностей, семейных и общественных идеалов.

Основной движущей силой чрезвычайно важного для человека и животных процесса воспроизводства численности популяции являются общие для них инстинкты продолжения рода, которые проявляются прежде всего в половом поведении – в поиске партнера, подготовке к половому акту, совершении этого акта и заботе о потомстве. Эти инстинкты, представляющие собой совокупность врожденных реакций организма, возникающих в ответ на внешние или внутренние раздражения, реализуются с участием головного мозга и эндокринной системы. У человека инстинкты контролируются его сознанием и в значительной степени подчинены ему. Поэтому снижению рождаемости людей может противостоять укрепление инстинктов продолжения рода, прежде всего путем воспитания, начиная с детского возраста, с игр девочек, которые моделируют их заботу о будущей семье, с уважительного отношения между родителями, с сильного участия в жизни своей семьи, с целенаправленной ориентации и подготовке девочек в школе к выполнению в будущем функций, связанных с продолжением рода. Важную роль играет уважительное отношение общества к женщине-матери, забота о ней. Серьезной является задача преодоления у женщины страха перед предстоящими родами, обеспечение безопасности и облегчение их. Не менее серь-

езной проблемой настоящего времени является женское и мужское бесплодие. В ряде случаев медицина позволяет преодолеть бесплодие. Однако основная причина его, а также появления на свет детей с врожденными пороками, по-видимому, заключается в легкомысленном отношении молодых людей, прежде всего девушек и молодых женщин, к своему здоровью. Решение этой проблемы опять же находится в плоскости воспитания.

С инстинктами продолжения рода конкурирует интеллектуальная жизнь человека, которая, как и репродуктивная деятельность, требует отвлечения сил и времени человека, опять же начиная с молодого возраста.

Умело воздействуя на эти две противоположные мотивации, прямо или косвенно связанные с процессом воспроизводства населения, общество как субъект управления имеет возможность регулировать рекреацию своей репродуктивной части («камбия» популяции) как объекта управления и поддерживать рождаемость на требуемом уровне.

Противоположный рождаемости процесс – смертность – также в определенной мере управляем. Усилия общества, в отличие от управления рождаемостью, здесь направлены лишь в сторону уменьшения смертности и, соответственно, увеличения продолжительности жизни людей. Проблема уменьшения нагрузки на трудоспособную часть населения вследствие «постарения» последнего может быть решена за счет увеличения производительности труда и, главное, путем радикального решения проблемы повышения продолжительности жизни, при котором бы увеличению паспортного возраста человека не сопутствовало уменьшение его физических и умственных возможностей.

На фоне большей защищенности человека от стихийных сил природы, в целом роста его благосостояния и образовательного уровня с нарастающей силой стали проявляться симптомы бездуховности общества, связанные с отсутствием у значительной части населения таких жизненных ориентиров, которые стимулировали бы творческую активность, вызывали у человека состояние осмысленной радости при движении к этим ориентирам. Прежние нормы жизни, основанные на слепой вере, в условиях свободного общества утратили свою силу, а недавняя эйфория человечества от казалось бы безграничных возможностей научно-технического прогресса сменилась осознанием своего одиночества в безграничном мировом пространстве, бесцельности своего земного существования, неумолимо завершающегося смертью, которая навсегда кладет конец всем стремлениям и помыслам человека. Все это нередко порождает уныние и безволие в душах людей, делает их не только бесполезными, но и

вредными для дальнейшего поступательного движения человеческого общества. В ответ на это «неразумная» Природа включила «нетрадиционные» механизмы, направленные на физическое устранение людей с «помутившимся» разумом, не желающих следовать предлагаемым ей путем. Это – добровольный уход из жизни, алкоголизм, наркомания, половая распущенность и СПИД, которые не встречаются в мире животных и являются чисто человеческими «приобретениями», эффективно укорачивающими жизнь. К сожалению, уходят из жизни не только взрослые, успевшие разочароваться в ней люди, но и совсем молодые, втянутые в это колесо смерти преступниками, порожденными той же бездуховностью. Это – трагедия и сигнал отрицательной обратной связи, указывающий обществу на его затянувшуюся пассивность в борьбе со злом, и чем дольше общество не будет принимать меры, тем сильнее будет сигнал тревоги.

А так ли уж безукоризненны доводы людей, не видящих смысла в жизни? Краткость земного человеческого существования, по мнению многих лишаящая жизнь смысла, целенаправленными усилиями ученых может быть преодолена, продолжительность жизни в принципе может быть увеличена до любого разумного срока. Само незнание предназначения человека – вполне естественно, мы вообще еще слишком мало знаем о себе и окружающем нас мире. Значит нужно продолжать поиски смысла жизни, и делать это, прежде всего анализируя историю развития биосферы и человечества как мыслящей ее части, отыскивая скрытую в конкретных проявлениях жизни ее траекторию, экстраполяция которой укажет направление предстоящего движения и, возможно, его смысл. А пока необходимо запастись мужеством, терпением и вести активную жизнь, руководствуясь проверенными временем нормами морали и нравственности и ориентируясь на общечеловеческие ценности, поскольку иной разумной альтернативы у нас нет.

Таким образом, в отличие от животных, численность популяций которых контролируется преимущественно трофическими и территориальными возможностями среды, а также межпопуляционными и внутрипопуляционными отношениями, воспроизводство численности населения, особенно в настоящее время, определяется преимущественно внутренними факторами и может управляться самим обществом.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Рассмотренные в четырех выпусках книги вопросы управления биологическими системами различного уровня сложности (от молекулярного до надорганизменного) свидетельствуют о великом многообразии способов воздействия на них с целью получения полезного для человека результата. По мере углубления знаний в области биологии и совершенствования методов биотехнологии возможности управления биологическими системами будут непрерывно расширяться.

Одновременно был выявлен ряд закономерностей, общих для всех уровней сложности биосистем.

Прежде всего следует отметить, что необходимость появления функции управления диктуется сущностью процесса развития систем путем повышения их иерархического уровня сложности. Образованию системы более высокого уровня (надсистемы) предшествует подготовительный период, заключающийся в разделении функций между исходно родственными системами. Это разделение порождает необходимость объединения взаимодополняющих функций вместе с их носителями в надсистему. Такую интеграцию осуществляет система, обеспечивающая согласованную работу систем, вошедших в надсистему, и адекватное реагирование последней как целого на изменяющиеся условия ее существования. Так, разделение каталитических функций между различными белками-ферментами потребовало создания сложной системы регуляции внутриклеточных процессов. Разделение функций между специализированными клетками, возникшими из самостоятельно существовавшей клетки с универсальным набором функций, в конечном счете привело к появлению многоклеточных организмов с их еще более сложными системами управления. Человек, который вел натуральное хозяйство, сам планировал во времени («готовь сани летом, а телегу – зимой») и своими руками делал все необходимое для жизни. Современное производство с его очевидными преимуществами разделило единый процесс хозяйственной деятельности, распределило выполнение отдельных простых операций между специализированными группами людей. Для согласованной работы их потребовался управленческий аппарат.

Следующая общая закономерность заключается в том, что системы более высокого уровня организации используют для своей саморегуляции структуры систем низшего уровня. Например, аллостерическая регуляция цепи взаимосвязанных биохимических реакций в клетке осуществляется с участием аллостерического центра ключевого (обычно первого в цепи) фермента. Аллостерический центр яв-

пается принадлежностью структуры ключевого фермента и используется только при работе его в «сообществе» с другими ферментами функционального блока и, конечно, при наличии субстрата. Для случая с надорганизменными системами можно привести пример с влиянием плотности популяции на рождаемость и смертность особей через их гормональную и иммунную системы. Плотность популяции – показатель надорганизменной системы, а гормональная и иммунная системы – структуры отдельного организма, который по отношению к популяции занимает более низкий уровень.

Другая общая закономерность – наличие обратных связей в системе саморегуляции. Наиболее распространенными являются отрицательные обратные связи, без которых невозможно поддержание целостности биосистемы любого уровня сложности, включая человеческое общество – популяцию разумных существ, биологических по природе и социальных по образу жизни. У такого общества есть все возможности выработать единую стратегию развития (программу) и, используя отрицательные обратные связи, строго следовать по намеченному пути. К сожалению, вместо такой единой стратегии имеется целый набор частных, нередко вступающих между собой в противоречие стратегий. Отсюда – конфликты, порою перерастающие в военные противостояния. Но и в пределах каждой частной стратегии следование единым курсом не идет плавно, оно сопряжено с постоянными отклонениями то в одну, то в другую стороны. Это нередко связано с отсутствием реагирования в начальной стадии на появившийся сигнал рассогласования между намеченной траекторией движения и реальностью. Позднее же реагирование на него нередко оборачивается социальными и финансовыми кризисами, революциями, войнами. То же можно сказать в настоящее время о состоянии дел с международным терроризмом и наркоманией. Своевременное реагирование на отклонения от намеченной траектории (плавное регулирование) позволило бы людям избежать многие из этих бед.

На собственном опыте люди давно убедились в великой силе знания. Сегодняшнего мыслящего человека интересуют все, что его окружает. В отношении познания он подобен точке, стремящейся вместить в себя всю бесконечную Вселенную. При этом человек интуитивно осознает относительный характер постигаемой истины, который обычно объясняют исторически обусловленной неполнотой знания. Действительная же сущность относительности истины и ее причины, по-видимому, имеют более глубокие корни.

Исходно получение сведений об окружающем мире и их анализ животными, а затем человеком служили чисто практическим целям –

наиболее полному выживанию в конкретных жизненных условиях. Ни о каком получении чистого знания речь не шла. Естественный отбор направлял эволюцию познавательного аппарата не на поиски абсолютной истины, а на получение практического результата. Эта цель осталась преобладающей и в современном человеческом обществе. Лишь с исторически недавнего времени люди стали пытаться использовать свой мыслительный аппарат, ориентированный на решение утилитарных задач, для поисков абсолютной истины, четко не осознавая, что стоит за этим понятием. Такова, на наш взгляд, главная историческая причина относительности нашего знания.

Помимо того, что естественный отбор не сформировал мыслительный аппарат, направленный на получение чистого знания, существует и другая, глубинная причина неудач на пути к постижению абсолютной истины. Она заключается в том, что изучаемое явление познается с помощью научных приборов, имеющих общую с ним природу. Это же относится и к главному инструменту познания – головному мозгу, а также к рецепторам, сообщающим ему информацию об изучаемом явлении. Непонятое объясняется непонятым. И совершенно правильно определение истины в плане того, что она является адекватным **отражением** предметов и явлений действительности познающим субъектом. Трудно сказать что-либо определенное о лукавом слове «адекватное», слово же «отражение» недвусмысленно говорит, что истина – это всего лишь отражение действительности, скольжение по ее поверхности без проникновения внутрь. В современном понимании явление или объект – это **нечто**, обладающее рядом присущих ему свойств и описываемое, как правило, сместью терминов из областей обыденного и абстрактного мышления.

Мышление как способ познания действительности имеет дело не с самой действительностью (оригиналом), а с ее моделями (мыслеформами). Современная наука лишь устанавливает причинно-следственные связи между объектами и явлениями, облакая их в форму законов, не имея возможности проникнуть внутрь этих объектов и явлений, оставляя их на положении своего рода философских категорий, присваивая им лишь условные названия («ярлыки»). Она лишь «узаконивает» вновь открываемые явления, находит им место в имеющемся своде законов, который изредка пересматривается с целью приведения в соответствие с накопившимися фактами, не укладывающимися в прокрустово ложе имеющихся понятий. Недавний пример тому – пересмотр основных понятий в физике, связанный с созданием теорий относительности. Нередко же такие, не укладывающиеся в рамки науки факты просто игнорируют или относят в

разряд шарлатанства, делая их достоянием лишь различного рода «околонаучных» публикаций.

Все сказанное об относительном характере нашего знания ни в коей мере не ограничивает возможности людей в плане его практического использования. От науки всегда ждали и ждут в первую очередь практических результатов, и она с этой задачей справляется. Возможности ее в этом деле поистине безграничны, их реализация сдерживается, как правило, недостаточной изученностью объекта управления. Чем больше знания о нем, тем выше шансы на успешное решение поставленной задачи. Помехой этому может стать идеологическая и профессиональная зашоренность исследователя, не позволяющая действительно существующее явление разместить на «правовом поле науки», а затем извлечь из него (явления) практическую пользу. А абсолютная истина может быть когда-то станет доступной человеку. Процесс мышления, напрямую связанный с работой головного мозга, прошел в процессе эволюции ряд усложняющихся стадий, и не исключено, что человеческому сознанию удастся в будущем перейти на новую ступень, которая позволит ему познать абсолютную истину.

Своеобразным проявлением практической направленности человеческого знания является создание технологий и объектов так называемого двойного назначения. Копья и стрелы человек изобрел для охоты на дикого зверя. Затем они были обращены против своего создателя. Дальше – больше: гражданские постройки и военные крепости; мирные суда – боевые корабли и подводные лодки; тракторы – танки; пассажирские самолеты и исследовательские ракеты – боевые самолеты и стратегические ракеты; атомные электростанции – ядерное оружие; ядохимикаты для борьбы с вредителями сельского хозяйства – боевые отравляющие вещества и т. д. Это противостояние добра и зла, войны и мира в полной мере относится к биологии. С одной стороны – борьба с инфекционными и психическими болезнями, с другой – создание бактериологического оружия и обстановки массового психоза, манипулирование личностью. Не составляют исключения и работы в области генетической инженерии, клонирования животных (и человека). Поэтому новое нередко стало встречать противодействие со стороны общества. Люди боятся не нового, люди боятся себя, того, что возобладает не благо, которое оно несет, а зло, на службу которому могут поставить это новое. Современное общество далеко от совершенства, и только от разумной воли людей зависит, выживет ли вид *Homo sapiens* или погибнет, как это было ранее со многими тысячами исчезнувших видов, оставив после себя

бесчисленное множество следов пребывания на Земле и подорванную неразумной деятельностью биосферу. Возможности ее управлять видом *Homo sapiens* ранее используемыми средствами практически исчерпаны, сейчас он сам начинает управлять биосферой. От того, насколько люди успешно справятся с этой задачей, зависит их собственная судьба.

Ограниченный объем четырех выпусков по проблеме управления биологическими системами не позволил подробно рассмотреть вопросы практического использования биологических знаний, в основе которого стоит управление этими системами. Авторы пытались, прежде всего, оконтурить проблему, показать, что она стала чрезвычайно злободневной. Они надеются, что их попытка привлечь внимание молодежи, прежде всего студентов, к практической стороне биологического знания будет поддержана другими авторами. Современные учебники по биологическим дисциплинам, к сожалению, в должном объеме прикладные вопросы биологии обычно не рассматривают.

# БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

## ГЛАВА 1

1. Коган А.Б., Наумов Н.П., Режабек Б.Г., Чораян О.Н. Биологическая кибернетика. М.: Высшая школа, 1977. 408 с.
2. Федоров В.Д., Гильманов Т.Г. Экология. М.: Изд-во МГУ, 1980. 464 с.
3. Фролов Ю.П. Управление биологическими системами. Молекулярный уровень. Самара: Изд-во «Самарский университет», 1999. 108 с.
4. Лернер А.Я. Начала кибернетики. М.: Наука, 1967. 400 с.
5. Яблоков А.В. Популяционная биология. М.: Высшая школа, 1987. 303 с.
6. Кажинский Б.Б. Биологическая радиосвязь. Киев: Изд-во АН УССР, 1962. 168 с.
7. Богатова И.Б. Рыбоводная гидробиология. М.: Пищевая промышленность, 1980. 168 с.
8. Дубинин Н.П., Глембоцкий Я.Л. Генетика популяций и селекция. М.: Наука, 1967. 591 с.
9. Слоним А.Д. Экологическая физиология животных. М.: Высшая школа, 1971. 448 с.
10. Christian J.J. Endocrine Adaptive Mechanisms and the Physiologic Regulation of Population Growth in Physiological Mammalogy. Ed. by Meyer a. Gelder, Acad. Press New York a. London, 1963. Vol. 1, p.189 (цит. по [9]).
11. Гомеостаз / Под ред. П.Д. Горизонтова. М.: Медицина, 1981. 576 с.
12. Бородин П.М. Этюды о мутантах. М.: Знание, 1983. 112 с.
13. Ратнер В.А. Генетические управляющие системы. Новосибирск: Наука, 1966. 181 с.
14. Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции: Теория стабилизирующего отбора. М.: Наука, 1968. 451 с.
15. Рогинский Я.Я., Левин М.Г. Антропология. М.: Высшая школа, 1978. 528 с.
16. Харрисон Дж., Уайнер Дж., Теннер Дж. и др. Биология человека. М.: Мир, 1979. 611 с.

## ГЛАВА 2

1. Кальвин М. Химическая эволюция. М.: Мир, 1971. 240 с.
2. Симионеску К., Денеш Ф. Происхождение жизни. Химические теории. М.: Мир, 1986. 120с.

3. Опарин А.И. Возникновение жизни на Земле. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 458 с.
4. Свенсон К., Уэбстер П. Клетка. М.: Мир, 1980. 303 с.
5. Фарб П. Популярная экология. М.: Мир, 1971. 189 с.
6. Федоров В.Д., Гильманов Т.Г. Экология. М.: Изд-во МГУ, 1980. 464 с.
7. Кроми В. Тайны моря. Л.: Гидрометеиздат, 1971. 268 с.
8. Зернов С.А. Общая гидробиология. М.-Л.: Биомедгиз, 1934. 503 с.
9. Анисимова И.М., Лавровский В.В. Ихтиология. М.: Высшая школа, 1983. 255 с.
10. Работнов Т.А. Фитоценология. М.: МГУ, 1978. 384 с.
11. Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740с.
12. Куркин К.А. Системные исследования динамики лугов. М.: Наука, 1976. 284 с.
13. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 328 с.
14. Розенберг Г.С. Модели в фитоценологии. М.: Наука, 1984. 256 с.
15. Миркин Б.М. Закономерности развития растительности речных пойм. М.: Наука, 1974. 174 с.
16. Исаев А.С., Хлеболов Р.Г., Недорезов Л.В. Динамика численности лесных насекомых. Новосибирск: Наука, 1984. 323 с.
17. Harper J.L. Population Biology of Plants. London et al.: Acad.Press, 1977. 892 p.
18. Работнов Т.А. Экспериментальная фитоценология. М.: МГУ, 1998. 240 с.
19. Райс Э. Аллелопатия. М.: Мир, 1978. 392 с.
20. Миркин Б.М., Усманов И.Ю. Аллелопатия: состояние теории и методы изучения // Журн. общ. биол. 1991. Т. 52. № 3. С. 646-655.
21. Благосклонов К.Н., Иноземцев А.А., Тихомиров В.Н. Охрана природы. М.: Высшая школа, 1967. 442с.
22. Второв П.П., Дроздов Н.Н. Рассказы о биосфере. М.: Просвещение, 1981. 128 с.
23. Мамаева Н.В. Инфузории бассейна Волги: Экологический очерк. Л.: Наука, 1979. 150 с.
24. Свиричев Ю.М. Математические модели в экологии // В сб. Число и мысль. Вып. 5. М.: Изд-во «Знание», 1982. С.16-55.
25. Биологическая кибернетика / Под ред. А.Б. Когана. М.: Высшая школа, 1977. 408 с.
26. Михеев А.В., Галушин В.М., Гладков Н.А., Иноземцев А.А. Охрана природы. М.: Просвещение, 1981. 270 с.
27. Моисеев Н.Н. Алгоритмы развития. М.: Наука, 1987. 304 с.

## ГЛАВА 3

1. Свирижев Ю.М., Логофет О.Д. Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука, 1978. 352 с.
2. Федоров В.Д., Гильманов О.Д. Экология. М.: Изд-во МГУ, 1980. 464 с.
3. Фролов Ю.П. Введение в математическое моделирование биологических процессов. Часть 2: Организмы и популяции. Самара: Изд-во «Самарский университет», 1994. 318 с.

## ГЛАВА 4

1. Боголюбский С.Н. Происхождение и преобразование домашних животных. М.: Советская наука, 1959. 593 с.
2. Понугаева А.Г. Импринтинг (запечатлевание). Л.: Наука, 1973. 103 с.
3. Мак-Фарленд Д. Поведение животных: Психобиология, этология и эволюция. М.: Мир, 1988. 520 с.
4. Этология сельскохозяйственных животных / Пер. с чешского. М.: Колос, 1977. 304 с.
5. Мантейфель Б.П. Экология поведения животных. М.: Наука, 1980. 220 с.
6. Салганский А. А. Теория и практика современного одомашнивания копытных в СССР // Экологические и эволюционные аспекты поведения животных. М.: Наука, 1974. С.57-67.
7. Артамонов В.И. Биотехнология – агропромышленному комплексу. М.: Наука, 1989. 158 с.
8. Ионизирующие излучения в борьбе с вредными насекомыми. Рига: Зинатне, 1971. 131с.
9. Более чем достаточно? Оптимистический взгляд на будущее энергетики мира / Под ред. Р. Кларка. М.: Энергоиздат, 1984. 216 с.
10. Промышленное освоение космоса: Сб. трудов / К.Э. Циолковский. М.: Машиностроение, 1989. 280 с.
11. Воронин Г.И., Поливода А.И. Жизнеобеспечение космических кораблей. М.: Машиностроение, 1967. 211 с.
12. Дадькин В.П. Космическое растениеводство. М.: Знание, 1968. 64 с.
13. Печуркин Н.С., Терсков И.А. Анализ кинетики роста и эволюции микробных популяций. Новосибирск: Наука, 1975. 216 с.
14. Киренский Л.В., Терсков И.А., Гительзон И.И. и др. Непрерывная культура микроводорослей в качестве звена замкнутой экологической системы // Космическая биология и медицина. 1967. №4. С.19-22.
15. Волова Т.Г., Окладников Ю.Н., Сидько Ф.Я. и др. Производство белка на водороде. Новосибирск: Наука, 1981. 150 с.

16. Аллен Дж., Нельсон М. Космические биосферы. М.: Прогресс, 1991. 128 с.

17. Фролов Ю.П. Введение в математическое моделирование биологических процессов. Часть 2. Организмы и популяции. Самара: Изд-во «Самарский университет», 1994. 318 с.

## ГЛАВА 5

1. Курс демографии / Под ред. А.Я. Боярского. М.: Финансы и статистика, 1985. 391 с.

2. Боярский А.Я., Бахметова Г.Ш., Харченко Л.П. Практикум по демографии. М.: Мысль, 1985. 144 с.

3. Гаврилов Л.А., Гаврилова Н.С. Биология продолжительности жизни. М.: Наука, 1991. 280 с.

4. Вишневский А.Г. Воспроизводство населения и общество. М.: Финансы и статистика, 1982. 287 с.

5. Валентей Д.И., Кваша А.Я. Основы демографии. М.: Мысль, 1989. 287 с.

6. Поршнев Б.Ф. О начале человеческой истории. М., 1974.

7. Урланис Б.Ц. Эволюция продолжительности жизни. М.: Статистика, 1978. 310 с.

## СОДЕРЖАНИЕ

<b>Предисловие</b>	3
<b>Глава первая. Общие вопросы управления надорганизменными системами</b>	5
§ 1. Иерархическая структура надорганизменных систем	5
§ 2. Сообщества как кибернетические системы	8
§ 3. Особенности управления надорганизменными системами	12
§ 4. Задачи управления надорганизменными системами	18
<b>Глава вторая. Саморегуляция и управление в природных сообществах</b>	28
§ 1. Возникновение жизни на Земле	28
§ 2. Основные направления формирования надорганизменных систем	30
§ 3. Системообразующие факторы популяций и саморегуляция	35
§ 4. Некоторые механизмы разногодичной изменчивости популяций и сообществ	40
§ 5. Управление природными сообществами	48
<b>Глава третья. Математические модели надорганизменных систем</b>	63
§ 1. Динамика плотности одиночной популяции	63
§ 2. Классификация парных взаимодействий	67
§ 3. Нейтрализм	69
§ 4. Аменсализм	72
§ 5. Комменсализм	75
§ 6. Конкуренция	77
§ 7. Отношения типа жертва-эксплуататор	80
§ 8. Мутуализм	94
<b>Глава четвертая. Управление искусственными надорганизменными системами</b>	97
§ 1. Одомашнивание животных и управление поведением домашних животных	97
§ 2. Управление растительными и животными популяциями в сельском хозяйстве	106
§ 3. Искусственные космические биосферы	114

§ 4. Управление ростом популяций одноклеточных организмов в биотехнологии	129
<b>Глава пятая. Математические модели демографии</b>	<b>155</b>
§ 1. Основные понятия демографии	155
§ 2. Перспективное исчисление населения с постоянным режимом воспроизводства	161
§ 3. Управление воспроизводством населения	169
<b>Заключение</b>	<b>178</b>
<b>Библиографический список</b>	<b>183</b>

## **СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ**

**Розенберг Геннадий Самуилович** – доктор биологических наук, профессор Самарского государственного университета, член-корреспондент Российской Академии наук, директор НИИ экологии Волжского бассейна. Автор многочисленных монографий, учебных пособий и статей.

**Фролов Юрий Павлович** – заведующий кафедрой биохимии Самарского государственного университета. Автор десятков статей, ряда монографий и учебных пособий.

В 2002 году издательство "Самарский университет"  
выпустит книгу

### **ОСНОВЫ БИОХИМИИ И МОЛЕКУЛЯРНОЙ БИОЛОГИИ** (Под ред. Ю.П. Фролова)

Заказ направлять по адресу:

**443011, г. Самара, ул. Акад. Павлова, 1,  
Самарский государственный университет,  
кафедра биохимии**

В заявке необходимо указать банковские реквизиты заказчика

**КРАТКОЕ (ПОГЛАВНОЕ) СОДЕРЖАНИЕ ВЫПУСКОВ КНИГИ  
«УПРАВЛЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКИМИ СИСТЕМАМИ» (УБС),  
ВЫШЕДШИХ В ИЗДАТЕЛЬСТВЕ «САМАРСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ»**

**УБС. МОЛЕКУЛЯРНЫЙ УРОВЕНЬ. 1999. 108 С.**

- Гл.1. Основные понятия теории систем.
- Гл.2. Элементы кибернетики.
- Гл.3. Управление молекулярными системами.

**УБС. КЛЕТочный УРОВЕНЬ. 2000. 116 С.**

- Гл.1. Общие вопросы управления клеткой.
- Гл.2. Управление одноклеточными организмами.
- Гл.3. Управление культурами клеток.

**УБС. ОРГАНИЗМЕННЫЙ УРОВЕНЬ 2001. 318 С.**

- Гл.1. Общие вопросы управления функциями многоклеточных организмов.
- Гл.2. Нервная регуляция функций многоклеточных организмов.
- Гл.3. Гормональная регуляция функций многоклеточных организмов.
- Гл.4. Иммунологические механизмы поддержания клеточного гомеостаза.
- Гл.5. Управление физиологическими функциями многоклеточных организмов.
- Гл.6. Управление процессами воспроизводства человека и животных.
- Гл.7. Управление продуктивностью жизни человека и животных.
- Гл.8. Управление функциями растительных организмов.

**УБС. НАДОРГАНИЗМЕННЫЙ УРОВЕНЬ. 2002. 192 С.**

- Гл.1. Общие вопросы управления надорганизменными системами.
- Гл.2. Саморегуляция и управление в природных сообществах.
- Гл.3. Математические модели надорганизменных систем.
- Гл.4. Управление искусственными надорганизменными системами.
- Гл.5. Математические модели демографии.