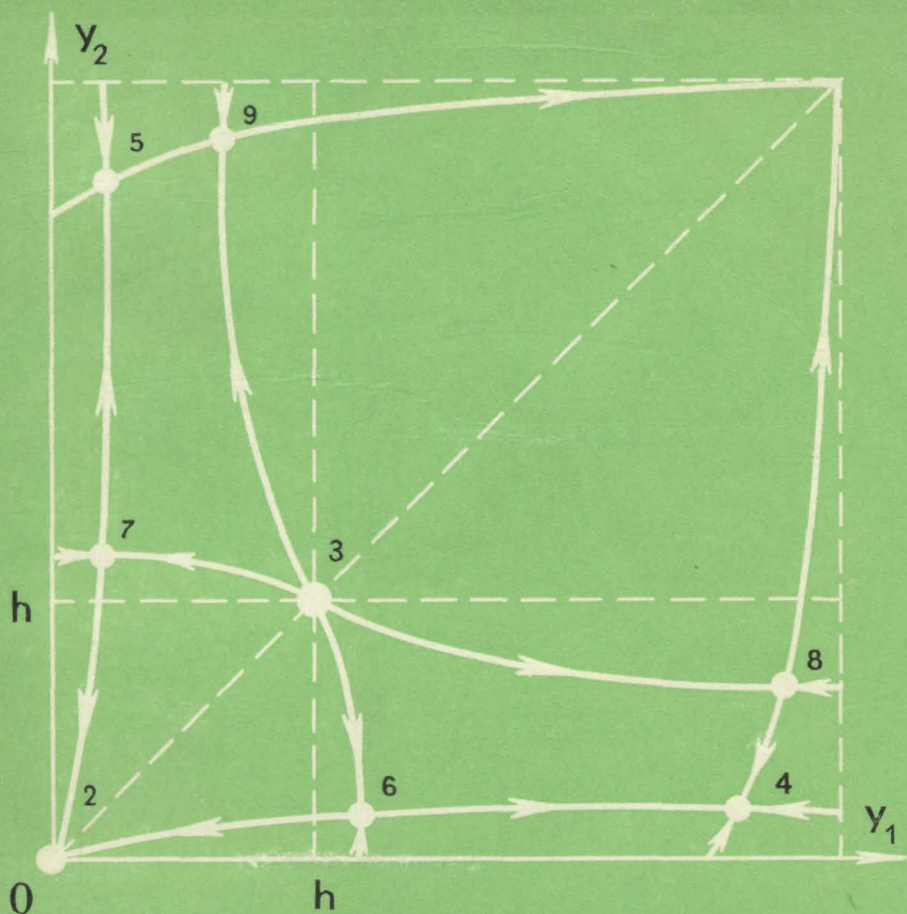
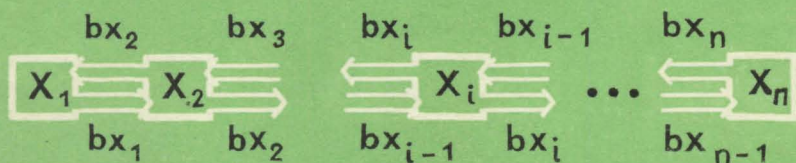




МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ В ЭКОЛОГИИ



АКАДЕМИЯ НАУК СССР

НАУЧНЫЙ СОВЕТ ПО ПРОБЛЕМАМ БИОСФЕРЫ

МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ В ЭКОЛОГИИ

Материалы III школы
по математическому моделированию
сложных биологических систем



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

Москва 1978

ИЗДАТЕЛЬСТВО

Сборник содержит лекции и доклады, прочитанные на III школе по математическому моделированию сложных биологических систем, проходившей в январе 1975 г. в Пущине. Представители разных специальностей, каждый с позиций своей науки, рассматривают актуальные вопросы современной экологии, связанные, в частности, с охраной среды.

Книга рассчитана на специалистов по математической биологии, биологов-популяционистов, экологов, а также на биологов и естествоиспытателей разных специальностей.

ИЗДАТЕЛЬСТВО

М. 1978

Ответственный редактор

доктор физико-математических наук

А. М. МОЛЧАНОВ

ИЗДАТЕЛЬСТВО

ПРЕДИСЛОВИЕ

Математическое моделирование биологических систем началось в широком объеме значительно позже моделирования в физике и химии. Более того, сам термин «Математическое моделирование» возник именно в связи с биологическими задачами.

Физика развивалась в такой глубокой внутренней связи с математикой, что физические теории имели, обыкновенно, адекватный математический язык. Поэтому, когда в физике возникает вопрос о математическом моделировании, речь обычно идет о следующей ситуации: существует полная и строгая, математически сформулированная теория изучаемого явления, но она настолько сложна или громоздка, что не допускает общего решения. Однако частные (предельные, асимптотические) особенности данной конкретной задачи позволяют настолько упростить общие уравнения, что оставшееся удастся решить аналитически или численно. Именно поэтому так важны задачи, содержащие «малый параметр». Обращение в нуль малого параметра приводит к идеализированной, но зато решаемой задаче, а теория возмущений позволяет «подтянуть» решение к реальности.

Итак, в физике математическая модель — это частный, предельный, идеализированный, упрощенный случай общей теории.

Совсем иное дело в биологии. Как правило, биологические теории не имеют равнозначной математической формулировки. Математическая модель биологического явления не есть частный случай общей теории. Все математические понятия и предположения необходимо каждый раз формулировать заново, нередко начиная с азов. Разумеется, они должны быть основаны на биологических понятиях и допущениях, но, к сожалению, это вещи далеко не совпадающие.

Математическое моделирование в биологии — это движение снизу вверх, от частного к общему. Глубокое внутреннее родство, общность происхождения современной физики и современной математики привели к опасному (в других ситуациях, в биологии и экономике в частности) представлению о том, что всякое явление обязано иметь математическую модель. Это представление тем опаснее, что оно часто считается само собой разумеющимся.

Более того, в практике моделирования обычно даже не обсуждается вопрос о выборе той или иной схемы моделирования (дискретная или непрерывная, алгоритм или дифференциальные уравнения, запаздывающие аргументы или дополнительные — «память» — переменные, стохастический подход или детерминизм).

Практически это приводит к построению громоздких моделей, столь же необозримых (и поэтому бесполезных), как и «реальность», которую они призваны описывать и объяснять. Опыт моделирования показывает, что наиболее содержательные модели возникают в тех случаях, когда профессионал-биолог работает совместно с профессионалом-математиком над биологической задачей.

Этот принцип «парного взаимодействия» верен даже в случаях его явного и видимого нарушения, когда автор работы один. Это просто означает, что биолог достаточно овладел нужным ему математическим аппаратом либо, наоборот, математик ликвидировал свою биологическую неосведомленность.

Главная цель настоящего сборника — обратить внимание математиков на биологические задачи, созревшие, по мнению авторов-биологов, для совместной работы.

Наше глубокое убеждение состоит в том, что этот аспект биологических работ — приглашение к сотрудничеству с математикой — приобретает все большее значение по мере развития математических методов в биологии.

А. М. Молчанов

ВЗАИМОДЕЙСТВУЮЩИЕ ПОПУЛЯЦИИ

Б. Я. Виленкин

(Институт океанологии им. П. П. Ширшова АН СССР)

Во многих случаях математическое моделирование представляет собой единственный метод исследования природных систем. «Исследование» в данном контексте — это получение ответа на вопрос: «Что будет, если...?» Основные достижения в этом направлении получены при работе с простыми модельными системами — парами взаимодействующих популяций (хищник — жертва, паразит — хозяин, конкуренты и др.). Природные системы такого рода исследуются при помощи уже имитационных моделей, причем возможности экстраполяции полученных результатов крайне ограничены. Известные успехи в этом направлении основаны не только на хорошем математическом обеспечении, но и на результатах биологических экспериментов.

Биологические эксперименты на многовидовых системах, образующих живой покров Земли, нежелательны или невозможны. Здесь моделирование — единственный метод исследования. Серьезные затруднения возникают при описании ситуации, на которой нужно строить модель. Главная сложность связана с размерностью получаемого описания. Построение модели такой размерности, которая допускала бы содержательное исследование, может быть осуществлено, если известны фундаментальные биологические свойства элементов системы. Для исследования (=моделирования) биосферы или ее частей необходимы к тому же определенные сведения о физике Земли. Если соответствующие представления, входящие целиком в область профессиональной компетенции биологов и физиков, могут быть разработаны, то для решения рассматриваемых задач не нужно строить специальную «биологическую математику».

Цель настоящего сообщения состоит в попытке обсудить некоторые вопросы, которые кажутся существенными для исследований в области экологии. В последние десять лет развился, как известно, широкий общественный интерес к проблемам биосферы и окружающей среды. Этот интерес выразился прежде всего в появлении большого количества непрофессиональных высказываний относительно содержания и перспектив экологии, появилось большое количество научных исследований в интере-

сующей нас области. В результате экология определяется как междисциплинарная область знаний (Odum, 1971).

Достаточным и конструктивным может быть определение задачи экологии как задачи о распространении и обилии организмов (Andrewartha, Birch, 1954). Если не рассматривать пока исторические и географические обстоятельства, то хорошее приближение к решению можно надеяться получить при исследовании взаимодействий популяций. Сразу же следует заметить, что экологи, работающие с многовидовыми совокупностями, используют слово «популяция» как удобный жаргонный термин, но не как обозначение соответствующего элемента системы. Это достаточно четко показал В. С. Ивлев (1966). Тем не менее, вероятно, было бы полезным определенное сближение представлений о популяции у экологов, с одной стороны, и генетиков и эволюционистов — с другой (Тимофеев-Ресовский и др., 1973).

Как правило, экологическое исследование начинается с получения пробы в природной обстановке. Цель исследования понять, почему здесь найдены данные виды, представленные данным количеством особей, что было раньше и что станет потом. Количество видов чаще всего имеет порядок 10^2 . Эта цифра обещает, что исследование будет достаточно трудным, так как видов слишком много, чтобы рассматривать все возможные взаимодействия, и слишком мало, чтобы иметь дело со средними характеристиками ансамбля. Фактически все распространенные подходы к решению задачи о многовидовой системе связаны с попытками изменения размерности описания этой системы. Попытаемся кратко рассмотреть некоторые из них.

Начнем с «системного» подхода. По существу системная экология известна в двух вариантах. Один вариант можно условно назвать крайним. Достаточное представление о нем можно получить из упомянутой уже книги Одума, в частности из содержащейся в ней главы «Системная экология». Центральное понятие здесь — понятие экосистемы. Соответствующий объект целостен, по многим существенным признакам неделим, способен к развитию, его судьба достаточно определена. Целостные характеристики — это обычно биомасса, потоки веществ и энергии, видовое разнообразие, продуктивность и число видов. Все они, кроме двух последних, поддаются измерению, хотя интерпретация многих и неоднозначна. Исследование экосистемы осуществляется по схеме черного ящика, как правило, рассматриваются имитационные модели, и при таком подходе знать свойства элементов системы не нужно. Последнее обстоятельство приходится подчеркнуть, так как согласие с ним приводит к ненужности любых биологических обоснований экологии. Возможность экстраполяции результатов на другие объекты не обсуждается в терминах механизмов взаимодействий, но обсуждается в терминах аналогий понятий. Отсюда возникает отчетливая тенденция к отождествлению экологических и социологических проблем.

Понятие экосистемы остается центральным и при втором умеренном варианте системного подхода. Согласно Маргалефу (Margalef, 1968) экосистема — удобная, но довольно условная формализация для достаточно произвольно выделенной, например представленной в пробе, смеси видов. Целостные характеристики — это свойства матрицы коэффициентов в соответствующей системе вольтерровских уравнений. Развитие экосистемы — сукцессия. В течение сукцессии каждая следующая стадия все меньше зависит от начальных условий, в этом проявляется канализация развития; отмечается (Margalef, 1973), что эта схема, как и практически все известные модели экосистем, допускает уменьшение числа видов, но не предусматривает появления новых. Последнее важное обстоятельство приходится рассматривать качественно и не формально. Эта необходимая неформальность придает всей концепции широту и гибкость, но в ущерб строгости и однозначности.

Здесь нам придется обсудить одно очень общее представление, которое, с одной стороны, может оказаться решающим для крайнего варианта системного подхода, с другой стороны, реально показывая сложность экологической задачи. Дело в том, что биолог, исследующий объекты на низших уровнях организации вплоть до организма и в некоторых случаях, может быть, до популяции, занимает в одном существенном отношении удобную позицию, подобную позиции инженера при решении технической задачи. Почти всегда можно надеяться, что такой объект устроен и работает целесообразно. Это значит, что при всем разнообразии структур и функций, которое определяется сложностью объекта, он приспособлен для решения какой-то задачи. Широкое исследование такого объекта можно надеяться в конце концов свести к формулировке и решению экстремальной задачи. В правдоподобности такого утверждения нас поддерживает эволюционный принцип, объясняющий целесообразность живых организмов, и то, что организм, по Шмальгаузену (1942), представляет собой единое целое в индивидуальном и историческом развитии. Такой эволюционный принцип, который сейчас называется дарвиновским, представляется рабочим и конструктивным, так как нам известен его механизм, причем сведения о механизме эволюции не противоречат сумме остальных биологических сведений, а хорошо согласуются с нею. Знания, которыми мы располагаем, не дают основания считать, что экосистема есть результат и объект эволюции в этом смысле.

Таким образом, если мы хотим разобраться в смеси видов, представленных в пробе, причем настолько, чтобы знание существенных механизмов давало возможность построить общую концепцию, нам придется отказаться от системного подхода в его крайней, холистической форме и исследовать пробу другими способами. Заметим, что до сих пор возможность того, что теория вообще может существовать, не обсуждалась. Примем пока, что

мы ищем нечто реальное, а к попыткам обосновать, что наши поиски небеспредметны, вернемся позже.

Итак, попытка «уничтожения» размерности и рассмотрения многовидовой системы как отдельного целостного объекта (системный подход) скорее всего малоперспективна, так как не соответствует современным биологическим представлениям. Следующий подход к решению задачи о снижении размерности логически ясен и прост. Вся система подразделяется на немного блоков с немногими объектами в каждом. Полученные здесь результаты хорошо известны, лучший пример достижений на этом пути — экологическая энергетика. Имеется в виду схема количественного описания превращений энергии по мере ее продвижения по каскаду трофических уровней. Соответствующие модели представляют собой систему уравнений закона сохранения для каждого уровня, уровни сопрягаются между собой при помощи ряда безразмерных коэффициентов. В основе лежат два принципа — физический (закон сохранения энергии) и биологический (объединение организмов в трофические уровни). Эта схема не дает ответа на вопрос, поставленный в терминах видов и популяций, она создана для других целей, но, тем не менее, представляет собой серьезный шаг на пути к решению общей задачи.

Значение экологической энергетики — прежде всего в том, что конкретная система здесь строго оценивается в рамках закона сохранения; таким образом, из априори необъятного разнообразия взаимодействий можно выделить класс возможных и не рассматривать все остальные. Итоги последних исследований, проведенных преимущественно по МБП, подтвердили и уточнили исходные ориентировочные значения существенных для моделей безразмерных коэффициентов, которые были введены и впервые измерены Ивлевым (1945), а затем уточнены и введены в широкий обиход. Оказалось, в частности, что величины этих коэффициентов в разных ситуациях близки, так что решающим для уровней становится ввод энергии в систему, т. е. чаще всего — условия фотосинтеза и скорость первичного продуцирования.

Поскольку энергетическое направление явно преобладает сейчас в конкретных исследованиях, кажется целесообразным кратко коснуться одного из его принципов, который не всегда выглядит безупречным. Речь идет о концепции трофического уровня. Автор придерживается той старой точки зрения (Ивлев, 1945), что трофический уровень — вещь в высшей степени искусственная и существует только постольку, поскольку в рамках экологической энергетики не придумано ничего лучшего. В. С. Ивлев (1955) приводил данные, согласно которым в существующих в природе системах видов каждый из видов фактически пользуется одним объектом питания. Так как энергетика имеет дело только с массовыми видами, а таких уже немного, то была бы целесообразна попытка сведения энергетики к парным взаимо-

действиям. Это была бы задача с малым числом переменных. Позже Ивлев (1955) показал, какие свойства хищника существенны для того, чтобы можно было определить, сколько и какой пищи потребляется. Дальнейшая разработка в этом направлении требует как решения некоторых математических задач, так и создания физиологической, т. е. работающей на уровне организма, теории питания. Ивлевым были исследованы многие важные условия, влияющие на выбор и количество пищи (плотность популяции, характер размещения, соотношения размеров хищника и жертвы, подвижность, многие морфологические характеристики животных), однако для ограниченного круга объектов. Наиболее практичным было продолжение таких экспериментов на тщательно подобранных объектах, с тем чтобы в конце концов построить общую теорию (биологическую) систем хищник-жертва. Это бы существенно способствовало решению экологической задачи на уровне видов в системе с приемлемой размерностью.

Рассмотрению состояния экологической энергетики нам придется уделить некоторое время. Следует еще раз заметить, что, поскольку это направление сейчас преобладает в исследованиях и, вероятно, будет ведущим долго, более важным кажется не изложение его основ и реклама преимуществ и достижений, а выяснение недоделок, возможностей улучшения и общих перспектив и ограничений. Энергетическое направление в определенном смысле близко системному, хотя здесь размерность не уничтожается, а понижается. Эта близость заключается в том, что и здесь объект — экосистема с однонаправленным потоком энергии и замкнутыми циклами веществ. Энергетика экосистем естественным образом сформировалась на определенном этапе развития гидробиологии и лимнологии, как только возникла проблема изучения целых природных тел (озер), которые достаточно отчетливо отграничены от окружающих их пространств суши и имеют отличное от суши население. Здесь представление о замкнутых циклах, естественно, — единственный источник энергии для преобразований вещества — усвоенная в фотосинтезе часть излучения Солнца. Организация баланса энергии в водоеме рассматривается способом, аналогичным тому, который применяют физиологи при изучении отдельного организма. Самые подходящие объекты для такого описания — не слишком большие озера, которые испытывают умеренное воздействие стока. Последнее условие выполняется не слишком часто, во всяком случае Одум (Odum, 1971) утверждает, что для хорошего описания экосистемы озера приходится иметь в виду весь бассейн водосбора, который и представляет собой экосистему, удовлетворяющую требованиям замкнутости и целостности. Величина озера на самом деле имеет первостепенное значение по следующим причинам. Практика исследований основывается на таком соглашении, что водоем в отношении большинства существенных параметров гомогенен по горизонтали. Это значит, что если берется, допустим, проба

планктона, то соотношение видов, оценки обилия и характеристики трофических уровней в пробе точно такие же, как и в пробе, полученной в любой другой точке озера. Иными словами, экологическое измерение — это нечто вроде измерения температуры в хорошо перемешанной среде. Это может быть верным при работе на сравнительно небольших озерах. В крупных озерах уже заметно не только неравномерность распределения организмов в пространстве, но и возможна генетическая дифференцировка популяций внутри видов (Baldi a. oth., 1945). В таких явных случаях гетерогенности вместо одной пробы берут несколько реплик и пользуются средними величинами. Дальнейшие же манипуляции с такими средними могут, вероятно, рассматриваться достаточно скептически. Дело в том, что в большинстве экосистем умеренных широт (а они исследованы лучше всего) в каждом трофическом уровне, за исключением фитопланктона, в каждый сезон преобладают особи какого-нибудь одного вида. Поэтому так получилось, что лучше всего изученные в лаборатории, наиболее важные в данном аспекте физиологические характеристики этих видов стали рассматриваться в качестве характеристик соответствующих трофических уровней. Но те физиологические правила, которые определяют превращения энергии в организме, работают во вполне определенных границах, зависящих от биотических и абиотических обстоятельств. Поскольку в каждой точке исследуемого пространства мы находим живых представителей вида, доминирующего в трофическом уровне, то мы можем быть уверены, что в данной локальной ситуации наши знания о физиологии могут быть использованы. В то же время совсем неясно, имеют ли какой-либо смысл «физиологообразные» расчеты для средних по пространству. Сопоставив, например, результаты изучения питания животных в лаборатории с усредненными данными о концентрациях видов — жертв в водоеме, можно убедиться, что в средних ситуациях многие хищники должны были погибнуть от голода.

Еще более сомнительна целесообразность «энергетики в среднем» при исследовании экосистем океана. Пространственная неоднородность плотности популяции сейчас не вызывает сомнения, в ее изучении достигнуты интересные и важные результаты, основанные на экспериментальных данных и неплохих моделях, относящихся к отдельным группам организмов. Показано, что пятна планктона, т. е. скопления организмов, в которых их концентрация на порядки превышает концентрацию «в среднем», бывают разной протяженности, что пятна разных размеров существуют благодаря или гидрологическим, или чисто биологическим обстоятельствам, что выедание этих пятен может приводить к предсказуемым конфигурациям. Много интересных данных такого рода приведено в Записках Королевского научного общества Льежа (напр. Dubois, 1975). Обычная практика океанологического исследования такова, что судно стоит в точке с фиксиро-

ванными географическими координатами, а взятие проб и необходимые измерения осуществляются в столбе воды. На таких данных основано определенное количество балансовых моделей, где закон сохранения должен выполняться по локальным ситуациям в столбе воды, с учетом закономерной неоднородности по вертикали. Сейчас возможности таких исследований кажутся в значительной степени исчерпанными, поскольку для сведения баланса приходится выбирать между такими численными значениями коэффициентов, которые в эксперименте различить невозможно. Численные решения таких некорректных задач имеют весьма ограниченное, как кажется, значение, так как проблема замыкается сама в себе посредством умения специалиста-модельера быстро подобрать соответствующие комбинации коэффициентов. Если же рассматривать пятнистость не как помеху, снижающую точность исходных данных, то перспективным мог бы оказаться отказ от сведения баланса к простейшей и привычной форме. Так как в воде всегда существуют течения, турбулентный перенос и т. д., то каждая следующая серия измерений в точке дает нам сведения о ситуации в «новой» воде. При гомогенности популяций это бы не вредило балансу, при пятнистости мы рискуем пытаться сопрягать хищника, которого поймали «сегодня» с жертвой, которая ушла отсюда еще «позавчера». Поэтому здесь кажется интересным пробовать выписывать балансы для компонентов в виде

$$y = F(x_1, \dots, x_i; p_1, \dots, p_k) + \varphi(t),$$

где y — данный компонент (популяция или уровень); $F(x_1, \dots, x_i; p_1, \dots, p_k)$ описывает его взаимодействия с другими компонентами (x) при данных внешних обстоятельствах p (температура, свет и т. д.), а $\varphi(t)$ описывает случайные или периодические, или еще какие-то изменения концентрации, которые зависят от размера и четкости пятна, скорости его перемещения по течению и, вероятно, поведенческих характеристик животных. Важно, что характеристики пятна определяются условиями, существовавшими в другой точке и в другое время. Было бы интересным для биолога попытаться свести баланс за счет члена $\varphi(t)$. Это дало бы возможность привлечения обширного массива новых экспериментальных данных о структуре водных масс, гидрологических характеристиках районов исследования и потребовало бы новых чисто биологических сведений. Имела бы смысл попытка качественного исследования ситуации, так как в случае успеха выяснилось бы значение структуры водных масс и течений в поддержании устойчивости системы взаимодействующих популяций.

Такой подход к «задаче планктона» требует совершенной ясности и четкости в одном отношении. Разные популяции или иные компоненты системы существуют в разных временах и пространствах. Изменения состояний популяций планктонных водорослей

могут происходить за несколько дней на площадях в сотни квадратных метров. Изменения состояний популяций китов в естественных условиях требуют десятков лет на пространствах порядка площади океана. От фитопланктона до кита тянется пищевая цепь, однако ни одно локальное состояние фитопланктона ни в один период протяженностью в несколько дней не может быть для кита решающим. Поэтому, вообще говоря, стоит попытаться разбить систему на блоки, каждый из которых существует в своем времени и пространстве. Таким образом, возникает еще один способ снижения размерности системы. Рассмотрим некоторые преимущества, на которые можно при этом надеяться.

Из примера с китом и фитопланктоном, а таких примеров можно привести много, видно, что обратные связи между блоками чрезвычайно медлительны. Из этого следует, что существование каждого блока в его собственном времени определяется преимущественно его собственными законами. Таким образом, нет нужды на каждом блоке перебирать все взаимодействия, которые могут иметь место в системе целиком. Более того, при четком разбиении можно надеяться работать в каждом блоке только с немногими решающими воздействиями. Взаимодействия между блоками существенно односторонни. Это значит, что мелкомасштабная и быстрая подсистема может оказывать влияние на крупномасштабную и медленную после того, как локальные изменения в первой осреднятся на пространствах и временах второй. Отсюда и возникает замедленность обратной связи; сопряжения между блоками, может быть, хорошо опишутся «регулярными системами» (Молчанов, 1975).

Рабочим признаком, в соответствии с которым можно на первых порах оценивать времена для популяций, удобно считать размеры животных. Известна довольно четкая связь между индивидуальными размерами животных, с одной стороны, и минимальной величиной пространства, на котором может уместиться определенное количество видов данного размера, — с другой, (Hutchinson, MacArthur, 1959). Известно также, что максимальная скорость прироста численности для видов животных достаточно четко и однозначно связана с размерами этих животных (Fenchel, 1974). Скорость реагирования популяции, о которой мы судим по изменению численности, естественно, за неимением иных данных, попытаться принять в качестве первой оценки собственных времен популяций. Хотя в реальных системах собственные скорости могут в значительной степени зависеть от структуры взаимодействий, все же единичные существующие исследования показывают, что «характеристическая частота экологического ответа» (Dubois, 1975) жестко определяется соотношением констант роста для пары взаимодействующих популяций. Автору неизвестны реализации моделей, расчлененных по временам — пространствам, все же перспективность такого подхода можно показать на двух примерах.

Давно и широко известна дискуссия о существовании и значении в природе зависящих и не зависящих от плотности факторов. На разных объектах известно множество противоречащих друг другу наблюдений, экспериментов и теорий регуляции численности. В свое время было подмечено (Orlans, 1962), что различие точек зрения определяется различием объектов, с которыми имели дело исследователи. Против зависимой от плотности регуляции выступают преимущественно сельскохозяйственные энтомологи, т. е. люди, имеющие дело с мелкими и быстро размножающимися животными. Зависящие от плотности факторы признаются специалистами по птицам и млекопитающим. Теперь мы можем сказать, что наибольшую зависимость от климата, погоды и прочих внешних условий испытывают быстро размножающиеся популяции мелких животных тогда как крупные и медленно размножающиеся их просто не замечают, так как живут в других временах. Вероятно, свойственные Земле как планете частоты смены внешних условий таковы, что решающее воздействие оказывают лишь на популяции с соответствующими временами, в меньшей степени влияя на остальные. Стоит заметить, что в лабораторном эксперименте, который проходит долго и в константных условиях, зависящая от плотности регуляция обнаруживается в конце концов всегда, независимо от размеров и систематического положения животных. В природе у популяций с соответствующими временными характеристиками дело до этого не доходит, так как частотные характеристики погоды и климата вступают в игру много раньше. Следующий пример полезности деления по временам связан с популярной в последние годы гипотезой о двух формах отбора в популяциях. Было высказано предположение (MacArthur, Wilson, 1967), что при заселении новых территорий и в иных, далеких от устойчивости ситуациях первыми появляются и достигают расцвета виды, эволюционная история которых определялась отбором на высокую плодовитость (r-selection). При стабилизации ситуации преимущество получают виды, эволюционная история которых определялась отбором на устойчивость численности (K-selection). Известно множество работ, содержащих большое количество примеров в пользу этого утверждения. Однако при рассмотрении публикуемых при этом списков видов оказывается, что в первом случае почти всегда представлены мелкие животные (=быстрые популяции?), во втором — крупные животные (=медленные популяции?). Это различие видно даже при сравнении видов из одного семейства (Spright et al., 1974). Скорее всего разных форм отбора, по Маккартуру, не существует. Дело, вероятно, в том, что на смену ситуации первыми, естественно, реагируют виды с малыми временами, а реакция видов с большими временами происходит с соответствующим этим временам запаздыванием.

Наконец, в связи со всем сказанным о временах и пространствах кажется возможным кратко обсудить вопрос о принципе

выбора видов — индикаторов состояния природной системы. Если нас интересуют оценки состояния за периоды порядка поколений людей, то естественно, что слишком быстрые популяции для этого не годятся, так как, например, вспышки вредителей могут запускаться малыми локальными изменениями и проходить без последствий. Численности крупных и обильных животных могут меняться непосредственно в результате взаимодействий с человеком (отстрел, исчезновение пригодных территорий и т. д.), так что такие формы скорее характеризуют непосредственное взаимодействие данной популяции с человеком, чем расплывчатое множество слабых взаимодействий, связывающих данный вид со всей системой. Кажутся наиболее пригодными для индикации виды достаточно крупных и медленно размножающихся животных, плотность популяции которых постоянно низка (редкие виды) по сравнению с близкими по существенным признакам видами, обитающими здесь же. Достаточно крупные размеры облегчают наблюдение и свидетельствуют о большом собственном времени, что гарантирует от индикации случайных колебаний. Низкая постоянная численность может быть признаком того, что данная популяция постоянно существует в критическом режиме. Можно надеяться, что сохранение такого режима для данного вида — признак благополучия системы. Исчезновение такого вида будет тогда признаком не случайного и локального, но глобального изменения окружающей ситуации, начавшегося достаточно недавно, поскольку вымерла редкая популяция.

До сих пор мы рассматривали существующие и предполагаемые варианты задачи о снижении размерности системы. Лучше всего это иллюстрируется, вероятно, «задачей планктона». В некоторых случаях возможны попытки повышения размерности системы. Такую задачу можно назвать «задачей бентоса». Больше двадцати лет назад Ивлев (1954) опубликовал экспериментальные данные, в которых было показано, что при изменении плотностей популяций и видового состава населения дна водоема (бентоса) происходят закономерные изменения характера размещения животных на площади. Неупорядоченное случайное размещение меняется на строго равномерное или пятнистое. Существенно, что такие изменения происходят быстро, не в ряду поколений. Такая особенность бентоса в неявном виде ощущается многими исследователями и оценивается как досадная помеха при проведении количественных учетов. Кажется возможным строить механику бентоса, имея в виду поведение каждого отдельного животного в ответ на количество и качество соседей. Зная «механику особи», заманчиво попытаться сконструировать «статистику ансамбля». Количество особей в площадке разумных размеров может иметь порядок 10^4 — 10^6 , так что для статистики этого достаточно. Помехой здесь служат малые знания о зоологии и физиологии объектов, так что радиусы взаимодействий и законы поведения особей пока что трудно оценить в первом (но не нуле-

вом) приближении. Оптимизм можно почерпнуть в том обстоятельстве, что иные подходы будут, вероятно, неэффективными. Дело в том, что для большинства видов, населяющих дно океана, характерен такой способ размножения, при котором ранние стадии развития (личинки) долго носятся течениями в толще воды, так что в любом месте живут бок о бок не родители и потомки, а животные из не связанного с данным местом и бесконечного, так как плодовитость необычайно велика, склада посевного материала. Поэтому рассмотрение событий разыгрывающихся в ряду поколений, — а это традиционный экологический подход — может в общем быть неэффективным. Изменение пространственной структуры — единственный, вероятно, ответ бентоса на выедание рыбами и другие селективные и неселективные возмущения.

Итак, мы рассмотрели по необходимости краткий и, может быть, непростительно поверхностный перечень существующих и не существующих приемов решения задачи о размерности — самой, наверное, сложной задачи экологии. Все предложенные классификации взаимодействующих популяций были искусственными. С учетом того, что мы знаем о биологической эволюции, скорее всего невозможно в рамках проблемы взаимодействующих популяций изобрести естественную классификацию. Оставаясь в рамках проблемы, мы можем надеяться улучшить технологию исследования, но не можем надеяться построить теорию. А теория нужна хотя бы потому, что «нет ничего практичнее хорошей теории». Нам кажется, что такая теория может существовать, при этом она будет основана на двух группах сведений.

Во-первых, это эволюционная зоология и физиология, которые бы позволили нам, не проводя нужных измерений на каждом из 10^6 видов, населяющих Землю, узнавать нужные для решения экологической задачи свойства.

Во-вторых, надежда на существование экологической теории поддерживается тем, что все разнообразие и своеобразие эволюционных тенденций отдельных популяций и видов ограничивается некоторыми глобальными планетарными свойствами Земли. Мы уже упоминали о частоте изменений погоды и двух типах реакций разных видов животных. Подобных глобальных ограничений можно найти достаточно много. Известна, например, теория биологической структуры океана (Зенкевич, 1948), согласно которой конфигурация материков и океанов, физические свойства воды и атмосферы, вращение Земли, глобальная система циркуляции вод океана накладывают четко выраженный отпечаток на самые общие свойства и облик в целом населения океана. На суше этой второй опорой общей экологической теории может, вероятно, быть представление о биогеоценозе как структурной единице биосферы (Тимофеев-Ресовский и др., 1973).

У этой будущей экологической теории должна быть одна очень своеобразная особенность. Эта теория может быть только основанной на знании механизмов, но не феноменологической.

Мы живем в изменяющемся мире, при современной интенсивности воздействия человека на природные системы установившийся естественный порядок рушится быстро, но принципы, определяющие физический облик среды и эволюционные и биологические возможности организмов, остаются неизменными. Эволюционный процесс продолжается, виды завоевывают новые пространства, изменяя старые системы. Стабильные экосистемы — это все равно временные и преходящие состояния. Поэтому любое феноменологическое описание работает только до тех пор, пока продолжают работать по-старому существенные и часто неизвестные нам механизмы.

Литература

- Зенкевич Л. А. Биологическая структура океана. — Зоол. журн., 1948, т. 27, с. 2.
- Ивлев В. С. Биологическая продуктивность водоемов. — Усп. соврем. биол., 1945, № 19, с. 98—120.
- Ивлев В. С. О структурных особенностях биоценозов. — Изв. АН ЛатвССР, 1954, т. 10(87), с. 53—68.
- Ивлев В. С. Экспериментальная экология питания рыб. М., Пищепромиздат, 1955.
- Ивлев В. С. Элементы физиологической гидробиологии. — В кн.: Физиология морских животных. М., «Наука», 1966, с. 3—45.
- Молчанов А. М. Тезисы докл. на II Всесоюз. школе по математическому моделированию в биологии. Пущино, 1975, с. 30—31.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В. Очерк учения о популяции. М., «Наука», 1973.
- Шмальгаузен И. И. Организм как целое. М. — Л., 1942.
- Andrewartha H. G., Birch L. C. The distribution and abundance of animals. Chicago Univ. Press, 1954.
- Baldi E., Cavallini L. L., Prochi L. Ulteriori ricerche sulla distribuzione spaziale del mesoplankton pelagico in un grandelago ol gotrofo. — Mem. Ist. Ital. Idrobiol., 1947, v. 3, p. 123—149.
- Dubois D. M. Simulation of the spatial structuration of a patch of prey-predator plankton populations in the southern bight of the North Sea. — Mem. Soc. Roy. Sci. Liege, 1975, 6 serie, v. 7, p. 75—82.
- Fenchel T. Intrinsic rate of natural increase: the relationship with body size. — Oecologia, 1974, v. 14, p. 317—326.
- Hutchinson G. E., MacArthur R. H. A theoretical ecological model on size distribution among species of animals. — Am. Naturalist, 1959, v. 93, p. 117—125.
- MacArthur R. H., Wilson E. O. The theory of island biogeography. Princeton Univ. Press, 1967.
- Margalef R. Perspectives in ecological theory, Chicago Univ. Press, 1968.
- Margalef R. Some critical remarks on the usual approaches to ecological modeling. — Invest. Pesquera, 1973, v. 37 (3), p. 621—640.
- Odum E. P. Fundamentals of ecology. Philadelphia, Saunders Co, 1971.
- Orians G. H. Natural selection and ecological theory. Am. Naturalist, 1962, v. 96, p. 257—263.
- Spright T. M., Birkeland C., Lyons A. Life histories of large and small Murexes (Prosobranchia: Muricidae). — Marine Biol., 1974, v. 24, p. 229—242.

СТРУКТУРНЫЙ И ФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ ПОДХОД К ПОЧВЕ: ПОЧВА-ПАМЯТЬ И ПОЧВА-МОМЕНТ

В. О. Таргульян

(Институт географии АН СССР)

И. А. Соколов

(Московский государственный университет)

1. Докучаевская формула соответствия

В основе всех направлений географо-генетического почвоведения лежит исходное определение В. В. Докучаева: «Почва есть такое же самостоятельное естественно-историческое тело, как любое растение, любое животное, любой минерал, оно есть результат, функция совокупной взаимной деятельности следующих агентов-почвообразователей: климата данной местности, ее растительных и животных организмов, рельефа и возраста страны или абсолютной высоты, наконец, подпочвы (т.е. материнских горных пород). Все эти агенты-почвообразователи в сущности — совершенно равнозначашие величины и принимают равноправное участие в образовании нормальной почвы...» (Докучаев, 1951, с. 406).

Эту формулу Докучаева (факторы→почва) И. П. Герасимов (1956, 1973) развил и дополнил, введя в нее понятие о процессах как «передаточных механизмах» от факторов к почвенному профилю. В неодокучаевской интерпретации Герасимова (1956, 1973) исходное положение почвоведения можно назвать формулой отражения (почвой факторов) или соответствия (почвы факторам): факторы почвообразования→процессы почвообразования→почвы (профиль, свойства).

Именно с формулой соответствия связаны наиболее крупные достижения докучаевского почвоведения. Она послужила фундаментом для построения основных теорий в области генезиса и географии почв: общей теории почвообразовательного процесса, учения о геохимической сопряженности почв, учения о зональности и фаціальности почв и др.

Вместе с тем некоторые следствия, сделанные из формулы соответствия, на протяжении почти вековой истории докучаевского почвоведения вошли в противоречие как между собой, так и с исходным определением; возникли интересные и сложные проблемы, рассмотрение которых представляется важным для дальнейшего развития теории генетического почвоведения. Одной из этих проблем является проблема «отражательной способности почвы» по отношению к факторам почвообразования, т. е. к географической среде. Эта проблема возникает при

сопоставлении представления о почве как естественноисторическом теле, вековом результате почвообразования, и представления о почве как зеркале ландшафта. Представление о способности почвы к быстрому и адекватному отражению сегодняшних факторов почвообразования противоречит представлению о необходимости длительных отрезков времени (сотен и тысяч лет) для развития почвенного профиля — интегрального отражения действия факторов за весь период почвообразования.

2. Скорость отражения среды почвой и характерные времена свойств

Для решения проблемы необходимо ответить на два вопроса:

1) как быстро почва может отразить в своих свойствах факторы и процессы почвообразования и можно ли говорить об одной скорости отражения для почвы в целом или правильнее говорить о разных скоростях отражения для разных свойств почвы;

2) насколько полно (адекватно) почва отражает факторы и процессы. Подчеркнем, что сама способность почвы отражать ландшафтную среду сомнению не подвергается.

Известно, что образование зрелого¹ почвенного профиля происходит в течение сотен, тысяч, сотен тысяч лет (Иенни, 1948; Роде, 1947; Докучаев, 1951; Герасимов, 1969; Ковда, 1972, и др.). Этот период формирования зрелого почвенного профиля из почвообразующей породы (рис. 1, $0-t_m$) вслед за Герасимовым (1947) будем называть периодом саморазвития. После его завершения скорость дальнейшего изменения почвенного профиля резко снижается (Иенни, 1948; Герасимов, 1960; Jaalon, 1970); почва приходит в квазиравновесное с факторами (климаксное) состояние, вступает в период квазиравновесного существования (рис. 1, t_m-t_v). Длительность этого периода при условии относительного постоянства факторов почвообразования может быть во много раз больше длительности периода саморазвития.

Таким образом, уже с самого начала почвообразования (нуль-момент) почва начинает отражать факторы почвообразования, характер этого отражения непрерывно меняется. Отражение становится стабильным после завершения периода саморазвития. В общей форме ответ ясен, но он слишком интегрален, обобщен. Дело в том, что индивидуальные свойства почв требуют разного времени для достижения квазиравновесного с факторами состояния, т. е. имеют разные частные

¹ Строгой формулировки понятия «зрелый почвенный профиль» не существует. Большинство почвоведов называют почвенный профиль зрелым, если он хорошо дифференцирован на генетические горизонты. Это определение остается интуитивным (Иенни, 1948).

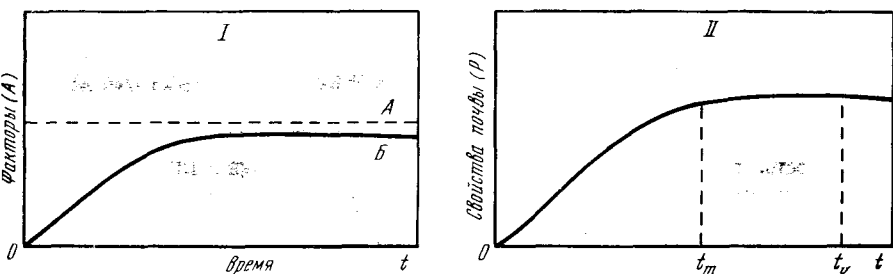


Рис. 1. Схема саморазвития и квазиравновесного существования зрелого почвенного профиля при неизменных факторах почвообразования (моногенетическая модель)

I — состояние факторов среды во времени: 0 — нуль-момент, т. е. начало действия климата на свежую, экспонированную на дневную поверхность горную породу; А — стабильные факторы (климат, порода, рельеф); Б — саморазвитие и квазиравновесное состояние биотических факторов (растительность, живые организмы)

II — формирование зрелого почвенного профиля: 0 — нуль-момент, начало почвообразования; t_m — время образования зрелого почвенного профиля, t_v — момент наблюдения

периоды саморазвития. Этот термин не вполне удачен для индивидуальных свойств почв.

Удобнее использовать более общее понятие и термин — «характерное время» (Арманд, Таргульян, 1974). Характерным временем природного тела, отдельного признака или процесса будем называть отрезок времени, необходимый для того, чтобы данное тело (признак, процесс), развивающееся под влиянием определенной и стационарной комбинации факторов среды, пришло в равновесие или квазиравновесие¹ с этими факторами. В случае изменения факторов характерным временем тела (признака, процесса) можно считать время релаксации к новому состоянию факторов.

Характерное время зрелого почвенного профиля равно периоду его саморазвития. Различные почвенные свойства имеют разные характерные времена. При этом следует учитывать, что в разных климатических условиях одни и те же свойства почв могут иметь разные характерные времена. Точных сведений о характерных временах почвенных свойств пока еще очень мало. Поэтому сейчас мы можем предложить в качестве примера (таблица) только сугубо предварительную группировку некоторых свойств для почв умеренного гумидного климата.

Эта группировка во многом гипотетична и неполна, но она

¹ Под равновесием, или квазиравновесием, мы понимаем такое состояние тела, признака или процесса, когда их характеристики при продолжающемся действии факторов не меняются совсем, колеблются около среднего значения или меняются очень медленно (асимптотически).

Группировка свойств почв по примерной величине характерного времени

Свойства почв	Характерное время (гумидные умеренные области)
Влажность, температура Состав почвенных растворов Состав почвенного поглощающего комплекса, степень минерализации опада Горизонты О (A ₀), солевые горизонты Глеевые горизонты Гумусовый профиль, карбонатный профиль Профиль, дифференцированный по содержанию ила; выветривание биотита, амфиболов, пироксенов, Саполевых шпатов Зрелый минералогический профиль коры выветривания и почвы, выветривание К-полевых шпатов Выветривание кварца, циркона, рутила и др.	Часы, сутки Сутки, месяцы Месяцы, годы Годы, десятки лет Десятки, сотни лет Сотни, тысячи лет Тысячи, десятки тысяч лет Десятки и сотни тысяч лет Миллионы лет

позволяет уточнить общую форму ответа на первый из поставленных вопросов. Своими лабильными свойствами (с малыми характерными временами) почва способна отразить за часы — годы действие сегодняшних факторов почвообразования; своими консервативными свойствами (с большими характерными временами) почва отражает факторы, действующие на протяжении длительного отрезка времени (сотни — сотни тысяч лет).

Интересно, что большинство почв голоценового возраста с хорошо развитым зрелым профилем имеет свойства, которые еще не реализовали свое характерное время, т. е. не пришли в равновесие со средой. Пример такого профиля приведен на рис. 2, который подробнее будет разобран ниже. Отметим лишь, что в приложении к голоценовым почвам понятие зрелости профиля является условным: полного климакса и отражения по всем свойствам они не достигли и вряд ли достигнут в реальной геолого-тектонической обстановке четвертичного периода.

3. Полнота отражения среды почвой: почва-память и почва-момент

Для выяснения того, насколько полно (адекватно) почва отражает факторы и процессы, прежде всего попытаемся уточнить смысл выражения «почва отражает среду».

С одной стороны, почва отражает среду, записывая (запоминая, кодируя) в своих свойствах информацию о факторах почвообразователей, т. е. о географической среде. При этом под полнотой отражения среды почвой понимается то количество

информации о среде, которое можно «извлечь» (прочесть, расшифровать) при генетическом исследовании свойств почвы. Наиболее полное отражение — это максимально возможное количество информации о среде, записанное в почвенных свойствах. Этот подход реализуется при почвенно- и ландшафтно-географических исследованиях.

С другой стороны, почва отражает среду, «стремясь» превратиться в конечный продукт, равновесный с данной комбинацией факторов-почвообразователей. С этой точки зрения максимально полное отражение среды почвой наступает тогда, когда все почвенные свойства реализовали свои характерные времена (полный климакс почв); при этом под полнотой отражения среды почвой понимается степень приближения почвы к полному климакскому состоянию. В реальных условиях земной суши полный климакс почвы представляется маловероятным. Большинство так называемых зрелых почв находится в квазиравновесном состоянии со средой. Полное отражение почвой среды в этом смысле не обязательно означает максимальное количество информации о среде, записанной в свойствах почвы. Полный почвенный климакс может содержать меньше информации о среде, чем какая-либо стадия развития почвы до климакса. Этот подход реализуется при оценке устойчивости природных систем, прогнозировании возможности изменения почв во времени.

Учитывая эти два подхода, можно так уточнить поставленный выше вопрос: насколько полно (адекватно) почва, понятая как живущий сегодня в ландшафте зрелый почвенный профиль, записывает и хранит (отражает) в своих свойствах информацию о факторах своего образования и существования.

Для ответа на этот вопрос введем два понятия «почва-память» и «почва-момент».

Почва-память — это совокупность устойчивых и консервативных свойств почвенного профиля, являющихся интегральным результатом действия факторов и процессов почвообразования в течение всего периода почвообразования (от нуля-момента до момента наблюдения). В эту совокупность входят свойства, имеющие большие характерные времена своего образования и (или) свойства, обладающие значительной устойчивостью (большим характерным временем стирания).

Напомним, что характерные времена одних и тех же свойств почвы могут сильно различаться в разных климатических условиях. Обычно в «нормальных» условиях среды, т. е. при постепенном изменении факторов почвообразования, свойства почв с большими характерными временами образования имеют и большие характерные времена стирания (оказываются устойчивыми, консервативными). Однако при резких (в пределе — катастрофических) естественных и антропогенных изменениях среды это правило может не соблюдаться.

Почва-момент — это совокупность динамических, лабильных свойств, являющихся результатом совокупности факторов и процессов в момент наблюдения или вблизи него (годы, десятки лет?). В эту совокупность входят свойства с короткими характерными временами образования и стирания.

Таким образом, почва как тело естественноисторическое и одновременно живущее и функционирующее в настоящий момент, является двуединым объектом, в котором сочетаются свойства почвы-памяти и почвы-момента. Эти два понятия взаимно обусловлены и дополнительны (Арманд, Таргульян, 1974).

Свойства почвы-памяти образованы суммированием остаточных результатов функционирования почвы-момента на протяжении всей истории почвообразования. Вместе с тем свойства почвы-момента в значительной степени обусловлены свойствами, накопленными и «записанными» в почве-памяти. Почва-память представляет собой генетически обусловленный субстрат для почвы-момента, влияющий на нее и сам изменяющийся под ее влиянием.

Почва-память и почва-момент — удобные понятия, которые позволяют группировать свойства почв по естественному признаку (характерное время, устойчивость). Вместе с тем между ними по существу нет принципиальной и фиксированной для всех случаев границы. Характерные времена и устойчивость почвенных свойств изменяются постепенно, и будучи ранжированы, не имеют никаких качественных рубежей.

Еще более важно, что у почвы-памяти и почвы-момента нет принципиальных различий: у почвы-момента тоже есть память, но очень «короткая» (быстро и легко стирающаяся); у почвы-памяти тоже есть быстрая «моментальная» реакция на изменение среды, но количественное выражение этой реакции может быть исчезающе малым. Реальное разграничение свойств почвы-памяти и почвы-момента неоднозначно и зависит от конкретных объектов и целей исследования.

Почва-память и почва-момент совмещены в каждом почвенном профиле как объекте изучения. Реализация этих понятий в конкретных профилях почв показывает, что верхняя горизонтальная граница у них общая, нижняя горизонтальная и боковые вертикальные границы могут совпадать или не совпадать.

Используя введенные понятия, вернемся к поставленному выше вопросу о способности почвы отражать среду.

4. Неадекватность отражения среды почвой

Существует ряд принципиальных «запретов» к полному (адекватному) отражению почвой-памятью географической среды ее образования и существования.

1. Историзм и аддитивность почвы-памяти. Даже при относительно неизменной комбинации факторов географической среды на протяжении всего периода почвообразования (моногенетическая модель почвообразования) в зрелом почвенном профиле, т. е. в почве-памяти присутствуют свойства, образованные действующими сейчас процессами; эти свойства отражают действующие факторы и процессы почвообразования (рис. 2, 1, 4, 6); присутствуют также свойства, образованные процессами уже закончившимися, «отдействовавшими»; эти свойства отражают действующие факторы, но не отражают действующие сейчас процессы (см. рис. 2, 3); отсутствуют или слабо выражены свойства, которые возникали в процессе саморазвития профиля и отражали частные стадийные процессы, но затем были стерты, «забыты»; эти свойства в период образования отражали действующие факторы и процессы, в период стирания отражали действующие факторы, но были противоположны стирающим их процессам (например, образование и последующее стирание гумусового горизонта в процессе саморазвития почв на карбонатной породе в средней и северной тайге в ряду: порода→дерново-карбонатная почва→подзолистая остаточно-карбонатная→подзолистая почва; см. рис. 2; слабо выражены свойства с характерными временами, превышающими возраст почвы (факторы действуют, процессы идут, а отражающие их свойства еще не полностью записались, запомнились почвенным профилем; см. рис. 2, 5). Таким образом, историзм и аддитивность почвы-памяти исключают адекватное отражение ею факторов и процессов почвообразования.

Этот вывод становится еще более очевидным, если принять полигенетическую модель почвообразования, которой соответствует подавляющее большинство реально существующих почв (рис. 3). Как видно из рисунка, в связи с изменением биоклиматических факторов один и тот же почвенный профиль может пережить несколько периодов саморазвития и квазиравновесного с факторами существования (полигенез профиля). В момент наблюдения такой полигенетический профиль отражает и былые периоды саморазвития и его последний (ближайший по времени) период. Это отражение реализуется в профиле в виде сложного сочетания палеоклиматических свойств (нестертых результатов былых периодов саморазвития) и климатических свойств (результатов последнего периода саморазвития).

В полигенетическом почвенном профиле могут быть:

а) консервативно записаны свойства, соответствующие давно исчезнувшим комбинациям факторов и процессов почво-

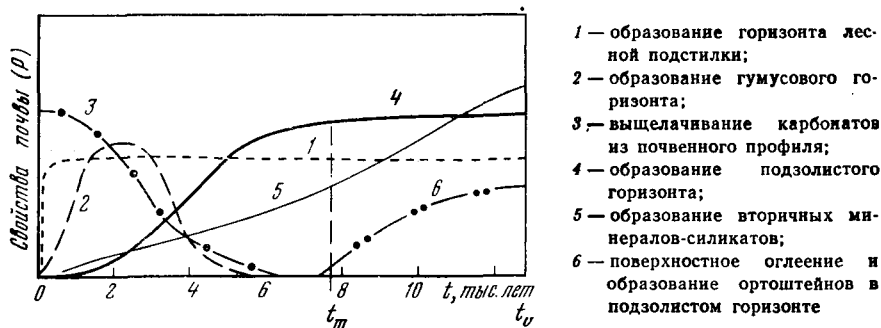


Рис. 2. Схема саморазвития и квазиравновесного существования некоторых свойств и процессов подзолистой почвы на карбонатной суглинистой морене (моногенетическая модель)

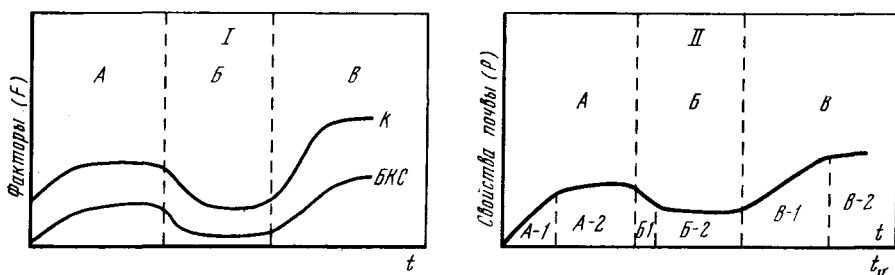


Рис. 3. Схема саморазвития и квазиравновесного существования зрелого почвенного профиля при меняющихся биоклиматических факторах (полигенетическая модель)

I — состояние факторов среды; А, Б, В — разные климатические периоды; К — климат; БКС — биотические компоненты среды; II — формирование (полигенез) профиля; А-1, Б-1, В-1 — первый, второй и третий периоды саморазвития профиля в соответствующие климатические периоды; А-2, Б-2, В-2 — периоды квазиравновесного существования зрелого почвенного профиля

образования; современных факторов и процессов эти свойства почвы-памяти не отражают (например, признаки фераллитного выветривания и почвообразования в аридных почвах Австралии);

б) записаны аддитивные результаты многочисленных изменений факторов среды на протяжении периода почвообразования (например, различных по длительности климатических циклов); эти результаты могут многократно накладываться друг на друга, образуя сложную комбинацию различных по возрасту и устойчивости (частично стертых) свойств. Такая комбинация свойств не может быть адекватна современным факторам и процессам почвообразования.

В целом можно сказать, что почва-память как результат какого-то периода развития не может быть адекватна состоянию

факторов и процессов в отдельно взятый момент этого периода (момент наблюдения).

2. Конечность (ограниченность) системы при «избыточности» факторов. Имеется в виду наличие в почве-памяти пределов для отражения очень большой интенсивности и (или) длительности факторов и процессов почвообразования. Например, различия в интенсивности процессов внутрипочвенного выветривания, связанные с различиями факторов (климат, время) могут страгаться в почве-памяти лишь до тех пор, пока в почве существует резерв способных к выветриванию минералов. После исчерпания этого резерва отражение почвой-памятью указанных различий факторов и процессов прекращается. Отражение становится неадекватным, поскольку в памяти не остается свободных «ячеек», способных к отражению и запоминанию продолжающегося действия факторов.

3. Наличие порогов чувствительности у почвы как отражающей системы при недостаточности факторов. В почве-памяти записываются (отражаются, запоминаются) только те воздействия факторов и процессов, которые превышают нижний порог чувствительности записывающего свойства. Например, резкие различия в термическом режиме зимнего периода европейских и восточносибирских $Al-Fe$ -гумусовых подзолов практически не записываются в почвенном профиле. Воздействие факторов, превышающих верхний порог чувствительности почвы-памяти, тоже не записывается, так как при этом разрушается сам «записывающий аппарат» — почвенный профиль. Например, очень сильные экстремальные воздействия среды — смыв, дефляция или оползание — могут полностью уничтожить почвенный профиль.

4. Дискретность некоторых свойств почвы как системы, отражающей континуальное воздействие некоторых факторов среды. Наличие в почве ряда дискретных свойств (ограниченный набор глинистых минералов и т. п.) может создавать принципиальные ограничения к адекватному отражению почвой-памятью континуальных изменений температуры и гумидности климата.

Резюмируем сказанное о возможности отражения почвой-памятью факторов и процессов:

Почва-память в «нормальных» условиях среды отражает длительно действующую комбинацию факторов и процессов почвообразования. Если наблюдаемая сегодня комбинация факторов и процессов действовала достаточно долго (тысячи, десятки тысяч лет), то эта комбинация отражена (записана) в почве-памяти. Если на протяжении периода развития и существования данного почвенного профиля факторы и процессы менялись, то почва-память может запомнить (записать в профиле) отражения былых, исчезнувших состояний факторов почвообразования и процессов. При таком полигенетическом

почвообразовании (наиболее распространенном на земном шаре) наибольшие шансы запомниться почва-памятью имеют те периоды и состояния факторов и процессов, которые были наиболее длительными и (или) отражались (записывались) в наиболее устойчивых к стиранию свойствах почвы.

Кроме того, почва-память может отразить и кратковременные изменения среды (и естественные и антропогенные), если они записаны в консервативных свойствах с большими характерными временами стирания. Действие подобных резких изменений среды на развитие почвенного профиля может быть столь же или даже более существенным, чем действие «нормальной комбинации» факторов почвообразования (например, действие экстремно влажных лет на солевой профиль аридных почв).

Почва-память не является адекватным отражением факторов и процессов почвообразования ни в моногенетической, ни тем более в полигенетической моделях почвообразования. Зрелый почвенный профиль (почва-память) представляет собой сложную комбинацию многократно наложенных, сложно переплетенных, частично усиливавших, частично стиравших друг друга записей о факторах и процессах. Общие законы наложения, усиления и стирания этих записей исследованы еще очень слабо.

Осознание и вскрытие этих законов являются одной из насущных задач генетического почвоведения, вытекающих из неодокучаевской формулы факторы→процессы→свойства. Генетическую расшифровку почвы-памяти можно сравнить с чтением книги, в которой на одних и тех же страницах писали многие авторы, каждый писал о своем, но все они дополняли, исправляли и частично зачеркивали друг друга; страницы этой книги перепутаны, а часть их утеряна.

Итак, почва-память очень сложно, но не адекватно отражает совокупность действовавших в прошлом и действующих сегодня факторов и процессов почвообразования. Рассмотрим проблемы отражения для почвы-момента.

Очевидно, что почва-момент как совокупность динамических лабильных свойств практически не может отражать былые сочетания факторов и процессов, поэтому рассмотрим лишь проблему отражения почвой-моментом того сочетания факторов и процессов, которое имеет место в момент наблюдения.

В этом смысле почва-момент обладает способностью к более полному отражению географической среды; изучая почву-момент, исследователь может получить наиболее полную информацию о сегодняшнем взаимодействии факторов и о сегодняшних процессах. Тем не менее и почва-момент отражает сегодняшние факторы и процессы неадекватно.

Из тех запретов, о которых говорилось выше в отношении почвы-памяти, по крайней мере два действительно и по отношению к почве-моменту: а) конечность (ограниченность) почвы

как отражающей системы и б) наличие в свойствах почвы-момента порогов чувствительности к действию факторов. Например, после насыщения почвы влагой до полной влагоемкости дальнейшее выпадение осадков на поверхность почвы не изменит содержания влаги в почвенной толще, т. е. не будет отражено почвой-моментом; кратковременные изменения температуры воздуха (например, атмосферные заморозки) могут существенно контролировать флористические ареалы и возможности произрастания культурной растительности, но они практически не отражаются в свойствах почвы-момента.

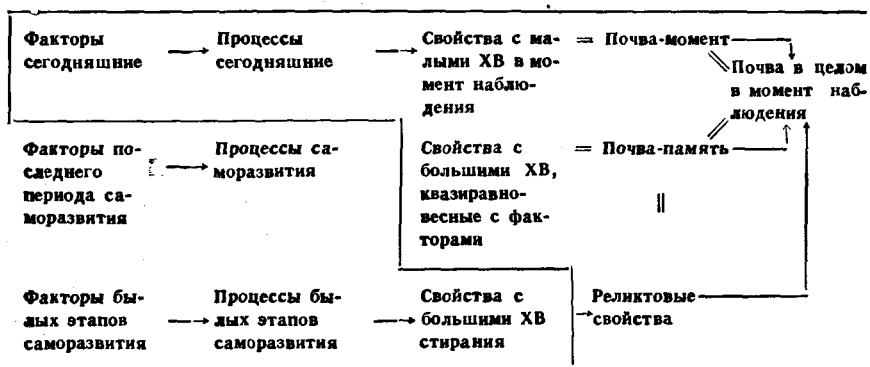
В какой же степени почва в целом как двуединое тело отражает географическую среду, в какой степени она является зеркалом ландшафта?

В буквальном смысле афоризм «почва — зеркало ландшафта» неточен. Почва не обладает способностью к адекватному «зеркальному» отражению факторов географической среды. Однако из всех компонентов ландшафта (биогеоценоза, экосистемы) именно почва обладает максимальной отражательной способностью, т. е. способностью записывать и хранить в своих свойствах максимальное количество информации о среде.

Эта особенность почвы в целом связана, во-первых, с существованием почвы-памяти, в которой накапливается и хранится информация о длительных отрезках существования и развития географической среды; во-вторых, наибольшая отражательная способность почвы по сравнению с другими компонентами ландшафта связана с существованием почвы-момента, способной к быстрому отражению сегодняшних минутных изменений факторов ландшафтной среды как естественных, так и антропогенных. Стоит заметить, что «почвенная память» ландшафта существенно отличается от его биологической, «генной памяти», заключенной в биотических компонентах ландшафта. «Почвенная память» ландшафта аддитивна, пассивна и неподвижна в пространстве, т. е. (в отличие от «генной памяти» биоценоза) она полностью зависима от условий среды, не способна к воспроизводству объекта (почвы) и в отличие от растений и животных не способна мигрировать вслед за меняющимися или смещающимися «уходящими» условиями среды.

Понятие «почва-память» выше использовалось в основном лишь в приложении к почвенному профилю. Оно может быть расширено. Можно говорить о почвенной памяти ландшафта: памяти почвенной катены, памяти почвенного покрова. Очевидно, что это понятие можно и детализировать, говоря о геохимической, минералогической, гумусовой памяти ландшафта.

В связи с изложенным выше, неодокучаевская формула соответствия «факторы→процессы→свойства» может быть понята в развернутом виде и представлена более детальной схемой:



В этой схеме в рамку заключены те явления и объекты, которые доступны непосредственному изучению. Остальные явления и объекты по существу реконструируются при изучении почвы в целом и в особенности при изучении свойств почво-памяти. Реконструкция факторов и процессов, создавших почву-память, и является одной из основных теоретических проблем генетического почвоведения.

5. Некоторые теоретические следствия

Детализация неодокучаевской формулы соответствия и введение понятий «почва-память» и «почва-момент» позволяют на новом этапе вернуться к обсуждению ряда теоретических вопросов почвоведения.

Начнем с классификационных проблем. Напомним, что почва-память и почва-момент совмещены в профиле как объекте изучения, но реализации этих понятий во времени и пространстве не совпадают (например, вырубка леса резко меняет свойства почвы-момента и слабо затрагивает свойства почвы-памяти). Иными словами, познание почвы-памяти еще не означает познания почвы-момента и наоборот. Принципиально близкие варианты почвы-памяти могут комбинироваться с принципиально различными вариантами почвы-момента.

Поэтому построение единой иерархической классификации, объединяющей почву-память и почву-момент, может оказаться внутренне противоречивым; неясна сама возможность построения такой классификации. Нам кажется более перспективной разработка двух самостоятельных классификаций (отдельно для почвы-памяти и почвы-момента).

Если будут разработаны две самостоятельные классификации, каждая конкретная почва как двуединый природный объект может быть при необходимости определена в обеих классификациях. На основе этих классификаций может быть выработана

единая координатная двухпозиционная классификация почв в целом.

Важным следствием теоретического анализа неодокучаевской формулы соответствия в ее развернутом виде может быть дальнейшее осмысливание классификационной значимости и возможностей классификационного использования сведений о почвенных процессах. Напомним, что исходная формула «факторы→процессы→свойства» рассматривает процессы не как свойства почвы, а как передаточный механизм от факторов почвообразования к почвенным свойствам, почвенным телам, которые и являются объектом классификации. Это, с одной стороны, исключает прямое использование непосредственных сведений о процессах как диагностических критериях при построении почвенной классификации, а с другой стороны, подразумевает обязательное использование сведений о процессах для отбора, осмысливания и прогноза свойств.

Этот вывод становится еще более очевидным при анализе неодокучаевской формулы соответствия в ее развернутом виде. Большую часть процессов, ответственных за образование свойств почвы-памяти, мы можем лишь мысленно реконструировать с той или иной степенью точности. Их экспериментальное изучение принципиально невозможно, так как они или полностью прекратили свое действие, или резко изменили интенсивность, или даже сменились на процессы, противоположные по направлению. Напротив, многие даже интенсивно идущие процессы могли еще не записаться в свойства почвы-памяти. Например, в окультуренных черноземах в настоящее время идет процесс минерализации гумуса, а не гумусонакопления; в почвах на основных породах, с недифференцированным профилем, в условиях холодного гумидного климата иллювиальный Al-Fe-гумусовый процесс может идти весьма интенсивно — значительно интенсивнее, чем в Al-Fe-гумусовых подзолах с хорошо дифференцированным профилем.

Кратко проблему соотношения процессов и свойств почв можно сформулировать так: сегодняшние почвенные процессы неадекватны всей комбинации свойств почвы в целом, так как эта комбинация включает и свойства почвы-памяти и свойства почвы-момента. Если разграничение этих двух понятий (двух групп свойств) верно, то: а) сегодняшние почвенные процессы принципиально невыводимы из комбинации свойств почвы в целом, они должны изучаться прямыми экспериментальными методами; только такие сведения о современных почвенных процессах могут считаться достоверными (Роде, 1971, и др.); б) значительная часть образовавших профиль элементарных почвенных процессов, записанных в почве-памяти, не может быть экспериментально изучена и должна реконструироваться мысленно на основе изучения свойств. Оба эти пути (прямое экспериментальное изучение и мысленная рекон-

струкция) необходимы. Только на основе концепции ЭПП (элементарных почвенных процессов) можно генетически осмыслить почвенные свойства. С этой точки зрения сведения об ЭПП входят в диагностику классификационных таксонов, но входят только в опосредованном (зашифрованном в почвенных свойствах) виде. Прямые, непосредственные, сведения и (или) гипотезы о почвенных процессах не могут использоваться ни при классификации почвы-момента, ни при классификации почвы-памяти.

С этой точки зрения интересной является работа Герасимова (1974), в которой почвы мира классифицированы на основе их свойств (комбинации горизонтов в профиле), свойства генетически осмыслены через классификацию ЭПП и группировку ЭПП для каждого типа почв и комбинация свойств и ЭПП в каждом типе почв связана с определенными факторами почвообразования.

В перспективе, вероятно, окажется возможным охарактеризовать каждый почвенный профиль не только набором свойств, но и двойным набором ЭПП — актуальных и экспериментально изученных в почве-момента и «отдействовавших» и реконструированных по свойствам почвы-памяти (Таргульян и др., 1974).

Кроме того, на этой основе возможна разработка и собственно процессных классификаций почв путем прямого использования сведений о процессах, идущих в почве-момента и сформировавших почву-память. Очевидно, такие классификации будут иметь принципиальные отличия от субстантивных генетических иерархических классификаций почвы-памяти и почвы-момента. Вместе с тем все эти независимые классификации, по-видимому, могут быть объединены в координатной системе. Иными словами, почва в целом как конкретный объект изучения может быть определена в четырех независимых классификациях; а) как почва-память, б) как почва-момент и как результат: в) современных и г) былых почвенных процессов («почва-процесс»?).

Следующим важным выводом для классификационной проблемы является вывод о принципиальной невозможности прямого, неопосредованного, использования в почвенной классификации сведений о факторах почвообразования и тем более введение в почвенную классификацию факторных таксономических уровней. Этот вывод ясен уже из анализа основной докучаевской аксиомы о почве как самостоятельном естественноисторическом теле, функции факторов почвообразования. Прямое введение в классификацию почв характеристик факторов превращает ее из классификации «самостоятельных природных тел» в классификацию более широких природных объектов (ландшафтов, биогеоценозов, экосистем). Кроме того, анализ неодокучаевской формулы соответствия в ее развернутом виде показывает, что действие

современных факторов составляет только часть (во многих случаях небольшую) общего действия факторов-почвообразователей, сформировавших наблюдаемый в настоящее время зрелый почвенный профиль.

Подчеркнем, что сказанное ни в коем случае не умаляет того большого научного значения, которое имели и имеют факторные группировки почв (т. е. группировки не по собственным свойствам почв, а по условиям среды). Определение места почвы в факторной системе координат — это мощный метод познания почв и почвенного покрова, который позволяет изучать географические и генетические законы формирования почв, прогнозировать изменения почв и почвенного покрова в будущем (в том числе и при направленном естественном или антропогенном изменении факторов почвообразования). Возможности этого метода могут быть существенно расширены за счет введения времени как самостоятельной факторной координаты.

Анализ неодокучаевской формулы соответствия и подход к почве как к двуединому природному телу позволяют осмыслить и ряд методологических аспектов изучения почв. Ограничимся только несколькими примерами.

Сейчас во многие науки о земле активно внедряются методы математического моделирования. При этом обычно возникает важнейшая проблема: что является объектом моделирования? Как правило, попытки построить модели для того объекта, который считался очевидным для данной науки до периода ее математизации оказываются трудно- или вообще невыполнимыми. Объект моделирования оказывается «размытым» (многие биологические, геологические, географические объекты). Таким же «размытым» для моделирования объектом является и почва в целом.

Неодокучаевская формула соответствия в ее развернутом виде помогает осознать объекты моделирования в почвоведении. По-видимому уже сейчас можно говорить о необходимости различать по крайней мере три типа моделей: 1) функциональную модель почвы-момента как компонента сегодняшних ландшафтов (экосистем, биогеоценозов); 2) историко-генетическую модель почвы-памяти (реконструкция по свойствам почвы-памяти факторов и процессов ее образования); 3) модель взаимодействия почвы-момента и почвы-памяти в почве в целом.

Для палеогеографа наибольший интерес как объект изучения представляет почва-память, в которой записана информация о развитии природной среды за длительные отрезки времени. Однако, восстанавливая ландшафтную среду по свойствам почвы-памяти, следует очень осторожно использовать метод аналогии с современными ландшафтами, имея в виду, что отражение географической среды в свойствах почвы-памяти происходит неадекватно (даже в моногенетической модели почвообразования).

Для ландшафтоведа (эколога, биогеоценолога) объектом, который наиболее быстро и всесторонне (но не мгновенно и не адекватно!) отражает сегодняшнее состояние географической среды, во многих случаях становится не почва-память, а почва-момент. Почва-память медленнее и в меньшей степени отражает сегодняшнюю среду, и, кроме того, ее отражение в почве может быть затушевано большим количеством устойчиво записанной информации о былых стабильных состояниях факторов и даже об их кратковременных, но экстремальных возмущениях.

Правильный выбор объекта (почва-память, почва-момент или определенная комбинация их свойств) чрезвычайно важен для целого ряда теоретических и прикладных дисциплин: учения о литогенезе, геохимии ландшафтов, учения о методах геохимических поисков полезных ископаемых, мелиорации, лесоводства, учения о защите среды, «ландшафтной футурологии» и т. п.

Остановимся на некоторых следствиях из рассмотренных выше теоретических положений для агропочвоведения. В настоящее время для нужд сельского хозяйства составляются почвенные карты, объектом которых является главным образом почва-память. Огромная роль этих карт очевидна. Образно говоря, они представляют собой фундамент и стратегическую основу для планирования сельского хозяйства. Но для тактических целей, для конкретной сегодняшней оперативной работы неопценимую услугу могут оказать карты почвы-момента. Уже сейчас принято периодическое составление агрохимических картограмм и проведение солевых съемок. На очереди регулярное периодическое картирование почвы-момента с отражением всех основных мобильных свойств: концентрации растворов, содержания питательных веществ, биологической активности (в том числе ферментативной), влажности, температуры, структурного состояния и т. п. Использование дистанционных методов (и в том числе, космической съемки) в сочетании с автоматизацией обработки информации при помощи ЭВМ делает эту актуальную научно-производственную проблему вполне выполнимой технически уже в настоящее время.

Литература

- Арманд А. Д., Таргульян В. О. Некоторые принципиальные ограничения эксперимента и моделирования в географии (принцип дополнительности и характерное время).— Изв. АН СССР. Сер. геогр., 1974, № 5, с. 129—137.
- Герасимов И. П. Докучаевское учение о факторах почвообразования на современном этапе развития.— Почвоведение, 1956, № 8, с. 1—11.
- Герасимов И. П. Абсолютный и относительный возраст почв.— Почвоведение, 1969, № 5, с. 27—32.
- Герасимов И. П. Элементарные почвенные процессы как основа для генетической диагностики почв.— Почвоведение, 1973, № 5, с. 102—113.
- Герасимов И. П. Использование понятия об элементарных почвенных процессах для генетической диагностики почв.— Труды X Междунар. конгр. почвоведов. М., «Наука», 1974, с. 482—490.

- Герасимов И. П., Глазовская М. А.* Основы почвоведения и географии почв. М., Географгиз, 1960, 490 с.
- Глазовская М. А.* Почвы мира. Изд-во МГУ, 1972. 231 с.
- Докучаев В. В.* Избранные сочинения, т. 5. М., Изд-во АН СССР, 1951, 540 с.
- Иенни Г.* Факторы почвообразования. М., ИЛ, 1948. 347 с.
- Ковда В. А.* Основы учения о почвах, кн. 1. Л., «Наука», 1972. 447 с.
- Роде А. А.* Почвообразовательный процесс и эволюция почв. М., ОГИЗ, 1947, 136 с.
- Роде А. А.* Система методов исследования в почвоведении. Новосибирск, «Наука», 1971. 92 с.
- Таргульян В. О., Соколова Т. А., Бирин А. Г., Куликов А. В., Целищева Л. К.* Организация, состав и генезис дерново-палево-подзолистой почвы на покровных суглинках. Труды X Междунар. конгр. почвоведов. М., «Наука», 1974. 109 с.
- Jaalon D. H.* Soil forming processes in time and space.—Paleopedology. Papers of the Simph. Amst., 1970, p. 29—39.

БИОГЕОЦЕНОЛОГИЧЕСКАЯ ТЕОРИЯ ДИНАМИКИ ПОПУЛЯЦИЙ РАСТИТЕЛЬНОЯДНЫХ ЛЕСНЫХ НАСЕКОМЫХ

П. М. Рафес

(Лаборатория лесоведения АН СССР)

В задачи настоящей работы не входит построение математической модели рассматриваемого явления. Однако разработка теории динамики популяций имеет целью построение системы. На это направлен анализ накопившихся материалов с целью выявления факторов, во-первых, обуславливающих исходные величины популяций, во-вторых, вызывающих отклонения от этих величин и, в-третьих, противодействующих отклонениям и восстанавливающих исходные соотношения. Таким путем и должна быть выявлена система взаимодействующих закономерностей, способная показать связи между наблюдаемыми фактами. Отвечающую этим требованиям систему можно будет и формализовать, и моделировать.

Материалом для проведенного исследования послужили существующие теории, сопоставленные с фактами, которым они не могут дать удовлетворительного объяснения, а также накопившиеся за последнее время новые подходы к познанию динамики популяций.

Практическая необходимость в объяснении рассматриваемых явлений очевидна (уже с середины XV столетия в лесном хозяйстве Германии, например, регулярно учитывали опустошения, нанесенные вредителями).

Научное представление о динамике популяций складывалось еще в середине XVIII в., во времена К. Линнея, который показал, что размножение растений и животных идет в геометрической прогрессии. Через столетие в «Происхождении видов» Ч. Дарвина было показано, что стремление каждого вида к неограниченному размножению сопровождается гибелью большей части потомства от воздействия врагов и неблагоприятных условий среды. Эта закономерность была положена в основу многих теорий динамики численности популяций: растительноядным насекомым приписали стремление к неограниченному размножению, а их врагам — способность подавлять размножившиеся популяции.

Важным этапом в развитии теории этого взаимодействия было представление о «зависимости от плотности», которое

в середине нашего века широко распространилось в экологии животных. Сущность его состоит в том, что повышение плотности (т. е. численности особей на единицу пространства) популяции фитофага улучшает условия для популяций его врагов: уменьшает затраты времени и энергии на поиск и потребление жертвы, снижая тем самым конкуренцию в популяции хищника. Усилившееся при этом подавление популяции жертвы увеличивало поисковые трудности хищников и паразитов: в их популяциях повышалась конкуренция, они вымирали или мигрировали в другие места, что ослабляло их пресс. Тогда у популяции фитофага возникала новая возможность осуществить свое стремление к массовому размножению.

Такое представление, как казалось, раскрывало сущность автоматизма природных явлений. Практически она подтверждалась тем, что в конце периодов массового размножения, как правило, накапливаются большие количества хищников и паразитов. Они доводят численность популяции фитофага до минимума, после чего и сами становятся необычайно редкими.

Теории динамики популяций (как западноевропейские, так и некоторые американские, а также австралийские) были критически пересмотрены крупным экологом Швердтфегером (Schwerdtfeger, 1968), который предложил «интегрированную» теорию динамики численности популяций животных. Суть ее сводится к тому, что условия среды детерминируют амплитуду колебаний плотности популяции от крайней минимальной величины, лишь обеспечивающей существование вида, до наивысшей, исчерпывающей емкости среды. Эти колебания лимитируются либо «простым» регуляторным комплексом (когда действуют только зависимые от плотности факторы), либо «сложным» (с участием и независимых от плотности, т. е. случайных факторов); такая регуляция обеспечивает уменьшение плодовитости и иммиграции, а также повышение смертности и эмиграции. Флуктуация (колебание) и, в частности, массовое размножение возникают вследствие увеличения емкости среды, допускающего повышение плодовитости и иммиграции и снижение смертности и эмиграции. В качестве примера Швердтфегер приводит увеличение числа доступных для заселения короедами деревьев, т. е. по существу рост кормовой базы.

Распространенная в СССР «синтетическая» теория динамики численности насекомых (Викторов, 1971), очень близкая к «интегрированной», базируется на следующих положениях. Каждой популяции присуща оптимальная плотность, что обеспечивает нормальные соотношения в биоценозе. Случайные изменения плотности вызываются модифицирующими (физическими или кормовыми) факторами; эти нарушения регулируются (возвращаются к норме) деятельностью биотических, зависимых от плотности жертвы факторов — хищников, паразитов — и конку-

ренцией. Таким образом, колебания численности представляют собой автоматически регулируемый процесс.

Двум приведенным (и многим неназванным, но проанализированным Швердтфегером) теориям можно предъявить несколько общих претензий: 1) в них отсутствует определение сущности и границ популяции, т. е. той совокупности (системы), которой свойственны обсуждаемые внутренние (внутрипопуляционные) и внешние (межпопуляционные) процессы; 2) не определена «надсистема», в которую функционально входит и от которой зависит популяция; 3) упущено из внимания то обстоятельство, что плотность популяций фитофагов повышается как реакция на улучшение условий питания, а совсем не вследствие спонтанного стремления к беспредельному размножению, которое обычно ограничено соотношениями в биогеоценотическом процессе.

Для формирования последнего аргумента большое значение имело наблюдение, что массовые размножения лесных (и ряда сельскохозяйственных) растительноядных насекомых, как правило, следуют за периодом засушливых лет; это обосновало появление в 20-х годах XX в. «теории погоды». В США, например, приняты благоприятные для насекомых ситуации погоды называть «климатическим высвобождением» (climatic release) популяций от подавленности комплексом факторов среды и на этих ситуациях основано прогнозирование вероятности массовых размножений.

И не только в США распространилось мнение, что поскольку вспышки размножения следуют за ситуацией погод, благоприятных для вредителей, постольку эти погоды и есть фактор, отклоняющий плотность популяций от обычной величины. Некоторые авторы связывают массовые размножения с типами атмосферной циркуляции (Воронцов, 1957) или с периодами солнечной активности (Бенкевич, 1964), поскольку от этих явлений зависят по-существу все процессы, происходящие в биосфере.

Между тем в периоды благоприятных погод вспышки происходят не по всему ареалу вредителя, даже не во всех зонах массового размножения и не всегда повторяются в тех же местах этих зон. Возникает вопрос — каков механизм воздействия погоды?

Ряд советских экологов защищают воззрение, что благоприятные погоды воздействуют на популяции растительноядных насекомых не непосредственно, а через корм. Руднев (1933, 1934) положил начало исследованиям, показавшим приуроченность очагов размножения листохвоегрызущих вредителей к типам лесорастительных условий, в которых, возможно, ослаблены физиологические особенности деревьев, которые обычно защищают их от вредителей, т. е. сдерживают питание растительными тканями. Он же (Руднев, 1936) показал значение качества пищи для развития и плодовитости непарного шелкопряда и сообщил, что еще в начале 30-х годов А. И. Ильинский установил зави-

симость веса куколок и яйцепродукции бабочек сосновой совки от степени повреждения хвои гусеницами, т. е. от особенностей питания. Позднее Ильинский (1938; «Надзор, учет и прогноз массовых размножений», 1965) отмечал, что засушливая погода, усиливая процессы ассимиляции в листе и хвое, способствует обогащению их питательными веществами.

В середине 30-х годов было начато изучение осмотического давления в сосудах дерева как показателя его устойчивости против вредителей (Положенцев, 1953). Исследования, выявившие ослабление сопротивляемости дерева, знаменуемое улучшением кормовых особенностей его тканей для насекомых (Гриمالевский, 1958; Положенцев, Ханисламов, 1962, и др.), обосновали вывод, что не только ствольные («вторичные»), но и вредители зеленых тканей («первичные») нападают на растения, несколько утратившие сопротивляемость; следовательно, различия между «первичными» и «вторичными» по существу нет. Руднев (1962) наиболее полно сформулировал зависимость кормовых особенностей древесных растений от их физиологического состояния.

Названные выше советские лесные энтомологи, к которым присоединился и автор (Рафес, 1964), согласны в том, что стимулом массового размножения лесных вредителей служит улучшение питания (повышение качества корма, его доступности и возможностей потребления), что влечет за собой увеличение упитанности, а отсюда и плодовитости. Этот принцип зависимости деятельности сельскохозяйственных вредителей от качества корма поддерживают И. Я. Поляков (1950), И. Д. Шапиро (1966), Н. А. Вилкова и др. (1969).

Представление о том, что физиологическое состояние кормовых деревьев имеет большое значение для питания этих насекомых, было названо трофической теорией (Воронцов, 1963). В дальнейших дискуссиях так продолжали называть сформулированную Д. Ф. Рудневым (1969; Руднев, Смелянец, 1969) теорию устойчивости. Устойчивость здесь определяется защитными свойствами покровов, а также содержанием в растительных тканях защитных веществ (у хвойных — это главным образом терпеноиды) с репеллентными и токсическими свойствами; их количество и качественный состав зависят от условий произрастания (т. е. существуют более и менее устойчивые древостои), а также от изменений физиологического состояния деревьев. Защитные вещества препятствуют выживанию насекомых на устойчивых деревьях. Массовое размножение рассматривается как следствие потери кормовым растением устойчивости, следствие уменьшения в его тканях веществ, токсичных для данного вида.

Сформулируем основное разногласие между наиболее распространенными теориями, с одной стороны, и представлениями некоторых лесных энтомологов (к которым относится и ав-

тор) — с другой. Первые утверждают, что повышение плотности популяций (массовое размножение) фитофагов происходит в результате повышения емкости среды (Швердтфегер) или воздействия модифицирующих факторов (Викторов); за размножением фитофагов (в силу зависимости от плотности популяции жертвы) повышается плотность популяций хищников и паразитов, которые и осуществляют свою регуляторную функцию. Вторые полагают, что повышение плотности популяции фитофагов происходит в ответ на улучшение условий питания (улучшение качества корма, используемое при наличии благоприятных погод в соответствующие периоды) и, следовательно, само по себе имеет регуляторный характер в отношениях фитофаг — растение; воздействие же врагов на фитофагов представляет собой регуляцию, осуществляемую на следующем трофическом уровне.

Реакция фитофагов, по нашему мнению, аналогична реакции хищника на плотность популяции жертвы, так как качественное или количественное улучшение пищи у любого потребителя снижает затраты времени и энергии как на ее поедание, так и на усвоение. Тем самым повышается упитанность потребителей и увеличивается его плодовитость. И точно так же, как в зависимости от плотности популяции жертвы, потребитель, поедая корм, ухудшает его качество и уменьшает его запас, а тем самым и свои возможности существования.

Совершенно очевидно, что в периоды, когда снижена плотность популяций фитофагов или уменьшено количество их корма, пища функционирует как регулятор плотности популяций своих потребителей. Однако и в интегрированной, и в синтетической теориях регуляторами признаны лишь хищники и паразиты.

Так возникли два принципа биогеоценологической теории: признание растительного корма фактором динамики популяций и признание периодичности регуляторного воздействия факторов (т. е. возражение против того, что роль регуляторов всегда принадлежит только хищникам и паразитам).

Однако, прежде чем изложить биогеоценологическую теорию в целом, целесообразно рассмотреть ряд природных явлений, чтобы показать неубедительность их объяснения существующими теориями и предложить новые подходы.

Колебания численности в популяциях лесных насекомых можно сгруппировать в три типа. Первый: постоянные от года к году, незначительные колебания в популяциях «индифферентных», или «фоновых», видов. Эти виды всегда встречаются с небольшой плотностью, слабо реагируют на изменения условий и оказывают ничтожное влияние на среду. Второй тип — циклические колебания: большие различия в плотности активной части популяций (например, вредителей плодов и семян в урожайные и неурожайные годы). Подъемы и падения их соответ-

ствуют урожайности кормовых деревьев. К третьему типу относятся «вспышки» размножения «массовых» видов, которые свойственны некоторым вредителям лесных пород (непарный, сосновый и сибирский шелкопряды, еловая листовертка-почкоед в Северной Америке и ряд других). Каждая вспышка представляет собой цикл, начинающийся накоплением и подъемом плотности, переходящий в кризис при кульминации численности и заканчивающийся гибелью подавляющего большинства особей популяции. Вспышки, если и повторяются, то через нерегулярные и нередко длительные промежутки времени. Плотность популяций массовых видов колеблется от почти абсолютного нижнего предела до абсолютного верхнего: в периоды депрессии отдельные особи встречаются настолько редко, что они статистически неуловимы, и контакты полов осуществляются почти «чудом», а в периоды максимума плотности массовые вредители уничтожают корм иногда до нуля.

Подчеркиваем, во-первых, что оптимальная плотность популяций фитофагов, как правило, характеризуется относительно низкими величинами, не нарушающими существование растительности. Во-вторых, для нее характерна небольшая амплитуда колебаний, которая связана с годовыми различиями метеорологических условий и флуктуациями (также в пределах специфических амплитуд) продуктивности кормовых растений.

Попробуем проанализировать каждый из трех типов колебаний численности (флуктуаций) фитофагов. Флуктуации фоновых (индифферентных) видов ограничиваются тем, что ежегодное весеннее накопление повреждения, наносимое ими фотосинтезирующей зеленой массе, как правило, малозаметно. Большинство листьев или хвоин оказывается неповрежденным, а те, которым нанесен урон, продолжают синтезировать. У фоновых вредителей специфических врагов мало и они не могут эффективно сдерживать их численность. Наблюдениями показано, что повышающаяся весной общая поврежденность зеленой массы вызывает накопление в ней репеллентных и других антибиотически действующих веществ. Накопившаяся репеллентия не допускает дальнейших повреждений (Рафес, Соколов, 1976). Такое ограничение питания фоновых вредителей изменением качества корма устанавливает пределы их размножения, и из года в год детерминирует нормальную плотность их популяций.

Колебания второго типа — циклические и с большей амплитудой — у фитофагов вызываются очередным урожаем или неурожаем кормовых растений, а у зависящих от них плотоядных — изменениями плотности популяций фитофагов, которыми они кормятся. Известно, что для ряда насекомых, питающихся плодами и семенами, характерно впадение в диапаузу на время неурожайного периода. Очевидно, что такие изменения плотности популяций связаны с изменением их кормовых ресурсов. Воздействие врагов на их численность не бывает значительным.

Что касается массовых размножений вредителей, то ход этих событий представлен в теориях, изложенных в первом разделе настоящей статьи.

Нельзя не оговорить, что биогеоценологическая теория в первую очередь базировалась на представлениях из общей биогеоценологии¹, во-вторых,— на упомянутых несогласиях, т. е. как будто на умозрительных принципах. Однако в настоящее время они уже могут быть подкреплены и исследованиями автора, и рядом других публикаций.

Биогеоценологическая теория исходит из множества данных о том, что благоприятная для многих вредителей метеорологическая обстановка сопровождается, как уже говорилось, вспышками размножения не всех способных к этому видов и не во всех местностях, где сложилась такая ситуация (во всяком случае не одновременно). Бесспорным представляется вывод, что причиной массового размножения бывает не общая обстановка, а то, как она преломляется в том или ином лесу. При этом важно и состояние самой ценопопуляции (микропопуляции, сложившейся в данном ценозе), и характеристика взаимодействий всех компонентов данного биогеоценоза. В этом и заключается представление о биогеоценозе как надсистеме популяции, на которую она влияет, но от которой (поначалу во всяком случае) еще больше зависит.

В характеристике популяции, динамика которой исследуется, особо важен ее исходный размер.

Популяция любого вида как в качественных, так и в количественных особенностях формируется во взаимодействии с кормом и с врагами (использующими ее в пищу), а также во взаимодействии со всеми другими компонентами биогеоценоза. В период его сложения («сингенез») возможны были периоды и повышенной «прожорливости» популяций, ставившие под угрозу их ресурсы, и случаи повышенной сопротивляемости и недопотребления, нарушавшие благосостояние потребителей. По мере взаимных приспособлений колебания мощности противодействий постепенно уменьшались и в каждой ценопопуляции вырабатывались специфичные, т. е. оптимальные, для данного биогеоценоза размеры. Это рассуждение основано на общеизвестных фактах: продуктивность любого биогеоценоза определяется количествами падающей на него солнечной радиации и поставляемых почвой биогенных элементов, а также мощностью фотосинтетического процесса. Долговременная средняя величина продуктивности колеблется в относительно небольших пределах. Разумеется, обитающие в этом биогеоценозе фитофаги потребляют некоторое количество растительной массы, но растения адаптировались к этому урону, как и фитофаги, у ко-

¹ Чтобы избежать длинного названия, можно говорить и «ценологическая» теория; принцип ее сохранится и при сокращении названия.

горых часть их продукции потребляют хищники и паразиты¹. Выше было показано, как растения ограничивают деятельность фоновых вредителей и как активность потребителей плодов и семян прямо пропорциональна колебаниям урожайности.

Нормальный размер популяций массовых вредителей имеет свои особенности. В одной из ранних работ Швердтфегер (Schwerdtfeger, 1933) писал, что прежде считал «нормальной» («естественной») минимальную плотность популяции массовых вредителей, которая свойственна периодам ее депрессии. Затем возобладало соображение, что для этой группы фитофагов не менее естественны периоды вспышек с повышением плотности на несколько порядков. Поэтому в интегрированной теории (Schwerdtfeger, 1968) за исходную принята «равновесная» средняя. Ошибка такого рассуждения состоит в том, что массовые размножения для названных видов, конечно, естественны; но они не нормальны (и, конечно, не оптимальны) для обычного биогеоценотического процесса, в котором участвуют их популяции (Рафес, 1968). Рассматривая вспышки размножения как реакции на необычные (подчеркнем: необычные!) условия питания, следует признать исходной такую плотность популяции массовых вредителей, которая свойственна их депрессивному состоянию и оптимально для ценоза. Массовое размножение — эндогенетическая сукцессия биогеоценоза, после которой он стремится к восстановлению гомеостаза.

Для рассматриваемых нами вопросов самый важный компонент биогеоценоза — кормовое растение массового вредителя. Рост плотности его популяции (в частности, вспышка массового размножения) происходит от увеличения упитанности и плодovitости, следовательно, в результате повышения эффективности питания. Данные, полученные Ильинским в 30-х годах, были началом накопления материала, показывающего, что рост веса куколок ведет к повышению плодovitости и тем самым к началу массового размножения; этот показатель вошел в практику прогнозирования в СССР («Надзор, учет и прогноз...», 1965) и принимается в расчет за рубежом.

В пользу стимулирующего значения качества корма свидетельствуют факты, что вспышка обычно осуществляется не на всей местности, на которую воздействовала засушливая погода, а сосредоточивается лишь в некоторых ее частях. Защитники концепции устойчивости Д. Ф. Руднев и В. И. Смелянец (1969), В. И. Гримальский (1974) наблюдали, что различные по качеству пищи условия создают на относительно небольших территориях; даже выкармливание особей одной популяции на разных деревьях дает различный эффект. Исследования в бере-

¹ О необходимости рассматривать динамику численности в аспекте динамики продуктивности автор настоящей работы говорил на Рабочем совещании по вторичной продуктивности экосистем в 1966 г. в Варшаве (Rafes, 1967) и в ряде публикаций позднее (Рафес, 1968, 1972, и др.).

зовых колках Челябинской области (Рафес и др., 1972) также показали, что березняки, отделенные друг от друга лишь сотнями метров, резко различались: в одних массовое размножение приводило к почти полному оголению крон, а в других — те же насекомые встречались отдельными особями.

Особого внимания заслуживает наблюдение Блейса (Blais, 1952), подтвержденное его последующими публикациями о том, что вспышке размножения еловой листовертки-почкоеда (*Choristoneura fumiferana* Clem.) всегда предшествуют 3—4 сезона с засушливыми погодными условиями в июне (период питания гусениц). Однако массовое размножение осуществляется лишь при наличии большой площади перестойных лесов бальзамической пихты. У перестойных деревьев хвоя становится более доступной и усваиваемой для гусениц, а хвоя еще жизнеспособных деревьев характеризуется антибиотическими свойствами, подавляющими репродуктивную способность вредителя. По данным Ю. П. Кондакова (1974) и других исследователей¹, очаги размножения сибирского шелкопряда во многих случаях формируются в перестойных древостоях.

Изложенное позволяет предполагать, что существуют массовые виды (например, еловая листовертка-почкоед, сибирский шелкопряд), кормовым деревьям которых свойственно продуцирование защитных веществ с начала их роста и до наступления критического возраста. Кормовые деревья других массовых вредителей эпизодически утрачивают защитные свойства вследствие пока невыясненных воздействий, связанных с сукцессиями биогеоценоза; способность продуцировать эти свойства вновь возбуждается массовым размножением тех видов фитофагов, против кого они направлены.

Р. В. Наумов (1975) собрал данные по Ульяновской области за 30 лет и выявил 74 вспышки размножения главнейших вредителей дуба: непарного шелкопряда — 39, златогузки — 19, а кольчатого шелкопряда и зеленой листовертки — по 8. Отмечено, что лишь в 4 случаях непарный шелкопряд размножился вторично в тех же очагах, а в 28 случаях его вспышки возникли после других видов. В 14 очагах златогузки отмечено лишь 5 размножений листовертки, в 6 очагах колечника — 2 размножения златогузки, в 8 очагах листовертки не было вспышек других видов. Отмечена «запретность» повторения вспышек одного вида, а также чередования некоторых видов. Однако можно предположить, что дело не в смене вида вредителя, а в том, что массовое размножение любого вида индуцирует репеллентность в первую очередь к популяциям собственного вида. Репеллентность непарного шелкопряда не препятствует размножению других ви-

¹ Автор благодарен А. С. Плешанову за сведения о вспышках размножения сибирского шелкопряда в 1969—1971 гг. в кедровниках 110—180-летнего возраста в Иркутской области.

дов. Репеллентия колечника, златогузки и листовертки достаточна для недопущения повторных вспышек своего вида и иногда препятствует возникновению очагов иных.

Обзор большого числа публикаций, сделанный двумя финскими исследователями (Haukioja, Nakala, 1975), дает основания для утверждения, что степень резистентности деревьев меняется: временами их ткани оказываются вполне доступными для питания, а временами оказывают на своего потребителя отпугивающее и даже антибиотическое воздействие. Однако для возникновения массового размножения необходима, как отмечалось выше, не только доступность корма, но и возможность его интенсивного поедания.

Засушливые погоды (даже сам факт отсутствия дождей) улучшают условия питания насекомых. Приведем в пример сибирского шелкопряда, обычно имеющего двухлетний цикл развития. В пихтовых лесах средней Сибири, по Ю. П. Кондакову (1974), в течение 6 вспышек за период 1878—1959 гг. более половины поколений развивались по однолетнему циклу. Способность накопить биомассу не менее обычной (с обеспечением даже повышенной плодовитости) вдвое скорее, чем по норме, свидетельствует о способности вида в благоприятных условиях очень существенно интенсифицировать метаболические процессы. Можно сделать заключение, что при возможности большего потребления корма (даже если качество его остается неизменным) снижаются затраты энергии на питание (переползание сокращается до минимальной величины); тем самым повышается возможность использования усвоенного насекомыми корма на рост своих тканей, в том числе репродуктивных. С улучшением качества или повышением доступности (пусть количество потребления корма остается на среднем уровне) усвоение при тех же затратах энергии растет. Таким образом, при росте количества или качества корма, а тем более при росте того и другого у потребителя снижаются затраты энергии и обеспечивается максимальное использование усвоенных веществ. Рост усвоения корма и выводит популяцию из депрессивного состояния, характеризующегося относительно малыми размерами и низкой плодовитостью особей.

Повышение доступности корма и улучшение условий питания, естественно, увеличивают потребление растительных тканей и вместе с тем усиливают сопротивляемость кормового растения. Нашими исследованиями (Рафес и др., 1972) показано, что уничтожение зеленой массы вызывает немедленную гиперфункцию фотосинтетического аппарата и прекращение эвакуации синтезируемых веществ из листьев. Исследованиями под руководством А. С. Рожкова в Сибирском институте физиологии и биохимии растений установлено, что у репарированного ассимиляционного аппарата уменьшаются благоприятные кормовые особенности и восстанавливаются антибиотические, а частично

даже токсические (Вержуцкий и др., 1971; Васильева, Плешанов, 1972). Таким образом, корм, в начале вспышки оказавший на популяцию фитофагов положительный эффект, под воздействием тех же фитофагов вырабатывает ингибирующие (антибиотические) особенности и воздействует как механизм отрицательной связи, как регулирующий фактор, зависящий от плотности популяции. Внося в растительные ткани свои пищеварительные ферменты, а также нарушая своим питанием нормальное функционирование растительных организмов, фитофаги вызывают их ответную реакцию — повышение сопротивляемости.

Можно предполагать, что специфическая сопротивляемость дерева в отношении данного вредителя определяется не столько непосредственным внесением его пищеварительных ферментов, сколько воздействием на питание растения специфическим изменением особенностей гумуса в период вспышки. В это время значительно изменяется опад; в него в больших количествах поступают продукты жизнедеятельности (экскременты и личиночные шкурки), а также трупы насекомых и их врагов (все эти зоогенные отходы богаче азотом и фосфором), а в опадающей зеленой массе возрастает доля вторичных тканей, синтезированных после нанесенных повреждений (Rafes, 1971). Такое специфическое обогащение опада через минеральное питание растений может сказаться на накоплении у них специфической резистентности по отношению к данному виду вредителя.

Специфические воздействия кормового дерева и потребителя — результат коэволюции, т. е. многовекового сопряженного сингенеза, в ходе которого у растения выработалась способность отвечать созданием антител на внесение насекомыми антигенов. При этом формировались способности вредителя к преодолению возникающего сопротивления, а у растения — к продолжению существования в условиях паразитированности. Разумеется «защитные вещества», вырабатываемые по иммуногенетическому принципу «антиген — антитело», не могут быть общими против всех врагов, поскольку специфичны вызвавшие их воздействия различных фитофагов, но могут быть сходными между собой. Иначе говоря, для растения характерен не только состав терпеноидов или иных ингибиторов, присутствующих в потребляемых тканях, но и способность синтезировать фитоалексины (защитные вещества), которые у нормальных растений отсутствуют и образование которых индуцируется вносимыми в его ткани чужеродными белками (Метлицкий, Озерецковская, 1973). С другой стороны, и насекомое способно синтезировать такого рода защитные вещества, которые в норме у него отсутствуют; назовем, например, ДДТ-дегидразу, синтезируемую некоторыми насекомыми в ответ на воздействие соотвествующих инсектицидов.

В процессе коэволюции насекомые включили в свой метаболизм ряд соединений, продуцируемых растением (в том числе и

токсических), а также выработали ряд реакций, необходимых насекомым для обеспечения выполняемых ими физиологических (в том числе и репродукционных) функций. Замечательным примером коэволюции насекомых и их кормовых деревьев может служить такое явление: короеды продуцируют половые аттрактанты, используя усваиваемые ими терпеноиды.

Восстановим факты: давно было известно, что ослабленное хвойное дерево, ставшее поражаемым, короеды обнаруживают по запаху истекающей живицы. Было известно и то, что эта же живица, если дерево еще сохранило некоторую сопротивляемость, заливает ходы и таким образом «отбивает атаки». Затем было выяснено, что привлекающий запах исходит от тех самых терпеноидов, которые оказывают на протачивающихся жуков токсическое действие. Иначе говоря, аттрактивность, резистентность и даже токсичность дерева для короедов имеют одну и ту же материальную основу. Последние же газохроматографические исследования (Bakke, 1976) содержимого задней кишки самцов короеда-типографа, заселяющих ель, выявили постепенную смену феромонов. Так, в период подавления сопротивляемости дерева, когда жуки еще борются с потоком живицы, они продуцируют цис- и трансвербенолы; когда им удалось прогрызть брачную камеру, обнаруживается ипсдиенол, а после привлечения самок и образования семьи (когда уже началась откладка яиц) самцы продуцируют ипсенол. Установлено, что контакты протачивающегося жука со смолой или α -пиненом приводят к образованию изомеров вербенола, успех внедрения (протачивание брачной камеры) — к появлению ипсдиенола — аттрактанта для самок (агрегативного феромона), а успешное формирование семьи — ипсдиенола (антиагрегативного феромона) ограждающего семью от новых пришельцев. Такой ход процессов показывает, как меняется характер биохимических взаимодействий между потребителями и кормовым растением. Диалектика развития природных отношений дает основание предполагать, что развившиеся в сопряженном филогенезе биохимические взаимодействия между кормовым растением и потребителем его зеленых тканей также претерпевают смены, соответствующие онтогенетическим этапам их отношений.

Здесь уместно отметить различия между излагаемой биогеоценологической теорией и теорией устойчивости Д. Ф. Руднева. Мне представляется, что отрицательные для фитофагов свойства растительных тканей специфичны, что было показано в ходе изложения ряда явлений. К тому же степень мощности защитных способностей всегда сочетается со специфичной питательностью корма, которая определяет упитанность и плодовитость поколения фитофага. Недопущение или, наоборот, реализация массового размножения какого-либо фитофага не могут быть обеспечены общей «устойчивостью». Термин «устойчивость» (который может быть воспринят и как «стойкость», т. е. «ста-

бильность», и как «выносливость» — «толерантность») в аспекте рассматриваемых вопросов лучше заменить словом «сопротивляемость» (абсолютный синоним международного термина «резистентность»). Сопротивляемость же, как видно из приводимых данных, определяется не только и не столько наличием защитных средств, которыми располагает нативное растение, сколько способностью к их новообразованию, причем эта способность стимулируется нападением фитофагов. В онтогенезе конкретного древостоя степень кормовой пригодности растительных тканей в пищу определяется не по объективным видовым показателям («сосновая хвоя», «дубовые листья»), а по особенностям данной ценопопуляции растения и в соответствии с потребностями не только вида, но и местной популяции фитофага. Потребители используют корм специфично, в соответствии со своим набором ферментов, определяющих его усвоение. Так, наши исследования в березняках Челябинской области в 1970—1972 гг. (Ковалевская, 1975) показали, что гусеницы разных видов, кормящиеся в одно и то же время и на одних и тех же ветвях, усваивают относительно различные количества разных аминокислот, характеризуются различными величинами прироста живого веса (разница на 100—500%), различной суммарной эффективностью (разница до 100%) усвоения корма.

Качественный состав популяции. При накоплении обоснований для излагаемой теории, наряду с принципом ограничения процессов динамики популяций биогеоценотическим процессом и принципом взаимозависимости фитофагов и кормового растения, был выдвинут еще один постулат: изменения в качественном составе популяций фитофагов. Автор (Рафес, 1964, 1968) защищал мнение А. И. Ильинского о том, что улучшение качества корма — причина возникновения массовых размножений, и мнение Б. П. Уварова (1927) о возможном чередовании в популяциях «стадной» и «одиночной» фаз. Возражение А. И. Воронцова (1969, с. 26) против этих концепций прозвучало довольно резко: в «старые, опрокинутые временем воззрения вдыхается воздух современных идей». Из «старинных идей Уварова» Рафес выводит гипотезу о диморфизме массовых лесных вредителей, а из теории Ильинского — заключение, что массовые размножения начинаются при улучшении кормовых условий.

О значении кормовых условий достаточно сказано выше, и читатель может судить, опрокинуты ли временем эти воззрения. Остановимся на «старинных идеях Уварова». А. Г. Шаров (1953) установил, что в популяции ильмового ногохвоста (*Euxaereta ulmi* Schiff.), обитающей в чистых посадках береста, гусеницы отличаются по окраске и поведению: питаются круглосуточно, много передвигаются, у них сравнительно более развиты жировое тело и средняя кишка, интенсивен обмен; у куколок сравнительно больший запас жира, более развиты овоциты, а у бабочек — выше плодовитость. А. Г. Шаровым (и другими авторами) было отме-

чено, что популяции, развивающиеся в чистых посадках, могут давать вспышки, а в смешанных насаждениях они не отмечаются. Характерно, что в смешанных посадках были найдены гусеницы трех других типов окраски и с общей особенностью поведения: днем предпочитают не двигаться, питаются только ночью. Считая выявленную изменчивость фазовой, А. Г. Шаров объяснял возникновение массовой формы ногохвоста (как и у саранчовых, по Уварову) результатом скученности. Анализируя установленные в описанных наблюдениях и экспериментах факты (Рафес, 1968), я сделал заключение, что основной признак массовой фазы ильмового ногохвоста — не окраска (это вторичное явление), а круглосуточная активность питания и повышенный метаболизм, подкрепленный чистотой насаждения (все деревья кормовой породы), что приводило к повышенной упитанности и плодовитости.

Вилберт (Wilbert, 1963) дал обзор публикаций о том, что селекционный процесс в периоды массовых размножений обосновывает предположения о генетических изменениях популяций.

Кэмпбелл (Campbell, 1966) выявил у еловой листовертки-почкоеда и у американского кольчатого шелкопряда (*Malacosoma disstria* Hbn.) колонии, относящиеся к физиологическим генотипам, зависящим от двух X-хромосом. Одна из них определяет высокую, а другая — низкую потребность гусениц в питании; у листовертки, например, средний вес куколок самок соответственно 105 и 78 мг, средний период питания — 47 и 34 дня, средняя плодовитость самки — 200 и 113 яиц. Исследование дало основание для вывода, что когда популяция оказывается в неблагоприятных условиях, тогда основу ее составляют особи с малой потребностью в корме и с низким метаболизмом; при благоприятных условиях превалируют особи с высоким метаболизмом и большой плодовитостью, повышающие плотность популяции.

Проанализировав ряд работ, названные выше финские авторы (Наукюла, Nakala, 1975) сделали вывод о возможности существования в популяциях массовых вредителей двух фенотипов. При повышении резистентности корма в популяции сохраняются редкие особи фенотипа с малой плодовитостью, но соответственно с высокой сопротивляемостью антибиотическим воздействиям растения. При снижении резистентности древостоя растет число особей фенотипа с высокой плодовитостью.

Система закономерностей, управляющих размерами популяций растительноядных насекомых в лесном биогеоценозе, представлена биогеоценотическим процессом. В нем при участии всех компонентов биогеоценоза сосредоточены: поток солнечной энергии, организующей минеральные вещества в биомассу, процессы трансформации ее по цепям питания до полной минерализации, сопровождаемые превращением и освобождением энергии.

По общей для рассматриваемых популяций схеме в систему входят: атмосфера (создающая экоклимат), почва (вместе с комплексом сапротрофов, создающая источник биогенных ресурсов) и комплекс биотрофов (постоянно потребляющих часть фитомассы), определяющих продуктивность автотрофной растительности.

В частной для популяций короедов системе участвуют такие величины, как продуктивность кормовой породы этих насекомых, величина ежегодного ослабления части древостоя до уровня поражаемости; емкость этой части (точнее, амплитуда колебаний этой величины) определяет размер (и амплитуду изменений) популяции короедов; случаи изменений продуктивности и ослабления деревьев сопровождаются соответствующими колебаниями размера популяции короедов. Для фоновых вредителей зеленой массы: специфические для данного биогеоценотического процесса возможности кормовой растительности определяют долю продукции зеленой массы, которая может быть отчуждена фоновыми вредителями, и на этом уровне кормовые растения, вырабатывая антибиотические воздействия, ограничивают питание популяции названных фитофагов. Разумеется, величины продукции зеленой массы, их потребления фоновыми вредителями и размеры популяций последних имеют пределы сезонных колебаний, характерных для данного ценоза.

Для вредителей плодов: средняя по урожайным годам кормовых пород в данном биогеоценозе продуктивность плодов и допустимая для этих растений доля их потребления вредителями определяет размеры популяций последних; ритм урожайности определяет характер их диапаузирования и выработку реакции на сигналы метеорологической ситуации, предвещающей плодоношение: в эти сезоны происходит максимальный выход из диапаузы.

Как видно, в перечисленных четырех вариантах колебания в размерах популяций фитофагов в основном ограничиваются их взаимодействием с популяциями кормовых растений; значение других компонентов биогеоценоза сказывается в обеспечении круговорота вещества в целом. Система закономерностей, управляющая размерами популяций массовых вредителей, сложнее.

Атмосферные (и, вероятно, некоторые иные) факторы, улучшающие условия питания фитофагов (в частности, снижение резистентности корма), стимулируют увеличение потребления зеленой массы кормовых растений. Фитофаги, повреждая ассимиляционный аппарат, стимулируют возобновление резистентности поражаемых тканей; в то же время они воздействуют на почву, внося в нее органические остатки, обогащающие опад азотом, фосфором и некоторыми другими биогенными элементами. В почве активизируется деятельность сапротрофов, вследствие чего повышаются возможности улучшения физиологического состояния кормовых деревьев; специфичность же почвенных рас-

творов должна способствовать повышению сопротивляемости растения именно данному виду фитофага. Уничтожение большей части листвы (хвой) и нарастание резистентности в уцелевшей части прекращают массовое размножение фитофагов. Снижение плотности их популяции до нижнего предела обеспечивает возможность восстановления кормовых деревьев, а тем самым и нормального состояния биогеоценоза. Разумеется, повышение плотности популяции фитофагов сопровождается размножением их врагов, которые участвуют в подавлении жертвы до минимума, после чего и их плотность падает до такого же уровня. Таким образом, вся система, обеспечиваемая биогеоценотическим процессом, возвращается к нормальному состоянию.

Совершенно очевидно, что дискуссионность рассматриваемой проблемы определила некоторую полемичность изложения. Новизна ряда положений определила и недостаточность фактического материала; он еще накапливается. Поэтому и настоящее сообщение нельзя считать окончательной формулировкой теории. Все же хочется с удовлетворением отметить, что ни от одной из принципиальных предпосылок за истекшие полтора десятилетия работы над теорией автору не пришлось отказаться.

В заключение считаю своим приятным долгом выразить благодарность Г. И. Васечко, В. И. Гримальскому и особенно Д. И. Рудневу за замечания, сделанные в процессе подготовки рукописи настоящей работы.

Литература

- Бенкевич В. И. Массовые появления непарного шелкопряда и их прогноз в Крымской области.— В кн.: Экология и систематика животных, вып. 3. М., Орехово-Зуевск. пед. ин-т, 1964, с. 67—82.
- Васильева Т. Г., Плешанов А. С. Биологические особенности деревьев, пораженных серой лиственничной листовёрткой.— В кн.: Анатомические, гистохимические и биохимические преобразования у лиственницы при повреждении насекомыми. Иркутск, 1972, с. 26—34.
- Вержуцкий Б. Н., Докийчук Т. А., Животова М. М. Биохимические изменения в хвое лиственничного подростка, поврежденного пилильщиком *Pristiphora wesmaeli*, и значение этих изменений для хвоегрызущих насекомых.— Изв. СО АН СССР. Сер. биол., 1971, вып. 2, № 10, с. 88—93.
- Викторов Г. А. Трофическая и синтетическая теория динамики численности популяций насекомых.— Зоол. журн., 1971, т. 50, вып. 3, с. 361—372.
- Вилкова Н. А., Виноградова Н. М., Поляков И. Я., Шапиро И. Д. Состояние и перспективы разработки проблемы защиты посевов от вредной черепашки.— Энтомол. обзор., 1969, т. 48, вып. 1, с. 25—42.
- Воронцов А. И. Основы синоптического метода прогнозов численности вредных лесных насекомых.— Тезисы докл. III совещания ВЭО, т. 1. Тбилиси, 1957, с. 16—18.
- Воронцов А. И. Биологические основы защиты леса. М., «Высшая школа», 1963.
- Воронцов А. И. Обзор работ по лесной энтомологии, выпущенных в СССР за 1963—1967 гг.— В сб. МЛТИ, 1969, вып. 26, с. 5—41.
- Гримальский В. І. Залежність масових розмножень соснового шовкопряда від якості корму та деяких інших екологічних факторів.— Вісник сільськогосп. науки, 1958, № 3, с. 82—83.

- Гримальский В. И.* Устойчивость древесных насаждений к хвое- и листогрызущим вредителям в связи с трофической теорией динамики численности насекомых.— Зоол. журн., 1974, т. 53, вып. 2, с. 189—198.
- Ильинский А. И.* О предстоящей вспышке массового размножения сосновой пяденицы и сосновой совки.— В защиту леса, 1938, № 5, с. 34—41.
- Ковалевская Н. И.* Биохимические особенности питания гусениц четырех видов чешуекрылых — вредителей березовых лесов Челябинск. обл. Материалы VII съезда ВЭО, ч. 2. Л., «Наука», 1975, с. 220.
- Кондаков Ю. П.* Закономерности массовых размножений сибирского шелкопряда.— В кн.: Экология популяций лесных животных Сибири. Новосибирск, «Наука», 1974, с. 206—265.
- Метлицкий Л. В., Озерецковская О. Л.* Фитоалексины. М. «Наука», 1973.
- Мокроносов А. Т., Рафес П. М.* Реакция фотосинтетического аппарата на повреждение листогрызущими насекомыми.— В кн.: Пробл. онкологии и тератологии растений. Л., «Наука», 1975, с. 173—177.
- Надзор, учет и прогноз массовых размножений хвое- и листогрызущих насекомых в лесах СССР.* М., «Лесная промышленность», 1965.
- Наумов Р. В.* Чередование вспышек массовых размножений листогрызущих вредителей в дубравах Ульяновской обл.— Материалы II итоговой научной конф. зоологов Волжско-Камского края. Казань, 1975, с. 27—38.
- Положенцев П. А.* Энтомоевизия ветровальной сосны. Энтомоевизия и ее связь с внешними признаками дерева.— Науч. зап. Воронеж. лесохоз. ин-та, т. 12. Воронеж, 1953, с. 126—194.
- Положенцев П. А., Ханисламов М. Г.* История и перспективы изучения зависимости градаций насекомых от физиологического состояния деревьев. Науч. конф. по вопросам массового размножения вредителей леса. Уфа, Изд-во Башк. фил. АН СССР, 1962, с. 57—60.
- Поляков И. Я.* Теоретические основы прогноза численности мышевидных грызунов и мероприятия по предотвращению их вредоносности в Европейской части СССР и Закавказье. Автореф. докт. дис. Л., 1950.
- Рафес П. М.* Массовые размножения вредных насекомых как особые случаи круговорота веществ и энергии в лесном биогеоценозе.— В кн.: Защита леса от вредных насекомых. М., «Наука», 1964, с. 3—57.
- Рафес П. М.* Роль и значение растительноядных насекомых в лесу. М., «Наука», 1968.
- Рафес П. М.* Развитие учения о биогеоценозах.— В кн.: Очерки по истории экологии. М., «Наука», 1972, с. 147—194.
- Рафес П. М., Гниненко Ю. И., Соколов В. К.* О взаимодействиях дерева и листогрызущих насекомых.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1972, № 6, с. 8—19.
- Рафес П. М., Соколов В. К.* О взаимодействии фоновых вредителей листвы с кормовым деревом.— Докл. АН СССР, 1976, т. 228, № 1, с. 246—247.
- Руднев Д. Ф.* Матеріали з екології соснового трача у зв'язку з особливостями його поширення в лісоставах.— Зб. праць від екології, 1933, ч. I, с. 135—144.
- Руднев Д. Ф.* Методи обслідування обліку зараж. лісів сосною нічницею.— Зб. праць від екології, 1934, № 2, с. 130—164.
- Руднев Д. Ф.* Влияние якості харчу на плідність непарного шовкопряда.— Зб. праць від екології, 1936, № 3, с. 73—100.
- Руднев Д. Ф.* Влияние физиологического состояния растений на массовое размножение вредителей леса.— Зоол. журн., 1962, т. 41, № 3, с. 313—330.
- Руднев Д. Ф.* Причины массовых размножений вредителей.— Защита растений, 1969, № 7, с. 42—44.
- Руднев Д. Ф., Смелянец В. И.* О природе устойчивости древесных насаждений к вредителям.— Зоол. журн., 1969, т. 48, № 12, с. 1802—1810.
- Уваров Б. П.* Саранча и кобылки. М.— Л., «Новая деревня», 1927.
- Шапиро И. Д.* Проблема численности насекомых и селекция сельскохозяйственных культур.— Журн. общ. биол., 1966, т. 27, № 4, с. 423—435.
- Шаров А. Г.* Ильмовый ногохвост — вредитель лесопосадок степной зоны.— Зоол. журн., 1953, т. 32, № 4, с. 594.

- Bakke A.** Spruce bark beetle, *Ips typographus*: pheromone production and field response to synthetic pheromones.— *Naturwissenschaften*, 1976, v. 63, N 2, p. 92.
- Blais J. R.** On *Choristoneura fumiferana* outbreaks.— *Canad. J. Zool.*, 1952, v. 30, N 1, p. 1—29.
- Campbell I. M.** Genetic variation related to survival in lepidopteran species.— In: *Breeding of pest-resistant trees*. Oxford London — Edinburgh — N. Y., 1966, p. 129.
- Elton Ch.** *Animal ecology*. London, Sidgwick and Jackson, 1927.
- Haukioja E., Hakala T.** Herbivore cycles and periodic outbreaks. Formulation of general hypothesis.— *Rept Kevo Subarctic Res., Stat.*, 1975, N 12, p. 1—9.
- Rafes P. M.** Some biological premises for estimation of the productivity of herbivores in forest biogeocoenoses (ecosystems).— In: *Secondary productivity of terrestrial ecosystems*. K. Petruszewicz (Ed.). Warszawa — Kraków, 1957, II, p. 539—610.
- Rafes P. M.** Pests and the damage which they cause to forests.— In: *Productivity of forest ecosystems*. Proc. Brussels Sympos. 1969. UNESCO, p. 357—367.
- Schwerdtfeger F.** Über den Verlauf von Insektengradationen.— *Verh. Dtsch. Ges. angew. Ent.* Erlangen, 1933, p. 32—41.
- Schwerdtfeger F.** *Demökologie*. Hamburg — Berlin, P. Parey, 1968.
- Wilbert H.** Können Insektenpopulationen durch Selektionprozesse reguliert werden? — *Z. angew. Entomol.*, 1963, Bd 52, N 2, p. 185—204.

ОБ ИЕРАРХИЧЕСКОМ СТРОЕНИИ СИСТЕМ БИОГЕОЦЕНОЗОВ СУШИ

И. В. Стебаев

(Новосибирский государственный университет)

Довольно широко распространено представление о биогеоценозах как о внутренне уравновешенных и стабильных системных образованиях. Известно, что многие биогеоценозы поддерживаются транзитным проносом или аккумуляцией в них веществ, поступающих из других биогеоценозов. Это хорошо выражено в концепции «треугольной системы уравнений» А. М. Молчанова (1975). Представление о регуляторной замкнутости биогеоценозов в целом верно, необходимо, но совершенно недостаточно, ибо в абсолютизированном виде оно входит в противоречие с представлениями о биогеоценозе как открытой системе, а о биосфере — как системе взаимосвязанных биогеоценозов и об их непрерывном саморазвитии, т. е. с представлением о пространственно-временном соподчинении биогеоценозов. В последнем и следует видеть сущность иерархического строения биогеоценозов суши.

Для анализа этого соподчинения естественно вначале обратиться к ранним стадиям формирования биогеоценозов на выходах горных пород, лишь начинающих выветриваться (Стебаев, 1963, 1975а)¹. Б. Б. Полюнов (1956б) писал: «В наше время нигде и никогда ни физическое, ни химическое выветривание не идет отдельно от биологического». Очевидно, что круговинки повсеместно распространенного листоватого лишайника *Parmelia centripetala* L., разбросанные по обнаженным вершинам изолированных крупных каменных глыб, — это уже миниатюрные биогеоценозические системы диаметром от 1—2 до 15 см. В своем верхнем зеленом слое каждая круговинка аккумулирует солнечную энергию и накапливает живое, а микрорастом

¹ Здесь и ниже мы будем говорить о тенденциях развития и пространственной дифференциации и поэтому позволим себе избегать абсолютных величин. Мы будем опираться на собственные данные о населении групп беспозвоночных, особенно важных для процессов почвообразования в условиях Урала и всего юга Сибири, которые опубликованы в специальных сборниках: Животное население почв в безлесных биогеоценозах Алтае-Саянской горной системы (1968); Экологическая структура населения почвообитающих животных Алтая.

ниже — мертвое органическое вещество. Под ним образуются органо-минеральные агрегаты экскрементов микроартропод (низшие насекомые и клещи).

Последние здесь представлены всего несколькими видами, но заселяют обитаемый субстрат чрезвычайно плотно. На единицу объема этого субстрата их больше, чем в развитых почвах. Преобладают низшие насекомые — ногохвостки, питающиеся мертвым органическим веществом и мицелием грибов; в достаточном количестве представлены и мелкие хищники. Обильны и микроорганизмы. Здесь выражено первичное узловое сгущение жизни.

Такое сгущение оказывает сильное давление на среду, а не только противостоит ей. Лишайники, сжимаясь при ссыхании, отслаивают кусочки камня, а их кислоты выедают в нем глубокие каверны, в которых и концентрируются микроартроподы.

В таких круговинках в миниатюре представлены все ярусы биогеоценоза и вся пищевая пирамида, а главное — здесь активно идет разрушение горной породы, происходит интенсивный захват косной материи и вовлечение ее в биокосную. Следуя А. М. Молчанову (1975), можно сказать, что геохимическая составляющая («х») или вообще составляющая факторов неживой природы здесь господствует, но уже начинает входить в обратное подчинение биологической составляющей «у».

Развивая вышеприведенный постулат Полынова (1956), можно сказать, что с самого начала завоевания поверхности горных пород жизнь выступает в составе многоярусных и концентрически организованных систем, т. е. сразу и, по-видимому, только в составе элементарных миниатюрных, но настоящих биогеоценологических систем, способных осуществлять процесс почвообразования и расширять занимаемую им область. На наш взгляд, способность образовывать собственную почву — критерий отличия биогеоценотической системы от просто биотической.

Какова дальнейшая судьба таких первичных узловых биогеоценологических систем? Может ли из них формироваться сплошной биогеоценологический покров? Для того чтобы иметь право говорить о сменах во времени, ознакомимся с тем, что можно наблюдать на изолированных друг от друга вершинах каменных глыб с признаками все большей выветрелости. Это исключает фактор приноса уже готовой продукции. Круговины лишайников как образования типа индивидуальной консорции (по Беклемишеву, 1964) всегда ограничены в своем развитии размерами особи растения-доминанта. И действительно, рост одной круговины лишайника небеспределен, вскоре центр ее начинает разрушаться. В конечном итоге освоенность камня жизнью здесь увеличивается только за счет умножения числа разобщенных одинаковых узловых систем, т. е. за счет полимеризации. Образуется мозаичное сочетание. На примере разных биогеоценозов можно показать, что такое их состояние всегда первично.

На следующей стадии развития можно наблюдать слияние

или олигомеризацию круговин в единый ковер. В нем теряется их индивидуальность.

На более старых глыбах можно наблюдать, как на лишайниковом ковре появляются мелкие подушечки литофильных мхов. Под ними процесс накопления органики и выветривания идет сильнее, и на однородном фоне возникают новые центры биогеоценотического давления. Они приносят новые элементы фауны. Почвенно-растительный покров и животное население здесь опять обретают мозаичность.

На самых старых глыбах ковры литофильных мхов заменяются ковром зеленых гипновых, а они в отдельных точках зарастают сосудистыми растениями. Картина повторяющегося исчезновения и возрождения мозаичности ритмически повторяется во времени.

Если фаза полимеризации — фаза увеличения видового разнообразия сообщества, то фаза олигомеризации — фаза пространственного и количественного его роста. В результате от стадии к стадии растут систематическое разнообразие и сложность экологического состава сообщества, и одновременно — устойчивость его функционирования при флуктуации условий.

Каждая стадия обеспечивает появление новой группы организмов. Стадия листоватых лишайников дает как бы волну древнейших насекомых — ногохвосток. Стадия литофильных мхов — волну панцирных клещей. Наконец, при развитии покрова сосудистых растений — волну дождевых червей и крупных личинок высших насекомых. Тенденции изменения биомасс этих групп лишь подтверждают цикличность перестроек, происходящих во времени. Качественные временные фазы чередуются с количественными.

Так в целом складывается хронологический ряд биоценозов — их цепная зависимость друг от друга во времени. Его главные черты: преемственность фаз и стадий, периодичность, выражающаяся в чередовании фаз поли- и олигомеризации, а также в синусоидальном ходе изменения численности отдельных групп и в постоянном возрождении мозаичности.

Теперь уместно задать вопрос: какое пространственное соподчинение биогеоценозов складывается в ходе их развития?

Оказывается, что хронологический ряд, построенный нами по изолированным вершинам глыб, на склонах последних разворачивается как пространственный, т. е. хронологический. Это и естественно, так как на вершинах скал развитие биогеоценозов обеспечивается исключительно за счет местной продукции и атмосферной нормы влаги. Оно идет поэтому медленно — в итоге начальные стадии существуют здесь долго. В нижних частях глыб развитие в значительной мере определяется приносом уже готового почвенного материала с вершин. В результате биогеоценозы последовательных временных стадий (прослеженных нами на вершинах глыб) на склонах глыб оказываются распо-

ложенными в пространственный ряд от вершины к подножию.

Учитывая это, а также то, что мхи, а особенно сосудистые растения, больше чем лишайники, задерживают опад окружающего леса, можно сказать, что, чем более развита биогеоэкологическая система, тем менее она автономна, тем более она зависит от других систем, лежащих выше по стоку и окружающих ее.

В отношении жизни на скалах можно сказать, что на большей части их поверхности она сразу проявляется не только в виде биогеоценозов, но и в виде их целых стоково-обменных серий, т. е. в виде миниатюрного биохимического ландшафта (по Польшову, 1956б), который последнее время принято именовать катеной (по Фагелеру, 1935). В данном случае лучше говорить о протокатене.

Эта миниатюрная протокатена представляет собою как бы целый биогеоэкологический конвейер. Его верхняя часть с господством лишайников — зона накопления фитомассы водорослей и грибов, а также зона начальных стадий высвобождения азота, главным образом из мицелия грибов, происходящего при питании ими ногохвосток. Эффективность деятельности этих низших насекомых очень велика, так как коэффициент дыхания у них в 8—10 раз выше, чем у дождевых червей. Их экскременты — своеобразные органо-минеральные агрегаты — на 70—80% составляют массу первичной почвы. Они очень легко скатываются вниз, образуя своеобразный сухой сток, дополняющий и без того интенсивный водный вынос. То и другое имеет, конечно, отрицательное значение для верхней части конвейера, но весьма положительное — для его нижних частей.

Средняя часть конвейера — зона накопления разнообразной органики и сдвига процессов ее разрушения в бактериальную сторону, о чем говорит, кроме прямых микробиологических данных, и обилие панцирных клещей.

Наконец, нижняя часть конвейера — зона развития бактериальных процессов на субстрате, собранном со всего каскада протокатены, и, что очень важно, — массового формирования крупных малотранспортабельных и очень водопрочных копрогенных почвенных агрегатов, образуемых дождевыми червями и личинками долгоножек. В результате здесь накапливаются окончательные продукты деятельности всех вышележащих протобиогеоценозов и именно здесь завершается процесс почвообразования. Из всего ряда именно этот биогеоценоз представляется наиболее ярко выраженной открытой системой. Здесь можно говорить о вторичном сгущении жизни, обеспечиваемом всем каскадом протокатены. В нем жизнедеятельность интенсивна и обратное влияние биологической составляющей «у» на геохимическую «х» делается преобладающим. Первичные биогеоценозы такого типа отделяют всю протокатену от развитых биогеоценозов, которые окружают скалы. Сами же развитые биогеоценозы, хотя они и могут возникать на изолированных от приноса вершинах

скал, в большинстве случаев являются порождением всей цепи протобиогеоценозов не только во времени, но и в пространстве.

Бросается в глаза подобие микрокатен большим катенам, начинающимся на вершинах возвышенностей или хребтов, где преобладает вынос (эллювиальный режим), продолжающимся на крутых склонах и на примыкающих к ним низких равнинах (с трансэллювиальным режимом) и заканчивающимся аккумулятивными ландшафтами вблизи водоемов¹. В этом ряду достаточно обширных ландшафтов особенно выделяются узкие полосы вдоль линий раздела последних. В геохимии подобные места выделяются под названием барьеров (Перельман, 1961; Тюрюканов, 1964). Внешне же они часто проявляются как барьеры биотические. Для них характерны сгущения животной жизни и признаки повышенной почвообразовательной активности других компонентов биогеоценозов. Здесь обратное влияние биотического «у» и «х», в отличие от обширных основных ландшафтов, делается преобладающим.

Если представить себе скалы расположенными в наиболее характерном для них месте на вершинах возвышенностей, то отмеченная в их нижней части зона сгущения жизни будет представлять собой для большой катены первый входной барьер, или барьер поступления, на котором в циркуляцию во всей катене вовлекаются новые вещества, поступающие из коренных пород (Стебаев, 1976).

Другой барьер поступления обнаруживается на противоположном, нижнем, конце катены, на границе наземного аккумулятивного ландшафта и водоема. Здесь у линии уреза воды также выявляется своеобразная зона сгущения жизни, состоящая главным образом из поверхностно-обитающих насекомых — сапрофагов и зоофагов. Они перерабатывают выбросы органической продукции озера и тем самым способствуют поступлению в аэральный круговорот веществ, временно депонированных стоком в водоеме. Этот процесс закрепляется роющей деятельностью муравьев, создающей гумусово-аккумулятивный горизонт.

Несмотря на чрезвычайно резкие различия систематического состава животного населения, оно здесь и на скалах по спектру жизненных форм² и ряду других признаков довольно сходно. В известной мере сходны и пространственно-временные стадии. Однако здесь мы избежим детального разбора этого явления и отошлем читателя к специальным работам (Стебаев, 1971а; Мордкович, 1973).

Два других барьера лежат внутри катены, между образующими ее основными ландшафтами, и могут быть названы барье-

¹ Вопрос о преемственности микро- и макрокатен пока остается открытым.

² Одна жизненная форма объединяет различные по происхождению виды с аналогичным комплексом приспособлений к деятельности в аналогичных ярусах биогеоценозов (Стебаев, 1970; Стебаева, 1970, Копанева, 1976).

рами перераспределения: между группой ландшафтов возвышенностей или гор, у их подножия, и низкой подгорной равниной — верхний барьер перераспределения — в нем осуществляются большой приток и медленный отток воды и несомых ею веществ; между низкой равниной и аккумулятивным приозерным ландшафтом. Здесь, с одной стороны, происходит подъем пресных вод, стекающих с гор и профильтровывающихся на большой глубине под низкой равниной, а с другой — засоленных грунтовых вод от подпора их скопления вблизи водоема; это нижний барьер перераспределения.

Для этих барьеров характерны особые зоны сгущения жизни. На обоих барьерах, а особенно на первом, наблюдаются резкие подъемы численности всех групп беспозвоночных, причем тем более резкие по сравнению с окружающими ландшафтами, чем более эти группы связаны с почвой, а следовательно, и непосредственно с подземными водами. Последнее обстоятельство, естественно, особенно характерно для нижнего барьера. В отличие от барьеров поступления здесь в обоих случаях наблюдается и резкий подъем видового разнообразия.

Характер животного населения зон сгущения жизни на барьерах перераспределения говорит о его повышенной биогеоценотической активности. Распределение насекомых в вертикальном разрезе травостоя, подстилки и почвы равномернее и стабильнее, чем в соседних биогеоценозах, так как обеспечивается полным набором и пропорциональным количественным соотношением представителей всех основных ярусных жизненных форм (фитофилы, геофилы, верхне- и нижнеподстилочные и почвенные и т. д.).

Здесь значительно более полными оказываются и спектры трофических групп беспозвоночных, обеспечивающих разные стадии деструкции органики. Важно, что группы жизненных и трофических форм оказываются состоящими из нескольких экологически различных видов, одни из которых более сухолюбивы, другие более влаголюбивы. Это обеспечивает устойчивое функционирование каждой группы на фоне флуктуирующих условий (Ляпунов, Стебаев, 1964).

Выясняется, что биогеоценотический эффект деятельности каждого экземпляра насекомого здесь может быть больше, чем в соседних биогеоценозах, и что, следовательно, сопоставление численности биомассы еще не полностью вскрывает биогеоценотическую сущность барьерных зон сгущения жизни. Оказывается, что, например, каждое гнездо муравьев-землероев за сутки здесь выбрасывает на поверхность гораздо больше почвенной массы, чем в соседних биогеоценозах. Особенно интересно, что экскременты одних и тех же видов саранчовых, являющихся важнейшими стимуляторами микробиотической деструкции фитомассы (Стебаев, 1968), здесь значительно более насыщены микрофлорой, чем в межбарьерных ландшафтах. При этом если

повышение количества бациллярных форм объясняется повышением их обилия в самой почве барьеров, то в отношении целлюлозоразрушающих форм и аммонификаторов это может быть объяснено только особым функциональным состоянием самих насекомых. Это же состояние в свою очередь, возможно, зависит не только от благоприятных климатических факторов, но и от большей, чем в соседних биогеоценозах, плотности популяций, т. е. от широко известного физиологического эффекта группы.

Это явление, но уже не в плане приспособления к среде, а в плане обратного влияния на нее, относится к той же категории модификации составляющих, важное значение которой было показано Ю. В. Титовым и Ф. Н. Семевским (1975).

Сказанное означает, что на барьерах перераспределения под влиянием непрерывного, но задерживающегося здесь, а потому доступного организмам притока веществ биогеоценозическая эффективность их жизнедеятельности резко возрастает. Это соответствует постулату Б. Я. Виленкина (1975) и означает, что обратное влияние биологического «у» на геохимический «х» также растет. Это происходит не только за счет увеличения численностей и биомасс, но и разнообразия биоты. Последнее соответствует высказанному там же положению Б. Я. Виленкина об «отходе от принципа треугольности» (по Молчанову, 1975) при возрастании разнообразия, а также за счет вышеописанных модификаций. Приток к барьерам флуктуирует, так как бассейны его обширны и разнообразны. Его положительные всплески фиксируются то одними, то другими элементами биоты и местами хорошо развитыми почвами, т. е. барьерной системой, обладающей повышенной буферностью, системой, работающей на уровне многолетних положительных максимумов (соответствует положению Т. Г. Гильманова, 1975). На такое значение флуктуаций обращал внимание А. А. Ляпунов в нашей совместной с ним публикации (Ляпунов, Стебаев, 1964).

Все это ведет к вторичному, уже биогенному, усилению первичного геохимического барьера на путях стока, а следовательно, — и к увеличению его влияния на подчиненные ландшафты. Таковы опосредованные биогеохимические эффекты.

Своеобразны и чисто биотические отношения между барьерами перераспределения и межбарьерными ландшафтами. Выяснено, что подавляющее большинство видов беспозвоночных, обитающих в барьерных зонах, встречается и в межбарьерных ландшафтах; при этом наибольшие их численности характерны именно для барьеров. Население межбарьерных ландшафтов складывается, наоборот, почти исключительно из видов, проникающих из барьерных. Таким образом, население первых полностью зависит от населения вторых (Стебаев, 1976).

Анализ внутрипопуляционной изменчивости саранчовых позволяет думать, что в зонах сгущения жизни на барьерах господствует мягкий отбор на разнообразие, в то время как в обшир-

ных межбарьерных зонах, а особенно в их климаксовых биогеоценозах, господствует жесткий стабилизирующий отбор. В целом сильное прямое и опосредованное геохимическое действие барьеров перераспределения вдоль по катене дополняется таким же биотическим. Однако главное значение биотических влияний — в том, что они пространственно действуют перпендикулярно стоково-геохимическим. Оказывается, видовой состав животного населения аналогичных барьерных ландшафтов соседних природных районов, т. е. параллельных катен, отличается значительно меньше, чем видовой состав животного населения барьеров и межбарьерных ландшафтов одной катены. Это и естественно, так как главный комплекс условий определяется на барьерах характером циркуляции грунтовых вод, сходным в разных районах. Это означает, что полосы, занятые однотипными барьерами и переходящие из одного климатического района в другой, представляют собой важнейшие экологические каналы популяционного обмена, направленного от одной параллельной катены к другой, т. е. поперек линий стокового вещественного обмена вдоль катен. Впрочем, это влияние может расцениваться также как своеобразный биотический сток, но направляемый уже не гравитацией, а силами внутреннего давления живого вещества.

Система поперечных стоку барьерных образований, в которых наблюдается максимальный отход от принципов треугольных систем уравнений (по Молчанову, 1975), дополняется системой узких биогеоценологических образований, вытянутых вдоль стока вниз по ложбинкам. В них этот отход по ряду признаков и причин выражен слабее. С учетом последних можно сказать, что в целом в системе параллельных катен складывается решетка малых по площади линейных биогеоценозов, представляющих зоны сгущения жизни и отличающихся повышенной биогеоценотической и, в частности, почвообразовательной активностью. Выполняя главную часть «биогеоценотической работы», осуществляемой на большой площади, и оказывая вышеописанное контролирующее или управляющее биотическое воздействие на межбарьерные (внутрирешеточные) биогеоценозы, эта маленькая по суммарной площади ее элементов решетка активных биогеоценозов определяет, на наш взгляд, стабильность и направленное развитие всей совокупности биогеоценозов целой группы катен. Судьба больших участков биогеоценотического покрова решается не усредненными показателями, искусственно «размазанными» по всей площади, а критическими барьерными ситуациями. Это, в частности, означает, что и охрана среды может зависеть от малых по площади и малозаметных на первый взгляд барьерных «биогеоценозов» решетки». Их выявление и сохранение — важнейшая задача.

Эта ситуация имеет далеко не частное значение. Она выявлялась в основном при изучении биологии почв в полупустынной,

степной, лесостепной, таежной и тундровой зонах. Ее элементы давно отмечались в растительном покрове А. В. Красновым (1888) и Г. Н. Высоцким (1962), а также в реках Ф. Д. Мордухай-Болтовским (1948). Наконец, подобную, но только очень большую решетку мы обнаруживаем в океане. Она также связана с движением водных масс в системе биологически активных зон у восточных (поступления глубинных масс) и западных берегов (подток и перераспределение биологически активных вод, движущихся от восточных берегов), а также в приэкваториальных и обратных приполярных течениях. Видимо, гигантскими аналогами межбарьерных биогеоценозов суши являются обширные, но малопродуктивные, т. н. халистатические, центральные области всех океанов, лежащие к северу и к югу от экватора.

Итак мы видим, что решетчатые системы возникают в сукцессиях очень рано и, по-видимому, повсеместны. Они могут быть разных размеров. Возникает задача строгого инвариантного описания принципов их строения.

Как бы то ни было, вся архитектурная система представит перед нами как чередование активных и пассивных биогеоценологических структур. Конечно, и активные, и пассивные биогеоценозы обладают большой устойчивостью, но природа ее различна. У первых она поддерживается постоянным приносом веществ с большой площади, т. е. как бы за счет «дани» вышележащих биогеоценозов. У вторых — это устойчивость бедности, т. е. постоянного низкого уровня продуктивности и изолированности барьерами как от положительных, так и от отрицательных нарушений обычного режима. Устойчивость первых носит стабильный открытый характер, а вторых — стационарный замкнутый. Естественно, что и для сукцессий, и для микроэволюционного процесса первые имеют творческое, а вторые — консервативное значение.

Принципы чередования активных и пассивных биогеоценологических образований проявляются не только в тех макро- и мегамасштабах, о которых шла речь, но и внутри любого элементарного биогеоценоза. Теперь речь идет о внутренней узловой и пространственно-функциональной организации такого биогеоценоза. В ней проявляются те самые биогеоценологические узлы или, точнее, узловые микроструктуры, которые, как мы видели на самых ранних этапах сукцессионного развития биогеоценоза вызываются к жизни даже одним экземпляром растения. Толчком к их образованию служат уже не геохимические причины («х»), а сами организмы («у»), вернее, их средообразующая деятельность. Участок преобразованной ими среды может быть назван биогенным экополем (ср. фитогенное поле, по А. А. Уранову, 1965). Здесь, по-видимому, должны вступать в силу, так сказать, обратнотреугольные системы уравниваний. Скопление разных видов в экополе объясняется склонностью их большинства к агрегации. В результате, средообразующий,

а за ним и биоценотический, в первую очередь почвообразовательный, эффект за короткое время в таком скоплении нарастает.

Инициаторами создания узла могут быть не только растения, но и животные, в том числе насекомые. Видимо, разные виды (вернее, их деятельность) обладают разной силой притяжения. В результате наиболее важные узлы складываются вокруг биогеоценотических доминантов (принцип, установленный еще И. Пачосским, 1917).

Мы рассмотрим биогеоценотические узлы, связанные в степи с крупными дерновинами злака чия и с гнездами лугового муравья, заменяющего здесь рыжего лесного (Стебаев и др., 1968; Стебаев, 1971). Поскольку у общественноорганизованных муравьев в первую очередь проявляются взаимодействия между видами, мы ограничимся пока только этой стороной дела.

Главная особенность узлов — это их сложное внутреннее строение, итог влияния на среду в центре поля и на соседних участках. Несмотря на различие избранных нами объектов, в этом отношении они очень сходны и потому могут быть охарактеризованы относительно инвариантно.

Зона кушения злака и само гнездо могут рассматриваться как центр узла. Сюда в первом случае по корням и по дорожкам муравьев — во втором стекается поток веществ с окружающего участка. Здесь — наибольшее скопление биомассы и мертвых остатков. Здесь наиболее ярко проявляется и почвообразовательный эффект: скопление гумуса, физическая структурированность почв, признаки большей промытости от солей под чием и карбонатности, особенно под муравейниками. Все это обеспечивает для самого организма-инициатора¹ и его спутников повышение стабильности условий, которая легко выявляется при измерениях температуры и влажности. Наконец, именно отсюда исходят влияние и управляющие воздействия на окружающую территорию.

Эта территория представляет собой как бы внешнее поле. В нем различимы концентрические зоны. Они прослежены при многочисленных исследованиях ризосферной микрофлоры почвы. Среди почвообитающих беспозвоночных сапрофаги-гумусообразователи тяготеют к центру, а хищники образуют как бы внешний обвод. Вокруг одного гнезда муравьев выделяются концентрические зоны «носильщиков», «скотоводов», ухаживающих за тлями, и внешняя зона «охотников». Наконец, по внешнему обводу охраняемой территории поселяются опять же в концентрической последовательности другие, менее крупные виды муравьев. Есть и дифференциация популяций. Так, у некоторых массовых видов низших насекомых (например, ного-

¹ В данном случае мы рассматриваем всю семью муравьев как один макробионт.

хвосток) взрослые формы концентрируются вблизи центра, а личинки — по периферии (Stebaeva, 1975).

Эта картина дополняется и радиальными структурами. Таковы относительно замкнутые и территориально отграниченные группы муравьев разных каст, действующие вдоль одной радиальной дорожки. Вокруг дерновин в разных по отношению к солнечной экспозиции секторах концентрируются разные виды почвообитающих насекомых.

Чрезвычайно существенно, что каждый узел окружен кольцевой, относительно безжизненной зоной, отделяющей его от другого такого же узла. Таковы хорошо выявленные нейтральные зоны между охраняемыми территориями разных гнезд одного вида муравья-доминанта и кольцевые зоны резкого снижения численности почвенных беспозвоночных, а также и микроорганизмов, прослеживающиеся на некотором удалении от дерновин злаков. Происхождение этих зон требует специального анализа, для которого здесь нет места, но значение их очевидно. Они изолируют каждый узел от соседних — таких же или инородных — и делают такие узлы относительно независимыми. При наложении результатов наблюдений в разные часы суток и сезона нейтральные зоны могут исчезать, но при сравнении этих данных отчетливо выявляются временные паузы, обеспечивающие тот же эффект изоляции при больших, но асинхронных пульсациях соседних узлов, связанных с экзо- и эндогенными суточными, погодными и сезонными ритмами. Так, к вечеру саранчовые, блуждавшие до того повсюду, концентрируются в дерновинах и именно здесь отлагают большую часть своих богатых микрофлорой и витаминами экскрементов. Ночью из-под дерновин выходят жуки-чернотелки, собирающие пищу вокруг, а днем также концентрирующие ее отходы под растениями. В разные часы суток расширяются охраняемые территории одних видов муравьев и сужаются других, занимающие места первых. Эта картина подобна пульсации нейтронных ансамблей в коре головного мозга (по А. Б. Когану, 1975). И в том и в другом случае сохраняется дискретность множественных однородных центров, обеспечивающих надежность функционирования всей системы. Проявляются и принципы комплементарности. Каждый тип узла соседствует всегда с более или менее определенными типами других, с иными свойствами. Эта зависимость основывается на прямых биотических, подчас сигнальных связях, как, например, у муравьев, или за счет средообразующей деятельности, например оттока влаги с соседнего участка с помощью сосущей силы корней. В целом складывается закономерно построенный узловый покров. В нем судьба круговорота, так же как и на катенах, решается не столько на всей площади, сколько в отдельных узлах или точечных сгущениях жизни (Стебаев, 1975б).

Представление об узлах появляется в разных областях эко-

логии. Наиболее полно оно выражено в идеях биогеоценотической синузии (Сукачев, 1964), доминантах Пачосского (1917), представлении о деталях геохимического ландшафта Б. Б. Полюнова (1956б) и особенно в идее В. Н. Беклемишева (1964) об индивидуальной консорции. Роль узлов как регуляторных центров фитоценоза, гарантирующих устойчивость последних, была сформулирована Пачосским (1917).

Таким образом, с самых ранних стадий развития биогеоценозов и на откосе одного камня, и на склоне хребта, и вокруг озер, и около кустиков трав складываются решетчато-мозаичные биогеоценотические системы, характеризующиеся постоянным чередованием активных и относительно пассивных структур, причем первые, занимая меньшую долю площади, играют ведущую роль как по доли совершающейся в них общей «биогеоценотической работы», так и по «управляющему воздействию» на господствующие по площади пассивные структуры. Общая причина образования и поддержания таких систем — закономерная циркуляция веществ с гравитационным стоком и в биогенных потоках разной физической природы. В этом и нужно видеть одну из основных закономерностей пространственной иерархии биогеоценозов, которая через ряд аппроксимаций еще ждет своего формулирования. Данное сообщение является одной из первых ее попыток.

Литература

- Беклемишев В. Н. Об общих принципах организации жизни.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1964, т. 69, вып. 2, с. 22—38.
- Виленкин Б. Я. Выступление в дискуссии по ведущей роли геохимии в некоторых биогеоценозах.— Информ. бюл. о работе II Всес. школы по математическому моделированию в биологии. Пушино, 1975, с. 32—33.
- Высоцкий Г. Н. Биологические, почвенные и фенологические наблюдения в Великом Андоле.— Избр. соч., т. I. М., Изд-во АН СССР, 1962, с. 159—247.
- Гильманов Т. Г. Выступление в дискуссии по ведущей роли геохимии в некоторых биогеоценозах.— Информ. бюл. о работе II Всес. школы по математическому моделированию в биологии. Пушино, 1975, с. 34—37.
- Животное население почв в безлесных биогеоценозах Алтае-Саянской горной системы.— Вопросы экологии. Новосибирск, 1968, т. 1, с. 1—30.
- Коган А. Б. Некоторые принципы и механизмы объединения нервных клеток в нервные центры.— Вести. ЛГУ. Сер. биол., 1975, вып. 3, № 15, с. 121—123.
- Копанева Л. М. Методические подходы к изучению жизненных форм саранчовых на примере подсемейства *Ordipodinae*. Зоол. журн., 1976, т. 55, № 5, с. 701—704.
- Краснов А. В. Опыт истории развития флоры южной части Восточного Тяньшаня.— Зап. имп. Рус. геогр. об-ва по общей геогр., 1888, т. 19, с. 1—412.
- Ляпунов А. А., Стебаев И. В. О биогеоценологическом уровне управления в рамках биосферы. Проблемы кибернетики, 1964, № 2, с. 134—152.
- Молчанов А. М. Ведущая роль геохимии в некоторых биогеоценозах. Информ. бюл. о работе II Всес. школы по математическому моделированию в биологии. Пушино, 1975, с. 30—31.
- Мордкович В. Г. Зоологическая характеристика примитивных почв в осушенных зонах соленых озер юга Сибири.— Зоол. журн., 1973, т. 43, № 9, с. 1321—1329.

- Мордухай-Болтовской Ф. Д.* Распределение бентоса в дельте Днепра.— Зоол. журн., 1948, т. 27, № 6, с. 421—434.
- Пачосский И. К.* Описание растительности Херсонской губернии. II. Степи. Херсон, Изд-во Одесского ун-та, 1917.
- Перельман А. И.* Геохимия ландшафта. М., Географгиз, 1961.
- Полынов Б. Б.* Первые стадии почвообразования на массивно-кристаллических породах.— Избр. труды. М., Изд-во АН СССР, 1956а, с. 394—407.
- Полынов Б. Б.* Учение о ландшафтах.— Избр. труды. М., 1956б, Изд-во АН СССР, с. 394—407.
- Стебаев И. В.* Изменение животного населения почв в ходе их развития на скалах и на рыхлых продуктах выветривания в лесо-луговых ландшафтах Южного Урала.— *Pedobiologia*, 1963, Bd 2, H. 4, с. 265—309.
- Стебаев И. В.* Характеристика надпочвенного и напочвенного зооимикробиотических комплексов степных ландшафтов Западной и Средней Сибири.— Зоол. журн., 1968, т. 47, вып. 5, 661—675.
- Стебаев И. В.* Жизненные формы и половой диморфизм саранчевых Тувы и Юго-Восточного Алтая.— Зоол. журн., 1970, т. 49, № 3, 325—338.
- Стебаев И. В.* Экологическое своеобразие и пространственная структура почвенно-зоологических комплексов каштановых и сопутствующих им почв гор юга Сибири. Автореф. дис. на соиск. ст. докт. биол. наук. М., 1971.
- Стебаев И. В.* Структура охраняемой территории и взаимодействие муравьев одного и разных видов.— Зоол. журн., 1971, т. 50, № 10, с. 1125—1132.
- Стебаев И. В.* Сукцессии и пространственная структура биогеоценозов в свете системной аппроксимации.— В кн.: Роль животных в функционировании экосистем. М., «Наука», 1975а, с. 167—169.
- Стебаев И. В.* О ячеистой пространственно-функциональной структуре механизмов интеграции биосистем.— Вестн. ЛГУ. Сер. биол., 1975б, вып. 3, № 15, с. 126—128.
- Стебаев И. В.*, 1976. Пространственная структура животного населения и биогеоценозов в стоково-геохимических сериях ландшафтов.— Зоол. журн., т. 55, вып. 2, с. 191—204.
- Стебаев И. В., Мордкович В. Г., Титлянова А. А., Волковинцер В. В., Павлова З. Ф., Стебаева С. К.* Животное население и узловая морфофункциональная структура биогеоценозов горно-котловинных степей юга Сибири.— Зоол. журн., 1967, т. 47, № 11, с. 1503—1620.
- Стебаева С. К.* Жизненные формы ногохвосток.— Зоол. журн., 1970, т. 49, № 10, с. 1437—1455.
- Сукачев В. Н.* Основные понятия лесной биогеоценологии.— В кн.: Основы лесной биогеоценологии. М., «Наука», 1969, с. 5—49.
- Титов Ю. В., Семевский Ф. Н.* 1975. Выступление на дискуссии по ведущей роли геохимии в некоторых биогеоценозах.— Информ. бюл. о работе II Всес. школы по математическому моделированию в биологии. Пушкино, 1975, с. 34—35.
- Тюрюканов А. Н.* Ландшафтно-геохимические барьеры и их роль в миграции химических элементов географической оболочки Земли.— Изв. Всес. геогр. об-ва, 1964, т. 96, № 4, с. 82—96.
- Уранов А. А.* Фитогенное поле.— В кн.: Проблемы современной ботаники, т. I. М., «Наука», 1965.
- Фагелер П.* Основы учения о почвах субтропических и тропических стран. М., 1935.
- Экологическая структура населения почвообитающих животных Алтая. Вопросы экологии, 1973, № 2, 222 с.
- Stebaeva S. K.* Phytogenic microstructure of Colembola associations in steppes and forestes of Sibiria.— Proc. 5th International Colloquium on Soil Zoology, Prague, 1973. Prague, 1975, p. 77—84.

ОСОБЕННОСТИ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ ТРАВЯНЫХ ЭКОСИСТЕМ В СРАВНЕНИИ С ЛЕСНЫМИ И ПУСТЫННЫМИ

Н. И. Базилевич

(Почвенный институт им. В. В. Докучаева, Москва)

А. А. Титлянова

(Институт почвоведения и агрохимии Сибирского отделения
АН СССР, Новосибирск)

Для того чтобы подойти к математическому моделированию обменных процессов в таких сложных природных объектах, какой является экосистема, необходимо составить ясное представление о ее структуре, т. е. об основных взаимодействующих компонентах и связях между ними.

Принято считать, что основным процессом в экосистеме является процесс обмена веществом и энергией. Применяя системный подход (Ляпунов, 1970; Ляпунов, Титлянова, 1971; Van Dupe, 1970), мы рассматриваем экосистему как совокупность блоков и связывающих их потоков, обеспечивающих перенос вещества и энергии между блоками. В блоках сосредоточены запасы вещества и энергии, которые измеряются в весовых или энергетических единицах на единицу площади. Каждый поток обеспечивается определенными процессами. Каждый процесс характеризуется своей интенсивностью (I). Интенсивность потока равна сумме интенсивностей формирующих его процессов и измеряется количеством вещества или энергии, переносимыми из блока в блок за единицу времени на единице площади.

В настоящей работе под структурой экосистемы будем понимать совокупность блоков и связывающих их потоков внутри экосистемы, а также входных и выходных (по отношению к экосистеме) потоков. Под состоянием экосистемы в момент времени t понимается ее структура с соответствующими значениями запасов вещества и энергии и интенсивностей потоков. Функционирование экосистемы есть изменение ее состояния с течением времени.

В соответствии со стадией эволюционного развития экосистемы различаются типами функционирования. Можно выделить периодический и переходный типы функционирования. Периодический тип характеризуется тем, что интенсивности потоков и запасы веществ в блоках изменяются периодически (например, по сезонам года), оставаясь в среднем постоянными от года к году. Это позволяет условно считать периодическое функционирование стационарным. Наиболее близки к стацио-

нарному состоянию климаксовые экосистемы на плакорах. Переходное функционирование присуще экосистемам, переходящим от одного режима функционирования к другому (например, от болота к лугу или от луга к степи — климаксовой экосистеме). При этом интенсивности входных и выходных потоков и запасы веществ в блоках будут изменяться. При переходном типе функционирования могут иметь место случаи, когда отдельные подсистемы экосистемы уже вышли на стационарное функционирование, а другие еще находятся в переходном режиме, что обусловлено разным характерным временем различных процессов и всей совокупности обменных процессов экосистемы.

В дальнейшем мы используем материалы исследований, проведенных в рамках МБП.

На основании анализа структуры, запасов веществ в блоках, интенсивностей важнейших потоков, типов функционирования нами делается попытка показать отличия различных травяных экосистем умеренной зоны северного полушария между собой и отличия их в целом от других типов экосистем, например лесных и пустынных (полукустарничковых, кустарниковых).

Рассматриваемые материалы отражают характер накопления химических веществ в блоках различных экосистем в зависимости от интенсивностей важнейших биотических обменных процессов, обуславливающих формирование первичной продукции. На основании этих данных возможно построение функциональных — балансовых моделей для подсистемы «Атмосфера — Растение — Почва», что является первым и необходимым шагом для математического моделирования природных экосистем.

Запасы химических элементов в блоках травяных экосистем

Травяные экосистемы сгруппированы нами в зависимости от степени и характера увлажнения в три группы: I — степи и прерии, II — луга, III — травяные болота¹ с разделением групп на подгруппы по тому же принципу, а II группы — дополнительно по степени галофитизма.

В экосистемах рассматриваются следующие блоки: *G* — зеленая фитомасса, *R* — живые подземные органы (в дальнейшем для краткости называемые корни), *D* — ветошь, *L* — подстилка, *V* — мертвые подземные остатки, *Sl* — почва, *S* — субблоками, *Slh* — гумус почвы, *Slr* — резерв элементов питания, *W* — грунтовые воды. Органическое вещество дано в углеводе. Содержание *C* принято равным 40% органического вещества *G*; 45% *R*, *V*, *D*, *L*, 57% *Slh*. Кроме углевода рассматриваются запасы азота и сумма минеральных элементов *M* (*Si*, *K*, *Ca*, *Mg*, *Al*, *Fe*, *Mn*, *P*, *Ti*, *S*, *Na*, *Cl*, в форме элементов),

¹ Здесь рассматриваются только травяные обсыхающие болота.

Таблица 1

Запасы химических веществ в блоках экосистем степей и прерий (в г/м²)

Блок	Химический элемент	Степь (СССР)								Прерия (Канада) низкотравная
		луговая		настоящая		солонцеватая	сухая			
		Русская равнина	Западная Сибирь	Западная Сибирь	Восточная Сибирь		Русская равнина	Западная Сибирь		
						1.1			1.2	
G	C	120,0	300,0	93,0	161,0	48,0	70,0	80,0	56,0	49,0
	N	5,0	40,0	4,3	6,0	2,0	2,4	2,5	1,6	1,6
	M	19,0	21,2	10,6	12,0	5,8	9,0	8,0	5,3	5,4
R	C	410,0	Не опр.	515,0	Не опр.	670,0	700,0	Не опр.	Не опр.	Не опр.
	N	11,0	»	10,4	»	8,7	12,4	»	»	»
	M	33,0	»	65,0	»	56,2	50,0	»	»	»
V	C	600,0	»	352,0	»	1100,0	410,0	»	»	»
	N	16,0	»	7,0	»	25,0	7,3	»	»	»
	M	48,0	»	45,0	»	162,0	30,0	»	»	»
R+V	C	1010,0	600,0	867,0	910,0	1770,0	1100,0	900,0	380,0	1100,0
	N	27,0	16,2	17,4	17,1	33,7	19,7	25,0	8,6	19,2
	M	81,0	47,4	110,0	69,5	218,2	80,0	63,7	19,0	39,0
D	C	100,0	243,0	72,0	126,0	76,0	73,0	58,5	30,0	164,0
	N	4,0	6,2	1,8	2,2	0,5	1,7	0,7	0,7	4,3
	M	17,0	18,6	10,0	5,2	7,0	11,5	3,8	1,6	34,6
L	C	130,0	396,0	74,2	170,0	88,0	44,0	90,0	60,0	95,0
	N	3,0	12,9	3,2	5,0	0,6	1,7	1,6	1,8	3,6
	M	14,0	43,1	10,5	17,2	8,0	10,0	7,8	4,5	29,5
SI, слой 1 м	C — 10 ³	34,5	28,6	13,5	20,3	11,0	11,5	15,0	6,6	Не опр.
	N — 10 ³	2,9	2,9	1,6	2,0	0,9	1,4	1,7	0,7	»
	S — 10 ³	0,3	0,3	0,5	0,4	0,5	2,3	0,4	0,6	»
	m — 10 ³	8,5	10,0	9,0	9,0	7,5	15,0	9,0	7,0	»

Характеристика площадок

1.1. Разнотравно-злаковая луговая степь (*Bromus riparius*, *B. inermis*, *Koeleria gracillis*, *Stipa Ioannis*, *Calamagrostis epigeios*, *Carex humilis*, *Medicago falcata*, *Filipendula hexapetala*, *Falcaria sioides* и др.). Черноземы типичные тяжелосуглинистые. Осадки 687 мм. Среднегодовая температура $+5,5^{\circ}$, июля $+19,5$, января $-9,1^{\circ}$. Режим заповедный, целина. СССР, Курская обл., Стрелецкая степь (Базилевич, 1962; Ресурсы биосферы, 1975).

1.2. Разнотравно-злаковая луговая степь (*Stipa capillata*, *St. rubens*, *Festuca sulcata*, *Filipendula hexapetala*, *Thymus Marschalianus* и др.). Черноземы выщелоченные суглинистые. Осадки 480 мм. Среднегодовая температура -1° , июля $+19,2$, января -19° . Режим заповедный, целина. СССР, Новосибирская обл., Приобское плато (Basilevich, 1970).

1.3. Разнотравно-злаковая луговая степь (*Phleum phleoides*, *Poa angustifolia*, *Calamagrostis epigeios*, *Filipendula hexapetala*, *Libanotis sibirica*, *Fragaria viridis*, *Medicago falcata*, *Vicia cracca*). Вершина гривы. Черноземы обыкновенные суглинистые. Осадки 438 мм. Среднегодовая температура $-0,5^{\circ}$, июля $+18,7$, января $-20,5^{\circ}$. Режим заповедный, очень старая залежь. СССР, Новосибирская обл., стационар «Карачи», площадка 12 (Вагина, Шатохина, 1971; Структура, функционирование и эволюция систем биогеоценозов Барабы, 1974; Ресурсы биосферы, 1975).

1.4. Разнотравно-типчаково-ковыльная степь (*Stipa capillata*, *St. rubens*, *Festuca sulcata*, *Koeleria gracilis*, *Peucedanum morissonii*, *Fragaria viridis*, *Medicago falcata* и др.). Черноземы обыкновенные, суглинистые. Осадки 370 мм. Среднегодовая температура $+0,8^{\circ}$, июля $+19,6$; января -10° . Режим заповедный, целина. СССР, Алтайский край, Приобское плато (Базилевич, 1962).

1.5. Тырсово-пижмовая степь (*Stipa baicalensis*, *Tanacetum Sibirica*, *Clematis hexapetala*, *Serratula celtauroides*, *Carex pediformis*, *Potentilla leucophylla*, *P. verticillaris*). Черноземы легкосуглинистые. Осадки 320 мм. Среднегодовая температура $-3,2^{\circ}$, июля $+18,5$, января -25° . Режим заповедный, межгорная котловина. СССР. Читинская обл., Забайкалье (рассчитано по Дружининой, 1973; Снытко, 1970).

1.6. Разнотравно-пырейно-типчаковая солонцеватая степь (*Festuca pseudovina*, *Agropyron repens*, *Artemisia glauca*, *Galatella biflora*). Древний приозерный вал. Осадки 438 мм. Среднегодовая температура $-0,5^{\circ}$, июля $+18,7$, января $-20,5^{\circ}$. Режим заповедный, целина. СССР, Новосибирская обл., «Карачи» (площадка 31) (Вагина, Шатохина, 1971; Структура, функционирование и эволюция системы биогеоценозов Барабы, 1974; Ресурсы биосферы, 1975).

1.7. Типчаково-ковыльная сухая степь (*Stipa ucrainica*, *Festuca sulcata*, *Galium verum*, *Falcaria sioides*, *Linosyris villosa*, *Medicago falcata*). Черноземы южные тяжелосуглинистые. Осадки 380 мм. Среднегодовая температура $+6^{\circ}$, июля $+22$, января -1° . Режим заповедный, целина. СССР, Херсонская обл., Аскания-Нова (Базилевич, 1962).

1.8. Полынно-ковыльно-типчаковая сухая степь (*Festuca sulcata*, *Stipa capillata*, *St. Lessingiana*, *Artemisia frigida*, *A. glauca*). Каштановые легкосуглинистые почвы. Осадки 250 мм. Среднегодовая температура $+0,5^{\circ}$, июля $+21$, января $-18,5^{\circ}$. Режим заповедный, целина. СССР, Алтайский край (Базилевич, 1962).

2.1. Низкотравная прерия (*Agropyron dasystachyum*, *A. smithii*, *Carex eleocharis*, *Artemisia frigida*, *Koeleria cristata* и др.). Бурая степная глинистая почва (Weakly developed brown soil of the sceptre association). Осадки 386 мм. Среднегодовая температура +3,6°, июля +18°, января —10°. Режим заповедный, целина. Канада, Саскачеван (Matador project, N 36, 1973, N 62, 1974; excerpt from final reports, 1973).

подразделяемая на S-совокупность элементов, входящих в состав легкорастворимых солей (Cl, S, Mg, Ca, K, C, HCO_3 и CO_3) и m-совокупность элементов, входящих в состав подвижных соединений—ионных, молекулярных, коллоидных, адсорбированных, взвесей (Si, Fe, Al, Mn, Ti, Mg, Ca, P, K, Na—в форме элементов).

Запас зеленой фитомассы (G) в период наибольшего развития травостоя лимитируется влагой. Величина $G_{\max}$ падает от болот к лугам, затем к галофитным лугам и далее к степям и прериям. Значения $G_{\max}$ меньше среднего характерны для сухих, экстраконтинентальных (Восточная Сибирь), солонцеватых, псаммофитных степей и низкотравных прерий (табл. 1—3)¹. Засоление, вызывающее токсикоз и физиологическую засуху, действует подобно недостатку влаги. Амплитуда отклонений величины $G_{\max}$ от среднего внутри групп — наибольшая в степях и прериях, наименьшая — в обсыхающих болотах. Это явление обусловлено тем, что экосистемы лугов и болот, помимо атмосферных осадков, получают дополнительную влагу за счет вод поверхностного стока, грунтовых или паводковых вод. Климатические экосистемы степей и прерий существуют только за счет атмосферного увлажнения, которое резко различно и зависит от пространственной изменчивости гидротермических (общеклиматических) условий.

Запас живых корней (R) — наиболее стабильная величина. Она мало меняется в разных группах травяных экосистем — минимум (галофитные луга) отличается от максимума (обсыхающие болота) всего в 1,5 раза. Величина R сравнительно слабо варьирует внутри каждой группы. Постоянное сохранение определенного запаса живой фитомассы в почве необходимо травяному сообществу с ежегодно отмирающей надземной фитомассой. В экосистеме блок R несет сохраняющие функции. Запас R минимален в экосистемах с оптимальными условиями почвенной среды. В случае любого лимитирования (недостаток влаги, кислорода, питательных элементов) или ингибирования (засоление, солонцеватость) роста и развития растений запас R возрастает. Он тем больший, чем сильнее выражен лимит (табл. 4). Это увеличение не беспредельно и ограничено количеством углеводов, которое транслоцируется из G в R . Если это количество меньше необходимого для дыхания

¹ В табл. 1—3 приведены или средние многолетние запасы веществ в блоках, установленные по динамическим учетам, или данные одноразовых учетов; для блока G всюду приведены максимальные запасы веществ $G_{\max}$.

Таблица 2

Запасы химических веществ в блоках луговых и болотных экосистем (в г/м²)

Блок	Химический элемент	Луг						
		остепненный			мезофитный			
		заливной	суходольный		заливной	суходольный		
		Чехословакия	СССР, Русская равнина	Западная Сибирь	Чехословакия	СССР, Русская равнина	ФРГ	Япония
		3.1	3.2	3.3	4.1	4.2	4.3	4.4
G	C	100,0	132,0	132,0	160,0	220,0	94,0	218,0
	N	4,1	8,5	7,5	4,4	4,4	5,0	3,8
	M	5,6 ¹	18,7	14,0	11,3 ¹	16,5	12,7	19,8
R	C	Не опр.	Не опр.	Не опр.	Не опр.	Не опр.	Не опр.	Не опр.
	N	»	»	»	»	»	»	»
	M	»	»	»	»	»	»	»
V	C	»	»	»	»	»	»	»
	N	»	»	»	»	»	»	»
	M	»	»	»	»	»	»	»
R+V	C	935,0	880,0	360,0	550,0	820,0	425,0	531,0
	N	16,6	54,0	10,6	14,5	10,9	11,2	2,9
	M	28,2	112,0	24,6	38,0	49,8	Не опр.	68,3
D	C	Не опр.	Не опр.	72,0	Не опр.	Не опр.	»	Не опр.
	N	»	»	2,4	»	»	»	»
	M	»	»	8,5	»	»	»	»
L	C	»	40,0	370,0	»	»	42,5	462,5
	N	»	Не опр.	12,0	»	»	Не опр.	Не опр.
	M	»	»	50,6	»	»	»	»
D+L	C	60,0	»	442,0	48,0	340,0	»	»
	N	1,6	»	14,6	1,7	13,7	»	»
	M	1,5	»	59,1	1,6	21,8	»	»
Sl	C-10 ³	Не опр.	33,4	38,4	Не опр.	7,0	»	»
	N-10 ³	»	2,9	3,3	»	0,7	»	»
	S-10 ³	»	0,8	0,5	»	0,2	»	»
	m-10 ³	»	10,0	10,0	»	10,0	»	»
	W	»	11,0	9,0	»	20,0	»	»
W	C-10 ³	»	11,0	9,0	»	20,0	»	»
	N-10 ³	»	0,6	0,5	»	1,0	»	»
	S-10 ³	»	219,0	200,0	»	30,0	»	»
	m-10 ³	»	6,0	24,0	»	12,0	»	»

Здесь и ниже в этой колонке Si, Al, Fe, Mn, Ti, Cl, S не учитывались.

Луг										Болото травяное
мезо-галофитный			галофитный				гигро- фитный	гигро- гало- фитный		
суходольный			сухо- доль- ный	заливной	марш		залив- ной	марш	заливное	
СССР, Русская равнина	Западная Сибирь		СССР, Западная Сибирь		Нидерланды		Чехо- слава- кия	Нидер- ланды	СССР, Западная Сибирь	
5.1	5.2	5.3	6.1	6.2	6.3	6.4	7.1	8.1	9.1	
8,0	95,0	14,0	69,0	24,0	175,0	162,0	416,0	121,0	118,0	
4,5	5,2	5,0	2,1	1,5	7,3	7,7	7,8	4,6	3,3	
10,3	22,5	8,8	8,5	47,7	61,3	43,2	24,0 ¹	33,5	14,8	
Не опр.	670,0	Не опр.	475,0	Не опр.	Не опр.	Не опр.	Не опр.	Не опр.	1400,0	
»	18,4	»	8,2	»	»	»	»	»	27,5	
»	95,0	»	87,0	»	»	»	»	»	98,0	
»	260,0	»	215,0	»	»	»	»	»	3600,0	
»	7,1	»	3,7	»	»	»	»	»	210,0	
»	39,0	»	39,0	»	»	»	»	»	257,0	
132,0	93,0	126,0	69,0	180,0	1135,0	»	1310,0	815,0	5000,0	
83,0	25,5	43,2	11,9	1,6	Не опр.	»	39,0	Не опр.	227,5	
225,0	134,0	117,0	126,0	34,2	»	»	35,8	»	355,0	
Не опр.	82,4	121,0	67,0	52,0	104,0	42,5	Не опр.	64,5	121,0	
»	1,8	5,5	1,7	1,2	Не опр.	Не опр.	»	Не опр.	2,2	
»	11,0	16,7	5,0	59,0	»	»	»	»	13,5	
25,0	86,4	290,0	51,0	60,0	»	»	»	»	300,0	
Не опр.	3,8	1,3	1,7	1,0	»	»	»	»	13,4	
»	14,3	38,1	4,0	59,0	»	»	»	»	34,5	
»	168,8	410,0	118,0	112,0	»	»	115,0	»	420,0	
»	5,6	15,8	3,4	2,2	»	»	3,0	»	15,6	
»	25,3	54,8	9,0	169,0	»	»	3,9	»	48,0	
20,6	11,9	22,6	10,5	1,1	»	»	Не опр.	»	17,0	
2,1	1,4	1,9	1,2	0,1	»	»	»	»	2,3	
2,3	1,0	1,6	2,1	25,0	»	»	»	»	0,7	
15,0	10,0	15,0	15,0	12,0	»	»	»	»	16,0	
12,0	12,0	12,0	24,0	4,0	»	»	»	»	18,0	
0,6	0,6	0,6	1,2	0,2	»	»	»	»	0,9	
750,0	300,0	370,0	2700,0	2700,0	»	»	»	»	1500	
10,0	15,0	25,0	50,0	100,0	»	»	»	»	30,0	

R , запас R неизбежно будет уменьшаться. Таким образом, в конечном итоге запас R регулируется запасом G .

Величина $R/G_{\max}$ наименьшая в обсыхающих травяных болотах — 2,9 поднимается до 3,7 в остепненных, мезофитных, мезогалофитных и гигрофитных лугах и до 4,3 — в галофитных лугах и возрастает до 6,0 в степях и прериях.

Характеристика площадок

3.1. Заливной луг (*Serratuleto-Festucetum commutatae*; *Festuca sulcata*, *Anthoxanthum odoratum*, *Serratula tinctoria*, *Colchicum autumnale*, *Lathyrus pratensis*, *Fragaria vesca*). Луговые почвы. Осадки 585 мм. Среднегодовая температура +9,5°, июля +19,2, января —1,5°. Пойма, сенокос. Чехословакия, Моравия (Petric, 1972; Jakrlava, 1972).

3.2. Разнотравно-костровый луг (*Bromus riparius*, *Poa angustifolia* *Festuca sulcata*, *Potentilla humifusa*, *Salvia pratensis*). Черноземно-луговые слабосолончаковые почвы, глинистые. Осадки 457 мм. Среднегодовая температура +5°, июля +20,6, января —10,4°. Плоское междуречье; грунтовые воды 0,5—2,2 м. Режим заповедный. СССР, Тамбовская обл., Окско-Донская низменность (Ресурсы биосферы, 1975).

3.3. Разнотравно-бобово-вейниковый луг (*Calamagrostis epigeios*, *Poa angustifolia*, *P. pratensis*, *Agropyron repens*, *Koeleria gracilis*, *Phleum phleoides*, *Bromus inermis*, *Lathyrus pratensis*, *Vicia cracca*, *Fragaria viridis*, *Filipendula hexapetala*). Луговочерноземные тяжелосуглинистые почвы. Осадки 380 мм. Среднегодовая температура —1°, июля +19, января —20,0°. Плоское междуречье; грунтовые воды 2,5—3,5 м. Режим заповедный, целина. СССР, Новосибирская обл. (Bazilevich, 1970).

4.1. Заливной луг (*Gratiola officinalis*, *Carex praecox-suzae* subsp., *Alopecurus pratensis*, *Carex praecox-suzae*, *Gratiola officinalis*, *Sanguisorba officinalis*, *Lathyrus pratensis*, *Vicia cracca*). Луговые почвы, пойма. Осадки 585 мм. Среднегодовая температура +9,5°, июля +19,8, января —1,5°. Грунтовые воды 0—1,6 м. Сенокос. Чехословакия (Petric, 1972; Jakrlava, 1972).

4.2. Разнотравно-злаковый луг (*Agrostis tenuis* + *Alchemilla monticola*). Дерново-подзолистые глееватые почвы. Шлейф пологого склона; грунтовые воды 2,0 м. Осадки 525 мм. Среднегодовая температура +4°, июля +17,5, января —6°. Режим заповедный. СССР, Ленинградская обл. (Игнатенко, Кириллова, 1970; Друзина, 1972; Мирошниченко, 1973).

4.3. Разнотравно-злаковый луг (*Festuca rubra*, *Anthoxanthum odoratum*, *Trifolium pratense*). Осадки 1100 мм. Среднегодовая температура +6,5°, июля +16, января —3°. Сенокос. ФРГ, Solling плато (Speidel, 1973).

4.4. Разнотравный вторичный луг (*Miscanthus sinensis*, *Pteridium aquilinum* и др.). Осадки 2335 мм. Среднегодовая температура +9,8°, июля +23, января —2°. Сенокос. Предгорья. Япония (Koike & oth., 1973; Yamane, Sato, 1973).

5.1. Полынно-типчакковый солонцеватый луг (*Festuca sulcata*, *Artemisia monogyna*, *Limonium tomentellum*, *Artiplex litoralis*). Солонцы корковые луговые глинистые. Блюдцеобразное понижение на плоском междуречье; грунтовые воды 1,7—2,3 м. Осадки 457 мм. Среднегодовая температура +5°, июля +20,6, января —10,4°. Режим заповедный, целина. СССР, Тамбовская обл., Окско-Донская низменность (Ресурсы биосферы, 1975).

5.2. Разнотравно-бобово-вейниковый луг (*Calamagrostis epigeios*, *Vicia cracca*, *Artemisia rupestris*, *Medicago falcata*). Черноземно-луговые солонцевато-солончаковые тяжелосуглинистые почвы. Шлейф склона древнего приозерного вала; грунтовые воды 2,0—2,5 м. Площадка 33. Осадки 438 мм. Среднегодовая температура —0,5°, июля +18,7, января —20,5°. Режим заповедный, целина. СССР, Новосибирская обл., стационар «Карачи» (Вагина, Шатохина, 1971; Титлянова, 1971; Структура, функционирование и эволюция системы биогеоценозов Барабы, 1974; Ресурсы биосферы, 1975).

5.3. Разнотравно-вейниковый солонцеватый луг (*Calamagrostis epigeios*, *Agropyron repens*, *Poa pratensis*, *Festuca ovina*, *Phleum phleoides*, *Galium verum*, *Galatella biflora*). Солонцы среднестолбчатые луговые тяжелосуглинистые. Склоны недренированных междуречий; грунтовые воды 2,5—3,0 м. Осадки 380 мм. Среднегодовая температура —1°, июля +19, января —20°. Режим заповедный, целина. СССР, Новосибирская обл. (Bazilevich, 1970).

6.1. Солончаковый бескильничевый луг (*Puccinellia tenuifolia*, *P. distans*, *Saussurea salsa*). Солонцы корковые луговые тяжелосуглинистые. Низкие приозерные террасы, грунтовые воды 2,0—2,5 м, площадка 34. Осадки 438 мм. Среднегодовая температура —0,5°, июля +18,7, января —20,5°. Режим заповедный, целина. СССР, Новосибирская область, стационар «Карачи» (Вагина, Шатохина, 1971; Структура, функционирование и эволюция системы биогеоценозов Барабы, 1974; Ресурсы биосферы, 1975).

6.2. Солончаковый сочно-солянковый луг (*Salicornia europaea*, *Suaeda maritima*). Солончаки луговые. Приозерные поймы, грунтовые воды 0,5—1,0 м. Осадки 300 мм. Среднегодовая температура 0°, июля +19, января —18°. Режим заповедный, целина. СССР, Омская обл. (Bazilevich, 1970).

6.3. Солончаковый луг *Plantagine-Limonietum* (*Plantago maritima*, *Limonium vulgare*, *Triglochin maritima*). Приморские марши. Осадки 760 мм. Среднегодовая температура +9,5°, июля +22,7, января —0,3°. Нидерланды (Ketner, 1972).

6.4. Солончаковый луг (*Puccinellietum maritimae*, *Puccinellia maritima*, *Plantago maritima*, *Salicornia europaea* и др. Осадки 760 мм. Среднегодовая температура +9,5°, июля +22,7, января —0,3°. Приморские марши. Нидерланды (Ketner, 1972).

7.1. Заливной луг (*Glycerietum maximae*; *Glyceria maxima*, *Phalaris arundinacea*, *Carex gracilis* и др.). Лугово-болотные почвы. Пойма. Осадки 585 мм. Среднегодовая температура +9,5°, июля +19,8, января —1,5°. Редкое сенокосение. Чехословакия. Моравия (Petric, 1972; Jakrlava, 1972).

8.1. Солончаковый луг (*Juncocaricetum exensaesubass*; *Juncus gerardii*, *Scirpus rufus*, *Carex extensa*, *Triglochin maritima*). Приморские марши. Осадки 760 мм. Среднегодовая температура +9,5°, июля +22,7, января —0,3°. Нидерланды (Ketner, 1972).

9.1. Травяное болото, осоково-вейниковое обсыхающее (*Calamagrostis neglecta*, *Scolochloa festucacea*, *Carex gracilis*). Торфяно-болотные глеевые почвы. Приозерная пойма; грунтовые воды 0—3,0 м. Осадки 438 мм. Среднегодовая температура —0,5°, июля +18,7, января —20,5°. Режим заповедный, целина. СССР, Новосибирская область, стационар «Карачи» (Вагина, Шатохина, 1971; Структура, функционирование и эволюция системы биогеоценозов Барабы, 1974; Ресурсы биосферы, 1975).

Таблица 3

Некоторые данные запасов химических веществ в блоках травяных экосистем (в г/м²)

[illegible]

Характеристика площадок

1.40. Разнотравно-злаковая степь (*Festuca sulcata*, *Poa angustifolia*, *P. bulbosa*, *Agropyron intermedium*, *Stipa Lessingiana*, *Salvia nutans*, *Artemisia austriaca*, *Medicago romanica*). Черноземы обыкновенные тяжелосуглинистые. Целина. Осадки 380 мм. Среднегодовая температура +7,5°, июля +20, января —5°. СССР, Украина (Золотин, Казанская, Ходашова, Утехин, 1976).

1.9. Степи псаммофитные (*Festucatum vaginatum*, *F. wagneri* и др.). Песчаные степные почвы. Осадки 650 мм. Среднегодовая температура +9,0°, июля +20, января —4°. Большая Венгерская низменность. Венгрия (Simon, Kovacs — Lang, 1972).

2.2. Прерия низкотравная (*Boutelina gracilis* и др.). Осадки 380 мм. Среднегодовая температура +6°, июля +20, января —3,2°. США, штат Колорадо (Singh, Coleman, 1973).

2.3. Прерия. США. *Stipa spartea*, *Poa pratensis*, *Andropogon gerardi* (Ovington, Lawrence, 1967).

2.4. Прерия высокотравная (*Andropogon gerardi*, *A. scoparius* и др.). Целина. Осадки 520 мм. Среднегодовая температура +7,8, июля +24, января —2°. США, штат Миссури (Dahlman, Kucera, 1965; Kucera, Dahlman, 1967).

3.4. Остепненный луг (*Festuca pseudovina*, *Calamagrostis epigeios*, *Poa angustifolia*, *Stipa Ioannis*, *Medicago falcata*, *Filipendula hexapetala*, *Artemisia latifolia*). Склон древнего приозерного вала. Солонцы глубокостолбчатые; грунтовые воды 2,5 м. Площадка 32. Осадки 438 мм. Среднегодовая температура —0,5°, июля +18, января —20,5°. Режим заповедный, целина. СССР, Новосибирская обл., стационар «Карачи» (Вагина, Шатохина, 1971).

4.00. Луг заливной. Пойма. Осадки 560 мм. Среднегодовая температура +3,6°, июля +19, января —12°. СССР, Горьковская обл. (Демин, 1970).

4.0. Луг длительно-заливной. Пойма. Осадки 560 мм. Среднегодовая температура 3,6°, июля +19, января —12°. СССР, Горьковская обл. (Демин, 1970).

5.4. Мезогалофитный луг (*Artemisia maritima*, *Festuca pseudovina*).

Осадки 620 мм. Среднегодовая температура +10°, июля +21, января —2°. Венгрия (Precsenyi, 1970; Zolyomi, Precsenyi, 1970).

5.5. Мезогалофитный луг (*Peucedanum officinale*, *Limonium gmelini*, *Aster punctatis*, *Alopecurus pratensis*). Осадки 620 мм. Среднегодовая температура +9°, июля +20, января —3°. Венгрия (Precsenyi, 1970; Zolyomi, Precsenyi, 1970).

7.2. Луга затопляемые (*Agropyron repens*, *Bromus inermis*, *Calamagrostis epigeios* и др.). Лиманы. Солоди лиманные. Осадки 280 мм. Среднегодовая температура +9°, июля +25, января —10°. Целина. Сенокос. Прикаспийская равнина. СССР (Грищенко, 1972).

7.3. Луг затопляемый (*Agropyron repens*, *Poa pratensis*, *P. polustris*, *Phragmites communis*, *Artemisia pontica*). Торфянисто-болотные осолоделые почвы, площадка 117. Осадки 438 мм. Среднегодовая температура —0,5°, июля +18, января —20,5°. Приозерная заболоченная низкая терраса. СССР, Новосибирская обл., стационар Карачи (Вагина, Шатохина, 1971).

9.2. Болото травяное, затопляемое (*Scolochloa festucaceae*, *Alopecurus ventricosus*). Торфяно-болотные осолоделые почвы, площадка 36. Осадки 438 мм.

Среднегодовая температура $-0,5^{\circ}$, июля $+18$, января $-20,5^{\circ}$. Заболоченная озерная старица. СССР, Новосибирская обл., стационар Карачи (Вагина, Ша-тохина, 1971).

9.3. Осоково-тростниковое болото (*Phragmites communis*, *Carex caespitosa*). Приозерная заболоченная пойма. Торфяно-болотные почвы. Осадки 440 мм. Среднегодовая температура -1° , июля $+18,5$, января $-20,5^{\circ}$. СССР, Новосибирская обл. (Bazilevich, 1970).

9.4. Тростниково-осоковое болото (*Phragmites communis*, *Carex caespitosa*). Заболоченная пойма. Торфяно-болотные почвы. Осадки 350 мм. Средне-годовая температура -1° , июля $+19^{\circ}$, января -20° . СССР, Новосибирская обл., (Bazilevich, 1970).

Таким образом, различные типы травяных экосистем мало отличаются по средним запасам живой фитомассы ($G+R$), которые меняются от 600 до 900 г/м², но резко различаются по соотношениям этих запасов в надземной и подземной сферах. Благодаря естественному отбору в каждой экосистеме складывается такое соотношение G/R , которое оптимально для данных условий: количество R достаточно, чтобы обеспечить водой и минеральными элементами данное количество G ; а количество G достаточно, чтобы обеспечить энергетическим материалом данное количество R .

Запас мертвых подземных органов (V)— величина, резко меняющаяся в разных группах травяных экосистем и внутри каждой группы. Минимальное значение V (галофитные луга) в 9 раз меньше максимального (обсыхающие травяные болота). Величина V зависит в первую очередь от условий разложения корневых остатков. Разложение протекает с наибольшей скоростью в засоленных и солонцеватых почвах, где соли способствуют мацерированию отмерших тканей. Оно

Таблица 4

Экологические ряды травяных экосистем по запасам R
(в гС/м² в 50-сантиметровом слое почвы)

Ряд	Экосистема			
Иссушения, лимит по воде	33 (пл. 4.00)	410 (пл. 1.4)	515 (пл. 1.3)	670 (пл. 1.5)
Переувлажнения, лимит по кислороду	33 (пл. 4.00)	380 (пл. 4.0)	820 (пл. 7.3)	1400 (пл. 9.1)
Солонцеватости и иссушения	330 (пл. 4.00)	670 (пл. 5.2)	685 (пл. 3.4)	700 (пл. 3.4)

Примечание: за точку отсчета принят короткозаливной луг (пл. 4.00) как оптимально увлажняемый.

замедляется при недостатке влаги (в степях) и становится очень медленным при недостатке кислорода (в болотах).

Отношение V/R отражает накопление мертвых подземных органов, оно равно 0,5 в галофитных лугах, 1,0— в остепненных, мезофитных и мезогалофитных лугах, 1,2— в степях и 2,8— в обсыхающих травяных болотах. Таким образом, иссушение и переувлажнение способствуют росту запасов R и V одновременно. В результате общий запас подземных органов $R+V$ широко варьирует в травяных экосистемах, увеличиваясь в низкотравных прериях, экстраконтинентальных степях, гигрофитных лугах и обсыхающих травяных болотах.

Отношение $(R+V)/G$ (широко используемое исследователями) увеличивается, так же как отношение R/G в ряду остепненные, мезофитные и мезогалофитные луга (5,9), галофитные луга (6,4), степи и прерии (8,6), т. е. параллельно ухудшению эдафических условий. Однако наибольшая величина этого отношения (11,2) характерна для травяных обсыхающих болот, что связано с медленным разложением.

Запас ветоши (D) меняется мало как внутри групп травяных экосистем, так и между группами. Он минимален в лугах и повышается в степях, прериях и болотах, т. е. в экосистемах, где доминируют виды травянистых растений с жесткими стеблями и листьями. При отмирании последние долго сохраняются «на корню».

Запас подстилки (L) меняется широко в разных группах травянистых экосистем. Его значения минимальны в галофитных лугах и максимальны в травяных болотах и определяются скоростью разложения надземных растительных остатков. Характер изменения L в разных типах травяных экосистем тот же, что и у V .

Соотношение между $(G+D+L)/(R+V)$ — запасами суммарно надземной и подземной массой довольно устойчиво: на долю $G+D+L$ в степях и прериях падает 20—30% (с отклонениями в солонцеватых степях до 14%); в лугах и обсыхающих травяных болотах 25—40% (с отклонениями в сочно-солянковых лугах до 70%, в некоторых остепненных лугах и обсыхающих болотах до 10—15%). В подсистеме $G+D+L$ на долю G приходится 20—40% (минимум в низкотравных прериях и экстраконтинентальных степях Восточной Сибири). При сенокошении эти соотношения резко смещаются в пользу G .

Запасы азота (N) и минеральных элементов питания (M) в живой фитомассе. Эти запасы в общем виде прямопропорциональны запасам C в блоках (табл. 1—3). Однако содержание N и M на каждую единицу C в $G_{\max}$ в группе «степи и прерии» — наименьшее в сухих степях и низкотравных прериях (табл. 1). Это обусловлено меньшим участием в составе травостоя этих фитоценозов по сравнению с луговыми степями и высокотравными прериями, видов бобовых и разно-

травья и меньшей облиственностью трав (известно, что содержание N и M в листьях выше, чем в стеблях; Базилевич, 1962).

Отношение C/N в $G_{\max}$ в луговых и настоящих степях 20—30; в сухих степях и низкотравных прериях оно расширяется до 30—35. В R отношении C/N еще шире — от 38 до 58 с максимальными значениями в низкотравных, бедных азотом прериях.

Отношение C/M в $G_{\max}$ лежит в более узких пределах: от 6 до 14 и в R — от 7 до 20, расширяясь в R параллельно нарастанию засушливости местообитаний.

В лугах содержание N и M в $G_{\max}$ на единицу C падает от остепненных и мезофитных лугов (где C/N в среднем равно 27, а C/M — 10, т. е. близко к степям и прериям) к мезогалофитным, галофитным и гигрогалофитным лугам (средние значения C/N 22, а C/M — 7, т. е. наиболее узкое из всех типов травяных экосистем). Это отношение вновь возрастает в гигрофитных лугах и травяных болотах (в среднем C/N до 35 и C/M до 10), где концентрация N в растениях (злаки, осоки) невысокая.

В R лугов и травяных болот отношение C/N и C/M , так же как и в подземных органах фитоценозов степей и прерий, шире, чем в $G_{\max}$. Вместе с тем значения величин этих отношений для большинства лугов несколько меньше, чем в степях и прериях, в связи с тем, что содержание N и минеральных элементов в тканях подземных органов луговых растений более высокое. В отличие от $G_{\max}$, в R прослеживается тенденция уменьшения отношения C/N по мере возрастания степени галофитизма лугов и увеличения их увлажненности (C/N в R остепненных и мезофитных лугов — 76; мезогалофитных и галофитных — 48, составляя в травяных болотах в среднем всего 17).

Поведение отношения C/M в R сходно с поведением этого отношения в $G_{\max}$ при более широких его значениях в связи с меньшими концентрациями элементов питания в подземных органах растений по сравнению с надземными.

Рассмотренные особенности поведения N и M обуславливают различия их запасов в блоках травяных экосистем. Так, если средние запасы N в $G_{\max}$ (а также в R) увеличиваются параллельно возрастанию запасов C , то запасы M наибольшие в $G_{\max}$ галофитных и гигрогалофитных лугов при небольших запасах C . Средние максимальные и минимальные (степи и прерии) запасы M в $G_{\max}$ различаются в 4,6 раз.

Наибольшие запасы M в живых подземных органах (R) — в лугах. Они также минимальны (как и в $G_{\max}$) в степях и прериях (разница между максимальными и минимальными значениями запасов M около 2 раз). На втором месте по запасам M в R стоят травяные болота, хотя запасы C в них наибольшие.

Запасы N и M в мертвом растительном органическом веществе (ветошь, D и подстилка, L), так же как и в живых органах растений, в общем находятся в прямой зависимости от накопления C . Однако выявляются не-

которые особенности, а именно обеднение элементами питания, особенно азотом, по сравнению с $G_{\max}$ блока D , что обусловлено вымыванием химических веществ атмосферными осадками и их оттоком в живые органы растений. Так, при практически равных средних запасах C в блоках $G_{\max}$ и D степей и прерий средние запасы N и M в блоке D почти в 1,5 раза ниже. Если запас C в блоке D галофитных и гигрогалофитных лугов и травяных болот падает по сравнению с $G_{\max}$ примерно в 2 раза, то по N эта разница достигает в лугах 3 раз, а в болотах почти 4 (разница по M в последних около 3 раз).

Та же закономерность в отношении N выявляется и для блока подстилка L -степей и прерий и в особенности галофитных и гигрогалофитных лугов, где по сравнению с $G_{\max}$ прослеживается такое же обеднение азотом растительных остатков, как и ветоши (D). В остальных типах травяных экосистем имеет место относительное обогащение подстилки (L) по сравнению с ветошью (D) азотом (особенно в остепненных, мезофитных и мезогалофитных лугах), что связано с деятельностью микроорганизмов. Одновременно в L происходит относительное и абсолютное накопление элементов минерального питания M .

Химические элементы. Преобладающие химические элементы в G степей и прерий Si , N , K (в корнях K уступает Ca). В G остепненных и мезофитных лугов доминируют N , Si , Ca , K , мезогалофитных — N , K , Si , заметно повышается содержание Cl . В зеленых надземных органах галофитных и гигрогалофитных лугов, наряду с N и K прослеживается значительное накопление биогалогенов — Cl , Na , часто S . В сочно-соляных лугах Cl и Na играют ведущую роль. В мертвых растительных остатках резко накапливается Si , отчасти Ca , а в L , кроме того, — Fe и Al на фоне заметного уменьшения K .

В почвах (Sl) степей и прерий весьма значительна аккумуляция C и N . Содержание последних уменьшается параллельно возрастанию засушливости климата. Содержание легкорастворимых солей невелико. Грунтовые воды залегают глубоко и не оказывают влияния на современные биогеоценоотические процессы. Почвы лугов лесной зоны беднее C и N и другими элементами питания, но богаче подвижными химическими соединениями несолевых компонент (m)¹, по сравнению с почвами лугов лесостепной и степной зон. Содержание легкорастворимых солей (S) и m в почвах и грунтовых водах (W) возрастает от остепненных и мезофитных к мезогалофитным и галофитным, а также гигрогалофитным лугам (табл. 2, 3).

Структура лесных и пустынных экосистем. По типу структуры травяные экосистемы резко отличаются как от лесных, так и от пустынных, где характерно доминирование или значительна роль (в лесах до 75% запасов фитомассы, в

¹ m — Si , Ti , Al , Fe , Mn , Ca , Mg , K , Na .

пустынных экосистемах — 10—20%) многолетних одревесневших органов растений — Рг, а также превышение запасов живого органического вещества над мертвым¹ (табл. 5). Из элементов питания в таежных хвойных лесах преобладают N, Ca, в широколиственных — Ca, N, во влажнотропических — N, Ca и K при весьма значительной роли Si, Fe, Al (Rodin, Bazilevich, 1967), в пустынях — N, Ca, K на фоне заметного накопления Cl и Na.

Отношения C/N и C/M, в лесных экосистемах как в зеленых частях (таежные леса 32 и 18, широколиственные леса 19 и 9, влажнотропические леса 18 и 10), так и в особенности в многолетних одревесневевших надземных органах (310 и 96; 155 и 58; 147 и 32 соответственно) шире, чем в травяных экосистемах. Также наблюдается и для подземных органов. Наоборот, в зеленых однолетних побегах экосистем пустынь эти отношения меньше: C/N в G полынных — 10; C/M — 5; в G черносаульников 29 и 3,5 соответственно, что сближает их с галофитными и гигрогалофитными лугами.

Таблица 5

Средние запасы химических веществ в блоках лесных и пустынных экосистем (в г/м²)

Блок	Химический элемент	Лесная экосистема			Экосистема пустынь	
		ельник южной тайги	широколиственный лес	влажнотропический лес	полынный	черносаульник
		a	b	c	d	e
G	C	762,0	165,0	480,0	5,2	55,5
	N	23,5	8,7	26,5	0,5	1,9
	M	43,2	18,2	55,0	1,0	16,1
Рг	C · 10 ³	12,3	14,3	18,5	0,62	0,3
	N	39,5	92,5	125,8	0,7	4,7
	M	127,8	248,2	589,2	1,4	10,9
R	C · 10 ³	3,6	4,4	5,0	0,2	0,9
	N	31,5	50,0	65,3	4,9	20,9
	M	72,0	278,0	224,9	10,0	81,4
D ¹	C · 10 ³	4,5	4,3	3,7	0,61	0,1
	N	14,5	26,6	44,5	0,2	1,1
	M	46,8	67,5	115,0	0,7	3,0
L	C · 10 ³	1,5	0,6	0,65	0,61	0,1
	N	33,4	17,6	3,0	0,3	2,1
	M	11,0	49,0	15,9	0,8	20,4

¹ В лесах и пустынях дополнительно выделен блок D¹ — сухие стволы, ветки, кусты, валежник.

Характеристика площадок

а. Ельники южной тайги (*Picea abies*). Дерново-подзолистые почвы. Осадки от 450 до 780 мм. Среднегодовая температура от $+1,4^{\circ}$ до $+6^{\circ}$, июля от $16,2$ до $+20,1$, января — от $-20,9^{\circ}$ до $-15,8^{\circ}$. СССР, Русская равнина, средние данные (Ремезов, Быкова, Смирнова, 1959; Rodin, Bazilevich, 1967; Kölli, Reintam, 1970; Arvisto, 1970; Reintam, Arvisto, Kaupmees, 1970).

б. Широколиственные леса, дубравы, бучины (*Quercus robur*, *Acer platanoides*, *Ulmus laevis*, *Fagus silvatica*, *Aegopodium podagraria*, *Carex pilosa*). Серые лесные и бурые лесные почвы. Европа. Осадки от 420 мм до 780 мм. Среднегодовая температура от $+2,3^{\circ}$ до $10,2^{\circ}$, июля — от $16,7$ до $20,2$, января — от $+4,8^{\circ}$ до -15° . Европа, средние данные (Ремезов, Быкова, Смирнова, 1959; Rodin, Bazilevich, 1967).

с. Влажнотропические леса (*Piptadenia africana*, *Ceiba pentandra*, *Terminalia superba*, *Diospyros*, *Strombosia lucida*, *Nauclea dideridii* и др.). Красно-желтые ферралитные почвы (soils ferralitique). Осадки от 2500 до 3000 мм и более. Среднегодовая температура $+25^{\circ}$. Средние данные (Rodin, Bazilevich, 1967; Golly, McGinis, 1969; Ovington, Olson, 1970; Kira, Ogawa, 1971; Dilmy, 1971).

д. Полынный (*Artemisia kemrudica*, *Anabasis salsa*). Сепо-бурые пустынные почвы. Среднегодовая температура $+15,5^{\circ}$, июля $+26$, января $-6,3^{\circ}$. СССР, плато Устюрт (Rodin, Bazilevich, 1967).

е. Черносакаульник (*Haloxylon ammodendron*, *Carex physodes*). Прimitивные песчаные солончаковатые почвы. Осадки 100 мм. Среднегодовая температура $15,9^{\circ}$, июля $+29,7$, января $+0,5^{\circ}$. СССР, Каракумы (Черпурко et al., 1972. Ресурсы биосферы, 1975).

Интенсивность обменных процессов

Интенсивность продукционного процесса

Чистая первичная продукция P складывается из продукции надземной (P_g) и подземной (P_r) фитомассы. В ряду травяных экосистем $P = (P_g + P_r)$ меняется от 466 (галофитные и гигрогалофитные луга) до 2250 (травяные болота) г С/м² в год, т. е. в 5 раз (табл. 6). Следовательно, размах колебаний величины P шире, чем запасов живой фитомассы ($G + R$), где минимальное значение отличается от максимального всего в 1,5 раза.

Луга (исключая галофитные) продуктивнее степей и прерий в 1,8 раза. Круговорот углерода в лугах протекает быстрее, чем в степях и прериях: $(G_{\max} + R)/P = 0,9$ года (луга); $(G_{\max} + R)/P = 1,3$ года (степи и прерии). Ориентировочно для травяных болот эта величина равна 0,4 года и для галофитных лугов — 1,2 года, т. е. скорость переобновления фитомассы — наибольшая в травяных болотах, наименьшая — в степях и прериях.

Таблица 6

Интенсивности продукционного процесса и процесса потребления элементов питания в травяных экосистемах (в г/м²·год)

Показатель	Химический элемент	Степь										
		луговая				настоющая		солончеватая	сухая		псаммофитная	
		1.1	1.2	1.3	1.4	1.4	1.5		1.7	1.8		
		1.1	1.2	1.3	1.4	1.4	1.5	1.6	1.7	1.8	1.9	
Продукция зеленой фитомассы То же, подземной Потребление на построение P_G Потребление на построение P_R Потребление на построение P_R	C	224,0	360,0	152,0	240,0	195,0	76,0	108,0	128,0	90,0	44,0	
	C	456,0	Не опр.	560,0	450,0	Не опр.	480,0	1280,0	300,0	130,0	250,0	
	N	8,0	12,0	6,6	9,0	»	3,2	3,4	4,0	2,5	Не опр.	
	M	33,0	26,0	19,5	18,0	»	9,2	13,5	12,8	8,5	»	
	N	12,0	Не опр.	19,4	8,4	»	11,0	22,5	8,4	3,0	»	
Потребление на построение P_R	M	45,0	»	85,6	34,0	»	70,6	92,0	24,2	6,6	»	
Луг												
Прерия	низкотравная	высоко-травная	остепленный		мезофитный							
			3.1	3.2	3.3	4.1	4.2	4.3	4.4			
	2.1	2.3	2.4	3.1	3.2	3.3	4.1	4.2	4.3	4.4		
Продукция зеленой фитомассы То же, подземной Потребление на построение P_G Потребление на построение P_R Потребление на построение P_R	C	100,0	108,0	184,0	184,0	270,0	210,0	288,0	252,0	126,0	370,0	
	C	415,0	200,0	240,0	490,0	350,0	120,0	436,0	374,0	198,0	350,0	
	N	7,3	Не опр.	Не опр.	7,5	15,3	12,0	7,9	5,0	6,6	6,5	
	M	11,2	»	»	10,3 ¹	34,2	22,4	20,4 ¹	17,6	17,8	33,6	
	N	3,3	»	»	9,0	16,5	3,5	8,5	6,2	5,6	1,1	
Потребление на построение P_R	M	Не опр.	»	»	15,3 ¹	34,0	8,2	22,0 ¹	20,0	Не опр.	28,0	

Показатель	Химический элемент	Луг						
		мезогалофитный						галофитный
		5.1	5.2	5.3	5.4	5.5	6.1	6.2
Продукция зеленой фитомассы	C	180,0	168,0	167,0	316,0	267,8	408,0	36,0
То же, подземной	C	550,0	1100,0	420,0	1193,0	716,0	430,0	120,0
Потребление на построение P_G	N	8,1	9,2	8,0	Не опр.	Не опр.	3,3	2,2
Потребление на построение P_G	M	18,0	25,5	14,2	»	»	13,6	72,1
Потребление на построение P_R	N	25,0	30,0	14,4	»	»	7,5	1,7
Потребление на построение P_R	M	68,0	186,0	39,2	»	»	79,0	21,5
		Луг						
		гигрофитный					Травяные болота	
							обсажающие	
		6.3	6.4	7.1	7.2	7.3	8.1	9.1
Продукция зеленой фитомассы	C	224,0	202,0	508,0	200,0	215,0	162,0	214,0
То же, подземной	C	490,0	342,0	455,0	4240,0	1180,0	230,0	2920,0
Потребление на построение P_G	N	9,8	9,6	9,5	9,5	Не опр.	6,2	6,5
Потребление на построение P_G	M	95,0	54,0	29,3 ¹	40,0	»	45,0	26,5
Потребление на построение P_R	N	Не опр.	Не опр.	15,3	46,5	»	Не опр.	58,5
Потребление на построение P_R	M	»	»	14,0 ¹	280,0	»	»	210,0
Продукция зеленой фитомассы	C	224,0	202,0	508,0	200,0	215,0	162,0	214,0
То же, подземной	C	490,0	342,0	455,0	4240,0	1180,0	230,0	2920,0
Потребление на построение P_G	N	9,8	9,6	9,5	9,5	Не опр.	6,2	6,5
Потребление на построение P_G	M	95,0	54,0	29,3 ¹	40,0	»	45,0	26,5
Потребление на построение P_R	N	Не опр.	Не опр.	15,3	46,5	»	Не опр.	58,5
Потребление на построение P_R	M	»	»	14,0 ¹	280,0	»	»	210,0

¹ Здесь M без учета Si, Al, Fe, Mn, Cl, S, Ti.

Примечание. Для площадок 4.3, 4.4, 6.3, 6.4, 8.1—расчеты M ориентировочные.

Продукция надземной фитомассы (P_G) в разных группах травяных экосистем меняется в 2,5 раза. Она максимальна в травяных болотах и минимальна в степях и прериях и галофитных лугах. Колебания P_G внутри групп наиболее широки для степей и прерий, гораздо меньше — в лугах и наименьшие — в травяных болотах. Следовательно, экосистемы, получающие дополнительное увлажнение, обладают более стабильным режимом продуцирования органического вещества, идущего на построение надземных органов. Однако величина P зависит не только от условий среды, но и от среднего запаса фотосинтезирующей фитомассы $\bar{G}$. Приближенный расчет показывает, что $\bar{G} \approx 1/2 G_{\max}$. Величина G/P_G характеризует время оборота углерода в надземной сфере сообщества. Эта величина равна 0,31 года для степей и прерий; 0,34 года — для лугов и 0,31 — для травяных болот. Таким образом, травяные экосистемы, различные по видовому составу фитоценозов и экологическим условиям существования, выделяются как единый тип экосистем по такому важному критерию, как время оборота углерода в живой надземной части сообществ. P_G примерно в 1,5—2,7 раза превышает $G_{\max}$. Эта разница большая в полидоминантных сообществах.

Продукция подземной фитомассы (P_R) в разных группах экосистем меняется в 5 раз, достигая максимальных значений в обсыхающих травяных болотах и минимальных — в галофитных лугах. Пределы колебаний P_R внутри групп минимальны в экосистемах степей и прерий и максимальны в экосистемах лугов. Вероятно, регуляторные механизмы в экосистемах степей и прерий стабилизируют в основном величину прироста подземных органов, а в экосистемах лугов — величину прироста надземных органов.

Время оборота углерода в подземной фитомассе $\bar{R}/P_R$ равно 1,6 года для экосистем степей и прерий, 1 год для лугов (исключая галофитные, где имеется только одно определение величины R) и 0,35 года для травяных болот. Таким образом, по данному критерию различные группы травяных экосистем резко различаются между собой. Время оборота тем больше, чем сильнее выражен дефицит влаги. P_R составляет примерно 0,9—1,0 от среднего запаса живых подземных органов $\bar{R}$ или 0,6—0,7 от $R+V$. Большую скорость переобновления корней травянистых растений установили Шпейдель и Вайс (Speidel, Weiss, 1974). Это переобновление осуществляется в основном за счет мелких корней.

Интегральным показателем продукционной способности травяной экосистемы является величина G . По мере роста запаса активной фотосинтезирующей фитомассы увеличивается полная первичная продукция. В луговых экосистемах (исключая галофитные) средний запас фотосинтезирующей фитомассы в 1,8 раза больше, чем в экосистемах степей

и прерий. Первичная продукция P также в 1,8 раза выше в лугах. Сравнительно высокая величина P_R в лугах по сравнению со степями и прериями связана не только с общим увеличением продуцирования органических веществ фотосинтезирующей фитомассой, но и со структурой запасов живой фитомассы. Для обеспечения водой и питательными элементами 1 г фотосинтезирующей фитомассы в степях и прериях функционируют 6 г подземных органов, а в лугах — всего 3,7 г. Следовательно, для дыхания необходимого фонда живых подземных органов в степях и прериях используется в 1,6 раз больше энергетических веществ, чем в лугах. Меньшая величина фотосинтезирующей фитомассы и большие удельные траты органических веществ на дыхание подземных органов приводят к понижению общей продукции P и продукции P_R в степях и прериях по сравнению с лугами.

Фонд живых подземных органов сохраняется в степях и прериях более длительное время, чем в лугах. Если в лугах R обновляется в течение года, то в степях и прериях — в течение 1,6 года.

Интенсивность процессов потребления азота (N) и минеральных элементов (M) в травяных экосистемах

Потребление элементов питания фитоценозом находится в прямой зависимости от величины продукции как P_G , так и P_R . Вместе с тем выявляются значительные различия между различными типами травяных экосистем (табл. 2). Так, если потребление N на построение надземной фитомассы (G) у всех типов травяных экосистем монотонно возрастает практически параллельно увеличению величины продукции (рис. 1А; 1, 3, 5, 7), то ход потребления M происходит плавно лишь в группах степи, прерии и травяные болота (кривые 2 и 8); для группы остепненные, мезофитные, мезогалофитные и гигрофитные луга при значительном рассеянии большинства точек (поле 4) лежит выше кривых для степей и прерий и травяных болот. Это свидетельствует о несколько более активном поглощении минеральных элементов зеленой фитомассой лугов (C/M для этих лугов меньше, чем в степях и прериях, составляя в среднем 9,5 против 9,8). Последнее обусловлено не столько участием в составе травостоя этих лугов видов галофитов, сколько большей ролью разнотравья и лучшим развитием листовой поверхности.

Поле точек (рис. 1, А, поле 6) галофитных лугов расположено выше всех других; отношение C/M здесь наиболее узкое — 3,6 (достигая минимальных значений, всего 0,5 в сочносолянковых лугах), что определяется доминированием видов галофитов, зеленые части которых активно накапливают минеральные элементы и в особенности биогалогены (Cl, Na, отчасти S).

Несмотря на небольшую продукцию P_G в связи с разрежен-

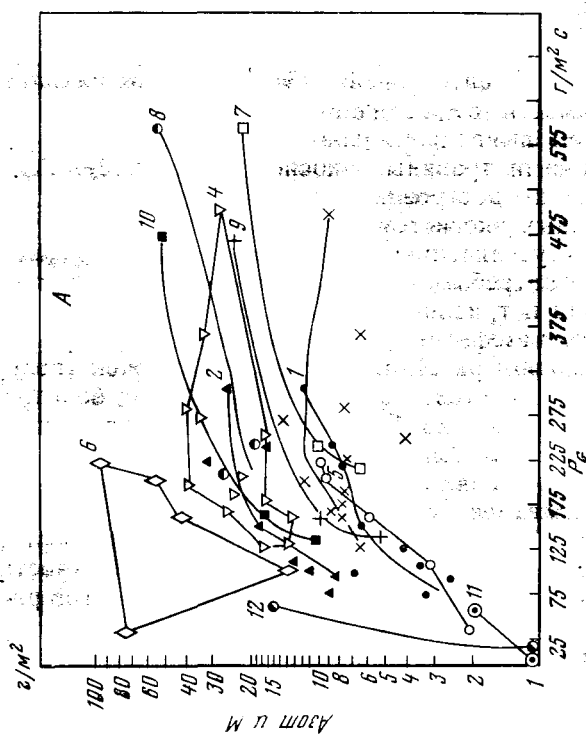


Рис. 1. Зависимость между годичной продукцией надземной части (А), подземной части (Б) и потреблением азота и зольных элементов в различных травяных экосистемах

1 — степи и прерии, N;

2 — то же, M;

3 — луга, остепненные, мезофитные, мезогалофитные, гигрофитные, N;

4 — то же, M;

5 — луга галофитные и гигрогалофитные, N;

6 — то же, M;

7 — травяные болота, N;

8 — то же, M;

9 — леса, N;

10 — то же, M;

11 — пустыни, N;

12 — то же, M.

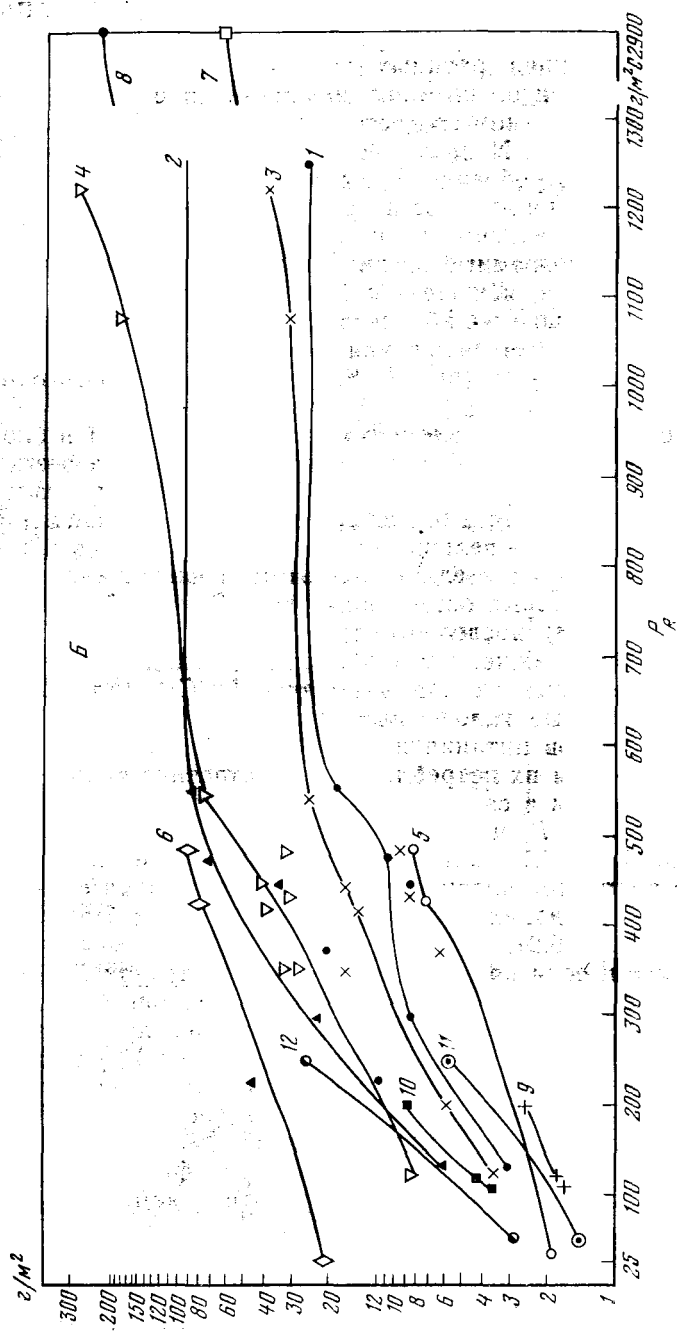


Рис. 1. (окончание)

ным растительным покровом галофитных лугов, абсолютные величины потребления M на построение зеленых частей здесь наибольшие из всех типов травяных экосистем.

Потребление элементов питания на построение подземных органов находится в прямом соответствии с величиной P_R . Однако если ход накопления N подчиняется этой общей закономерности, то для хода потребления M выявляются те же различия, что и прослеженные при анализе потребления минеральных элементов на построение надземных органов: относительно больше других потребляют подземные органы растений галофитных и гигрогалофитных лугов, меньше — степей и прерий и остальных типов лугов. Наибольшие же абсолютные величины потребления M характерны для лугов (исключая галофитные и гигрогалофитные) и травяных болот (рис. 1, Б, 2, 4 и 6), где показатели P_R также наибольшие.

Если при оценке запасов элементов питания (N и M) в блоках надземная и подземная фитомасса подземной сфере всегда принадлежала ведущая роль (исключая сочносолянковые галофитные луга, где запасы M в блоке $G_{\max}$ превышают запасы в R или $R+V$), то при оценке величин потребления N и M эта закономерность не всегда справедлива. В этом отношении особое место занимают некоторые остепненные луга Западной Сибири (площадка 3.4, табл. 3), предгорные луга ФРГ и Японии с обильным атмосферным увлажнением (табл. 2, площадки 4.3 и 4.4), некоторые переувлажненные заливные луга ЧССР (площадка 7.1) и сочносолянковые галофитные луга (площадка 6.2), где потребление элементов питания на построение продукции зеленой части больше, чем их потребление на построение продукции корней. Это находится в связи или с преобладанием продукции надземной фитомассы P_G над продукцией подземных органов P_R (площадки 3.3, 4.4 и 7.1), или со значительно более активным потреблением элементов питания зелеными надземными органами по сравнению с подземными (как, например, в сочносолянковых лугах, площадка 6.2).

Таким образом, если по величине общей продукции P_G+P_R , а также по потреблению N на построение продукции травяные экосистемы располагаются в ряд: травяные болота > луга (остепненные, мезофитные, мезогалофитные, гигрофитные) > степи и прерии > луга галофитные и гигрогалофитные, то по потреблению M галофитные луга перемещаются на второе место и ряд приобретает следующий вид: травяные болота > луга галофитные > луга (остепненные, мезофитные, мезогалофитные, гигрофитные) > степи и прерии. Доминирующие потребляемые элементы питания те же, что и накапливаемые в блоках надземная и подземная фитомасса (см. выше).

Интенсивность продукционных процессов в экосистемах лесов и пустынь

В отличие от травяных в лесных и пустынных экосистемах значительная (а в лесах основная) доля годичной продукции падает на многолетние одревесневшие надземные органы: в лесах — 40—60%, в пустынных экосистемах — 2—9% (табл. 7). Общая же продукция P как в лесных, так и в пустынных экосистемах

Таблица 7

Средние величины продукции зеленой фитомассы и потребления элементов питания на построение продукции (в $г/м^2 \cdot год$)

Показатель	Химический элемент	Лесная экосистема			Экосистема пустынь	
		ельник южной тайги	широколиственный лес	влажно-тропический лес	полынный	черносаульный
Продукция зеленой фитомассы	C	138,5	165,0	480,0	5,4	50,9
Продукция многолетней одревесневшей надземной фитомассы	C	212,0	180,0	710,0	1,1	28,8
Продукция корней	C	111,3	111,5	200,0	47,7	250,0
Потребление на построение P_G	N	5,2	8,7	26,5	0,5	1,9
Потребление на построение P_{P_r}	N	1,4	1,3	4,8	Следы	0,5
Потребление на построение P_R	N	1,7	1,7	2,5	1,5	5,6
Потребление на построение P_G	M	10,2	18,2	55,0	1,3	16,1
Потребление на построение P_{P_r}	M	3,3	2,7	15,3	0,1	1,5
Потребление на построение P_R	M	3,6	4,3	8,8	2,7	24,9

укладывается в тот же диапазон, и продукция травяных экосистем: от 54 $г/м^2 \cdot год$ в полынных до 1390 $г/м^2 \cdot год$ во влажнотропических лесах. В лесных экосистемах в противоположность травяным наименьшая доля приходится на продукцию подземных органов P_R (около 25%). В экосистемах пустынь годичная продукция на 76—88% состоит из продукции P_R .

Величина годичной продукции P пропорциональна средним запасам активно фотосинтезирующей зеленой фитомассы¹. В ле-

¹ Средние запасы $\bar{G}$ приблизительно составляют 0,5 G_{max} . К активно фотосинтезирующей зеленой фитомассе в хвойных лесах отнесена только хвоя текущего года.

сах умеренного пояса средние запасы $\bar{G}$ в ельниках — 70 г/м² и в широколиственных лесах — 85 г/м², т. е. несколько большие, чем в климаксовых (степи, прерии) травяных экосистемах, где эта величина в среднем около 50 г/м². Однако общая годовичная продукция P в этих лесах меньше (около 460 г/м²·год), чем в степях и прериях (в среднем 500 г/м²·год). Следовательно, каждый грамм фотосинтезирующей зеленой фитомассы в лесах продуцирует (за вычетом трат на дыхание) 60 г органического вещества в год, а в степях и прериях — 100 г/год. Это находится в связи как с биологическими особенностями травянистых растений, так и с более длительным вегетационным периодом в степной зоне по сравнению с лесной (180 и 140 дней). В то же время в экосистемах пустынь, несмотря на еще более продолжительный вегетационный период (до 280), каждый грамм фотосинтезирующей зеленой фитомассы способен создать лишь 20 г/м²·год (полынники) или 12 г/м²·год (черносаксаульники) органического вещества вследствие резко выраженного лимита влаги.

Во влажнотропических лесах средний запас фотосинтезирующей зеленой фитомассы соответствует запасу $G_{\max}$, т. е. равен 480 г/м²; продукция P — 1390 г/м²·год. Таким образом, 1 г фотосинтезирующей фитомассы создает 29 г продукции органического вещества в год, что меньше, чем в лесах умеренного пояса, несмотря на высокую влагообеспеченность тропических лесов. Здесь выступает третий важнейший регулирующий и лимитирующий годовичную продукцию фактор — обеспеченность элементами питания. Известно, что почвы влажнотропических лесов сильно выщелочены, обеспеченность их органогенами первого минимума (N, P, K) недостаточная. Это, очевидно, наряду с недостатком света в нижних ярусах фитоценоза, является основной причиной невысокой относительной продукционной способности этих лесов. Большая абсолютная годовичная их продукция обязана значительному запасу фотосинтезирующей зеленой фитомассы и длительному вегетационному периоду, продолжающемуся 365 дней.

Скорость оборота C в лесных и пустынных экосистемах гораздо меньше, чем в травяных. Так $(G_{\max} + P_r + R)/P$ в лесах составляет десятки лет, в экосистемах пустынь — около 4 лет (напомним, что в травяных экосистемах полный оборот C совершается в течение 0,4—1,3 года; см. выше).

Так же медленнее, чем в травяных экосистемах, в лесных и пустынных осуществляется круговорот C зеленых однолетних органов: за 0,5 года — в широколиственных лесах, за 1 год — во влажнотропических и за 5—6 лет — в ельниках.

В лесах и экосистемах пустынь наибольшее время оборота C требуется для одревесневших надземных органов — несколько десятков лет. Оно несколько меньше для R ; при этом отчетливо прослеживается, что время оборота C в P , и R в лесах тем боль-

шее, чем сильнее выражен дефицит влаги. Тоже выявляется при сравнении различных экосистем пустынь.

Из рассмотренного выше вытекает, что как продукционная способность каждой единицы фотосинтезирующей зеленой фитомассы, так и скорость круговорота C в травяных экосистемах большие, чем в лесных и пустынных.

Интенсивность процессов потребления элементов питания в экосистемах лесов и пустынь

В лесных и пустынных экосистемах, так же как и в травяных, годовичное потребление элементов питания, аккумулирующихся в надземных органах, находится в прямой зависимости от величины продукции (табл. 7). Однако на каждую единицу производимого органического вещества R и особенно P_r в лесах, в ельниках и в G затраты N и M значительно меньшие, чем в травяных экосистемах (рис. 1, А, Б). Это обусловлено менее активным накоплением минеральных элементов питания древесными породами. В экосистемах пустынь, наоборот, затраты N и M большие, что связано с заметным поглощением элементов биогенов, в особенности черносаксаульниками, что сближает их отчасти с галофитными лугами. Широколиственные леса умеренного пояса и влажнотропические леса по этим показателям только для G ближе оказываются к травяным экосистемам. Однако по составу потребляемых элементов минерального питания влажнотропические леса занимают особое место. Потребление Са, К, Mg, Р, несмотря на значительно большую продукцию P_a во влажнотропических лесах по сравнению с широколиственными лесами умеренного пояса, выражается такими же величинами, что находится в связи с бедностью почв тропических лесов этими элементами и особенно Са. Последний замещается в биологических циклах Fe, Al, Mn, характерных, так же как и Si, для состава золы растений в тропическом поясе (Rodin, Bazilevich, 1967).

Скорость оборота элементов питания (исключая до некоторой степени К, который, активно вымываясь из крон деревьев в лесах атмосферными осадками, многократно реутилизируется), так же как и C в лесных и пустынных экосистемах, много меньшая, нежели в травяных, поскольку значительная их часть ежегодно закрепляется на многие годы в многолетних одревесневших органах растений, выключаясь из биологического круговорота.

**Функциональные модели обменных процессов
в подсистеме экосистем
«Атмосфера — Растение — Почва»**

Оценка запасов веществ в блоках-компонентах экосистемы на тот или иной момент времени и интенсивностей потоков переноса химических веществ из блока в блок за единицу времени позволяет на основании раскрытия структуры экосистем построить функциональные балансовые модели для подсистемы «Атмосфера — Растение — Почва». Эти модели могут быть построены как для отдельных сезонов года, так и на базе средне-многолетних данных. Последние, как показывают экспериментальные материалы учета динамики запасов веществ в блоках и интенсивностей потоков за ряд лет, позволяют принять, что количество органического вещества ежегодно отмирающих надземных и подземных органов растений практически равно количеству ежегодно создаваемой первичной продукции; количество ежегодно разложившихся растительных остатков при минерализации и гумификации практически равно массе отмершего растительного органического вещества и количество ежегодно минерализующегося гумуса равно величине ежегодно новообразующихся гумусовых веществ (Титлянова, 1971; Ресурсы биосферы, 1975). Это обуславливает поддержание динамического равновесия между компонентами экосистемы и условиями внешней среды, а также саморегуляцию и устойчивость экосистем. Естественно, что для климаксовых (зональных, плакорных) экосистем (каковыми являются степи, прерии, коренные леса, полынные пустыни и др.) погодичные и многолетние флуктуации как запасов веществ в блоках, так и интенсивностей потоков имеют меньшую амплитуду, нежели в интразональных экосистемах (луга, болота, заболоченные леса и др.) и в особенности в экосистемах с проявлениями процессов соленакопления.

Первым шагом при построении функциональных моделей подсистемы «Атмосфера — Растение — Почва» является графическое изображение структуры подсистемы. Насыщение граф-схемы конкретными измеренными показателями запасов веществ в блоках и интенсивностей потоков на тот или иной момент времени позволяет судить о состоянии экосистемы. Динамика состояния во времени дает возможность оценить режим и направленность функционирования экосистемы.

Для примера на рис. 2—5 показаны функциональные модели подсистемы «Атмосфера — Растение — Почва» экосистемы более детально изученного разнотравно-бобово-вейникового луга (Стационар Карачи, Западная Сибирь, пл. 5.2, см. табл. 2 и 6) за два различающихся по метеорологическим условиям года.

Продукционные процессы сопровождаются потреблением элементов питания N и M корнями (R) из субблока почвы Sln (резерв элементов питания почвы); транслокацией синтезированных веществ из блока G в блок R . Одновременно имеет место

обратный отток некоторого количества элементов питания из G в R , а также вымывание их из G в почву (Sl) атмосферными осадками. Небольшое количество N и M поступает в почву с корневыми выделениями. Процессы отмирания надземных и подземных органов растений сопровождаются закреплением химических веществ в блоках V , D и в процессе дальнейшей деструкции в блоке L . Последующие превращения приводят к минерализации большей части (до 85—90%; Ресурсы биосферы, 1975) мертвых растительных остатков, поступлению C в виде CO_2 в атмосферу и высвобождению элементов питания N и M и накоплению их в субблоке Sl_n . Меньшая часть C , N и M при процессах гумификации надземных и подземных растительных остатков закрепляется в субблоке почвы Sl_h (гумус почвы). Параллельно новообра-

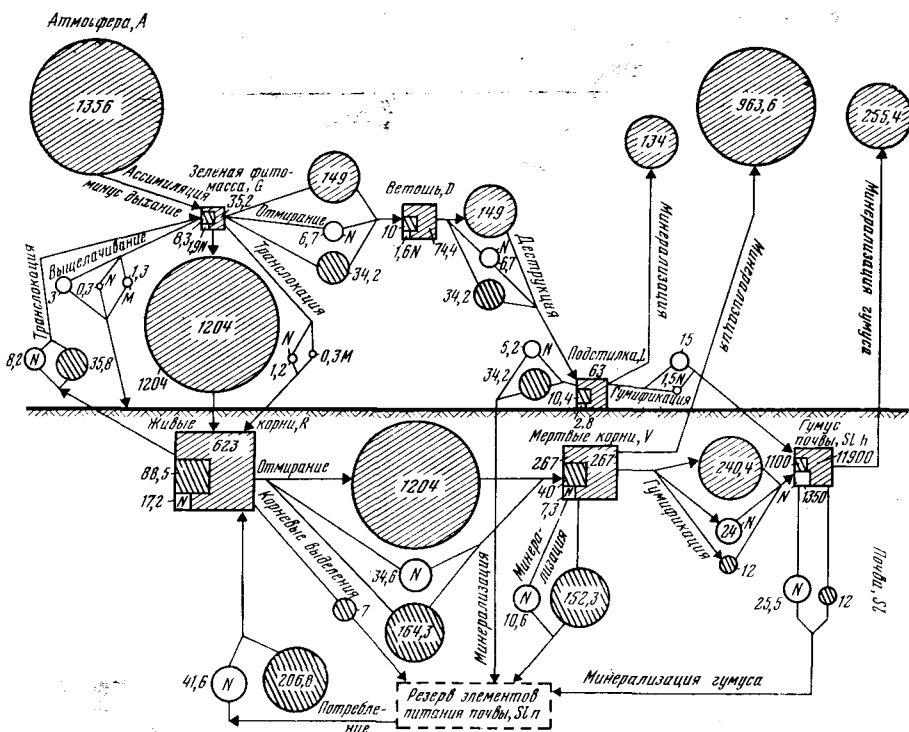


Рис. 2. Функциональная модель обменных процессов подсистемы «Атмосфера — Растение — Почва» экосистемы разнотравно-бобово-вейникового луга, Западная Сибирь, стационар Карачи, пл. 5.2, 1970 г.

Квадраты — запасы химических элементов в блоках, г/м², средние за вегетационный период; стрелки — обменные процессы; круги — интенсивности обменных процессов, г/м²·год: C — углерод (косая штриховка справа налево); N — азот (без штриховки); M — минеральные элементы (Si , K , Ca , Mg , P , Mn , Al , Fe , Ti , S , Na , Cl) (косая штриховка слева направо)

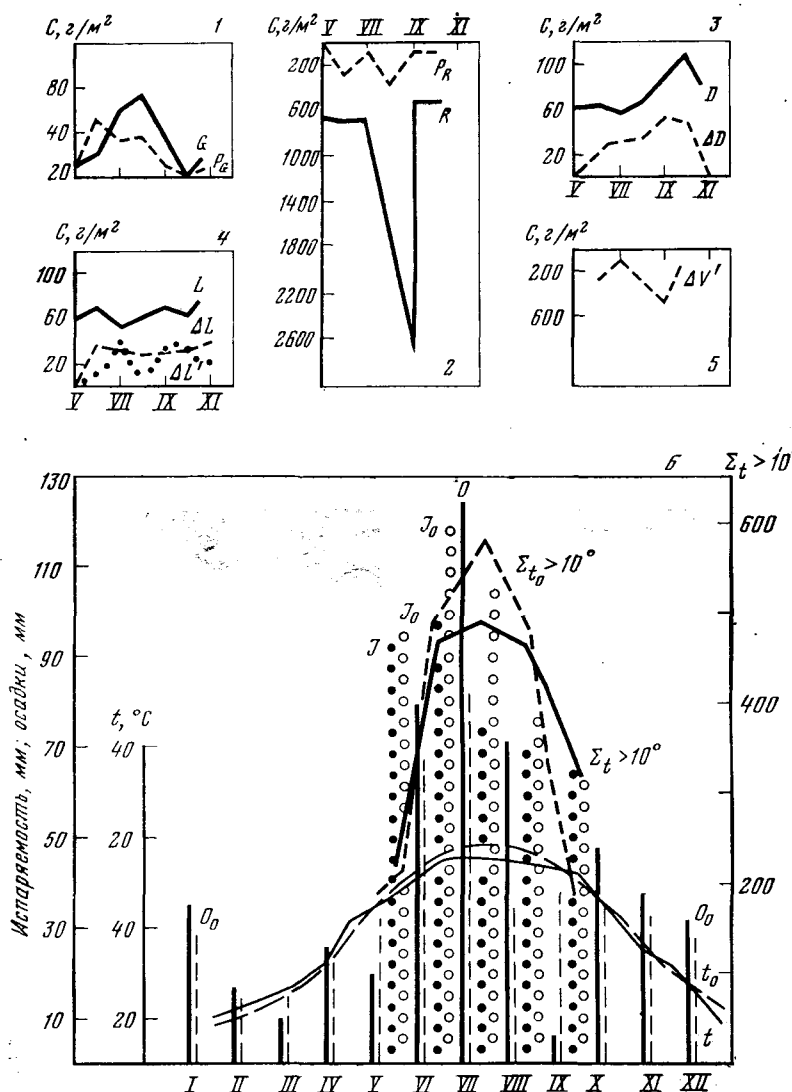


Рис. 3. Динамика запасов углерода ($C \text{ г/м}^2$) в блоках и интенсивностей потоков углерода ($C \text{ г/м}^2 \cdot \text{год}$) в течение вегетационного периода 1970 г.

1 — запасы зеленой части, G ; продукция зеленой части, P_G ; 2 — запасы живых корней, R ; продукция корней, P_R ; 3 — запасы ветоши, D ; прибыль ветоши, ΔD ; 4 — запасы подстилки, L ; прибыль подстилки, ΔL ; убыль подстилки при разложении, $\Delta L'$; 5 — убыль мертвых корней при разложении, $\Delta V'$; 6 — динамика климатических показателей; обозначения с индексами «О» — среднегоголетние данные. О — осадки; J — испаряемость

зованию гумуса происходит непрерывная минерализация гумусовых веществ и высвобождение С (который в виде CO_2 поступает в атмосферу), N и М, возвращающихся в почву. Малый биологический круговорот веществ замыкается.

Анализ функциональных моделей позволил выявить причинно-следственные связи между продукционными процессами и гидротермическими условиями отдельных лет (Ресурсы биосферы, 1975). В среднем по увлажнению 1971 г. продуктивность фитоценоза больше зависит от фактора увлажнения, а в более

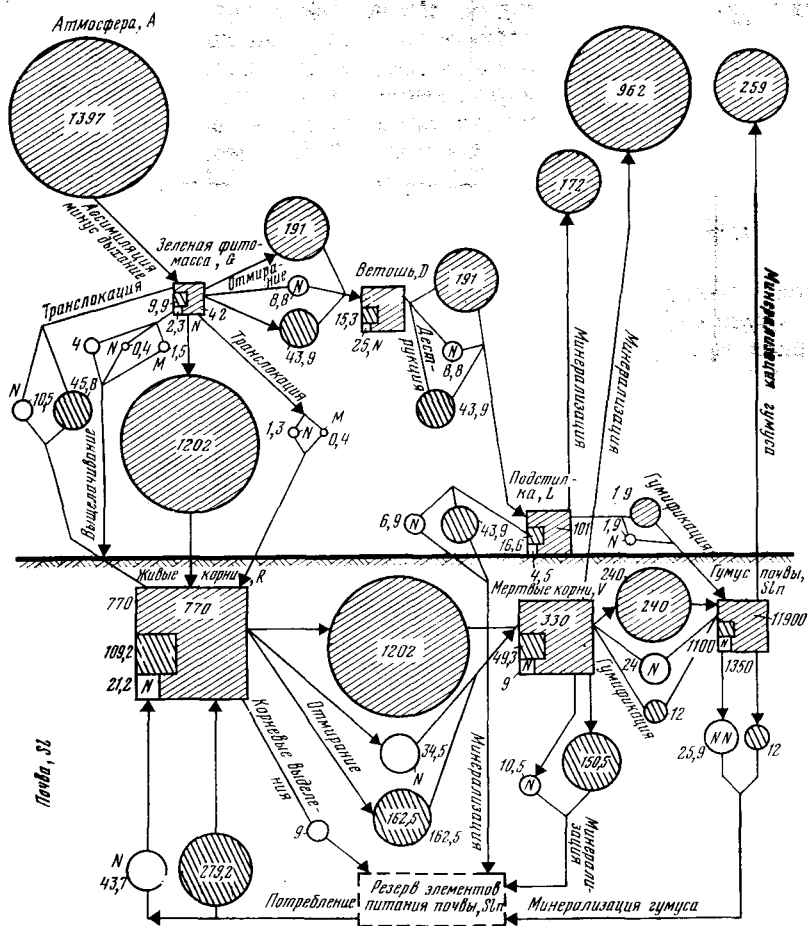


Рис. 4. Функциональная модель обменных процессов подсистемы «Атмосфера — Растение — Почва» экосистемы разнотравно-бобово-вейникового луга, Западная Сибирь, стационар Карачи, пл. 5.2, 1971 г.

Условные обозначения см. на рис. 2.

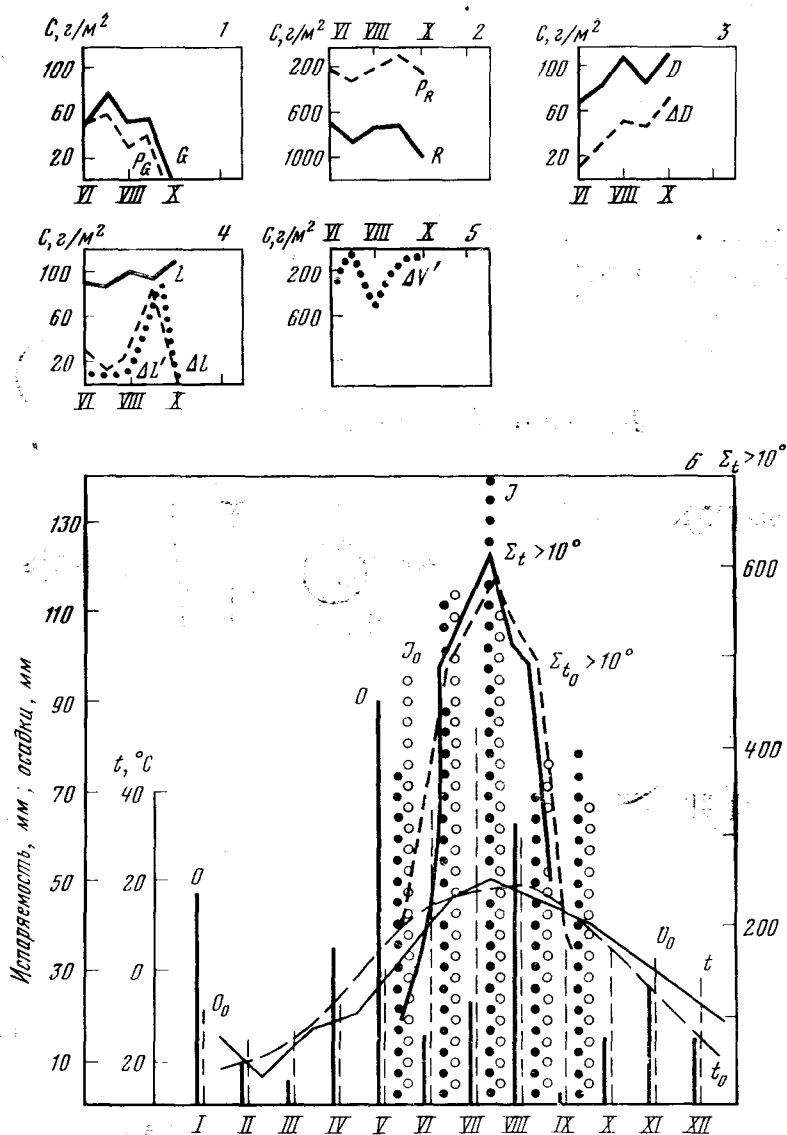


Рис. 5. Динамика запасов углерода, $C, g/m^2$ в блоках и интенсивностей потоков углерода ($C, g/m^2 \cdot \text{период}$) в течение вегетационного периода 1971 г.

Условные обозначения см. на рис. 3.

влажном и холодном 1970 г. — от фактора тепла — радиационного баланса. Однако в многолетнем цикле компенсации тепла влагой не прослеживается, поскольку тепловые ресурсы Западной Сибири всегда являются «фактором минимума» (радиационный баланс в среднем здесь меньше 30 ккал/см²·год).

Математические зависимости этих связей получили отражение в работе Т. Г. Гильманова (1976).

Дальнейшая задача — построение функциональных моделей как других подсистем экосистем (например, почвы, что частично реализовано; Базилевич, 1976), так и экосистем в целом с учетом не только интенсивностей биотических (продукционных процессов, процессов потребления элементов питания, отмирания и др.), но и абиотических процессов, на фоне которых разворачивается малый биологический круговорот веществ (водная миграция химических элементов, перенос их ветром, делювиальный снос и т. д.). Последнее в первом приближении также осуществлено¹ для ряда экосистем А. А. Титляновой и Н. И. Базилевич (Ресурсы биосферы, 1975) и Базилевич (1976).

Заключение

Обзор большого ряда травяных экосистем умеренного пояса Северного полушария позволяет выявить ряд присущих им общих черт. Так для всех них характерно доминирование подземной органической массы над надземной ($R > G$) как при оценке запасов, так и интенсивности продукционного процесса. Роль R тем большая, чем более экстремальные условия существования экосистемы (недостаток или избыток влаги, засоленность, солонцеватость, плохие физические свойства почвы). Общность соотношений G и R , а также слагающих травяные фитоценозы жизненных форм растений, обуславливает сходство структуры и состояния травяных экосистем, особенностей их функционирования, резко отличающих их от экосистем лесов и пустынь.

Продукционная способность каждой единицы фотосинтезирующей зеленой фитомассы, как и скорость круговорота углерода в травяных экосистемах большие, чем в лесных и пустынных.

Годичная продукция надземной массы в травяных экосистемах превышает $G_{\max}$ в 1,5—2,7 раза; продукция подземных органов составляет в среднем 0,9—1,0 от запаса R (или 0,6—0,7 от запаса $R+V$, т. е. живых и мертвых подземных органов).

Режим функционирования климаксовых экосистем (степи, прерии) — практически стационарный вследствие практической скомпенсированности интенсивностей входных и выходных био-

¹ Без учета ряда биотических процессов, как то: утилизация живой и мертвой растительной органической массы животными и микроорганизмами, фиксации атмосферного азота микроорганизмами.

тических обменных процессов. Эти экосистемы наиболее стабильны и устойчивы. Интразональные травяные экосистемы функционируют в переходном режиме. Чем больше степень гидроморфизма и галофитизма экосистемы, тем менее устойчив режим ее функционирования, тем менее стабильна и устойчива экосистема во времени.

Литература

- Базилевич Н. И. Обмен минеральных элементов в различных типах степей и лугов на черноземных, каштановых почвах и солонцах.— В кн.: Проблемы почвоведения. М., Изд-во АН СССР, 1962, с. 148—207.
- Базилевич Н. И. Опыт применения системного подхода для построения функциональной модели луговой засоленной почвы. Тезисы докл. III межвед. совещ. по вопросам прогнозирования гидрогеологических, инженерно-геологических и почвенно-мелиоративных условий (11—13 ноября, 1976).
- Базилевич Н. И. Биогенные и абиогенные процессы в лесных, степных и пустынных экосистемах.— В кн.: Международная география, т. 76. Биогеография и география почв. Секция 4. М., 1976, с. 58—62.
- Вагина Т. А., Шатохина Н. Г. Особенности накопления фитомассы в различных типах растительности Барабинской низменности.— В кн.: Геоботанические исследования в Западной и Средней Сибири. Новосибирск, 1971, с. 163—190.
- Гильманов Т. Г. Математическая модель почвы как подсистемы в экосистеме луговой степи. Автореф. канд. дис. М., 1976, с. 43.
- Грищенко О. М. Подземная фитомасса пырейных лиманов и ее роль в биологическом круговороте веществ и энергии.— Материалы по флоре и растительности Северного Прикаспия, вып. 6, ч. 1. Л., 1972, с. 54—63.
- Демин А. П. Подземная масса луговой растительности поймы р. Оки и воздействие на нее удобрений.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1970, т. 25, вып. 6, с. 79—85.
- Дружинина Н. П. Фитомасса степных сообществ юго-восточного Забайкалья. Новосибирск, «Наука», 1973, с. 152.
- Друзина В. Д. Сезонная динамика зольных элементов в наземной растительной массе лугового сообщества.— Растительные ресурсы, т. 8, вып. 3, 1972, с. 397—403.
- Злотин Р. И., Ходашова К. С. Влияние животных на автотрофный цикл биологического круговорота.— В кн.: Проблемы биогеоценологии. Л., «Наука», 1973, с. 105—117.
- Игнатенко И. В., Кириллова В. П. Изменение общих запасов растительной массы при различных режимах использования мелкозлаково-разнотравных сообществ.— В кн.: Геоботаника, т. 18. Луговой фитоценоз и его динамика. Л., «Наука», 1970, с. 205—211.
- Ляпунов А. А. В чем состоит системный подход к изучению реальных объектов сложной природы.— В кн.: Управляющие системы, вып. 6. Новосибирск, 1970, с. 44—56.
- Ляпунов А. А., Титлянова А. А. Системный подход к изучению круговорота веществ и потока энергии в биогеоценозе.— В сб.: О некоторых вопросах кодирования и передачи информации в управляющих системах живой природы. Новосибирск, 1971, с. 99—188.
- Мирошниценко Е. Д. К вопросу о разложении растительных остатков на лугах.— Бот. журн., 1973, т. 58, № 3, с. 134—137.
- Петрусевиц К., Гродзинский В. Значение растительных животных в экосистемах.— Экология, 1973, № 6, с. 5—17.
- Ремезов Н. П., Быкова Л. Н., Смирнова К. М. Потребление и круговорот азота

- и зольных элементов в лесах Европейской части СССР. Изд-во МГУ, 1959, с. 284.
- Ресурсы биосферы. Л., «Наука», 1975, с. 56—96 и с. 128—167.
- Смирнов В. В. Органическая масса в некоторых лесных фитоценозах Европейской части СССР. М., «Наука», 1971, с. 360.
- Снытко В. А. Геохимия урочища.— В кн.: Топология степных геосистем. Л., «Наука», 1970, с. 127—135.
- Структура, функционирование и эволюция системы биогеоценозов Барабы, т. I. Новосибирск, «Наука», 1974, с. 305.
- Титлянова А. А. Изучение биологического круговорота в биогеоценозах. (Методическое руководство). Новосибирск, «Наука», 1971, с. 31.
- Arvisto E. Content, supply and net primary production of biochemical constituents in the phytomass of spruce stands on brown forest soils.— In: Estonian contributions to the international biological programme. Tartu, Acad. Sci. Estonian S. S. R., 1970, p. 19—71.
- Bazilevich N. I. The geochemistry of soda soils. Israel Program for Scientific Translation. Jerusalem, 1970, p. 392.
- Chepurco N. I., Bazilevich N. I., Rodin L. E., Miroshnichenko Yu. M. Biochemistry and productivity of Haloxyloneta ammodendroni in southeastern Karakum desert.— In: Ecophysiological foundation of ecosystems productivity in arid zone. Intern. Sympos. USSR, June 7—19, 1972. Leningrad, Nauka, 1972, p. 198—203.
- Dahlman R. T., Kucera C. L. Root productivity and turnover in native prairie.— Ecology, 1965, v. 46, N 1—2, p. 84—89.
- Dilmy A. The primary productivity of equatorial tropical forest in Indonesia.— In: Productivity of forest ecosystems. Proc. Brussels Sympos. 1969. Paris, UNESCO, 1971, p. 333—337.
- Golley F. B., McGinnis J. T., Clements R. G. Final report terrestrial ecology.— Battelle Memorial Inst., I. O. C. S. Mem. BMI, 1969, v. 26, p. 70.
- Jkrlova J. Mineral nutrient uptake by four inundated meadow communities.— In: Ecosystems study on grassland Biome in Czechoslovakia. Brno, Czechosl. Acad. Sci., 1972, p. 51—55.
- Ketner P. Primary production of salt-marsch communities on the island of Terschelling in the Netherlands.— Res. Inst. Nature, Manag., 1972, N 5, p. 152.
- Kira T., Ogawa H. Assessment of primary production in tropical and equatorial forests.— In: Productivity of forest ecosystems. Proc. Brussels Sympos., Paris, UNESCO, 1971, p. 309—321.
- Koike K., Shoji S., Yoshida S. Aboveground biomass and litter.— In: Ecological studies of Japanese grasslands. Draft of J. I. B. P., 1973, p. 46—56.
- Kölili R., Reintam L. Content of nitrogen and ash elements in the phytomass spruestands on brown forest soils.— In: Estonian contributions to the international biological programme. Tartu, Acad. Sci. Estonian SSR, 1970, p. 10—49.
- Kucera C. L., Dahlman R. C. Total net productivity and turnover on energy basis tallgrass prairie.— Ecology, 1967, v. 48, N 4, p. 536—541.
- Matador project, N 36, 1973; N 62, 1974; Export from final reports, 1973; Canada, Saskatchewan, Saskatoon, p. 40.
- Ovington J. D., Lawrence D. B. Comparative chlorophyll and energy studies of prairie, savanna, oak wood and field maize ecosystems.— Ecology, 1967, v. 48, N 4, p. 819—831.
- Ovington J. D., Olson J. S. Biomass and chemical content of El Verde lower montane rain forest plants.— In: A tropical rain forest. Book 3. Office of Information Services U. S. Atomic Energy Commission. 1970, p. 1153—1178.
- Petric B. Seasonal changes in plant biomass in four inundated meadow communities.— In: Ecosystem study on grassland Biome in Czechoslovakia. Brno, Czechosl. Acad. Sci., 1972, p. 17—25.
- Precsenyi I. A study on the energy budget in Artemisio-festucetum pseudovinae.— Acta bot. ASH, 1970, 16 (1—2), p. 179—185.
- Reintam L., Arvisto E., Kaupmees K. On the formation of humus as the result of transformation of plant residues in forest litter.— In: Estonian contribu-

- tions to the international biological programme. Tartu, Acad. Sci. Estonian SSR, 1970, p. 71—97.
- Rodin L. E., Bazilevich N. I.* Production and mineral cycling in terrestrial vegetation. Edinburgh — London, Oliver and Boyd, 1967.
- Simon Kovace-Lang E.* Date abstract sites of hungarian lowland (1968—1972). Budapest, 1972, p. 18.
- Singh J. S., Coleman D. C.* A technique for evaluating functional root biomass in grassland ecosystems.—*Canad. J. Bot.*, 1973, N 51, p. 1867—1870.
- Speidel B.* Solling project of the Deutsche Forschungsgemeinschaft. Göttingen, 1973, p. 15.
- Speidel B., Wiess A.* Zur ober- und unterirdischen Stoffproduktion, einer Goldhaferwiese bei verschiedener Dungung.—*Angew. Botanik*, 1972, 46, p. 75—93.
- Speidel B., Wess A.* Untersuchungen zur Wurzelaktivität unter einer Goldhaferwiese.—*Angew. Botanik*, 1974, Bd. 48, p. 137—154.
- Troughton A.* The underground organs of herbage grasses.—*Bull. Commonwealth Bur. Pastures and Field Crops*, 1957, N 44, p. 163.
- Van-Dyne G. M.* Introduction to modelling and synthesis.— In: *Grassland ecosystems, review of research*, S. I., 1970, p. 176—178.
- Yamane I., Sato K.* Seasonal change of chemical composition in *Miscanthus* species.— In: *Ecological studies of Japanese grassland*. Draft J. I. B. P., 1973, p. 56—60.
- Zolyomi B., Precsenyi I.* The production of the undergrowth and foreststeppe meadow in the forest at Ujszentmargita.—*Acta Bot. ASH*, 16 (3—4), 1970, p. 427—444.

МОДЕЛЬ ЭВТРОФИКАЦИИ В ПРОТОЧНОЙ СИСТЕМЕ ХИЩНИК — ЖЕРТВА

Ю. М. Апонин, А. Д. Базыкин

(Научно-исследовательский вычислительный центр АН СССР)

В последнее время в связи с возросшей актуальностью проблем, связанных с взаимоотношениями человечества и окружающей среды, заметно увеличился интерес к вопросам устойчивости экосистем. Что такое устойчивость экосистем, каковы механизмы поддержания относительно постоянной структуры экосистем при внешних воздействиях, каковы предельно допустимые воздействия и т. п. — вот вопросы, не сходящие со страниц литературы по экологии.

Несколько схематизируя, можно сказать, что сейчас наметилось два основных подхода к изучению такого рода вопросов. Первый подход, получивший наименование имитационного, или портретного, моделирования, предполагает возможно более полное и подробное описание структуры и функционирования конкретных природных экосистем с последующей записью полученной информации в виде системы обычно очень большого числа дифференциальных или конечно-разностных уравнений. Число переменных при этом соответствует числу выделяемых в экосистеме компонент и может достигать многих десятков и сотен. Результаты численного решения системы уравнений на ЭВМ сравниваются с реальной динамикой экосистемы. Привлекательность такого подхода состоит в возможности в случае удачи прогнозирования реального хода событий в конкретной экосистеме и построения на основе этого прогноза ценных для народного хозяйства рекомендаций. Уязвимыми местами являются невозможность экспериментальной проверки модели вследствие принципиальной недопустимости экспериментирования с природными экосистемами и невозможность полного исследования системы большого числа переменных и выявления на такой системе качественных особенностей поведения.

Второй подход, восходящий к классическим работам Г. Ф. Гаузе (Gause, 1934), заключается в построении экспериментальных и математических моделей элементарных экосистем, состоящих из очень небольшого числа, например всего лишь из двух видов. Сравнение данных эксперимента с предсказаниями математиче-

ской модели может при таком подходе дать возможность оценить правильность наших представлений о механизмах наиболее фундаментальных экологических взаимодействий типа конкуренции, симбиоза и отношений хищник — жертва. Более того, при моделировании уже столь примитивных экосистем могут быть обнаружены не вполне тривиальные, априори непредсказуемые эффекты, правильная интерпретация которых может способствовать пониманию происходящего в значительно более сложных природных экосистемах. Особенного внимания, по-видимому, заслуживают взаимоотношения типа хищник — жертва как лежащие в основе трофической структуры экосистемы.

Опыты Г. Ф. Гаузе при их, по современным меркам, методическом несовершенстве, не могли дать окончательного ответа на вопросы о возможности устойчивого сосуществования хищника и жертвы (при отсутствии у жертвы убежища) и возможности предсказанных Вольтерра устойчивых колебаний численности. Лишь в последние годы начали появляться теоретические и экспериментальные работы, посвященные исследованию систем хищник — жертва в условиях непрерывного культивирования (Canale, 1970; Tsuchiya et al., 1972; Ладыгина, Печуркин, 1973; Bazin et al., 1974).

Целью настоящей работы является полное исследование возможных режимов поведения системы хищник — жертва в условиях непрерывного культивирования.

Рассмотрим резервуар с жидкостью, перемешиваемой достаточно хорошо для того, чтобы концентрации всех составляющих можно было считать одинаковыми по всему объему. Пусть в резервуаре с постоянной скоростью поступает субстрат — вещество, являющееся пищей для одного из двух находящихся в резервуаре видов — «жертвы». В реальном эксперименте это могут быть дрожжи, бактерии и т. п. Кроме того, в резервуаре присутствует второй вид — «хищник», питающийся жертвой. В лабораторных условиях это могут быть, например, инфузории. Содержимое резервуара непрерывно удаляется из него с той же скоростью, с какой поступает субстрат, так что общий объем жидкости в резервуаре остается постоянным.

Обозначим символом s_0 концентрацию субстрата в жидкости, поступающей в резервуар извне, s — переменную концентрацию субстрата в резервуаре, x — концентрацию жертвы и y — концентрацию хищника. Пусть все величины будут выражены в абсолютных единицах, например в граммах на литр. Тогда динамика изменения интересующих нас концентраций может быть описана следующей системой дифференциальных уравнений.

$$\begin{aligned}\dot{s} &= D(s_0 - s) - xF(s, y); \\ \dot{x} &= xG(s, y) - yH(s, x) - d_1x - Dx; \\ \dot{y} &= yJ(s, x) - d_2y - Dy,\end{aligned}\tag{1}$$

где D — скорость потока, точнее, доля содержимого резервуара, обновляемая в единицу времени; $F(s, y)$ — скорость потребления субстрата жертвой из расчета на единицу биомассы жертвы; $H(s, x)$ — скорость выедания хищником жертвы из расчета на единицу биомассы хищника; $G(s, y)$ и $J(s, x)$ — скорости размножения жертвы и хищника соответственно; d_1 и d_2 — естественные смертности жертвы и хищника, соответственно.

Под термином «размножение» здесь понимается прибавка суммарной биомассы, при этом не делается различия между накоплением биомассы за счет роста отдельных особей и собственно размножением. Продукты метаболизма не рассматриваются.

В отношении вида входящих в систему функций сделаем следующие предположения, принятые при исследовании процессов непрерывного культивирования:

1. Скорости естественной смертности жертв и хищников пренебрежимо малы по сравнению со скоростью потока (т. е. скоростью вымывания из культиватора):

$$\max\{d_1, d_2\} \ll D.$$

2. Потребленный жертвой субстрат и потребленная хищником биомасса жертвы перерабатываются с постоянными коэффициентами $m_1 = G(s, y)/F(s, y)$ и $m_2 = J(s, x)/H(s, x)$, называемыми «коэффициентами урожая», в биомассу жертвы и биомассу хищника соответственно.

3. Скорость потребления субстрата жертвой не зависит от концентрации хищника: $F(s, y) = F(s)$.

4. Потребление субстрата жертвой и жертвы хищником описывается зависимостью, известной в ферментативной кинетике под наименованием закона Михаэлиса — Ментен, а в физиологии микроорганизмов — как формула Моно. Это означает, что при малых концентрациях пищи скорость потребления линейно растет с концентрацией пищи, а при больших концентрациях наступает насыщение.

5. Рост популяции хищника и потребление им жертвы ингибируется субстратом в соответствии с формулой Иерусалимского.

С учетом сделанных допущений система (1) принимает вид

$$\begin{aligned} \dot{s} &= D(s_0 - s) - \mu_1 \frac{xs}{(k_1 + s)m_1}; \\ \dot{x} &= \mu_1 \frac{xs}{k_1 + s} - \frac{\mu_2}{m_2} \frac{xy}{k_2 + x} \frac{k_J}{k_J + s} - Dx; \\ \dot{y} &= \mu_2 \frac{xy}{k_2 + x} \frac{k_J}{k_J + s} - Dy, \end{aligned} \quad (2)$$

где μ_1 и μ_2 — максимальные скорости роста популяций жертвы и хищника, соответственно; k_1 и k_2 — играют роль констант Михаэлиса, а содержательно представляют собой такие концентрации пищи, при которых скорость ее потребления равна половине максимальной; k_I — постоянная, характеризующая процесс субстратного ингибирования хищника, а в данном случае представляющая собой концентрацию субстрата, при которой интенсивность жизнедеятельности хищника равна половине максимальной.

Таким образом, мы имеем систему трех дифференциальных уравнений, зависящую от девяти параметров, два из которых — D и s_0 — определяются условиями культивирования, а семь остальных суть экологические и физиологические характеристики жертвы и хищника. Все переменные и параметры измеряются в абсолютных физических единицах, за исключением m_1 и m_2 , которые являются безразмерными параметрами по своему смыслу.

Качественные особенности поведения системы, в частности число и характер устойчивости состояний равновесия или возможность существования устойчивых колебательных режимов в системе, вообще говоря, зависят от конкретных значений параметров. Целью полного качественного исследования системы является, во-первых, выделение в пространстве параметров областей, в которых поведение системы качественно единообразно, т. е. построение параметрического или структурного портрета системы, и, во-вторых, описание всех возможных режимов качественного поведения системы, т. е. построение всех возможных динамических или фазовых портретов системы. Заметим, что часто при исследовании динамического поведения систем неоправданно ограничиваются решением лишь второй части задачи, описывая возможные фазовые портреты системы без анализа того, при каких значениях параметров то или иное поведение системы реализуется.

Построение структурного портрета системы сильно облегчается, а сам портрет делается более обозримым при переходе от абсолютных физических единиц измерения переменных к безразмерным единицам, «естественным» для данной системы, поскольку при этом уменьшается число входящих в систему параметров. Важно заметить, что выбор «естественной» системы единиц может быть различным для одной и той же системы уравнений. Так, в исследуемой системе за безразмерную единицу времени можно принять, например, $1/D$ или $1/\mu_1$ или $1/\mu_2$, за единицу концентрации субстрата, например, — s_0 или k_1 , или k_2 . Формально любые способы обезразмеривания равноправны, однако получающиеся в различных наборах безразмерных параметров структурные портреты, разумеется, различны, причем при одних способах обезразмеривания они допускают непринужденную содержательную интерпретацию, тогда как при других — выглядят чисто формальными построениями. Никаких готовых

рецептов на этот счет, по-видимому, не существует, и выбор наиболее удобного и адекватного способа обезразмеривания — в значительной степени дело интуиции исследователя.

Предварительный анализ показывает, что для исследуемой системы удобна следующая замена переменных:

$$t = (m_1 k_1 / \mu_1 k_2) \cdot \tau; \quad s = k_1 \sigma; \quad x = k_2 u; \quad y = (\mu_1 m_2 k_2^2 / \mu_2 m_1 k_1) \cdot v.$$

При этом система (2) принимает вид

$$\begin{aligned} \dot{\sigma} &= \delta(\sigma_0 - \sigma) - \frac{\sigma u}{1 + \sigma}; \\ \dot{u} &= m_1 \frac{\sigma u}{1 + \sigma} - \frac{uv}{1 + u} \frac{k}{k + \sigma} - \delta u; \\ \dot{v} &= m_2 \frac{uv}{1 + u} \frac{k}{k + \sigma} - \delta v, \end{aligned} \quad (3)$$

где $\delta = D m_1 k_1 / \mu_1 k_2$ — безразмерная скорость протока; $\sigma_0 = s_0 / k_1$ — безразмерная исходная концентрация субстрата, поступающего в систему; $m_1 = (m_1 k_1 / k_2)$ и $m_2 = m_1 k_1 / \mu_1 k_2$ — коэффициенты переработки субстрата в биомассу жертвы и биомассы жертвы — в биомассу хищника соответственно в новом масштабе измерения переменных; $k = k_2 / k_1$ — безразмерная постоянная, характеризующая интенсивность угнетения субстратом жизнедеятельности хищника.

Таким образом, обезразмеренная система зависит уже не от девяти, а лишь от пяти параметров. Заметим, что параметры по-прежнему, естественно, распадаются на две группы: m_1 , m_2 и k зависят лишь от биологических особенностей хищника и жертвы, а δ и σ_0 определяются «управляемыми» параметрами: скоростью протока D и исходной концентрацией субстрата s_0 . Несмотря на уменьшение числа параметров, полное исследование такой системы было бы крайне громоздким и затруднительным, если бы не два обстоятельства, существенно облегчающие нашу задачу.

Во-первых, нетрудно видеть, что переменная

$$z = m_1 m_2 \sigma + m_2 u + v$$

удовлетворяет уравнению

$$\dot{z} = m_1 m_2 \delta \sigma_0 - \delta z, \quad (4)$$

т. е., другими словами, плоскость

$$z = m_1 m_2 \sigma_0$$

является устойчивым интегральным многообразием системы (3). Кроме того, все особые точки системы (3) принадлежат плоскости (4). Таким образом, при качественном исследовании мы можем ограничиться анализом поведения системы на плоскости (4), т. е. исследованием системы второго порядка.

Содержательный смысл существования плоскости (4) весьма прост: это следствие сохранения органического вещества в системе. Исходные значения переменных могут быть любыми, но в установившемся режиме приток вещества равен оттоку, т. е. изображающая точка принадлежит плоскости (4). То обстоятельство, что поверхность, соответствующая сохранению постоянного количества органического вещества в системе — плоскость, связано с постоянством коэффициентов переработки субстрата в биомассу жертвы и биомассы жертвы — в биомассу хищника. Заметим, что в безразмерных переменных эти коэффициенты («коэффициенты урожая») могут быть, разумеется, как меньше, так и больше единицы.

Второе обстоятельство, существенно облегчающее исследование системы, заключается в том, что нас интересует зависимость характера поведения системы не от всех параметров, а в первую очередь лишь от «управляемых» параметров δ и σ_0 . Удачным образом оказывается, что проекция полного пятимерного структурного портрета системы на плоскость управляемых параметров $\{\delta, \sigma_0\}$ качественно всегда имеет один и тот же вид, не зависящий от значений m_1 , m_2 и k , т. е. полностью отображает общую топологию портрета.

Не вдаваясь в технические детали, приведем результаты исследования системы (3). Структурный портрет системы (рис. 1) распадается на четыре области ($a-g$), каждой из которых соответствует определенное качественное поведение системы, отраженное на фазовых портретах (рис. 2, $a-g$).

При значении параметров, соответствующих области a (малые исходные концентрации субстрата и высокая скорость потока), единственным состоянием устойчивого равновесия системы (A) будет $\sigma = \sigma_0$, $u = v = 0$, что соответствует хорошо известному эффекту вымывания культуры из культиватора.

При переходе в пространстве параметров область b (т. е. при увеличении начальной концентрации субстрата или уменьшении скорости потока) точка A теряет устойчивость, превращаясь в седло, и от нее отщепляется устойчивый узел (B). Это означает, что при параметрах, лежащих в области (b), чистая культура жертвы не вымывается, однако стационарная плотность ее столь невелика, что она, так сказать, не в состоянии прокормить популяцию хищника.

При переходе в пространстве параметров в область v точка B в свою очередь теряет устойчивость, а от нее отщепляется точка C , соответствующая устойчивому сосуществованию хищника и жертвы¹.

¹ Характер устойчивости (C) может быть различен: выведенная из состояния равновесия система может возвращаться в состояние равновесия монотонно или в процессе затухающих около равновесных значений колебаний концентраций. Чтобы не загромождать структурный портрет, мы не наносим на него лежащую в области (v) границу между этими двумя типами поведения.

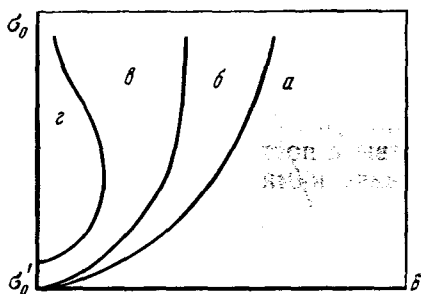


Рис. 1. Структурный (параметрический) портрет системы (3)

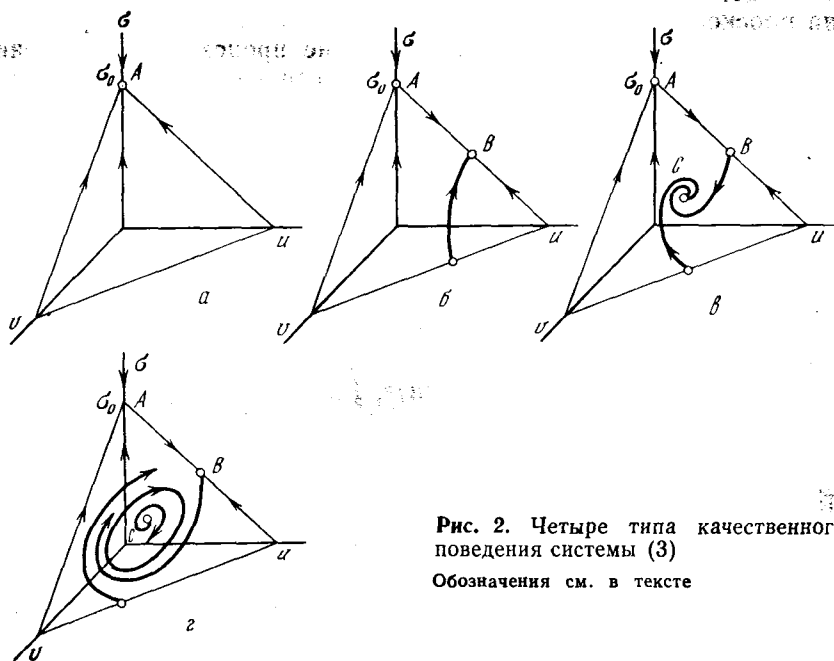


Рис. 2. Четыре типа качественного поведения системы (3)

Обозначения см. в тексте

Если полученные до сих пор особенности поведения системы интуитивно вполне понятны, легко интерпретируемы и качественно могут быть предсказаны на основе «здравого смысла», то дальнейшая эволюция характера поведения системы, например, с ростом исходной концентрации субстрата представляется не столь очевидной и, по-видимому, не может быть выведена без корректного математического анализа.

Действительно, «линейная логика» подсказывает, что с ростом исходной концентрации субстрата должна расти равновесная концентрация жертвы (так и обстоит дело в монокультуре жертвы), а это в свою очередь должно вести к росту равновесной концентрации хищника, а тем самым — к увеличению устой-

чивости системы в силу удаления равновесных концентраций от нуля. В действительности дело обстоит совершенно иначе.

При переходе в область g структурного портрета состояние равновесия C , соответствующее сосуществованию хищника и жертвы, теряет устойчивость и в системе рождается устойчивый предельный цикл, соответствующий устойчивому режиму колебаний плотности хищника и жертвы с постоянными амплитудами и периодом, определяемыми значениями параметров и не зависящими от начальных условий.

Еще менее, чем сам факт потери устойчивости, могут быть предсказаны на основе общих соображений особенности расположения границы устойчивости в пространстве параметров. Любопытно, что эта граница не проходит через начало координат на плоскости $\{\delta, \sigma_0\}$; имеется некоторое пороговое значение σ_0' , ниже которого потери устойчивости не происходит. Поведение границы при больших исходных концентрациях субстрата σ_0 зависит от значения постоянной k , характеризующей угнетение субстратом хищника. При пренебрежимо малом ингибировании хищника субстратом ($k \rightarrow \infty$) граница устойчивости в пространстве параметров стремится к вертикальной асимптоте. Поскольку область применимости самой модели (2) еще не вполне ясна, то интерпретация тонких особенностей ее поведения при очень больших и малых значениях параметров, по-видимому, преждевременна.

Более интересной представляется другая особенность поведения системы, трудно выявляемая аналитически, но хорошо заметная в численном эксперименте. Рождаясь на границе областей v и g , предельный цикл уже при очень небольшом отклонении значений параметров от критических в область g очень быстро «разбухает», прижимаясь к осям координат фазового портрета. В зависимости от того, где именно в пространстве параметров пересекается граница устойчивости равновесия C , рождающийся при этом предельный цикл может прижиматься к оси ординат (рис. 3, *а*) или оси абсцисс (рис. 3, *б*). Содержательно это означает, что в фазе минимума численность (концентрация) одного из двух видов становится очень малой.

На практике падение численности ниже, например, 10^{-3} от первоначальной (10^{-3} или 10^{-7} — в зависимости от биологии конкретной популяции) обычно можно интерпретировать как вымирание популяции. Таким образом, можно сказать, что незначительное увеличение исходной концентрации субстрата или замедление скорости потока по сравнению с критическими в проточной системе хищник — жертва могут приводить к обеднению (вымирание хищника, рис. 3, *б*) или полной деградации (вымирание жертвы, рис. 3, *а*) системы¹.

¹ Любопытно заметить, что в исследуемой модели одно и то же явление — вымирание хищника — может быть следствием двух различных, более того, диаметрально противоположных причин: недостаточного (рис. 2, *б*) и избы-

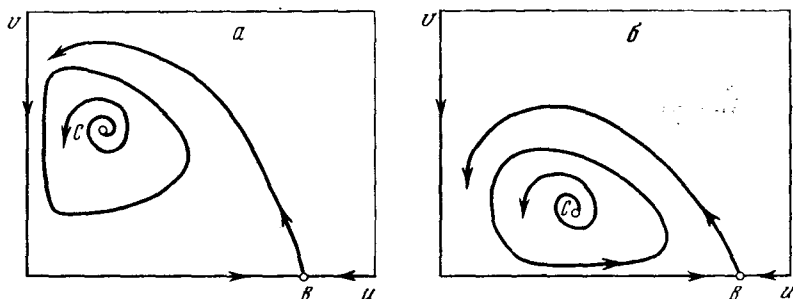


Рис. 3. Два типа расположения устойчивого предельного цикла и жертвы (а) и хищника (б)

α — вымирание и жертвы и хищника, β — вымирание хищника

Полученный эффект естественно назвать эффектом избыточной эвтрофикации (переобогащением системы биогенными элементами). Хотя в настоящей работе анализировались лишь весьма конкретная и искусственная ситуации, есть основания полагать, что описанный эффект может иметь отношение и к процессам, происходящим в естественных экосистемах при антропогенной эвтрофикации — интенсивном поступлении в водоемы питательных веществ, в первую очередь соединений азота и фосфора. Косвенным свидетельством существования в природе такого (связанного с возникновением сильных колебаний) механизма потери устойчивости экосистем при переобогащении питательными веществами являются наблюдавшиеся перед полной деградацией экосистем «вспышки численности» отдельных видов.

Тот факт, что в нашей модели колебаниям с разумно ограниченной амплитудой соответствует очень узкая область в пространстве параметров, наводит на мысль о возможном ответе на известный «парадокс Хатчисона»: «удивительно не то, что в природе наблюдаются регулярные колебания численности, а то, что они наблюдаются относительно редко».

Мы отдаем себе отчет в том, что соображение об узости области существования ограниченных колебаний весьма спекулятивно по меньшей степени по двум причинам: во-первых, полученное на очень частном примере, оно не может пока претендовать на какую бы то ни было общность, во-вторых, для того чтобы вывести из узости области в пространстве параметров малую распространенность в природе соответствующих систем, следует предположить в каком-то смысле случайное распределение природных экосистем в пространстве параметров. Последнее само

точного (рис. 3, а) поступления субстрата в систему. В экологических системах, характеризующихся существенно нелинейным характером взаимодействий, такого рода «парадоксы», по-видимому, являются скорее правилом чем исключением.

по себе совершенно не очевидно, более того, существуют некоторые соображения, согласно которым эволюционно зрелые экосистемы как раз должны тяготеть к областям, соответствующим колебательным режимам (Молчанов, 1975).

Литература

- Ладыгина В. П., Печуркин Н. С. Анализ поведения трехкомпонентной микробиологической экосистемы с учетом непосредственного влияния первого звена на третье.— В кн.: Экспериментальное и математическое моделирование искусственных и природных экосистем. Красноярск, 1973, с. 98—99.
- Молчанов А. М. Математические модели в экологии. Роль критических режимов.— Математическое моделирование в биологии. М., «Наука», 1975, с. 133—141.
- Bazin M. J., Rapa V., Saunders P. T. The integration of theory and experiment in the study of predator-prey dynamics.— In: Ecological stability, 1974, p. 159—164.
- Canale R. P. An analysis of models describing predator-prey interactions.— Biotechnol. Bioeng., 1970, v. 12, p. 353—378.
- Gause G. F. The struggle for existence. Baltimore. 1934.
- Isuchiya H. M., Drake J. F., Jost J. L., Frederickson A. G. Predator interaction of *Dietyostelium discoideum* and *E. coli* in contineous culture.— J. Bact., 1972, v. 110, p. 1147—1153.

МАТЕМАТИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ ПРОЦЕССОВ БИОХИМИЧЕСКОГО ОКИСЛЕНИЯ ОРГАНИЧЕСКИХ ВЕЩЕСТВ — ЗАГРЯЗНИТЕЛЕЙ ВОДОЕМОВ

В. А. Вавилин

(Институт водных проблем АН СССР)

В настоящее время остро стоит вопрос о чистоте воды в водоемах. Характеристики качества воды могут рассматриваться как выходы и входы водной экологической системы, обеспечивающей чистоту водоема.

Процессы биохимического окисления лежат в основе нашего представления о самоочищении водоемов от посторонних органических соединений. В ходе биохимического окисления растворенное органическое вещество превращается в биомассу микроорганизмов, которая затем вовлекается в биотический круговорот, идущий в водной экосистеме. Высокая активность микроорганизмов и быстрота их размножения, обеспечивающие возможность быстрого удаления загрязнений, положены в основу работы предприятий биологической очистки сточных вод.

Математические модели процессов биохимического окисления получили свое развитие при создании теории микробиологического синтеза. В настоящей статье рассматривается применение подобных моделей для описания процессов биологической очистки сточных вод и процессов самоочищения, идущих в водоемах.

1. Процесс роста микробиологической популяции на одном субстрате характеризуется удельной скоростью роста

$$\mu = \frac{1}{X} \frac{dX}{dt}, \quad (1)$$

где X — концентрация микроорганизмов, и отношением количества прироста биомассы к количеству потребленного субстрата (экономический коэффициент)

$$Y = - \frac{dX}{dL}, \quad (2)$$

где L — концентрация субстрата. Согласно Моно (Monod, 1949),

$$\mu = \mu(L) = \mu_m \frac{L}{K_L + L}, \quad (3)$$

где μ_m — максимальная удельная скорость роста микроорганизмов; K_L — концентрация субстрата в среде, при которой $\mu(L) = \mu_m/2$.

Предложены модификации уравнения Моно Мозер (Moser, 1958):

$$\mu(L) = \frac{\mu_m L^r}{K_L + L^r}, \quad (4)$$

где r — эмпирическая константа; Тиссье (Teissier, 1936):

$$\mu(L) = \mu_m (1 - e^{-KL}), \quad (5)$$

где K — константа. С учетом ингибирующего влияния высоких концентраций субстрата Эндрюс (Andrews, 1968) предложил следующую формулу:

$$\mu(L) = \frac{\mu_m L}{K_L + L + L^2/K_i}, \quad (6)$$

где K_i — константа ингибирования. Яно и Кога (Yano, Koga, 1969) обобщили эту формулу:

$$\mu(L) = \frac{\mu_m}{1 + \frac{K_L}{L} + \sum_{j=1}^n \left(\frac{L}{K_j}\right)^j}. \quad (7)$$

Известны и другие модификации уравнения Моно (Иерусалимский, Неронова, 1965; Швытов, 1975). От уравнений (1) и (2) легко перейти к системе

$$\begin{aligned} \frac{dX}{dt} &= \mu(L)X; \\ \frac{dL}{dt} &= -\frac{\mu(L)X}{Y}. \end{aligned} \quad (8)$$

2. В сложных процессах самоочищения (McKinney, 1962) первым и наиболее важным этапом освобождения водоема от посторонних органических веществ является разложение загрязнителя бактериями.

Несмотря на разнообразие видов бактерий при анализе процессов самоочищения от типичных, легко разлагающихся загрязнителей, обычно считается, что бактерии действуют как го-могенная популяция.

Скорость разложения загрязнителя в воде зависит от температуры, pH, содержания O_2 , наличия посторонних взвешенных частиц, условий перемешивания. На кинетику разложения часто оказывает ингибирующее влияние присутствие других соединений. Ряд загрязнителей, например тяжелые металлы, являются токсичными для бактерий.

После того как органическое вещество-загрязнитель частично перешло в добавочную биомассу бактерий, включаются звенья следующей пищевой цепи. По мнению некоторых исследователей, роль простейших в общем процессе самоочищения не ограничивается только пассивным поеданием бактериальной массы; простейшие также способствуют увеличению скорости переработки субстрата за счет поддержания бактериальной культуры в хорошем физиологическом состоянии. Адаптационные способности простейших слабее, чем бактерий, лишь некоторые виды могут переносить анаэробные условия. Замыкают пищевую цепь рыбы.

Все водные организмы, за исключением некоторых бактерий, грибов и простейших, зависят от концентрации растворенного кислорода, который является важнейшей характеристикой качества воды. Одно из требований к моделям процесса самоочищения — умение предсказывать концентрацию растворенного кислорода во времени и в пространстве.

Процесс биохимического окисления субстратов в биологических очистных сооружениях во многом определяется составом микрофлоры, которая называется активным илом. Существует большое количество разнообразных типов микроорганизмов, входящих в состав активного ила (Роговская, 1967). Существует и специализация микроорганизмов на свой тип субстрата. При этом взаимодействие между микроорганизмами (симбиоз, антибиоз, хищничество и др.) влияет на скорость процесса биохимического окисления.

3. Запишем общий случай математической модели, описывающей кинетику роста микроорганизмов, потребления загрязнений и растворенного в воде кислорода в следующем виде:

$$\frac{dX_j}{dt} = \varphi_j(L_1, L_2, \dots, L_n, X_1, X_2, \dots, X_m, C, \text{pH}, T);$$

$$\frac{dL_i}{dt} = -f_i(L_i, X_1, X_2, \dots, X_m, C, \text{pH}, T); \quad (9)$$

$$\frac{dC}{dt} = b(C_{\text{равн}} - C) + \sum_{i=1}^n \alpha_i \frac{dL_i}{dt},$$

где X_j — концентрация j -го вида микроорганизмов ($j=1, 2, \dots, m$); L_i — концентрация i -й компоненты загрязнений ($i=1, 2, \dots, n$); C — концентрация растворенного в воде кислорода; $C_{\text{равн}}$ — равновесная концентрация растворенного кислорода; pH — отрицательный логарифм концентрации ионов водорода; T — температура; b — коэффициент реаэрации; α_i — стехиометрический коэффициент.

Модель (9) описывает одновременное изъятие n -компонентов органических веществ в процессе роста m видов микроорганиз-

мов. При этом происходит потребление растворенного кислорода и одновременно идет процесс реаэрации.

Поскольку скорость процесса биохимического окисления в довольно широком интервале изменений концентрации растворенного кислорода не зависит от последнего, вместо системы (9) будем иметь

$$\begin{aligned} \frac{dX_i}{dt} &= \varphi_i(L_1, L_2, \dots, L_n, X_1, \dots, X_m, pH, T); \\ \frac{dL_i}{dt} &= -f_i(L_1, X_1, X_2, \dots, X_m, pH, T), \end{aligned} \quad (10)$$

а также отдельное уравнение для концентрации растворенного кислорода. В сооружениях биологической очистки и микробиологических культиваторах pH, температуру, концентрацию растворенного кислорода можно поддерживать на заданном фиксированном уровне.

Как для биологических очистных сооружений, так и для реальных водоемов в большинстве случаев рассматривается обобщение модели (10), когда интересуются суммарной концентрацией загрязняющих веществ, обычно измеряемой в эквивалентах БПК (биохимического потребления кислорода).

Для практических целей важно получить следующее уравнение для суммарной концентрации загрязняющих веществ

$$\begin{aligned} L &= \sum_{i=1}^n L_i; \\ \frac{dL}{dt} &= \rho_L(L, L_0, X_0). \end{aligned} \quad (11)$$

В принципе из системы (10) можно получить соответствующее уравнение (Васильев, Вавилин, 1976). Если известны начальный состав стоков и видовой состав микроорганизмов ($L_{i0} = \gamma_{i0} L_0$, $X_{j0} = \bar{\gamma}_{j0} X_0$, где γ_{i0} и $\bar{\gamma}_{j0}$ — константы), то систему (10) можно решить и найти функции $\varphi_j(t, X_0, L_0)$ и $f_i(t, X_0, L_0)$. Время t при этом есть функция от какой-либо переменной, например L_1 , но L_1 сама определяется через суммарную концентрацию загрязнений, так как

$$L = L_1 + \sum_{i=2}^n L_i(L_1, X_0, L_0).$$

Отсюда

$$\frac{dL}{dt} = - \sum_{i=1}^n f_i(L, X_0, L_0) = \rho_L(L, X_0, L_0).$$

4. Исторически первой и наиболее простой моделью биохимического окисления органических веществ в водоеме явилась мо-

дель Стритера — Фелпса (Streeter, Phelps, 1925), в которой $\rho_L = -KL$, где K — константа:

$$\frac{dL}{dt} = -KL;$$

$$\frac{dC}{dt} = b(C_{\text{равн}} - C) - KL. \quad (12)$$

Доббинсом (Dobbins, 1964) была предложена следующая система уравнений:

$$\frac{dL}{dt} - K_{\xi} \frac{\partial^2 L}{\partial \xi^2} + V \frac{\partial L}{\partial \xi} = -(K_1 + K_3) + L_0;$$

$$\frac{dC}{dt} - K_{\xi} \frac{\partial^2 C}{\partial \xi^2} + V \frac{\partial C}{\partial \xi} = b(C_{\text{равн}} - C) - K_1 L + I_{\Phi}, \quad (13)$$

где K_1 , b , K_3 — константы биохимического окисления, реаэрации и осаждения; I_{Φ} — скорость фотосинтетической реаэрации, потребления кислорода дном и водной растительностью; L_0 — скорость ввода загрязняющего вещества; K_{ξ} — коэффициент продольной дисперсии.

Для решения практических задач водоток часто разбивается на участки, каждый из которых характеризуется своим коэффициентом продольной дисперсии, реаэрации и осаждения, скоростью ввода загрязняющего вещества, скоростью фотосинтетической реаэрации, а также поглощения кислорода дном (Hoover, 1970); при этом по-прежнему считается, что биохимическое окисление идет по мономолекулярной реакции. В таких задачах рассчитываются зоны загрязнения и дефицита кислорода в водоеме; продольной дисперсией часто пренебрегают.

Для расширения области удовлетворительного описания кинетики биохимического потребления кислорода в закрытой системе предлагались формальные модели с более сложной функцией ρ_L (Леонов, Айзатуллин, 1975). Среди них — функция $\rho_L = -KL^m$, имеющая при фиксированном порядке реакции m один параметр K , а также функция $\rho_L = -aL(d - L)$, имеющая два параметра — a и d и позволяющая описывать эффект задержки в ходе биохимического потребления кислорода в закрытой системе.

Указанные функции могут быть использованы в моделях биохимического окисления органических веществ в водоеме вместо функции Стритера — Фелпса $\rho_L = -KL$.

В работе (Багоцкий, Вавилин, 1976) обсуждаются математические модели биохимического окисления органических веществ с учетом новых переменных и прежде всего концентрации микроорганизмов. Покажем, как такие модели могут дать некоторые стандартные функции ρ_L .

Рассмотрим систему уравнений (8), являющуюся следствием уравнений (1) и (2). Допустим, что $\mu = \mu_m L$. Поскольку решением уравнения (2) является $X = X_0 + Y(L_0 - L)$, где X_0, L_0 — начальные условия, из системы (8) имеем следующее уравнение для концентрации органических веществ:

$$\frac{dL}{dt} = \rho_L(L, X_0, L_0) = -\mu_m L \left(\frac{X_0 + YL_0}{Y} - L \right). \quad (14)$$

В итоге формальные параметры a и d в функции $\rho_L = -aL(d-L)$, о которой говорилось выше, есть $a = \mu_m, d = (X_0 + YL_0)/Y$.

При $X_0 \gg YL_0$, что соответствует избытку микроорганизмов, имеем функцию Стритера — Фелпса, которая характерна для легкоразлагающихся веществ. При недостатке микроорганизмов, когда $X_0 \ll YL_0$, имеем типичный случай динамики трудноразлагающихся веществ с характерным периодом задержки.

Нетрудно получить соответствующие уравнения и для других видов функции $\mu(L)$, входящей в уравнения (3) — (7).

В том случае, когда характеристикой качества воды является степень бактериального загрязнения (содержание кишечных палочек и др.), в качестве грубой модели также можно использовать модификацию системы (8)

$$\begin{aligned} \frac{dX}{dt} &= X(\mu(L) - r); \\ \frac{dL}{dt} &= -\frac{\mu(L)X}{Y}, \end{aligned} \quad (15)$$

где r — константа гибели микроорганизмов.

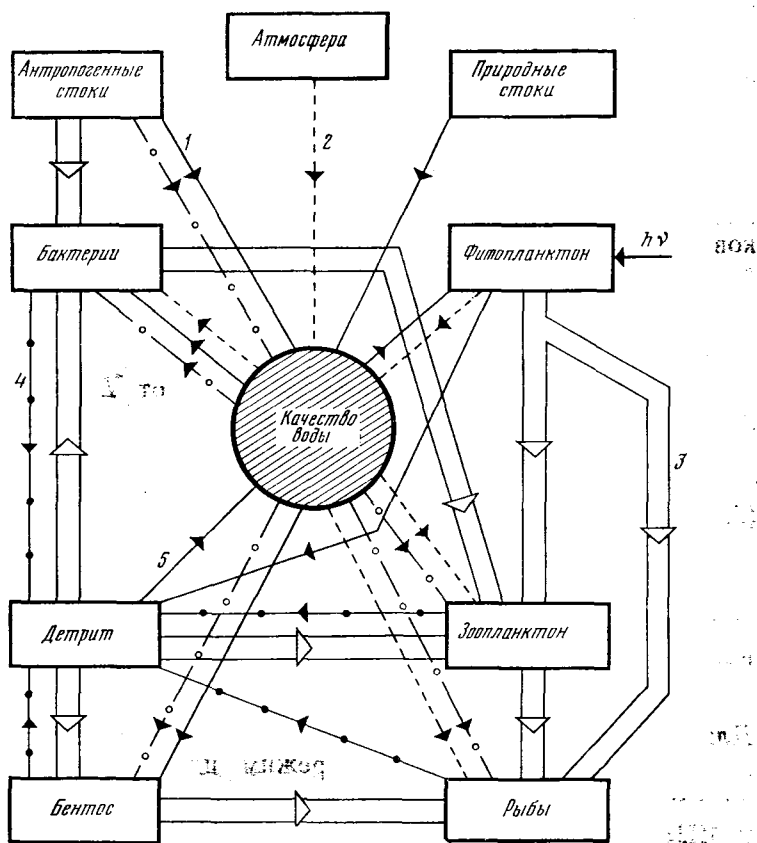
В работе Вавилина (1975) в качестве модели процесса биохимического окисления используется система дифференциальных уравнений следующего типа:

$$\begin{aligned} \frac{dX}{dt} &= \mu_m X (1 - e^{-h(X)L}) - rX; \\ \frac{dL}{dt} &= f(t) - \frac{\mu_m X}{Y} (1 - e^{-h(X)L}), \end{aligned} \quad (16)$$

где $f(t)$ — скорость поступления органического вещества за счет естественного круговорота. При $f(t) = f_0$ введение дополнительных количеств органического вещества выводит систему из состояния равновесия. Можно выделить два характерных отрезка времени:

1) период незначительного окисления постороннего органического вещества (лаг-фаза);

2) время возвращения системы в прежнее стационарное состояние, которое оценивается приблизительно при определенном ограничении на текущие концентрации. Возвращение к первоначальному состоянию равновесия может идти через затухающий колебательный процесс.



Формирование качества воды в водоеме

1 — биогены; 2 — кислород; 3 — питание; 4 — трупы и экскременты; 5 — токсичность

В ряде случаев с помощью математической модели пытаются учесть изменения структуры и динамики водной экологической системы при введении загрязняющих веществ. Для решения этих вопросов в большинстве случаев недостаточно ограничиться моделью двух — трехзвенной пищевой цепи. Необходимо учитывать существование в экосистеме большого количества видов, связанных между собой сложными взаимоотношениями.

Основой для моделирования взаимодействия органического загрязняющего вещества, подвергающегося бактериальному разложению, со сложной экосистемой являются модели биотического круговорота углерода и других элементов. Такие модели, в частности, были приведены в работах Умнова (1973), Келли (Kelly, 1974), Чена (Chen, 1970). Схематично подобный подход к качеству воды представлен на рисунке. Имитационные моде-

ли требуют знания величины большого количества констант и параметров, которые экспериментально определить зачастую невозможно. В столь сложных нелинейных системах небольшие изменения параметров могут привести к существенным изменениям системы (Молчанов, 1975).

5. Модели роста активного ила типа (9)—(11) являются необходимым элементом при проектировании аэротенков — реакторов, в которых органические вещества окисляются микроорганизмами. В большинстве случаев при проектировании аэротенков необходимо знать продолжительность периода аэрации T_A , для того чтобы снизить суммарную концентрацию загрязнений до некоторого заданного уровня L_e . При этом известны входные концентрации загрязнений L_0 и активного ила X_0 . Для решения этой задачи из модели роста ила требуется определить зависимость скорости потребления загрязнений от L_0 , X_0 и L , т. е. $\rho_L(L, L_0, X_0)$. Тогда для идеального смесителя период аэрации определяется по формуле (Левеншпиль, 1969)

$$T_A^{\text{см}} = \frac{L_0 - L_e}{|\rho_L(L, L_0, X_0)|}. \quad (17)$$

Для идеального вытеснителя

$$T_A^{\text{в}} = \int_{L_e}^{L_0} \frac{dL}{|\rho_L(L, L_0, X_0)|}. \quad (18)$$

Для оптимального расчета многоступенчатого аэротенка, в котором практически реализуется режим идеального вытеснения, определяется минимум суммы

$$T_A^n = \sum_{i=1}^n \frac{L_{i-1} - L_i}{|\rho_L(L_i, L_0, X_0)|}, \quad (19)$$

где n — число ступеней.

Простейшей моделью кинетики процесса биохимического окисления органического вещества в аэротенке является уравнение 1-го порядка. Ряд исследователей предлагает порядок реакции определять экспериментально (Иванов, Рабинович, 1974).

Однако более корректно при выборе функции $\rho_L(L, L_0, X_0)$ использовать систему (8). Возьмем для примера модель Моно, которая достаточно хорошо описывает кинетику процесса очистки в широком диапазоне концентраций загрязнений:

$$\begin{aligned} \frac{dX}{dt} &= \frac{\mu_m XL}{K_L + L}; \\ \frac{dL}{dt} &= -\frac{\mu_m XL}{Y(K_L + L)}. \end{aligned} \quad (20)$$

Отсюда легко получить

$$|\rho_L(L, L_0, X_0)| = \frac{\mu_m [X_0 + Y(L_0 - L)] L}{Y(K_L + L)}. \quad (21)$$

Влияние процесса отмирания ила на точность расчета аэротенка можно оценить с помощью модели Герберта (Herbert, 1961)

$$\frac{dX}{dt} = \frac{\mu_m XL}{K_L + L} - bX; \quad (22)$$

$$\frac{dL}{dt} = -\frac{\mu_m XL}{Y(K_L + L)},$$

где b — константа отмирания. Из системы (22) легко находится связь между концентрацией активного ила и концентрацией загрязнений:

$$X = X_0 + Y(L_0 - L) - \frac{Yb}{\mu_m}(L_0 - L) - \frac{Yb}{\mu_m}K_L \ln \frac{L_0}{L}. \quad (23)$$

Если не учитывать скорость отмирания ила, то

$$X = X_0 + Y(L_0 - L). \quad (24)$$

Отсюда относительная ошибка в определении концентрации ила будет равна

$$\frac{\Delta X}{X} = \frac{\frac{Yb}{\mu_m} \left(L_0 - L + K_L \ln \frac{L_0}{L} \right)}{X}. \quad (25)$$

Обычно в аэротенке очистка ведется до уровня $L_e = 0,01$ г БПК/л, при этом $L_0 = 1$ г БПК/л. Средняя концентрация ила в объеме аэротенка составляет 2 г/л. Если константы модели Герберта принять равными $\mu_m = 0,11$ /час, $Y = 0,5$ г ила/г БПК, $K_L = 0,1$ г БПК/л, $b = 0,005$ 1/час, то легко проверить, что для данных условий ошибка будет около 1%.

Используя модель Моно, легко выполнить оптимальный расчет многоступенчатого аэротенка (Вавилин, Васильев, 1976). Такой расчет показывает, что применения трех-четырех ступеней вполне достаточно, чтобы приблизиться к идеальному аэротенку. Дальнейшее увеличение числа ступеней, во-первых, не дает существенного эффекта, во-вторых, ведет к уменьшению объема ячеек, что отрицательно сказывается на свойствах ячейки как идеального смесителя.

Многоступенчатая схема аэротенка должна сочетать в себе преимущества смесителя и вытеснителя, а именно устойчивость к шокным нагрузкам, хорошие качества активного ила и высокую эффективность процесса очистки, особенно при малых значениях входной концентрации загрязнений.

Различные математические модели могут дать разные результаты технологического решения очистных сооружений. Так, если кинетика окисления следует модели Моно, то расчет показывает (Вавилин, Васильев, 1976), что нельзя получить положительного эффекта от рассредоточенного впуска стоков в аэротенк. В случае сильного ингибирующего действия высоких концентраций субстрата, используя модель Эндрюса, легко показать, что общий объем аэротенка при рассредоточенном впуске можно существенно уменьшить.

Модель Моно может быть использована в качестве основы для построения более сложной модели. Например, в модели Кенейла (Canale, 1969), описывающей трофическую цепь субстрат → бактерии → простейшие, взаимодействие между элементами цепи осуществляется по типу Моно:

$$\begin{aligned} \frac{dP}{dt} &= f \frac{XP}{K_X + X}; \\ \frac{dX}{dt} &= \frac{\mu_m XL}{K_L + L} - \frac{f}{w} \frac{XP}{K_X + X}; \\ \frac{dL}{dt} &= - \frac{\mu_m XL}{Y(K_L + L)}, \end{aligned} \quad (26)$$

где P — концентрация простейших; f — максимальная скорость роста простейших; w — экономический коэффициент для простейших; K_X — концентрация бактерий, при которой скорость роста равна половине максимальной.

6. При грубой оценке процессов самоочищения водоемов эффективность самоочищения можно определить в виде

$$\frac{L_e}{L_0} = \frac{1}{KT + 1} \quad (27)$$

для водоема — идеального смесителя — и

$$L_e/L_0 = e^{-KT} \quad (28)$$

для водоема — идеального вытеснителя. Формулы (27), (28) получены из уравнений (17), (18) в предположении, что биохимическое окисление идет по Стритеру — Фелпсу, т. е. $\rho_L = -KL$.

Такие оценки используются также при анализе работы биологических прудов (Унгурияну, 1975). По-видимому, более правильно применение подобных расчетов с нелинейными функциями ρ_L , о которых говорилось выше. При этом реальные водоемы можно представить состоящими из различных зон смешения и вытеснения (Гордин, Кочарян, 1975).

Как было показано выше, имеется достаточное количество математических моделей процессов биохимического окисления органических веществ — загрязнителей водоемов — от очень упрощенных до сложных имитационных моделей. Хорошая математическая модель должна быть точной в тех пределах изменения переменных, которые определяются условиями задачи, и в то же время должна быть, по возможности, простой.

Литература

- Багоцкий С. В., Вавилин В. А. — Математическое моделирование процессов самоочищения в водных экосистемах. — Водные ресурсы, 1976, № 4, с. 123—134.
- Вавилин В. А. О математических моделях процессов биохимического окисления органических веществ в водоемах. — Водные ресурсы, 1975, № 4, с. 160—164.
- Вавилин В. А., Васильев В. Б. Расчет системы аэротенк — отстойник. — Водные ресурсы, 1976, № 2, с. 175—183.
- Вавилин В. А., Васильев В. Б. Оптимальная технологическая схема биологической очистки сточных вод активным гелом. — Микробиологическая промышленность, 1976, т. 28, № 8, с. 42—49.
- Васильев В. Б., Вавилин В. А. Математическое моделирование процессов биологической очистки вод в системе с активным илом. — Журн. общ. биол., 1976, № 3, с. 427—439.
- Гордин Н. В., Кочарян А. Г. Методы оценки самоочищающей способности водохранилищ. — Водные ресурсы, 1976, № 2, с. 46—51.
- Иванов Г. В., Рабинович Г. Б. Применение математического моделирования для совершенствования метода расчета аэротенков. — В кн.: Новые исследования сетей и сооружений водоснабжения и канализации. Л., 1974, с. 112—128.
- Иерусалимский Н. Д., Неронова Н. М. Количественная зависимость между концентрацией продуктов обмена и скоростью роста микроорганизмов. — Докл. АН СССР, 1965, т. 161, № 6, с. 1437—1440.
- Левенициль О. Инженерное оформление химических процессов. М., «Химия», 1969.
- Леонов А. В., Айзатуллин Т. А. Динамика закрытой БПК-системы: опыт портретного моделирования. — Труды ГОИН, 1975, вып. 127, с. 5.
- Молчанов А. М. Математические модели в экологии. Роль критических режимов. — В кн.: Математическое моделирование в биологии. М., «Наука», 1975, с. 133—141.
- Роговская Ц. И. Биохимический метод очистки сточных вод. М., Стройиздат, 1967.
- Умнов А. А. Математическая модель биотического круговорота вещества и энергии, происходящего в загрязненной реке. — В кн.: Биологические процессы и самоочищение на загрязненном участке реки (на примере Верхнего Днепра). Минск, 1973, с. 157—182.
- Унгурану Д. В. Очистка производственных сточных вод в биологических прудах. Кишинев, «Штиинца», 1975.
- Швытов И. А. Некоторые принципы математического моделирования динамики микробных популяций. — В кн.: Математическое моделирование в биологии. М., «Наука», 1975, с. 113—132.
- Andrews J. M. A mathematical model for the continuous culture of microorganisms, utilizing inhibitory substrates. — Biotechn. Bioengng., 1968, v. 10, p. 707—723.
- Canale R. P. An analysis of models describing predator — prey interreaction. — Biotechn. Bioengng, 1969, v. 11, p. 887—907.

- Chen C. W.* Concepts and utilities of ecological model.— J. Sanit. Eng. Div. ASCE, 1970, v. 96, N 5, p. 1085—1099.
- Dobbins S. E.*— BOD and oxygen relationships in streams.— J. Sanit. Eng. Div. ASCE, 1964, v. 90, N 3, p. 65—82.
- Herbert D.* A theoretical analysis of continuous culture of systems.— Symposium of Continuous culture of microorganisms, 1961, p. 112—128.
- Hoover T. E., Arnoldi R. A.* Computer model of Connecticut river pollution.— J. WPCF, 1970, v. 42, N 4, p. 67—75.
- Kelly R. A.* Conceptual ecological model of Delaver estuary. System analysis and simulation in ecology. N. Y., 1974, p. 221—248.
- McKinney R. E.* Microbiology for sanitary engineers. N. Y., Pergamon Press, 1962.
- Mono J.* The growth of bacterial cultures.— Annual. Rev. Microbiol., 1949, v. 3, N 2, p. 371—394.
- Moser H.* The dynamics of bacterias populations maintained in the chemostat. Washington, 1958.
- Streeter H. W., Phelps K. B. A.* Study of pollution and natural purification of the Ohio river.— Public Health Bull., 1925, N 146.

НЕКОТОРЫЕ ДИНАМИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ В ЭПИДЕМИОЛОГИИ ТУБЕРКУЛЕЗА

М. Д. Корзухин

(Центральный институт туберкулеза МЗ СССР)

С точки зрения построения динамических математических моделей задача моделирования в эпидемиологии туберкулеза является частным случаем аналогичной задачи в экологии. В то же время по сравнению с подавляющим числом ситуаций в экологии эпидемиология туберкулеза находится в преимущественном положении благодаря наличию детальной системы государственной отчетности и большого числа часто узконаправленных исследований.

Целью построения динамических математических моделей является изучение протекания туберкулезного эпидемического процесса¹ во времени. Основной прием моделирования состоит в введении нужных (для выбранной цели) эпидемиологических «состояний», т. е. в разбиении популяции на те или иные классы, а затем — в написании и исследовании соответствующих динамических уравнений. Степень подробности разбиения диктуется поставленной целью и имеющимися сведениями о константах скоростей. Технология написания динамических уравнений в принципе очень проста и универсальна для всех задач. Более сложно — исследование полученных уравнений и иногда интерпретация результатов.

По нашему мнению, при настоящем уровне сведений об эндемии наибольший интерес представляют «целостные» модели процесса, оперирующие с полным набором состояний — от незараженного до больного. Отсутствие «целостности» в отечественных исследованиях эндемии является наиболее характерной чертой настоящего положения вещей. Рассмотрение полного набора состояний, естественно, вызывает необходимость рассмотрения всех возможных переходов между этими состояниями. Следовательно, такой подход требует синтеза на уровне подробности, принятом в конкретной работе, всех имеющихся сведений об эндемии.

¹ В дальнейшем для краткости будем говорить «эндемия» — вместо «туберкулезный эпидемический процесс» и «модель» — вместо «математическая модель».

Хотя фтизиатров, естественно, интересуют практические приложения моделей, моделирование по мере своего усложнения с необходимостью превращается в самостоятельную область научной деятельности, часто оторванную от непосредственного выхода в практику. Этот процесс уже произошел в близкой к эпидемиологии области — экологии. Ближайшей целью этой деятельности является, конечно, изучение «спонтанно протекающей» эндемии при фиксированном уровне противотуберкулезных мероприятий. Приводимые ниже модели ориентированы главным образом на эту задачу. Основу изложения составляет динамическая модель эндемии для СССР. Кроме того, обсуждаются различные следствия и вновь возникающие вопросы.

Основные свойства эндемии и адекватный математический аппарат

С эпидемиологической точки зрения развитие туберкулеза описывается следующей схемой: здоровый незараженный человек (состояние N) заражается от больного (состояние C) возбудителем туберкулеза и становится инфицированным, оставаясь здоровым (состояние I); затем человек с некоторой вероятностью заболевает и или переходит в состояние C , или спонтанно излечивается, переходя в состояние R ; в это же состояние переходят излеченные больные. Эту схему можно дополнить процессом спонтанного выздоровления инфицированных $I \rightarrow N$ (так называемое биологическое выздоровление), заболевания излеченных или спонтанно излечившихся $R \rightarrow C$ и принципиально возможным процессом $R \rightarrow I$, о котором будет подробнее сказано дальше. Несомненно, протекающий процесс заболевания в течение первого года после заражения, $N + C \rightarrow C$, не включен в настоящую модель ввиду сравнительно малого его веса в заболеваемости ($\sim 10\%$). В результате получаем наиболее распространенную¹ эпидемиологическую модель туберкулеза (рис. 1). Около каждой стрелки написана константа скорости соответствующего процесса, равная вероятности перехода за 1 год.

Критерии принадлежности к тому или иному состоянию весьма подробно разработаны во фтизиатрии. Состояния N и I разделяются так называемым туберкулиновым тестом, I и R — рентгенологически (большинство переболевших имеет в легких остаточные изменения после перенесенного туберкулеза — «тени»), C от всех состояний — наличием бацилловыделения или других признаков болезни. Два здоровых «зараженных» состояния — I , R объединяются одним термином — «туберкули-

¹ Здесь введены чаще всего используемые состояния и общепризнанные, если не считать $I \rightarrow N$ и $R \rightarrow I$, процессы перехода. Число состояний при необходимости можно увеличить — это очевидно; вопрос о введении новых процессов перехода обсуждается ниже и в работе Корзухина (1976).

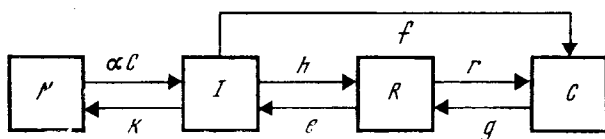


Рис. 1. Наиболее распространенная в литературе эпидемиологическая модель туберкулеза, использованная при построении динамической модели для Советского Союза (обозначения см. в тексте)

ноположительные», T^+ . Однако количественный критерий принадлежности (например, начиная с какого размера туберкулиновой реакции считать человека инфицированным) произволен и является предметом соглашения фтизиатров, т. е. не существует «истинных», инфицированных больных и т. д. С эпидемиологической и модельной точек зрения «состояние» будет определено однозначно, если известны константы скоростей всех процессов, в которых «участвуют» люди, находящиеся в этом состоянии.

Основная специфика туберкулеза¹ с эпидемиологической точки зрения состоит в том, что: а) инкубационный период его достигает десятков лет, в среднем — несколько лет; б) заболеваемость им по сравнению с остропротекающими инфекционными болезнями сравнительно невысока. Вследствие этого в промежуточных состояниях (между N и C) находится большое (до 90% популяции в некоторых странах сейчас и почти во всех странах до войны) число людей, являющихся резервуаром потенциальной заболеваемости. Именно этим объясняется необходимость введения состояний I , R , которые не нужны или менее значимы в эпидемиологии остропротекающих болезней.

Длительность протекания эндемии и большое число людей в каждом состоянии практически однозначно приводят к описанию динамики эндемии дифференциальными уравнениями, обыкновенными — для эпидемиологической модели рис. 1 и в частных производных при, например, разбиении на возраста. По перечисленным причинам, а также из-за сильной зависимости констант скоростей от возраста на динамику эндемии сильное влияние оказывает демографическая динамика возрастных распределений, плотности и миграции. Для простоты на рис. 1 не указаны процессы рождения и смерти; они будут сразу учитываться в уравнениях.

Все процессы, приведенные на рис. 1, кроме процесса инфицирования $N \rightarrow I$, являются «спонтанными», т. е. их скорость

¹ На самом деле туберкулез принадлежит к группе хронических инфекций (лепра, сифилис, ревматизм и т. д.), обладающих сходными эпидемиологическими закономерностями (Красильников, 1970); эта общность позволяет надеяться на возможное распространение методов и результатов, полученных при моделировании эндемии туберкулеза.

зависит от числа людей только в исходном состоянии (например, скорость процесса извлечения равна gC). Таким образом, уравнения, соответствующие наиболее распространенным эпидемиологическим моделям туберкулеза, «почти линейны» в отличие от сильно нелинейных уравнений популяционной динамики в экологии.

Единственный нелинейный процесс — инфицирования — заслуживает отдельного рассмотрения. Ясно, что вероятность перехода $N \rightarrow I$ зависит от числа больных C . Математическое описание этого процесса предложено Кермаком и МакКендриком (Kermak, McKendric, 1932) в очевидной для «математического эколога» форме

$$\Delta I = \alpha NC, \quad (1)$$

где ΔI — число людей, инфицирующихся за год среди N неинфицированных от C больных; α — вероятность инфицироваться одному неинфицированному от одного больного, зависящая, в числе прочего, от плотности популяции и контагиозности возбудителя. Не останавливаясь на возможных обобщениях, будем использовать формулу (1) в приведенном виде. Формула справедлива не только при условии «равноперемешиваемости»; нетрудно показать, что и при рассмотрении гетерогенного ареала, каждой части которого приписаны своя плотность, подвижность и контагиозность, формула (1) остается в силе, а коэффициент α приобретает смысл среднего по ареалу (или по популяции). «Современное» значение $\alpha \sim 10^{-7} \div 10^{-8} \text{ чел}^{-1} \cdot \text{год}^{-1}$.

Прежде чем переходить к дальнейшему изложению, сделаем короткий обзор существующих моделей эндемии. Пионерская работа Ваалера с соавторами (Waalerg et al., 1962) содержит модель для трех состояний — N , I , C , без процесса $I \rightarrow N$. Модель не привязана к какой-либо конкретной эндемии и носит иллюстративный характер.

Затем последовала модель Ре-Вейе и других (Re Velle et al., 1967), в которой, кроме четырех состояний рис. 1, введены состояния, возникающие за счет воздействия на эндемию противотуберкулезных мероприятий (например, «вакцинированные»). Подробно рассмотрены различные варианты воздействий на эндемию вплоть до стоимости программ. Константы взяты из разных источников, а начальные условия — «типичными» для развивающихся стран; модель не привязана к конкретной эндемии.

Первая «привязанная» модель опубликована Брёггером (Brögger, 1967), причем сразу с возрастным разбиением популяции. Введены дополнительные состояния вакцинированных и хронических больных. Начальные условия и константы скоростей взяты для Таиланда. Прослежена динамика на 25 лет и результаты проведения противотуберкулезных программ.

Модель с двумя состояниями инфицированных, больных и излеченных, все это в возрастном разбиении, опубликована

Баалером (Waalер, 1968). Как и у Ре-Вейе, модель рассчитана для «типичной» европейской страны. Именно эта модель обычно используется для приложений различными авторами — Эндо, Аоки (Endo, Aoki, 1971), Фелдстейн с соавторами (Feldstein et al., 1973), Баалер, Пио (1969), Azuma (1975), Асума (1976).

Этим исчерпывается список динамических моделей «всей» эндемии. Перечисленным работам присущи два недостатка: даже простейшие модели, доступные аналитическому исследованию, не подвергаются ему; авторы предпринимают прогноз динамики процесса и воздействий на него без подгонки модели к конкретной эндемии, но просто задав константы скоростей и начальные условия. В результате модели не выполняют, на мой взгляд, основной своей функции — не выступают в качестве инструмента исследования эндемии.

Модель для СССР

Выбор в качестве объекта моделирования СССР в целом объясняется, во-первых, необходимостью иметь «эталонную», «среднюю», модель для сравнения в случае изучения динамики в отдельных регионах. Далее, за счет усреднения по различным регионам (диспансерам) страны наблюдаемые переменные в масштабе СССР демонстрируют более четкие динамические закономерности, и попытка количественного их описания должна быть предпринята в первую очередь. Кроме того, должна быть и была предпринята попытка описания наблюдаемой динамики моделью с постоянными (не зависящими от времени) константами скоростей; и с этой точки зрения модель служит «эталоном» для последующих моделей.

Для построения модели использовались эпидемиологическая модель рис. 1, отчетные данные системы противотуберкулезной службы МЗ СССР за 1967—1975 гг. (рис. 2), а также результаты некоторых работ по определению начальных условий и констант скоростей. 1967 год был взят за начальный, поскольку в 1964 г. была введена новая система отчетности; судя по динамическим рядам (рис. 2), система противотуберкулезной службы примерно 3 года «настраивалась» на новую систему отчетности, и переходный процесс закончился примерно к 1967 г. Это хорошо видно по кривой $M(t)$.

Модель имеет вид

$$\begin{aligned} \dot{N} &= \xi Q - aNC && + kI - lN \\ \dot{I} &= + aNC - fI && - hI + eR - kI - bI \\ \dot{R} &= && - rR + gC + hI - eR && - qR \\ \dot{C} &= && + fI + rR - gC && - pC, \end{aligned} \quad (2)$$

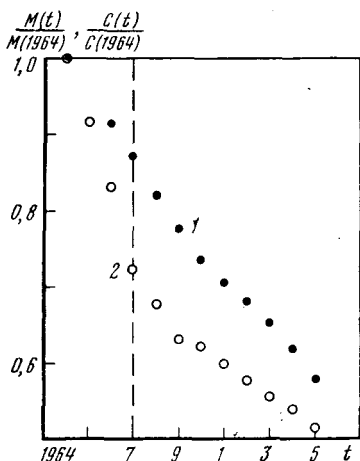


Рис. 2. Динамика величин, используемых при подгонке модели

1 — среднегодовое число больных активными формами туберкулеза, $C(t)$; 2 — число взятых на учет в течение года, $M(t)$

где $Q = N + I + R + C$ — численность популяции; ξQ — число рождающихся; lN , bI , qR , pC — число умирающих в соответствующих состояниях (здесь и далее — за год).

В модели C — число больных активным туберкулезом, состоящих на учете в активных (I , II и $V_{\text{акт}}$) группах диспансерного учета. Число заболевающих

$$M(t) = fI(t) + rR(t) \quad (3)$$

равно полному притоку в состояние C , т. е. состоит из впервые в жизни взятых на учет, переведенных из неактивных (III и $V_{\text{неакт}}$) групп учета в активные, взятых на учет не впервые в жизни (рецидивы). Отток за счет излечения, gC , равен числу людей, переведенных в III и $V_{\text{неакт}}$ группы. Отток за счет смерти, pC , равен числу умерших от всех причин.

При счете система (2) была упрощена: нелинейный член αNC был заменен на κC (это в точности соответствует формуле, использованной Ваалером с соавт. (Waalder et al., 1962)), где κ — среднее за рассматриваемый промежуток времени число людей, инфицируемых одним больным в год; это число слабо меняется со временем и, кроме того, известно с очень небольшой точностью. При этом упрощении три последних уравнения в (2) становятся не зависящими от N и превращаются в линейную систему

$$\begin{aligned} \dot{I} &= \kappa C - fI - hI + eR - kI - bI \\ \dot{R} &= -rR + gC + hI - eR - qI \\ \dot{C} &= +fI + rR - gC - pC. \end{aligned} \quad (4)$$

Подгонка модели производилась следующим образом. Были заданы начальные условия: $I(1967) + R(1967) = T^+(1967) =$

$=176$ млн. [75% от Q (1967)] — Сокольская, Соловьева (1973); R (1967) $=25$ млн. [11% от Q (1967)] — средняя величина, по данным ряда авторов (Гинзбург с соавт., 1975; Кочнова, 1972; Салеев, 1975; и др.); C (1967) — отчетной численности больных на середину 1967 г. Были заданы константы скоростей¹: $g = 0.184$, $p = 0.0453$ — отчетные данные; $k = 0.013$ — средняя величина, по данным ряда авторов — Салеев (1975), Штайнбрюк (Steinbrück, 1969) и др.; $\kappa = 3$ — Тригуб (1975), Салеев (1975) (этому значению соответствует риск инфицирования $\sim 2.5\%$ в год); $b = 8 \cdot 10^{-3}$ — средний коэффициент общепопуляционной смертности, по данным ЦСУ; $q = 0.02$ — найдено как среднее между летальностью небациллярных больных и смертностью, соответствующей возрастному распределению рентгеноположительных, по данным Салеева (1975). Далее, между константами f и r существует связь, даваемая уравнением (3) для 1967 г.:

$$fI + rR = M. \quad (5)$$

Отсюда при прогоне по f находилось r . Таким образом, были оставлены свободными константы скоростей (f, h, e). Они использовались для подгонки траекторий $C(t)$ и $M(t)$ к заданным (рис. 2). На вычислительной машине находились такие значения (f, h, e) — (f, h, e)_{min}, чтобы суммарное среднеквадратичное относительное отклонение для C и M

$$\sigma^2 = \sigma_c^2 + \sigma_M^2 = \frac{1}{9} \sum_i \left(\frac{C_{\text{теор.}i}}{C_{\text{экс.}i}} - 1 \right)^2 + \frac{1}{9} \sum_i \left(\frac{M_{\text{теор.}i}}{M_{\text{экс.}i}} - 1 \right)^2 \quad (6)$$

было минимальным. Как выяснилось в ходе подгонки, значение σ практически не зависит от e и равно

$$\sigma_{\min} \simeq 1.4\%, \quad \sigma_c \simeq 0.8\%, \quad \sigma_M \simeq 1.2\%. \quad (7)$$

Другими словами, в пространстве (f, h, e) существует линия, на которой $\sigma_{\min} \simeq \text{const} = 1.4\%$. Как и следовало ожидать, точность описания числа больных и заболевших посредством модели выше, чем экспонентой с постоянным показателем (темпом падения):

$$\sigma_{c \text{ экс}} = 1.0\%, \quad \sigma_{M \text{ экс}} = 1.3\%. \quad (8)$$

Результаты моделирования

Найденные значения (f, h)_{min}, полученные при заданных значениях константы скорости e , приведены на рис. 3; значения e выбирались так, чтобы (f, h)_{min} были положительны. Поскольку

¹ Проблема выбора констант скоростей по литературным данным достаточно нетривиальна и надлежащее ее обсуждение не может быть здесь проведено; что касается констант k, κ , то их значения на рассматриваемом промежутке времени очень слабо влияют на наблюдаемое поведение $C(t)$ и $M(t)$ — большое число T^+ служит буфером между N и C .

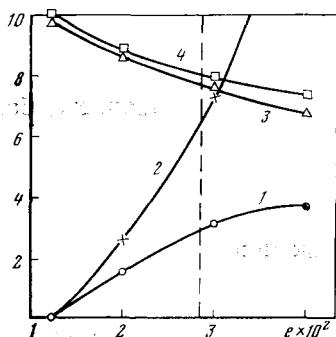


Рис. 3. Результаты подгонки модели (4)

1 — $f \times 10^4$; 2 — $h \times 10^3$; 3 — $r \times 10^3$; 4 — $a \times 10^{-1}$; значения f , r , h , лежащие на штрихованной прямой $e = 2,9 \cdot 10^{-2}$, использованы для количественных расчетов по модели

при подгонке одна константа скорости осталась неопределенной, для получения количественных результатов надо задать одну из констант. В качестве таковой была задана константа заболеваемости группы R , $r = 7,5 \cdot 10^{-3}$; значения ее, приводимые в мировой литературе, лежат в узком диапазоне $5 \div 10 \cdot 10^{-3}$ (удивительно узком, учитывая различия в критериях, регионах и авторах); это, кажется, наиболее устойчивая из эпидемиологических констант туберкулеза. Переходим к основным эпидемиологическим результатам модели.

1. Простейший результат состоит в получении прогноза величин S , M . Ввиду постоянства констант модели прогноз далее примерно 2000 г. вряд ли рационален. Основной результат прогноза состоит в уменьшении темпов падения числа больных и заболевающих примерно от 4 до 2,5% по сравнению с 1970 г. (Заметим, что наблюдаемое по отчетным данным замедление темпов падения числа заболевающих — от 4,6% в 1967—1971 гг. до 3,8% в 1971—1975 гг. — тоже объясняется моделью; последняя, правда, дает меньший перепад темпов — от 4,4 до 4,0% соответственно). Дальнейший прогноз требует прежде всего изучения динамики возрастных распределений групп риска, т. е. знания величин $I(t, \tau)$, $R(t, \tau)$ (τ — возраст). На рис. 4 приведен прогноз, даваемый моделью, и для сравнения — прогноз при сохранении темпов падения 1970 г. (для удобства — все в полулогарифмических координатах).

Согласно модели, темпы падения групп риска I , R до 2000 г. изменяются незначительно (они равны примерно $\lambda_I \approx 1,5\%$ и $\lambda_R \approx 5\%$ в год соответственно). Это обстоятельство позволяет предложить на основе полной модели упрощенную модель динамики заболеваемости и числа больных:

$$\dot{C} = a_I e^{-\lambda_I t} + a_R e^{-\lambda_R t} - gC - pC, \quad (10)$$

где a_I , a_R — начальные числа заболевающих из групп I , R . Темпы падения λ_I , λ_R (если считать, что у нас нет полной модели) можно определить различными способами, например из темпов падения полного числа заболевающих и всей группы T^+ в мо-

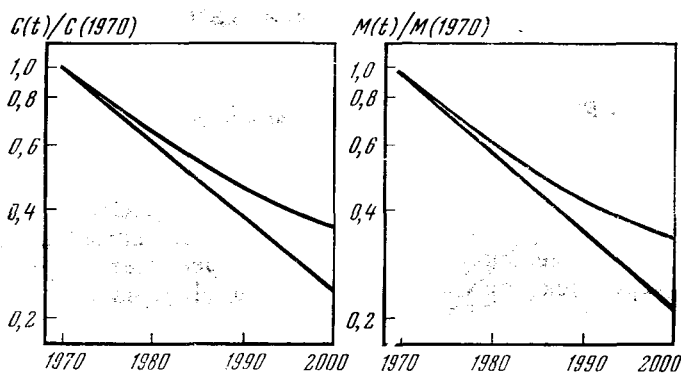


Рис. 4. Прогноз числа больных и заболевающих согласно модели (4)

Прямые линии соответствуют прогнозу при сохранении темпов падения 1970 г. (4% для C и 4,8% для M), кривые — прогноз по модели

мент $t=0$, или прямыми измерениями. Динамика заболеваемости описывается двумя первыми членами в (10), а числа больных — решением уравнения (10) (C_0 — начальное значение для C):

$$C(t) = \frac{a_I}{g+p-\lambda_I} e^{-\lambda_I t} + \frac{a_R}{g+p-\lambda_R} e^{-\lambda_R t} + \left(C_0 - \frac{a_I}{g+p-\lambda_I} - \frac{a_R}{g+p-\lambda_R} \right) e^{-(g+p)t}. \quad (11)$$

2. Следующий результат касается динамики доли лиц, заболевающих из группы риска R :

$$A(t) = rR/M(t). \quad (12)$$

Эта величина, согласно прогнозу, будет падать от значения $\sim 0,7$ в 1967 г. до 0,5 в 2000-м. Такая динамика объясняется, естественно, различием в темпах падения λ_I и λ_R : ясно, что доля заболевающих из группы I будет расти. Я не нашел в литературе четких указаний о динамике величины $A(t)$.

3. Из модели следует один интересный результат, который удобно разобрать на упрощенной модели (10), а именно:

$$\text{число излеченных} = \text{числу заболевающих}^1 \quad (13)$$

или в наших обозначениях

$$gC(t) = M(t). \quad (14)$$

¹ На факт близости числа излеченных и заболевающих для РСФСР в 1965—1970 гг. обращено внимание в работе Батманова и других (1973), однако авторы не нашли ему общего объяснения, считая его результатом специфических изменений структуры контингента больных в эти годы.

Это равенство является следствием лишь одного факта — значительного превышения константы излечения над темпом падения числа заболевающих и летальностью

$$g \gg \lambda_I, \lambda_R, \rho \quad (15)$$

и выполняется асимптотически точно при $g \rightarrow \infty$. Во-первых, чисто качественно ясно, что при выполнении условия (15) переменная будет выходить на «квазиравновесие» $C \sim M/g$. Строго этот вывод следует из решения (11): с течением времени член с $\exp[-(g+\rho)t]$ уменьшается гораздо быстрее, чем первые два, так что через некоторое время, с учетом (15), из (11) получим

$$C(t) \simeq \frac{a_I}{g} e^{-\lambda_I t} + \frac{a_R}{g} e^{-\lambda_R t} = \frac{M(t)}{g},$$

т. е. искомое равенство (14). Поскольку $\rho \sim \lambda_R$, равенство (14) в нашем случае выполняется с «дополнительной» точностью. Среднеквадратическое отклонение от равенства (14), по экспериментальным данным за 1967—1975 гг., равно 5,2%, а согласно модели — 0,35% (рис. 5). Из (14), в частности, следует, что при постоянных константах темпы падения числа больных и заболевающих равны.

4. Как и всякая построенная модель, наша модель позволяет исследовать поведение переменных при изменении констант скоростей и (или) начальных условий, например ответить на вопрос: «что будет с переменной C , если риск заболевания f группы I уменьшится вдвое?». Причины изменения констант могут быть самыми разнообразными, поскольку с точки зрения модели вся связь эндемии с остальным миром осуществляется через константы. Различные причины могут приводить к одинаковым изменениям в константах, и модель в силу своего «формально-кинетического» характера не различает одинакового влияния на константу различных факторов. Ввиду большого числа констант модели и различных вариантов их изменения я ограничусь двумя простыми, близкими эпидемиологам примерами, связанными с изложенным в предыдущем пункте результатом.

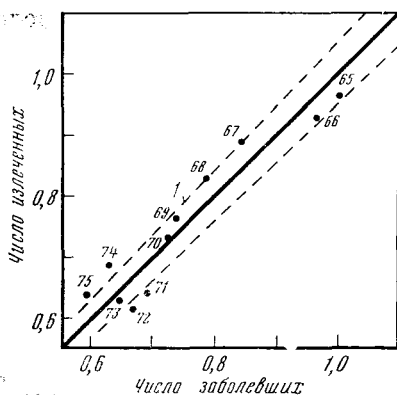
А. Скачкообразное изменение константы излечения, например, за счет изменения критериев снятия с учета или появления новых лекарств [аналогичное исследование предпринято Батмановым и другими (1973), но из текста неясно, какая модель использовалась]. Пусть в 1975 г. g возрастет, для яркости эффекта, вдвое и станет в дальнейшем $g_{\text{нов}} = 0,368$. Приближенное равенство (14) позволяет с большой точностью предсказать ситуацию через несколько лет после скачка — система, очевидно, выйдет на равенство

$$g_{\text{нов}} C(t) = M(t); \quad (16)$$

$C(t)$ после окончания переходного процесса будет вдвое меньше, чем было бы при $g = g_{\text{стар}}$ и опять станет падать с темпом падения числа заболевающих (рис. 6).

Рис. 5. Связь числа заболевающих и излеченных в условном масштабе

1 — отчетные данные по годам;
2 — 5%-й коридор вокруг прямой, соответствующей точному равенству (13)



К точно такому же результату приведет скачкообразное уменьшение констант заболеваемости f , r , например, за счет изменения критериев взятия на учет или (совершенно гипотетической) массовой профилактики.

Б. Скачкообразное изменение числа больных C за счет, например, однократной массовой кампании по выявлению моделируется на модели изменением в нужный момент величины C , например, на $2/3$. После окончания переходного процесса $C(t)$ выйдет на прежнее равенство (14) (рис. 7).

Разумеется, модель может описать ситуацию с любым, не обязательно скачкообразным изменением констант и начальных условий; приведенные примеры являются лишь наиболее демонстративными частными случаями.

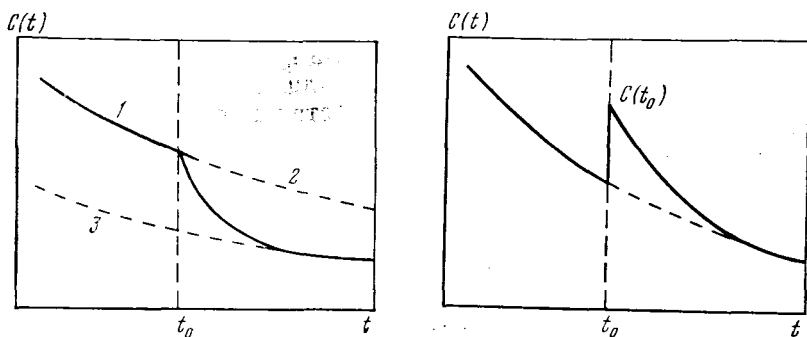


Рис. 6. Качественное поведение числа больных $C(t)$ при скачкообразном (в момент t_0) увеличении вдвое константы g

1 — наблюдаемая траектория $C(t)$; 2 — гипотетическая траектория при $g = g_{\text{стар}}$;
3 — гипотетическая траектория при $g = g_{\text{нов}}$

Рис. 7. Качественное поведение числа больных при однократной (в момент t_0) массовой кампании по выявлению больных (система выходит на прежнюю траекторию).

5. В процессе подгонки определены (рис. 3) две экспериментально трудно определимые константы — скорости скрытого спонтанного заболевания инфицированных (или процесса скрытого образования рентгеноположительных) $I \rightarrow R - h \simeq 0.6\%$ и скорости обратного процесса $R \rightarrow I$, о чем подробно сказано ниже.

6. Как следует из рис. 3, задание любой из трех констант $(f, h, e)_{\min}$ или значений r , A однозначно определяет остальные две константы. Отметим, во-первых, что таким образом мы получаем свободу выбора, определяя ту величину из пяти возможных, которую определить легче всего (например, найдя A , найдем f, h, e, r). Далее, появляется критерий на правильность измерения констант в эксперименте: если их измеренные значения таковы, что не лежат с разумной точностью на одной вертикальной штрихованной прямой рис. 3, то либо они определялись с плохой точностью (нерепрезентативная выборка, плохая методика), либо при не фиксированных критериях выделения эпидемиологических состояний. Все это справедливо, конечно, при условии адекватности модели.

Несколько отступая от обсуждения результатов, заметим, что при выбранной модели мы, вообще говоря, по одним только заданным начальным условиям всех переменных и одной (а тем более нескольким) траектории переменной можем определить в ходе подгонки все константы скоростей модели. На практике точности задания траекторий обычно хватает для определения лишь части констант, как это и произошло в нашем случае. Далее, в принципе возможны «вырожденные» ситуации, когда одна и та же точность подгонки достигается при различных значениях констант; это тоже имеет место в нашем случае. По-видимому, этот факт является следствием значительной свободы в выборе критерия, разделяющего состояния I и R . Проведя «границу» между этими состояниями в том или ином месте путем включения в состояние R лиц с большими или меньшими «теньями» в легких, мы, естественно, изменим константы скоростей этих состояний — f, h, e и т. д. Однако, как следует из постоянства $\sigma_{\min}$ (конец § 2), эту границу можно провести практически где угодно, включив в группу R людей или с самыми малыми «теньями» в легких (большой размер группы, меньшие константы q, e, r), или только с крупными «теньями» (малый размер группы, большие константы q, e, r).

7. Последний результат является скорее уточнением интерпретации процесса $R \rightarrow I$. Выбранное выше значение $r \sim 0,7\%$ однозначно определило константу скорости процесса $R \rightarrow I$, $e \sim 3\%$. Именно этот процесс в сумме со смертностью ($q \sim 2\%$) обеспечивает столь высокую ($\lambda_n \sim 5\%$), согласно модели, скорость падения численности группы R . Единственно возможная интерпретация состоит в том, что это есть процесс исчезновения (рассасывания) рентгенологических изменений в органах дыхания, являющихся признаком «рентгеноположительности», с соответст-

вующим снижением риска заболевания в связи с переходом в группу I. Без введения этого процесса наблюдаемый тип падения заболеваемости (а значит и числа больных) в рамках данной модели объяснен быть не может. Фтизиатрам, в принципе, известно о существовании процесса рассасывания¹. Однако соответствующие данные, во-первых, немногочисленны и, во-вторых, собирались клиницистами², так что оценить по ним эпидемиологическую константу e мне не удалось (обсуждение и ссылки см. Салеев, 1975). Однако одно дело — принципиальная возможность рассасывания, а другое — утверждение о его решающем вкладе в падение заболеваемости; последнее является, конечно, гипотезой. В результате ее проверки данная модель с постоянными константами, выбранными группами риска и моделью заболеваемости, может быть подтверждена или отвергнута или, точнее, будет установлена степень ее адекватности эндемии. Последовательное обсуждение всех возможностей модификации модели (переменные константы, другие группы риска, другая модель заболеваемости) в случае, если константа e окажется существенно меньше 3%, выходит за рамки настоящей работы; мы рассмотрим ниже лишь расширенную модель заболеваемости. В заключение можно сделать вывод, что вопрос об объяснении наблюдаемых темпов падения заболеваемости является центральным среди вопросов, касающихся механизма эндемии и построения ее моделей.

Расширение модели

Из полученных результатов ясно, что именно динамика «входного потока» — $M(t)$, зависящая от динамики групп риска и эпидемиологической структуры заболеваемости, определяет поведение $C(t)$. Мне кажется полезным обсудить расширенную модель заболеваемости с целью более полного учета современных представлений о ее эпидемиологическом механизме. Заодно мы обсудим вопрос о введении всех возможных переходов между состояниями.

Расширение не будет состоять во введении новых состояний, но лишь во введении новых процессов перехода с участием старых состояний. При этом условием единственно возможным расширением модели заболеваемости является введение заболеваемости первичным туберкулезом и всех процессов суперинфекции.

¹ Согласно Ф. В. Шебанову (1976), уже у только что излеченных полное рассасывание «теней» наблюдается в 4–5% случаев; «положительная» в этом смысле динамика продолжается и дальше.

² Единственная известная эпидемиологическая работа (Шилова, 1976), в которой измерялись константы прямого и обратного рентгенологического выражения — в наших обозначениях h и e — не может быть, к сожалению, использована здесь ввиду явной нерепрезентативности использованной выборки, приведшей к нереальным значениям заболеваемости и смертности.

Ввиду наличия всего одного состояния для неинфицированных — N , процессы первичного инфицирования и реинфицирования (т. е. инфицирования биологически излеченных) не различаются. Все это дает следующие процессы:

$$N+C \xrightarrow{\beta} C, \quad I+C \xrightarrow{\gamma} C, \quad R+C \xrightarrow{\delta} C. \quad (17)$$

Имея целью учесть все возможные процессы перехода между состояниями, введем также процессы

$$N+C \xrightarrow{\mu} R, \quad I+C \xrightarrow{\eta} R. \quad (18)$$

Как видим, введены все вопросы, удовлетворяющие принципу: встреча с больным C переводит с соответствующей вероятностью индивидуума в состояние, более близкое к C , или в само C . В схеме не учтены процессы двух и более кратного инфицирования и суперинфицирования в течение года, например $I+C \rightarrow C$. Если считать, что для любого индивидуума из групп N, I, C частота встречи с больным равна частоте первичного инфицирования ($N+C \rightarrow I$) — 0,025, то частота z -кратной встречи равна $(0,025)^z$, т. е. много меньше 0,025. Правда, при повышении кратности встреч, по-видимому, увеличивается вероятность перехода в более близкое к C состояние. Однако, например, при двукратной встрече эта вероятность должна быть в $1/0,025 = 40$ раз больше, чтобы скорости одно- и двукратного процесса были равны. Судя по данным, касающимся людей, находящихся в тесном контакте с больными, вероятности соответствующих переходов не повышаются в столь большой степени, так что в итоге мы можем ограничиться однократными (в течение года) встречами с больными.

Далее в схеме следует учесть возможность «обратных» спонтанных переходов

$$R \xrightarrow{s} N, \quad C \xrightarrow{n} I, \quad C \xrightarrow{m} N. \quad (19)$$

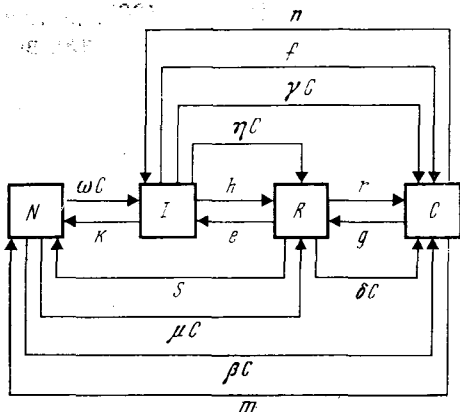
В результате получаем «максимально» расширенную¹ эпидемиологическую модель (рис. 8) и соответствующую ей систему уравнений:

$$\begin{aligned} \dot{N} &= -\beta NC - \omega NC - \mu NC + kI + sR + mC + \xi Q - lN; \\ \dot{I} &= -\eta IC + \omega NC - \gamma IC - kI - fI - hI + eR + nC - bI; \\ \dot{R} &= +\eta IC - \delta RC + \mu NC - rR - sR + hI - eR + gC - qR; \\ \dot{C} &= +\beta NC + \delta RC + \gamma IC + rR + fI - mC - nC - gC - pC. \end{aligned} \quad (20)$$

¹ Процессы $I+C \rightarrow R$, $R+C \rightarrow C$ учтены в модели Брёггера (Brögger, 1957); в модели Ваалера (Waalerg, 1968) заложена возможность учета процесса $I+C \rightarrow C$, однако при дальнейших приложениях эта возможность не использовалась.

Рис. 8. Расширенная эпидемиологическая модель туберкулеза, содержащая все возможные переходы между состояниями, включая процессы суперинфекции при однократной в течение года встрече с больным; этой модели соответствует динамическая модель (20)

(обозначения см. в тексте)



Относительно интерпретации введенных процессов и их констант можно сказать следующее. Первый процесс в (17) описывает заболеваемость первичными формами туберкулеза после первого заражения; второй и третий — вторичными формами после вторичного заражения (суперинфекции); процессы (18) — образование рентгеноположительных за счет инфицирования неинфицированных и суперинфекции инфицированных. Таким образом, заболеваемость разбивается на

$$M(t) = M_{\text{экз}}(t) + M_{\text{энд}}(t);$$

$$M_{\text{экз}} = \beta NC + \delta RC + \gamma IC; M_{\text{энд}} = rR + fI. \quad (21)$$

На существование первого процесса в (19) указывают Гинзбург с соавторами (1975) — это сопровождающееся биологическим излечением исчезновение петрификатов у пожилых лиц; второй процесс описывает выздоровление рентгеноотрицательных больных (с внелегочными формами туберкулеза), их доля в C составляет 10—20%; третий процесс описывает полное выздоровление в течение года; по-видимому, он наименее вероятен и его включение в схему будет оправдано, если его скорость составит несколько процентов от общего оттока из состояния C .

Подчеркнем, что все введенные процессы и соответствующие им слагаемые в системе (20) описывают переходы, протекающие только в течение первого года после встречи с больным (для процессов (17), (18)) или за год (для спонтанных процессов (19)). Это определяется выбранным масштабом времени в 1 год. Суперинфицированные лица I , R , не заболевшие в течение года после суперинфекции, остаются в своих состояниях — I или R , а впервые инфицированные лица, не заболевшие в течение года, переходят в состояние I .

Что касается констант, то, во-первых, очевидно, что константы α , g , e системы (2) равны соответственно суммам $\beta + \omega + \mu$,

$m+n+g$, $e+s$ системы (20). Далее, если в системе (2) f равно среднему риску заболевания для всей группы I , то в системе (20) f — это риск заболевания только для инфицированных более года; аналогично меняется интерпретация константы заболеваемости r . Как видно, в модели (20) суммарные константы заболеваемости групп I , R соответственно

$$\varphi = f + \gamma C, \quad \rho = r + \delta C, \quad (22)$$

стали зависеть от C , а значит и от времени. Мне не удалось найти в литературе прямых указаний на уменьшение констант φ , ρ с уменьшением числа больных.

Основу проведенного расширения составляет введение процесса суперинфекции. В литературе имеется достаточно указаний на заметный вес этого процесса среди прочих процессов перехода. Поскольку систематический обзор данных и подгонка по ним расширенной модели должны составить предмет отдельной работы, ограничимся указанием на работы Канетти (Canetti, 1972) и других авторов в том же сборнике, специально посвященные оценке относительной доли суперинфекции и реинфекции и содержащие вывод о необходимости ее учета при изучении динамики эндемии.

Предлагаемая расширенная модель не ориентирована на какой-либо определенный тип эндемии, например, с большим или малым числом источников инфекции — больных. Мне хотелось получить модель, содержащую в качестве частного случая (при тех или иных константах равных нулю) все реально мыслимые механизмы протекания эндемии. Аналогичную задачу ставили перед собой Линн с соавторами (Lynn et al., 1970), выработавшие «согласованную» эпидемиологическую модель эндемии. Мне кажется, однако, что эта модель не обладает должной степенью общности.

Проблемы исчезновения эндемии

Условием исчезновения является некоторое неравенство, связывающее константы скоростей модели; при выполнении этого неравенства эндемия будет исчезать, при нарушении — нет.

Знание и анализ условия исчезновения позволяют установить в случае неисчезающей эндемии (фактически рассмотренной, например, Ре-Вейе с соавторами (Re Velle et al., 1967)), за счет изменения каких именно констант скоростей можно быстрее или дешевле всего перевести эндемию в режим исчезновения. И наоборот, в случае исчезающей эндемии интересно знать «запас устойчивости» системы, и за счет изменения каких именно констант эта устойчивость может быть нарушена и эндемия начнет распространяться по популяции.

Формально проблема (анализируемая ниже на примере мо-

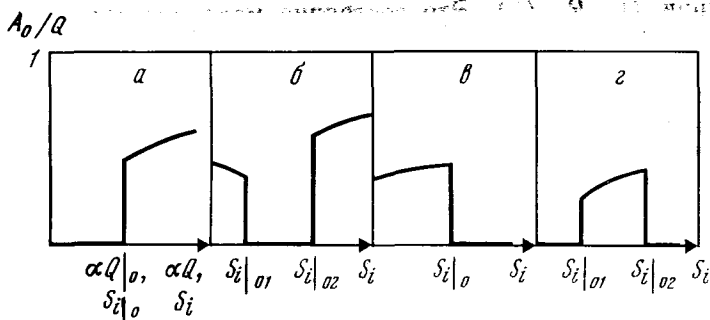


Рис. 9. Возможные типы (а—г) зависимости режима устойчивости эндемии от констант скоростей S_i и величины $x = \alpha Q$ (подробнее см. текст)

A_0 — равновесное значение числа всех зараженных микобактерий; $A_0 = 0$ — нулевое равновесие устойчиво, эндемия исчезает, $A_0 \neq 0$ — нулевое равновесие неустойчиво, эндемия не исчезает. $S_i|_0$, $\alpha Q|_0$ — критические значения, при которых происходит переход от устойчивости к неустойчивости и наоборот

дели (2)) сводится к изучению условий, при которых положение равновесия системы (2)

$$N = Q, I = R = C = 0 \quad (23)$$

будет устойчиво.

1. Вопрос об устойчивости тесно связан с вопросом о возможности стационарного состояния эндемии, т. е. с вопросом о возможности ненулевого $(I, R, C) \neq 0$ положения равновесия в системе (2). Сложив три последних уравнения (2), мы получим

$$I + R + C = A = \alpha NC - kI - bI - qR - pC. \quad (24)$$

Допустим сначала, что общая численность популяции $Q = \text{const}$. Рассмотрим линейную систему (4), для которой

$$I = R = C = 0 \quad (25)$$

— единственное положение равновесия, при максимально возможном значении αN , т. е. при $\alpha N = \alpha Q$. Если все корни векового уравнения этой системы отрицательны, то ясно, что равновесие (25) устойчиво и эндемия будет исчезать. Если у этого уравнения есть корень с положительной действительной частью, то равновесие неустойчиво и эндемия исчезнуть не может; переменные I, R, C будут увеличиваться, а N — уменьшаться до тех пор, пока не станет $A = 0$ и система не придет в равновесие, определяемое балансом между числом инфицируемых из группы N и числом умирающих и биологически выздоравливающих из групп I, R, C (рис. 9а). Отметим, что тем самым модель (2) описывает факт нераспространения эндемии на всю популяцию даже в случае неисчезновения.

Можно выдвинуть гипотезу о том, что до последних десятилетий эндемия в развитых странах не исчезала (в смысле устойчивости равновесия (25)), но находилась в «квазиравновесном»

состоянии (I_0, R_0, C_0). Это состояние медленно эволюционировало за счет изменения численности популяции и констант скоростей. Затем произошел резкий скачок в значениях констант за счет улучшения санитарных условий, условий жизни и изобретения антибиотиков. Равновесие (25) стало устойчивым, и мы наблюдаем уже не изменение «квазиравновесного» состояния, но релаксацию системы к устойчивому равновесию (25).

За счет изменения численности популяции — для конкретности при росте Q — и при неизменных константах скоростей система будет становиться менее устойчивой (рис. 9, а). Если этот рост происходит на фоне исчезновения эндемии, т. е. если $\alpha Q < \alpha Q|_0$, то факт исчезновения зависит от того, «кто скорее» — успеет ли эндемия исчезнуть (например, до состояния $A = 1$ чел — это произошло, например, согласно недавнему сообщению ВОЗ, с эндемией оспы в Азии) до достижения величиной αQ границы устойчивости $\alpha Q|_0$, или не успеет; в последнем случае, если отвлечься от возможных флуктуаций численности, произойдут вспышка и распространение эндемии. С точностью до некоторых технических деталей приведенные соображения справедливы и для расширенной модели (20).

2. Перейдем к обсуждению собственно условия исчезновения. Вековое уравнение системы (4) имеет вид

$$\lambda^3 + a_2(S_i)\lambda^2 + a_1(S_i, \kappa)\lambda + a_0(S_i, \kappa) = 0. \quad (26)$$

Коэффициенты его зависят от констант скоростей, обозначенных через S_i , и от $\kappa = \alpha N$. Для краткости мы не будем приводить явный вид этих зависимостей, которые находятся по общеизвестным правилам. Уравнение (26) имеет отрицательные действительные части корней λ (равновесие (25) устойчиво, эндемия исчезает) при

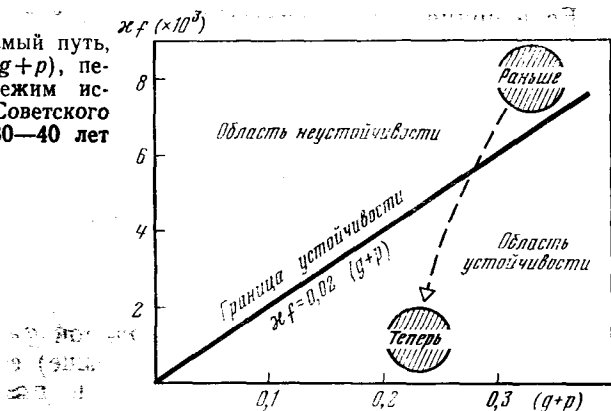
$$a_1 a_2 - a_0 > 0, \quad a_0 > 0 \quad (27)$$

и хотя бы одну положительную действительную часть (равновесие (25) неустойчиво, эндемия не исчезает) при нарушении одного из неравенств. При одновременном изменении нескольких констант скоростей условия исчезновения дают весьма разнообразные зависимости от этих констант, которые не имеет смысла анализировать в общем виде. Мы приведем лишь зависимость условий исчезновения от изменения каждой константы в отдельности.

Среди всех констант величина $\kappa = \alpha N$ занимает особое положение — ее увеличение безусловно приводит к неустойчивости, а уменьшение — безусловно к устойчивости равновесия (25) (рис. 9а).

Затем идут константы k, g, p, b , увеличение которых в конце концов (при стремлении к ∞) приводит к устойчивости, но до этого система может пройти через область неустойчивости (рис. 9в, г); при уменьшении этих констант к 0 возможна устой-

Рис. 10. Предполагаемый путь, в координатах $(\kappa f \div g+p)$, перехода эндемии в режим исчезновения для Советского Союза; «раньше» — 30—40 лет назад



чивость или неустойчивость, в зависимости от значений остальных констант.

И, наконец, увеличение или уменьшение констант h, r, e, q не приводит с гарантией ни к устойчивости, ни к неустойчивости — результат их изменения полностью зависит от значений остальных констант, т. е. возможны все варианты рис. 9.

Подчеркнем, что все сказанное о зависимости условия исчезновения от констант скоростей — не более чем принципиальная возможность. В реальных условиях, даже с учетом региональных различий в протекании эндемии, многие из этих возможностей могут оказаться совершенно нереалистичными за счет ограничений в константах скоростей (ясно, например, что $b < q < p, f < r$ и что значение κ для туберкулеза меньше, чем для холеры).

3. Интересно произвести оценку условия исчезновения эндемии в СССР для настоящего момента. Прежде всего для констант скоростей, использованных или найденных в ходе подгонки модели (2), это условие выполняется (положение «теперь» на рис. 10), т. е. согласно модели эндемия исчезает.

Полезно найти в явном виде упрощенное условие исчезновения (27), считая, что все константы скоростей известны с точностью в 2—3 раза (кроме точно известных констант g, p). Как показывают оценки, первое неравенство в (27) выполняется с большим «запасом», так что условие исчезновения сводится к неравенству $a_0(S_0, \kappa) > 0$, принимающему после упрощений вид

$$(g+p)(k+b) - \kappa f > 0. \quad (28)$$

Это условие допускает наглядную «физическую» интерпретацию: для исчезновения эндемии произведение констант «ухода» из состояний I, C — $(g+p)(k+b)$ должно быть больше произведения констант «прихода» — κf . Интересно отметить, что в условие (28) в первом приближении не вошли константы, относящиеся к состоянию R .

Если принять, что константы скоростей биологического излечения (k) и смерти (b) несильно менялись в последние десятилетия, то основную роль в переходе от неустойчивости к устойчивости должны были сыграть величины $g+p$ и κf . Возникает вопрос о «пути» в координатах $g+p$, κf (рис. 10), по которому в СССР происходил переход в режим исчезновения эндемии. Систематический обзор необходимых данных должен составить предмет отдельной работы, поэтому приведем лишь приближенные оценки. Три-четыре десятилетия назад суммарная скорость оттока из состояния S , $g+p$, была больше, чем сейчас ($\sim 0,35$) за счет высокой тогда летальности ($p \sim 0,25$); излечиваемость для того времени можно принять равной $g \sim 0,1$. После происшедшего «скачка в константах» (см. выше) соотношение между g и p стало приблизительно обратным, $p \approx 0,05$, $g \sim 0,2$, а их сумма уменьшилась. Отсюда следует, что переход в область устойчивости произошел в основном за счет уменьшения величины κf , т. е. произведения констант «прихода»; из рис. 10 видно, что для достижения устойчивости κf должно было уменьшиться по крайней мере до $4 \cdot 10^{-3}$. Вопрос об изменении κ и f — каждой в отдельности весьма сложен. Величина $\kappa = \alpha N$ растет с ростом N , т. е. при исчезновении эндемии, и уменьшается при уменьшении α , которое происходит в основном из-за улучшения жилищных условий (уменьшение числа контактов), уменьшения контагиозности микобактерии и средней массивности бацилловыделения больных. Величина f , видимо, сильно упала за это время за счет увеличения среднего времени, протекающего от заражения до заболевания, и за счет вакцинации. В настоящий момент, согласно модели (2), $f \sim 3 \cdot 10^{-4}$, так что при $(k+b) \sim 0,02$ $\kappa_{\text{гран}} \sim \sim 10$ (это соответствует риску инфицирования $\sim 8\%$ в год), что втрое больше значения, использованного при подгонке модели. Таким образом, сейчас у эндемии в СССР весьма большой запас устойчивости.

Заключение

Нам кажется, что при настоящем, сравнительно высоком уровне знаний об эндемии динамические модели являются весьма эффективным орудием ее исследования. Признаком этого служит возможность формулировки с помощью моделей четких вопросов (альтернатив) о механизме эндемии и получения количественных результатов при разумных ограничениях. Все это является следствием того факта, что по сравнению с большинством «популяционных» систем эндемия туберкулеза представляет собой «хорошо рассчитываемый» случай¹.

¹ Заметим, что построенная в этой работе модель представляет собой весьма редкий пример количественной приложимости известных «вольтерровских» уравнений популяционной динамики, использование которых в экологии носит в основном иллюстративный характер.

Сказанное позволяет выразить надежду, что в настоящее время динамические модели эндемии могут явиться способом организации ее целенаправленных исследований. Только с помощью количественной модели можно узнать, какие константы скоростей сильнее всего влияют на интересующую нас часть эндемии и с какой точностью они должны быть измерены для получения требуемой точности в ответе. Без модели такие измерения проводятся «вслепую».

Пример, на котором видна относительная важность констант скоростей в исследуемом аспекте эндемии, представляет собой упрощенное условие исчезновения (24). Как оказалось, роль константы биологического выздоровления группы I такова же, как и роль константы излечения g и риска инфицирования κ ; константа k существенна также с точки зрения влияния на темпы падения числа инфицированных. Однако в общем потоке научных исследований эндемии константе k отводится далеко не первое место, а в имеющихся моделях эндемии процесса $I \rightarrow N$ нет вовсе.

Пример четкой альтернативы, к которой привела динамическая модель, содержится в третьей части работы — объяснение наблюдаемых темпов падения числа заболевающих или введением интенсивно протекающего процесса $R \rightarrow I$, или введением констант скоростей заболеваемости f , r , зависящих от времени, или сменой модели заболеваемости.

2. Хотя практические приложения модельных исследований эндемии туберкулеза в СССР являются пока делом будущего, скажем коротко об основных возможностях, предоставляемых в этом отношении динамическими моделями. Если не считать очевидного практического приложения — прогноза динамики эндемии, то таких возможностей, по-видимому, две. Во-первых, — предсказание результатов воздействий на различные стороны эндемии (процесс инфицирования, заболевания из различных эпидемиологических состояний, как их называют фтизиатры — «групп риска» и т. д.). Во-вторых, и это более сложная задача, — выработка специфического для каждой эпидемиологической обстановки набора действий по борьбе с эндемией — стратегии борьбы; эта задача требует формулировки того или иного «критерия оптимальности» воздействий.

В заключение считаю своим приятным долгом поблагодарить Н. Ю. Маргулис, Т. В. Феофанову и Е. А. Гинзбурга за интерес к работе и обсуждение различных ее аспектов.

Литература

- Асума И. Простая эпидемиологическая модель для изучения эпидемиологии туберкулеза без использования больших ЭВМ. — Бюл. ВОЗ, 1976, т. 52, 314—323.
- Батманов Н. Я., Гордеева М. В. и др. Преемственность и оптимизация этапного лечения больных туберкулезом легких. — В кн.: Вопросы профилактики и лечения туберкулеза. М., 1973, с. 111—118.

- Ваалер Х., Пио М. Использование эпидемиологической модели для оценки эффективности противотуберкулезных мероприятий. Зависимость эффективности от параметра социального временного предпочтения.— Бюл. ВОЗ, 1971, т. 43, с. 5—20.
- Гинзбург Е. А., Левтонова Е. В. и др. Частота и характер рентгенологических изменений, выявляемых при массовых осмотрах, и их значение для формирования VIIб группы диспансерного учета.— В кн.: Раннее выявление, дифференциальная диагностика и эпидемиология туберкулеза. Вильнюс, 1975, с. 69—71.
- Канетти Г. Эндогенная реактивация и экзогенная реинфекция: их относительное значение в развитии непервичного туберкулеза.— Труды XXI междунар. конф. по туберкулезу. М., 1971, с. 171—175.
- Корзухин М. Д. Полная динамическая модель эпидемии туберкулеза.— В кн.: Математическая теория биологических процессов. Калининград, 1976.
- Кочнова И. Е. Значение эндогенной реактивации и экзогенной суперинфекции в развитии послепервичного туберкулеза.— Сов. мед., 1972, № 4, с. 7—9.
- Красильников А. П. Некоторые закономерности эпидемиологического процесса при хронических инфекционных заболеваниях человека.— Материалы 15-го Всес. съезда эпидемиологов, микробиологов и инфекционистов, ч. 1. М., 1970, с. 92—94.
- Салеев А. А. Туберкулез и возможности его ликвидации (на модели Родниковского района Ивановской области). Ярославль, 1975.
- Сокольская Н. С., Соловьева В. А. Чувствительность населения СССР к отечественному стандартному туберкулину PPD—L.— В кн.: Теоретические и практические аспекты современной фтизиатрии. М., 1973, с. 289—295.
- Тригуб Н. И. Туберкулез у детей и подростков в семьях бацилловыделителей и методы его профилактики.— Автореф. дис. на соиск. уч. ст. докт. мед. наук. М., 1975.
- Шебанов Ф. В. Туберкулез. М., 1976. 464 с.
- Шилова М. В. Выраж. рентгенологических изменений в легких у населения.— В кн.: Раннее выявление, дифференциальная диагностика и эпидемиология туберкулеза. Вильнюс, 1975, с. 104—106.
- Azuma Y. Estimation of the epidemiological time trend of tuberculosis in Japan, a trial with a simple epidemiological simulation model.— Kekkaku, 1975, v. 50, N 7, p. 199—205.
- Brogger S. System analysis in tuberculosis control: a model. Am. Rev. Resp. Dis., 1967, v. 95, p. 419—434.
- Chiba Y. Significance of endogeneous reactivation. 30 year follow up of tuberculin positive converters. XXII Ind Intern. Tuberc. Conf., Tokyo, 1973, p. 321—324.
- Endo E., Aoki K. Estimation of future epidemiological trends of tuberculosis in Japan and the evaluation of tuberculosis control programmes by simulation analysis.— Kekkaku, 1971, v. 46, p. 99—111.
- Feldstein M., Piot M., Sundaresan T. Resources allocation model for public health planning. A case study of tuberculosis control. Suppl. to v. 48 Bull. WHO, Geneve, 1973.
- Kermack W., McKendrick J. A contribution to the mathematical theory of epidemics.— Proc. Roy. Soc. London, 1932, v. 132A, p. 55.
- Lynn W., ReVelle C. Workshop on model methodology for health planning with particular reference to tuberculosis.— Am. Rev. Resp. Dis., 1968, v. 98, p. 687—691.
- ReVelle C., Lynn W., Feldmann F. Mathematical models for the economic allocation of tuberculosis control activities in developing nations.— Am. Rev. Resp. Dis., 1967, v. 96, p. 893—909.
- Steinbrück P. Die Tuberculose unter die Bedingungen einer zurückgehenden Epidemie.— Z. Erkr. Atm., 1969, Bd 130, N 1—2, S. 3—15.
- Waaler H., Geser A., Anderson S. The use of mathematical models in the study of the epidemiology of tuberculosis.— Am. J. Public Health, 1962, v. 52, p. 1002—1013.
- Waaler H. A dynamic model for the epidemiology of tuberculosis.— An. rev. Resp. Dis., 1968, v. 98, p. 591—600.

О МЕХАНИЗМЕ СОХРАНЕНИЯ НЕРАВНОМЕРНОСТИ В ПРОСТРАНСТВЕННОМ РАСПРЕДЕЛЕНИИ ОСОБЕЙ

Е. Я. Фрисман

(Институт автоматики и процессов управления ДВНЦ
АН СССР, Владивосток)

Для подавляющего большинства видов животных характерно неравномерное пространственное распределение особей по ареалу, занимаемому некоторой популяцией вида. В ряде случаев подобная неравномерность определяется свойствами ареала или этологическими характеристиками данного вида животных. Однако часто наблюдается неравномерность распределения особей по сравнительно однородному ареалу (Одум, 1975), и эту неравномерность не удается удовлетворительно объяснить на основе поведенческих характеристик животных. На основе этологических данных также не всегда удается объяснить циклические изменения численностей, которые вызываются миграционными перемещениями особей по ареалу вида. Естественно, что поиск механизма возникновения неоднородностей плотности представляется весьма важным с теоретической точки зрения. Вместе с тем это является актуальным и с практической точки зрения, так как неоднородное пространственное распределение особей характерно для многих ценных в промысловом отношении видов (Коновалов и др., 1975). Необходимо изучать особенности расселения таких видов, поскольку эти особенности сильно влияют на характеристики оптимальной эксплуатации.

В данной работе приводится один из возможных механизмов сохранения неравномерности распределения особей в популяциях, обитающих на однородном ареале, и обосновывается предположение о том, что неравномерность в расселении особей может быть вызвана только взаимодействием процессов роста популяции и миграции особей. В случае сезонной миграции приводится возможный механизм возникновения циклических режимов динамики численности по ареалу вида. Следует отметить, что проблема объяснения временных и пространственных колебаний численности, наблюдаемых в популяциях многих животных, решается давно. Наиболее интересные режимы динамики численности получены Г. Ф. Гаузе (1934, 1935) в классических экспериментах по конкуренции микроорганизмов и при исследовании системы хищник — жертва. Эти эксперименты привели к формулированию «принципа Гаузе» о конкурентном вытеснении

и продемонстрировали возможность колебательных режимов динамики численности в системе хищник — жертва. В настоящей работе демонстрируется возможность колебательных режимов в одновидовой системе миграционно связанных популяций при конкурентных взаимоотношениях между особями и наличии существенной зависимости воспроизводительной способности популяций от плотности.

В работе А. Д. Базыкина (1969) была построена модель динамики численности изолированной популяции, в которой способность особей к размножению существенно зависит от плотности популяции, и было предложено следующее дифференциальное уравнение, описывающее изменение численности локальной популяции

$$\dot{x} = \frac{kx^2}{a+x} - bx - cx^2, \quad (1)$$

где a — постоянная, имеющая размерность, численности; b — коэффициент естественной смертности; c — коэффициент внутривидовой конкуренции; k — коэффициент пропорциональности.

Величина $\epsilon(x) = kx^2/(a+x)$, характеризующая прирост особей в популяции, имеет четкий биологический смысл, и ее введение в уравнение динамики обосновано А. Д. Базыкиным (1969). Подчеркнем, что при больших значениях численности, когда $x \gg a$, величина $\epsilon(x)$ близка к традиционному виду: $\epsilon(x) \approx kx$, а при малых значениях численностей $x < a$ эта величина приближенно пропорциональна квадрату числа особей $\epsilon(x) \approx k/ax^2$.

Действительно, в малочисленных популяциях, обладающих половой структурой, вероятность рождения детеныша зависит от числа встреч особей, в то время как в многочисленных популяциях эта вероятность линейно зависит от числа самок.

При $k > 2ac + b$ уравнение (1) имеет три действительные неотрицательные стационарные точки: $\hat{x} = 0$, $\hat{x} = A$ и $\hat{x} = B$, где

$$A = \frac{k - ac - b - \sqrt{(k - ac - b)^2 - 4abc}}{2c};$$

$$B = \frac{k - ac - b + \sqrt{(k - ac - b)^2 - 4abc}}{2c}.$$

Ясно, что $A < B$. Можно показать, что $\hat{x} = A$ — неустойчивая стационарная точка, а $\hat{x} = 0$ и $\hat{x} = B$ — устойчивые. Если $x > A$, то численность популяции будет монотонно возрастать до максимально возможной стационарной численности B . Если $x < A$, то популяция вымирает, ее численность падает до нуля. Такой триггерный характер динамики численности не раз был описан для реальных популяций. Поэтому приведенная модель весьма интересна, а ее развитие многообещающе.

В данной работе нас будет интересовать динамика численности не отдельной популяции, а некоторой системы однородных популяций, обитающих на одномерном ареале и связанных друг

с другим миграционными потоками (рис. 1). Будем считать, что каждая популяция связана с двумя соседними и все популяции вытянуты в пространстве в некоторую цепочку. Пусть в каждой популяции процессы размножения и гибели происходят в соответствии с уравнением (1) и пусть x_i — численность i -й популяции; тогда, учитывая миграционные процессы, получаем следующие

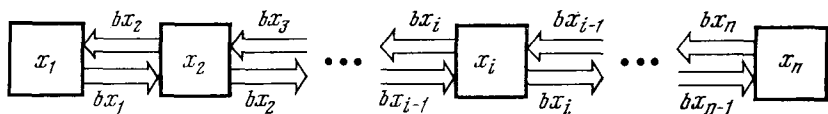


Рис. 1. Цепочка миграционно связанных популяций

ую систему уравнений, описывающую динамику численностей этих популяций:

$$\begin{aligned}\dot{x}_1 &= \frac{kx_1^2}{a + x_1} - bx_1 - cx_1^2 - m(x_1 - x_2); \\ \dot{x}_i &= \frac{kx_i^2}{a + x_i} - bx_i - cx_i^2 - m(2x_i - x_{i-1} - x_{i+1}); \\ \dot{x}_n &= \frac{kx_n^2}{a + x_n} - bx_n - cx_n^2 - m(x_n - x_{n-1}) \\ (i &= 2, 3, \dots, n-1),\end{aligned}\quad (2)$$

где m — коэффициент миграции, одинаковый для каждого перехода. В дальнейшем мы будем использовать в качестве переменных не абсолютные, а относительные численности популяций, т. е. перейдем от переменных x_i к переменным $y_i = x_i/B$. Тогда системе (2) можно представить в виде

$$\begin{aligned}\dot{y}_1 &= \frac{-sy_1(y_1 - h)(y_1 - 1)}{r + y_1} - m(y_1 - y_2); \\ \dot{y}_i &= \frac{-sy_i(y_i - h)(y_i - 1)}{r + y_i} - m(2y_i - y_{i-1} - y_{i+1}); \\ \dot{y}_n &= \frac{-sy_n(y_n - h)(y_n - 1)}{r + y_n} - m(y_n - y_{n-1}),\end{aligned}\quad (3)$$

где $s = cB$, $r = a/B$, $h = A/B$.

При исследовании этой системы уравнений ограничимся нахождением некоторых (биологически интересных) стационарных точек и анализом характера устойчивости этих точек. Сразу заметим, что для системы уравнений (3) удастся отыскать неко-

торую гладкую функцию, монотонно возрастающую вдоль траектории:

$$L = \frac{m}{2} \left[y_1 y_2 + y_n y_{n-1} + \sum_{i=2}^{n-1} y_i (y_{i-1} + y_{i+1}) \right] - \sum_{i=1}^n \int_0^{y_i} \left[\frac{sz(z-h)(z-1)}{r+z} + mz \right] dz. \quad (4)$$

Это позволяет построить функцию Ляпунова и решить вопрос об устойчивости в целом всех найденных равновесных точек системы (2).

Рассмотрим вначале ситуацию, когда на замкнутом ареале расположены только две популяции, обменивающиеся мигрантами. В этом случае имеем два уравнения:

$$\begin{aligned} \dot{y}_1 &= \frac{-sy_1(y_1-h)(y_1-1)}{r+y_1} - m(y_1-y_2); \\ \dot{y}_2 &= \frac{-sy_2(y_2-h)(y_2-1)}{r+y_2} - m(y_2-y_1). \end{aligned} \quad (5)$$

Система (5) может иметь девять стационарных точек. Три из них соответствуют равным значениям переменных (т. е. равным значениям численностей обеих популяций).

$$1. \hat{y}_1 = \hat{y}_2 = 1; \quad 2. \hat{y}_1 = \hat{y}_2 = 0; \quad 3. \hat{y}_1 = \hat{y}_2 = h.$$

Не приводя точных значений для остальных шести стационарных точек, выпишем приближенные их значения, пренебрегая членами порядка m^2 и меньше:

$$\begin{aligned} 4. \quad y_1 &\approx 1 - \frac{m(r+1)}{s(1-h)}, \quad y_2 \approx \frac{rm}{hs}; \quad 5. \quad y_1 \approx \frac{rm}{hs}, \quad y_2 \approx 1 - \frac{m(r+1)}{s(1-h)}; \\ 6. \quad y_1 &\approx h + \frac{m(r+h)}{s(1-h)}, \quad y_2 \approx \frac{m(r+h)}{s}; \\ 7. \quad y_1 &\approx \frac{m(r+h)}{s}, \quad y_2 \approx h + \frac{m(r+h)}{s(1-h)}; \\ 8. \quad y_1 &\approx 1 - \frac{m(r+1)}{s}, \quad y_2 \approx h - \frac{m(r+h)}{sh}; \\ 9. \quad y_1 &\approx h - \frac{m(r+h)}{sh}, \quad y_2 \approx 1 - \frac{m(r+1)}{s}. \end{aligned}$$

Из этих стационарных точек наибольший интерес для нас имеют четвертая и пятая. Они соответствуют ситуации, когда в одной из популяций стационарная численность оказывается близкой к максимальной, а в другой — близка к нулю и поддерживается только за счет миграционного процесса.

При исследовании на устойчивость приведенных стационарных точек получены следующие результаты. Первая и вторая стационарные точки всегда устойчивы, а третья точка всегда

неустойчива. Четвертая и пятая стационарные точки устойчивы лишь в том случае, когда выполняется неравенство

$$m < m^* = \min \left[\frac{sh^2}{r(h+2)}, \frac{s(1-h)^2}{(r+1)(3-h)} \right]. \quad (6)$$

Вместе с тем неравенство (6) является необходимым условием для существования оставшихся четырех стационарных точек (шесть — девять), которые оказываются неустойчивыми во всей области существования.

Таким образом, при достаточно малых m ($m < m^*$) система (5) имеет четыре устойчивые стационарные точки и фазовое пространство значений переменных должно иметь по крайней мере четыре зоны притяжения. Из каждой зоны притяжения траектории будут стягиваться к соответствующей стационарной точке. Кроме «центральной» неустойчивой стационарной точки $y_1 = y_2 = h$ в случае $m < m^*$ существуют еще четыре неустойчивые стационарные точки, которые лежат на границах областей притяжения. Фазовый портрет системы (5) при $m < m^*$ изображен на рис. 2.

Следовательно, при малых значениях коэффициента миграции в системе двух связанных популяций возможно устойчивое различие по численности, т. е. устойчивые состояния, при которых численность одной популяции мала, но не равна нулю, а второй — велика, но не достигает максимального значения B . Это весьма интересно, так как подобная неоднородность по плотности оказывается результатом характера воспроизводства в популяции и никак не связана с неоднородностью ареала или условий среды. По-видимому, именно механизм воспроизводства [например, описываемый (1)] и приводит к различию по плотности особей в ряде реальных популяций, занимающих однородный ареал, — явлению, широко знакомому популяционистам. Интересно отметить, наконец, что полученная картина динамики численностей очень напоминает картину динамики частот генов в системе двух диаллельных менделевских популяций, если в каждой из популяций естественный отбор направлен против гетерозигот (Базыкин, 1972).

Полученные результаты легко обобщаются на случай n -популяций (на цепочку популяций). Для системы уравнений (3), так

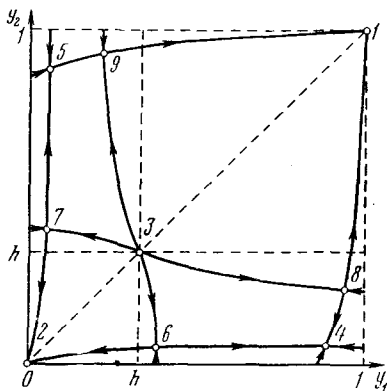


Рис. 2. Фазовый портрет системы уравнений (5) при малых коэффициентах миграции

же как и для уравнений (5), существуют три стационарные точки, соответствующие равным значениям переменных:

$$1. \hat{y}_i = 1; \quad 2. \hat{y}_i = 0; \quad 3. \hat{y}_i = h \text{ (для всех } i).$$

Кроме того, при малых значениях m существуют стационарные значения переменных, которые соответствуют неоднородным распределениям плотности на ареале, например:

$$\hat{y}_i \approx \begin{cases} 1 - \alpha_1, & i = j; \\ \beta, & i = j - 1, j + 1; \\ \gamma_i, & i \neq j - 1, j, j + 1, \end{cases}$$

где $\alpha_i = [2(r+1)m]/[s(1-h)]$, $\beta = rm/sh$, γ_i — величины, порядок которых не превосходит m^2 . Другими словами, существуют некоторые стационарные распределения плотностей, при которых подавляющее большинство особей находится в некоторой фиксированной популяции с номером j ($1 < j < n$) и в смежных с ней популяциях, образуя сгусток численности, причем по мере удаления от j -й популяции численность быстро падает. Анализ устойчивости, использующий функцию (4), показывает, что при достаточно малых коэффициентах миграции, $m < m^*/2$, описанная стационарная неоднородность популяций будет устойчива и сгусток численности не будет растекаться по ареалу.

Подобная ситуация наблюдалась Л. К. Берчем (Birch, 1957) для широтного распределения природных популяций саранчи *Autroicetes criciata* Австралии.

Нетрудно описать условия существования нескольких стационарных сгустков численности, причем если эти сгустки расположены достаточно далеко друг от друга, то их число определяется только начальными условиями (начальным распределением численности). Для того чтобы такое неоднородное, содержащее сгустки стационарное распределение численностей было устойчивым, достаточно выполнения неравенства $m < m^*/2$.

До сих пор мы рассматривали ситуацию, когда миграции могли происходить равномерно и непрерывно во времени. Теперь рассмотрим модели, учитывающие сезонность процесса миграций. Предположим, что миграция может происходить только через определенные промежутки времени τ . Другими словами, рассмотрим некоторую миграционно связную цепочку популяций, каждая из которых воспроизводится согласно уравнению (1):

$$\dot{x}_i = \frac{-cx_i(x_i - A)(x_i - B)}{a + x_i} \quad (1')$$

Допустим, что между смежными популяциями могут происходить дискретные миграционные обмены, повторяющиеся через некоторые промежутки времени τ . Будем считать, что количество особей в миграционном потоке пропорционально численности той популяции, откуда этот поток возникает. Если величина τ мала по сравнению со временем воспроизводства популяции (по срав-

нению со временем, требующимся для выхода популяции на стационарный режим), то задача становится эквивалентна той, которая рассмотрена выше. Теперь проанализируем случай, когда времена τ сравнимы со временем воспроизводства популяции (т. е. очень велики относительно скорости воспроизводства). Рассмотрим вначале систему из двух популяций с численностями x_1 и x_2 . Пусть в начальный момент имелось $x_1(0)$ и $x_2(0)$ особей и пусть до первой миграции проходит время τ ; тогда если $x_1(0) > A$ и $x_2(0) > A$, то $x_1 \rightarrow B$, $x_2 \rightarrow B$ и «взаимная» миграция не может изменить полученное авторавновесное состояние $x_1 \approx x_2 \approx B$. Аналогично при $x_1(0) < A$ и $x_2(0) < A$ обе популяции неизбежно вымрут $x_1 \rightarrow 0$; $x_2 \rightarrow 0$. Наиболее интересна динамика численностей, когда начальные условия таковы: $x_1(0) > A$ и $x_2(0) < A$. Тогда за время τ $x_1 \rightarrow B$, а $x_2 \rightarrow 0$ и дальнейшее поведение системы существенно зависит от величины коэффициента миграции m . Действительно, после первого обмена мигрантами имеем

$$x_1(\tau) \approx (1-m)B, \quad x_2(\tau) \approx mB.$$

Тогда в следующие τ единиц времени либо

$$x_1 \rightarrow B, \quad x_2 \rightarrow 0 \quad \text{при } m < h,$$

либо

$$x_1 \rightarrow B, \quad x_2 \rightarrow B \quad \text{при } h < m < 1-h,$$

либо

$$x_1 \rightarrow 0, \quad x_2 \rightarrow B \quad \text{при } m > 1-h$$

и после второго миграционного обмена

$$x_1(2\tau) \approx (1-m)B, \quad x_2(2\tau) \approx mB \quad \text{— в первом случае,}$$

$$x_1(2\tau) \approx B, \quad x_2(2\tau) \approx B \quad \text{— во втором,}$$

$$x_1(2\tau) \approx mB, \quad x_2(2\tau) \approx (1-m)B \quad \text{— в третьем.}$$

Таким образом, динамика численностей особей в системе двух популяций при неодинаковой начальной численности этих популяций и сезонном характере миграций между популяциями может протекать по одному из трех возможных типов.

При «малых» коэффициентах миграций в системе может устойчиво сохраняться неоднородность популяций по плотности особей. В одной из популяций численность особей близка к максимально возможной, а во второй — может поддерживаться только за счет миграционного процесса. При «средних» коэффициентах миграции в популяциях устанавливается одинаковая плотность, причем каждая из популяций содержит при этом максимальное число особей. При «больших» коэффициентах миграции динамика численностей носит колебательный характер и заключается в циклическом изменении численностей популяций:

рост одной из популяций и снижение численности другой, затем миграционный переход большого количества особей, приводящий к последующему уменьшению численности первой популяции и увеличению численности второй, наконец, следующий миграционный переход и повторение всех процессов. По-видимому, третий тип динамики численности в системе двух популяций наиболее интересен, так как может быть использован для объяснения миграционных колебаний численности.

Рассмотрим процессы миграций, протекающие в цепочке популяций. Пусть в начальный момент в некоторой j -й популяции был сгусток численности $x_j(0) > A$, а остальные популяции были малочисленны $x_i(0) < A$, если $i \neq j$. Тогда не более чем за n тактов миграций, т. е. за время не более nt (где n — длина цепочки популяций), динамика численности популяций выходит на стационарный режим. При малых коэффициентах миграции $m < h$ численность популяций приходит к стационарному распределению, при котором подавляющее большинство особей находится в j -й популяции, а в остальной части ареала численность вида поддерживается только за счет миграционного процесса. При средних значениях коэффициента миграции $h < m < (1-h)/2$ стационарное распределение численностей равномерно — каждая популяция заполнена максимально плотно, $x_i = B$ для всех i . Наконец, при высоких коэффициентах миграции $m > (1-h)/2$ стационарным оказывается циклический режим динамики численности, причем длина этого цикла равна двум. На нечетном шаге (поколении) распределение плотностей при таком режиме описывается формулой

$$x_i \approx \begin{cases} B - \text{при } i = j + 2l, - \left[\frac{i-1}{2} \right] \leq l \leq \left[\frac{n-j}{2} \right]; \\ 0 - \text{при всех других значениях } i. \end{cases}$$

На четном шаге — формулой

$$x_i \approx \begin{cases} 0 - \text{при } i = j + 2l, - \left[\frac{i-1}{2} \right] \leq l \leq \left[\frac{n-j}{2} \right]; \\ B - \text{при всех других значениях } i. \end{cases}$$

Таким образом, при сезонном характере миграций в цепочке связанных популяций оказались возможны устойчивые стационарные циклические изменения плотностей. Получение таких циклов на простейшей модели представляется весьма интересным.

Следует еще раз отметить, что все полученные выводы и эффекты являются следствием триггерности режима динамики численности изолированной популяции, следствием того, что популяция не может быть восстановлена, если ее численность оказалась меньше некоторого заданного уровня A . Существенно, что все качественные выводы работы фактически не связаны с кон-

кретным механизмом возникновения такой триггерности. В работе рассматривался механизм воспроизводства популяции, предлагаемый А. Д. Базыкиным (1969). Однако при любом другом механизме воспроизводства численности локальной популяции, приводящем к вымиранию популяции после уменьшения численности ниже критического уровня A , качественные выводы работы принципиально не изменятся. Существование такого критического уровня численности показано для многих природных популяций. Это является дополнительным подтверждением реальности описанного механизма неравномерности пространственного распределения (и циклических перемещений) особей по ареалу, механизма, основанного на взаимодействии процесса размножения популяции и процесса непрерывных или сезонных миграций.

Некоторые из изложенных здесь результатов приведены в работе Фрисман, Худолей (1976).

Литература

- Базыкин А. Д. Модель динамики численности видов и проблема существования близких видов.— Журн. общ. биол., 1969, т. 30, № 3, с. 259—264.
- Базыкин А. Д. Пониженная приспособленность гетерозигот в системе смежных популяций.— Генетика, 1972, т. 8, № 11, с. 155—161.
- Гаузе Г. Ф., Витт А. А. О периодических колебаниях численности популяций. Математическая теория релаксационного взаимодействия между хищниками и жертвами и ее применение к популяциям двух простейших.— Изв. АН СССР, Отд. мат. и естеств. наук, 1934, 10, с. 1551—1559.
- Гаузе Г. Ф. Исследование над борьбой за существование в смешанных популяциях.— Зоол. журн., 1935, т. 14, вып. 2, с. 243—270.
- Коновалов С. М., Шапиро А. П., Лейбович Т. Е. Эксплуатация биологических ресурсов в связи с пространственной структурой видов.— В кн.: Биология моря, 1975, № 6, с. 26—36.
- Одум Ю. Основы экологии. М., «Мир», 1975.
- Фрисман Е. Я., Худолей Ю. И. О возможности различия по плотности особей в системе миграционно связанных популяций.— Тезисы докладов I конференции. Калининград, 1976, с. 188—191.
- Birch L. C. The role of weather in determining the distribution and abundance of animals.— Cold Spring Harbor Sympos. Quant. Biol., 1957, v. 22, p. 203—215.

РАСЧЕТЫ ПО НЕКОТОРЫМ ЭПИДЕМИОЛОГИЧЕСКИМ АСПЕКТАМ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ТУБЕРКУЛЕЗА СРЕДИ НАСЕЛЕНИЯ

В. Р. Левин

(Центральный институт туберкулеза МЗ СССР)

Одной из отличительных особенностей эпидемиологии по сравнению с другими медицинскими дисциплинами является то, что она рассматривает не столько отдельного человека, сколько всех людей, населяющих определенную территорию, изучая самые различные аспекты динамики болезни и взаимоотношений людей между собой и окружающей средой. В этом смысле задачи эпидемиологов сродни экологическим.

Многие эпидемиологические проблемы удобно решать на модели туберкулезной инфекции как одной из наиболее изученных. Этому способствует также хорошо налаженная сеть противотуберкулезных диспансеров, в которой сосредоточены сведения практически о всех известных больных туберкулезом. Весьма существенно, что у фтизиатров имеется ряд объективных тестов, позволяющих количественно измерять патологический процесс с помощью рентгенограмм, методов обнаружения микробактерий туберкулеза и специфических туберкулиновых проб.

Целью настоящего исследования явилось уточнение эпидемической ситуации по туберкулезу в стране с проведением расчетов по четырем, ранее недостаточно изученным ее аспектам: 1) выяснение характера связи между основными эпидемиологическими показателями; 2) комплексная оценка эпидемической ситуации; 3) косвенная оценка возрастной инфицированности туберкулезом; 4) метод расчета экономической эффективности противотуберкулезных мероприятий. Указанная цель является одной из основных для организаторов здравоохранения, так как ею в значительной мере определяется решение проблемы планирования оптимальных лечебно-профилактических мероприятий. Ниже излагаются данные по каждому из приведенных вопросов.

Выяснение характера связи между основными эпидемиологическими показателями. Наличие связи между основными эпидемиологическими показателями при туберкулезе признается многими авторами (Массино, 1962; Благодарный и др., 1968; Хоменко и др., 1971). При этом под основными эпидемиологическими показателями понимают:

1) инфицированность (число лиц с положительными реакциями на специфическую туберкулиновую пробу, что указывает на наличие возбудителя туберкулеза в организме; однако это приводит к заболеванию лишь в небольшом проценте случаев: большинство инфицированных — здоровые люди); к сожалению, этот показатель не учитывается статистикой;

2) заболеваемость (число заболевших туберкулезом за 1 год);

3) болезненность (число больных, состоявших на учете туберкулезных учреждений на начало года);

4) смертность (число умерших от туберкулеза за 1 год). Все эти показатели исчисляются на 100 000 населения.

В литературе периодически происходит переоценка значимости каждого из этих показателей. Так, 10—15 лет назад считалось, что наиболее достоверно эпидемиологический процесс при туберкулезе характеризуется данными о смертности. В последние же годы преобладает мнение, что смертность благодаря успехам химиотерапии утратила значение основного эпидемиологического показателя и большие надежды возлагаются на показатель инфицированности (Массино, 1962; Hitz, 1972).

Для того чтобы оценить, насколько указанная переоценка значимости эпидемиологических показателей находится в соответствии с истинным характером взаимоотношений между ними, нами были изучены отчетные данные по СССР и союзным республикам, собственные материалы по экспедиционным обследованиям в Казахстане, фактические данные, приводимые в отечественной и зарубежной литературе.

Анализ указанных материалов (с применением ЭВМ МИР-2) позволяет полагать, что между инфицированностью, заболеваемостью, болезненностью и смертностью сильную корреляционную связь можно выявить гораздо чаще, чем это отмечается в литературе, однако для ее обнаружения в ряде ситуаций необходимо устранить воздействие факторов, затушевывающих эту зависимость. Действительно, наши данные показывают, что коэффициент корреляции r между показателями болезненности и смертности в 15 союзных республиках составляет в настоящее время всего $r=0,45$. Однако более детальный анализ позволил заключить, что это — в значительной мере результат неравномерного охвата населения профилактическими осмотрами на туберкулез в различных местностях страны, что сказывается на неодинаковой осведомленности о численности больных. Путем устранения такого влияния (с заменой показателя болезненности на болезненность, деленную на процент охвата профилактическими обследованиями в данной республике) достигалось возрастание коэффициента корреляции r до 0,9.

Аналогичным образом выявилась сильная корреляционная связь между заболеваемостью и смертностью ($r=0,9$) и между заболеваемостью и болезненностью ($r=0,92$).

Таким образом, между показателями заболеваемости, болезненности и смертности, взятыми попарно, существует сильная корреляционная связь: $r \geq 0,9$. По-видимому, эта связь в действительности еще выраженнее, так как, помимо процента охвата населения профилактическими осмотрами, нужно учесть маскирующее влияние неравномерного применения на местах и других лечебно-профилактических мероприятий. Выявлению сильной корреляционной связи между основными эпидемиологическими показателями способствовал единый подход на всей территории Советского Союза к понятию «случая» туберкулеза и к противотуберкулезным мероприятиям.

Что касается четвертого основного эпидемиологического показателя при туберкулезе — инфицированности, то выраженная корреляция ее (r до 0,99) с показателями заболеваемости, болезненности и смертности обнаруживалась только при группировке материалов по возрасту и полу, с учетом отстояния возрастного максимума инфицированности от соответствующих максимумов заболеваемости, болезненности и смертности.

Выявление сильной корреляционной связи между основными эпидемиологическими показателями имеет не только теоретическое, но и практическое значение: если данные о каком-либо основном эпидемиологическом показателе вызывают сомнения, они могут быть оценены путем сопоставления с другими, связанными с ним показателями.

Комплексная оценка эпидемиологической ситуации по туберкулезу органов дыхания у взрослых. Правильная оценка эпидемиологической ситуации по туберкулезу органов дыхания у взрослых является залогом рационального планирования соответствующих лечебно-профилактических мероприятий. Однако до настоящего времени не существует общепринятой методики. Обычно основные эпидемиологические показатели рассматриваются отдельно. Это вполне правомочно, когда между ними имеется полное соответствие: например, если все они находятся на низком уровне. Однако между ними, согласно ряду исследований, могут наблюдаться противоречия (когда не делается поправка на неравномерность охвата населения различных территорий профилактическими обследованиями и другими противотуберкулезными мероприятиями). В частности, один из 4 указанных показателей может оказаться высоким при низкой величине остальных. Именно поэтому выдвигается вопрос, какому из основных показателей верить и как оценить их в комплексе.

Для решения поставленного вопроса были использованы отчетные сведения как в целом по СССР, так и по отдельным союзным республикам.

Особенностью примененного нами метода комплексной оценки эпидемиологической ситуации в республиках явилось совместное рассмотрение взаимосвязанных между собой эпиде-

миологических показателей и противотуберкулезных мероприятий, поскольку они взаимообусловлены.

Величины всех известных из отчетов эпидемиологических показателей анализировались не сами по себе, а с учетом своевременности выявления, процента охвата населения профилактическими осмотрами и другими лечебно-профилактическими мероприятиями, сказывающимися на эпидпоказателях, т. е. с привлечением всех имеющихся в распоряжении фтизиатров сведений.

Сопоставление республик в первую очередь производилось по основным эпидемиологическим показателям — заболеваемости, болезненности и смертности. При несоответствии в их величинах, например при большой смертности, сопровождающейся низкой заболеваемостью и болезненностью, истинное положение дел уточнялось исходя из показателей уровня организации противотуберкулезных мероприятий. Если при этом оказывалось, что низкие цифры заболеваемости обусловлены недостаточным охватом населения профилактическими осмотрами и имеется повышенное число запущенных форм туберкулеза, то предпочтение отдавалось не данным о заболеваемости, а показателю смертности. Если же в двух республиках основные эпидемиологические показатели были одинаковыми, то более благоприятная ситуация признавалась в той из них, где полнее осуществлялись противотуберкулезные мероприятия.

В результате применения указанной методики союзные республики были ранжированы по тяжести эпидемиологической ситуации. Это позволило разбить республики по этому признаку на 3 группы с дифференцированным планом лечебно-профилактических мероприятий. Именно в этом — основной смысл ранжирования республик. В республиках с недостаточно благоприятной эпидемиологической ситуацией основное внимание должно быть уделено увеличению процента охвата населения лечебно-профилактическими средствами. В «благоприятных» республиках при достаточном охвате населения лечебно-профилактическими мероприятиями важно повысить качество этих мероприятий.

Основным достоинством приведенного метода комплексной оценки эпидемиологической ситуации является его медицинская обоснованность с привлечением всех доступных показателей, характеризующих туберкулезную инфекцию. Однако приведенный метод имеет один существенный недостаток, который состоит в том, что сопоставление республик производится полуколичественным способом, без четкого математического выражения соотношения величин анализируемых показателей. Поэтому следующим шагом на пути комплексной оценки эпидемической ситуации явилось стремление формализовать эту ситуацию с получением дополнительного к вышеописанному методу критерия в виде условного числа, выведенного по формуле. Такой подход

миологических показателей и противотуберкулезных мероприятий, поскольку они взаимообусловлены.

Величины всех известных из отчетов эпидемиологических показателей анализировались не сами по себе, а с учетом своевременности выявления, процента охвата населения профилактическими осмотрами и другими лечебно-профилактическими мероприятиями, сказывающимися на эпидпоказателях, т. е. с привлечением всех имеющихся в распоряжении фтизиатров сведений.

Сопоставление республик в первую очередь производилось по основным эпидемиологическим показателям — заболеваемости, болезненности и смертности. При несоответствии в их величинах, например при большой смертности, сопровождающейся низкой заболеваемостью и болезненностью, истинное положение дел уточнялось исходя из показателей уровня организации противотуберкулезных мероприятий. Если при этом оказывалось, что низкие цифры заболеваемости обусловлены недостаточным охватом населения профилактическими осмотрами и имеется повышенное число запущенных форм туберкулеза, то предпочтение отдавалось не данным о заболеваемости, а показателю смертности. Если же в двух республиках основные эпидемиологические показатели были одинаковыми, то более благоприятная ситуация признавалась в той из них, где полнее осуществлялись противотуберкулезные мероприятия.

В результате применения указанной методики союзные республики были ранжированы по тяжести эпидемиологической ситуации. Это позволило разбить республики по этому признаку на 3 группы с дифференцированным планом лечебно-профилактических мероприятий. Именно в этом — основной смысл ранжирования республик. В республиках с недостаточно благоприятной эпидемиологической ситуацией основное внимание должно быть уделено увеличению процента охвата населения лечебно-профилактическими средствами. В «благоприятных» республиках при достаточном охвате населения лечебно-профилактическими мероприятиями важно повысить качество этих мероприятий.

Основным достоинством приведенного метода комплексной оценки эпидемиологической ситуации является его медицинская обоснованность с привлечением всех доступных показателей, характеризующих туберкулезную инфекцию. Однако приведенный метод имеет один существенный недостаток, который состоит в том, что сопоставление республик производится полуколичественным способом, без четкого математического выражения соотношения величин анализируемых показателей. Поэтому следующим шагом на пути комплексной оценки эпидемической ситуации явилось стремление формализовать эту ситуацию с получением дополнительного к вышеописанному методу критерия в виде условного числа, выведенного по формуле. Такой подход

не нов в медицине (Полетаев, 1967; Поляков, Малинский, 1971; Канеп и др., 1972), но он в доступной нам литературе не использовался для оценки эпидемической ситуации по туберкулезу.

В поисках формулы мы ориентировались на те же самые показатели, что применялись при вышеописанном методе, но с отбором наиболее существенных. Прежде всего были привлечены 3 имеющиеся в отчетах тубучреждений основные эпидемиологические показатели и наиболее значимые показатели лечебно-профилактических мероприятий, которые заметно менялись от республики к республике. Показатели, которые мало отличались по республикам, не включались, так как они почти не способствовали сопоставлению различных территорий. Таким образом, было отобрано 7 наиболее значимых показателей, которые учитывались в виде единой формулы, что позволяет характеризовать эпидемиологическую ситуацию одним числом — комплексным эпидпоказателем:

$$A = BCDE / FGH,$$

где A — комплексный эпидпоказатель; B — заболеваемость туберкулезом; C — болезненность; D — смертность от туберкулеза; E — процент больных фиброзно-кавернозным туберкулезом легких в контингенте противотуберкулезных диспансеров; F — процент охвата населения профилактическими обследованиями на туберкулез; G — процент закрытия полостей распада легочной ткани через год лечения свежих форм туберкулеза; H — процент охвата выявленных больных современным длительным антибактериальным лечением.

Эпидемиологическая ситуация признавалась тем хуже, чем величина комплексного показателя была выше. Поэтому показатели, от возрастания которых эпидемиологическая ситуация ухудшается, вводились в числитель. Наоборот, остальные показатели, при возрастании которых эпидемиологическая ситуация считается лучше, вводились в знаменатель.

Так как по величине вычисленного комплексного показателя A республики располагались так же, как по вышеописанному полуколичественному методу, считаем правомочным использование его как дополнительного критерия для оценки эпидемиологической ситуации на местах, тем более, что аналогичное распределение имело место и при применении методик других авторов (Поляков, Малинский, 1971; Феофанова, 1975). Преимуществом предлагаемого нами комплексного показателя является то, что он доступен для любого противотуберкулезного диспансера и не требует применения каких-либо статистических приемов.

В случаях, требующих быстрой оценки эпидемиологической ситуации, практически достаточно хороший результат может быть получен по более простой формуле, с вычислением комплексного показателя A исходя лишь из данных о смертности D (характеризует распространенность туберкулеза в населении) и

проценте больных фиброзно-кавернозным туберкулезом легких E (указывает на уровень противотуберкулезных мероприятий):
 $A = DE$.

При выведении этого упрощенного варианта было учтено, что заболеваемость — B , болезненность — C и смертность — D отражают одно и то же явление — распространенность туберкулеза в населении и что сильная корреляционная связь между B , C и D (после их коррекции на охват) позволяет выражать эти показатели через один из них. Наиболее рационально остановиться на D , так как при этом не нужна поправка на охват населения профилактическими осмотрами и может быть учтено возрастное распределение показателя.

Из других показателей, характеризующих противотуберкулезные мероприятия, наиболее ценен процент больных фиброзно-кавернозным туберкулезом легких в контингентах противотуберкулезных диспансеров, так как в отличие от других использованных показателей он характеризует как профилактические (своевременность выявления), так и лечебные мероприятия и более заметно меняется от республики к республике.

Вопрос о комплексной оценке эпидемиологической ситуации изучался нами в ряде работ (Левин, 1973; Левин и др., 1973; Езерская, Левин, 1974; Левин, Корзухин, 1975а). Наши предварительные данные (с уточнением диагноза по историям болезни) позволяют предположить существование эпидемиологической закономерности, состоящей в том, что 1 раз в 5—6 лет годовой темп падения (или увеличения) показателя заболеваемости изменяется «ступенчатым» образом приблизительно вдвое, причем на смену ряду ступенек, идущих вниз, должны приходиться ступеньки, идущие вверх (в последнем случае с ускорением темпов снижения заболеваемости). Здесь имеется аналогия с ранее выявленной нами закономерностью по показателю частоты рецидивов.

Косвенная оценка по возрастной инфицированности туберкулезом исходя из данных о заболеваемости. Инфицированность — единственный из основных эпидемиологических показателей по туберкулезу, который не регистрируется статистикой. Это связано главным образом с отсутствием возможности непосредственного ее измерения по результатам туберкулиновых проб. Дело в том, что положительные туберкулиновые реакции, являющиеся критерием инфицирования, могут возникать и как следствие проводимой в стране сплошной иммунизации населения вакциной БЦЖ. При этом отличить постинфекционную положительную реакцию от поствакцинальной не представляется возможным.

Поэтому мы сочли целесообразным разработать косвенные методы оценки возрастной инфицированности, исходя из сильной корреляционной связи инфицированности с заболеваемостью туберкулезом. Вопрос о правомочности нахождения одного эпи-

демиологического показателя по величине другого не нов. Есть мнение (Nagain et al., 1966), что о заболеваемости довольно точно можно судить по результатам обследования населения на чувствительность к туберкулину. Мы полагаем, что столь же оправдана и противоположная задача — определение инфицированности по данным о заболеваемости.

На первом этапе, выполненном нами ранее совместно с другими авторами, проводились расчеты инфицированности взрослых в однородной группе населения, а именно среди мужчин, жителей городов. Необходимые материалы отбирались из данных, касающихся результатов выборочного исследования туберкулиновой чувствительности (с пятью туберкулиновыми единицами стандартного туберкулина) 130 000 взрослого населения различных районов страны (сплошные территории не брались). Полученные сведения сопоставлялись с соответствующими данными о заболеваемости. Были применены 2 метода, основанных на сильной корреляции между показателями инфицированности и заболеваемости: сначала — метод с группировкой материала по территориям, затем — с разделением данных по возрастным группам (Левин и др., 1975б, 1976).

В первом случае сильная корреляция ($r=0,9$) имела место лишь в возрастной группе 40—49 лет (средняя ошибка $m=0,07$; доверительный коэффициент $t=12,9$). Это позволяет вычислять инфицированность в возрасте 40—49 лет исходя из данных о заболеваемости в этой же возрастной группе, пользуясь соответствующим уравнением регрессии:

$$Y_{40-49} = 0,2 X_{40-49} + 64,$$

где Y_{40-49} — инфицированность (%) в возрасте 40—49 лет; X_{40-49} — заболеваемость в возрасте 40—49 лет.

После расчета инфицированности в возрасте 40—49 лет инфицированность в остальных возрастных группах определялась исходя из того, что между процентом инфицированных в различных возрастных группах имеется относительно постоянное соотношение.

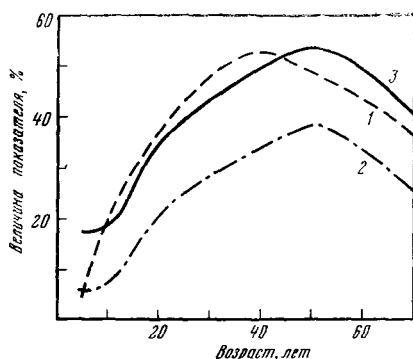
Вторая методика основывалась на выявленной сильной корреляционной связи ($r=0,7$) между показателями инфицированности и заболеваемости при разбиении материала по возрастным группам (18—19 лет, 20—24 года и т. д.). В данном случае возрастная инфицированность рассчитывалась по уравнению регрессии:

$$Y = 0,15 \cdot X + 69,$$

где Y — инфицированность (%) в данной возрастной группе; X — заболеваемость в той же возрастной группе. Данное уравнение удобно тем, что возрастные показатели инфицированности во всех возрастных группах вычисляются непосредственно, а

Рис. 1. Возрастные показатели инфицированности и заболеваемости туберкулезом в Японии

- 1 — наблюдаемая инфицированность 1963 г., на 100 чел;
- 2 — наблюдаемая заболеваемость 1958 г., на 10 000 чел;
- 3 — теоретическая инфицированность 1963 г., найденная по уравнению (1)



не на основе показателя в возрасте 40—49 лет. Однако сила корреляционной связи при втором подходе слабее, и потому проводилось ее усиление путем сдвига по возрастным группам на 7 лет (инфицированность в возрасте 19 лет сопоставлялась с заболеваемостью в 26 лет и т. д.). Такой сдвиг приводил к другого рода недостатку — определение инфицированности оказывалось возможным не для всех возрастных групп.

В настоящем сообщении нами дополнительно предлагаются другие методы косвенной оценки инфицированности туберкулезом. Так, выявилась целесообразность при наличии соответствующих данных производить сдвиг не по возрастным группам, а по календарным годам, с таким расчетом, чтобы максимумы инфицированности и заболеваемости пришлись на одну и ту же или близкую возрастную группу. Благодаря этому инфицированность может быть определена во всех возрастных группах.

Кроме того, возможен расчет возрастной инфицированности исходя из сильной корреляционной связи со смертностью, которая проявляется при сдвиге по возрастным группам или календарным годам. Возрастные показатели смертности учитываются точнее, так как не зависят от различий в охвате населения профилактическими осмотрами и, в отличие от возрастных показателей заболеваемости, учитываются во всех странах и за более длительные сроки.

Разработанные нами методики применимы не только к отечественным материалам. Например, в Японии (Wakamatsu et al., 1969; Ежегодник миров. сан. статист., 1967, 1971) возрастные показатели инфицированности и заболеваемости (рис. 1) отражают положение дел во всей Японии, так как получены в результате обследования этой страны в национальном масштабе с использованием метода серийной случайной выборки. Поскольку корреляция между возрастными показателями инфицированности 1963 г. и заболеваемости 1958 г. (календарный сдвиг на 5 лет) оказалась очень сильной ($r=0,92$), нам удалось весьма точно рассчитать возрастные показатели инфицированности в

1963 г. по возрастным показателям заболеваемости 1958 г., исходя из соответствующего уравнения регрессии:

$$Y = 1,11 \cdot X + 11,5, \quad (1)$$

где Y — вычисляемая инфицированность в данном возрасте; X — число заболевших на 10 000 человек населения того же возраста. Возрастные показатели инфицированности, вычисленные по приведенной формуле, оказались близкими к фактически наблюдаемым (рис. 1).

Хотя все вышеприведенные методики и позволяют рассчитывать возрастные показатели инфицированности, приближающиеся к наблюдаемым, не исключено, что это — результат лишь внешнего сходства кривых возрастного распределения показателей инфицированности, заболеваемости и смертности, наиболее четко выявляемого при сдвиге по возрастным группам или календарным годам. О такой возможности, в частности, позволяет думать тот факт, что сильная корреляция между инфицированностью и заболеваемостью может иметь место вне зависимости от того, предшествует возрастной максимум инфицированности возрастному максимуму заболеваемости или, наоборот, следует за ним. Этим в какой-то мере ставится под сомнение наличие закономерной связи между возрастным распределением показателей инфицированности и заболеваемости.

В таком случае, по-видимому, более правильным будет взять за основу косвенной оценки инфицированности наличие в течение длительного периода относительно постоянных соотношений между величинами инфицированности в различных возрастных группах на территории нашей страны. То, что это имеет место, следует из анализа отечественных и иностранных статистических материалов. Так L'Eltore (1957) указывает, что во многих странах мира за ряд столетий существуют единые закономерности в эпидемиологии туберкулеза на территориях не только отдельных стран, но и целых их групп, даже субконтинентов. Тем более, это может относиться к республикам СССР.

Обращает на себя внимание тот факт, что, несмотря на различия в общем уровне инфицированности, в союзных республиках максимум инфицированности преимущественно приходится на один и тот же возрастной период.

Как известно (Narain et al., 1966), типичным для построения кривых инфицированности является их равномерный подъем с возрастом и выравнивание после достижения пика. Это положение подтверждается нами на основании анализа кривых инфицированности других авторов (за ряд десятилетий) и собственных. Выявилась единая закономерность: после достижения возрастного максимума инфицированность обычно сохраняется на постоянном уровне («плато») до 50 лет, а в дальнейшем падает.

Анализ работ ряда отечественных авторов, в первую очередь Н. С. Сокольской (1973), И. Ф. Куропаткина (1967), позволил

выяснить приблизительное соотношение в нашей стране процента инфицированных в различных возрастных группах. Если процент инфицированных в возрасте 40—49 лет взять за единицу, то доли инфицированных в остальных возрастных группах будут выражены следующими коэффициентами: до 1 года — 0,02; 1—2 года — 0,03; 3—6 — 0,1; 7—14 — 0,3; 15—19 — 0,7; 20—24 — 0,9; 25—29 — 0,94; 30—39 — 0,99; 40—49 — 1,0; 50—59 — 0,9; 60 и больше — 0,8. Инфицированность для каждой возрастной группы может быть вычислена путем умножения приведенных коэффициентов на инфицированность в возрасте 40—49 лет. Процент инфицированных в возрасте 40—49 лет следует определять исходя из заболеваемости в указанной возрастной группе. Примем на территории с максимальной заболеваемостью туберкулезом за показатель инфицированности наибольшую из зарегистрированных ее величин, например 95%, а в местности с наименьшей заболеваемостью — наименьшую, допустим 70%. Тогда инфицированность в возрасте 40—49 лет во всех остальных территориях будет выражена величинами, находящимися в промежутке между указанными, пропорционально соответствующим цифрам заболеваемости на местах.

Метод расчета экономической эффективности противотуберкулезных мероприятий. Оценка экономической эффективности противотуберкулезных мероприятий является одним из основных условий для оптимального вложения материальных средств, направленных на улучшение эпидемической ситуации по туберкулезу.

Предложено несколько методик расчетов в медицине (Бога-тырев и др., 1969; Waaler, 1968). Методики отечественных авторов, в том числе получившая наибольшее распространение среди фтизиатров страны схема Шефера (Шефер, 1969; Шефер, Драгнев, 1973), отличаются стремлением к использованию максимального числа различных отчетных сведений.

При доступности всех необходимых для этого данных указанный подход, возможно, предпочтителен, однако он далеко не всегда осуществим. Многих цифр, требуемых по методике Л. Б. Шефера, нет в распоряжении фтизиатрической и даже медицинской службы. Нет единообразия в подаче сведений на различных уровнях. Так, некоторые показатели высчитываются только в масштабах района, другие — по области, третьи — по республике, четвертые можно извлечь лишь по отдельным учреждениям. Поэтому в своих работах Шефер (Шефер, 1969; Шефер, Драгнев, 1973), помимо отчетных сведений, вынужден был использовать материалы, которые добывались путем специальных разработок, проводимых самим автором на местах.

Поэтому целесообразны поиски более простых и доступных схем, в то же время достаточно хорошо отражающих экономическую эффективность противотуберкулезных мероприятий. Для этого следует ориентироваться лишь на ведущие, наиболее

существенные и достоверные данные. К таковым относятся основные эпидемиологические показатели, преимущество которых — в доступности их получения. На их основе путем подбора соответствующих коэффициентов может быть вычислен ущерб от больничных листов, инвалидности и смертности от туберкулеза. В конечном счете именно последние три показателя характеризуют ущерб, наносимый туберкулезом, причем эти показатели должны иметь общую единицу измерения.

Большинство отечественных и иностранных авторов считают, что наиболее верно эффективность медицинской службы может быть охарактеризована числом трудовых лет граждан, сохраняющихся благодаря деятельности органов здравоохранения. Это признается, в частности, Всемирной Организацией Здравоохранения. Так, председатель ее противотуберкулезного отделения Хитце (Hitze, 1972, 1973) указывает, что экономический эффект от затрат на здравоохранение легче всего измерять в «годах здоровья населения».

Исходя из приведенных установок и работ Богатырева и других (1969), Шефера (1969), Шефера и Драгнева (1973) экономический выигрыш от проводимых противотуберкулезных мероприятий (в годах сохраненной трудовой жизни) может быть получен суммированием: 1) сокращения длительности пребывания на больничном листе — I ; 2) уменьшения числа лет пребывания на инвалидности — J ; 3) сохраненных лет жизни в результате снижения смертности — K . Таким образом, экономический выигрыш L составит: $L = I + J + K$.

Предлагая вычисление I , J , K исходя из основных эпидемиологических показателей, полагаем, что K , естественно, следует рассчитывать, ориентируясь на число смертных случаев от туберкулеза, число недоработанных лет вследствие инвалидности — исходя из численности контингентов больных туберкулезом (так как инвалидность обычно не признается сразу, в год выявления заболевания), а число недоработанных лет в связи с получением больничных листов — исходя из показателя заболеваемости, так как в основном пользуются больничными листами в начале болезни.

После вычисления L может быть оценена экономическая эффективность борьбы с туберкулезом M , путем сопоставления L с затратами на эти мероприятия N :

$$M = L/N.$$

Таким образом, расчеты экономической эффективности противотуберкулезных мероприятий проводились в 3 этапа:

определение L , определение N , определение M .

В целях сопоставимости расчетов на различных территориях экономические выкладки, как и основные эпидемиологические показатели, исчислялись на 100 000 населения.

А. Определение L (экономического выигрыша)

Величина I находилась путем умножения числа, отражающего снижение заболеваемости на 100 000 населения, ΔB , на коэффициент, равный 1,3 года, показывающий длительность пребывания на больничном листе впервые выявленных больных туберкулезом (рассчитано вместе с Л. К. Симоняном), и на коэффициент 0,8, отражающий долю больных, которые до заболевания туберкулезом были работоспособными, т. е. в данном случае, как и в последующих, экономические расчеты представлены в виде показателей динамики основных эпидемиологических показателей, взятых с коэффициентами, отражающими потерю трудового времени: $I = \Delta B \cdot 1,3 \cdot 0,8 = 1,04 \Delta B$ лет.

Величина J вычислялась путем умножения числа, показывающего снижение за данный период времени болезненности ΔC на процент, который больные, первично признанные инвалидами по туберкулезу, составляют от численности контингентов противотуберкулезных диспансеров 3,7 (из анализа отчетно-статистических сведений) с последующим умножением на процент неработающих инвалидов — 70 (Шефер, 1969) и среднее число лет пребывания на инвалидности — 10 лет (Корягин, 1971):

$$J = \Delta C \cdot 0,037 \cdot 0,7 \cdot 10 = 0,26 \Delta C \text{ лет.}$$

Величина K находилась исходя из возрастно-полового распределения смертности в городах и селах СССР за 1970 г. (форма ЦСУ СССР № 5) с использованием «таблиц дожития». Это позволило вычислить, что каждому умершему от туберкулеза предстояло в среднем прожить до получения пенсии по возрасту еще 9 лет. Поэтому выигрыш от уменьшения числа умерших на ΔD человек составит:

$$K = \Delta D \cdot 9 \text{ лет} = 9 \Delta D \text{ лет.}$$

В целом экономический выигрыш, обусловленный противотуберкулезными мероприятиями L , составит:

$$L = I + J + K = 1,04 \Delta B + 0,26 \Delta C + 9 \Delta D \text{ лет.}$$

Подход к приведенным расчетам I , J и K был единым — во всех случаях в основу бралось снижение за данный год соответствующего эпидемиологического показателя, но с учетом предстоящих лет трудовой жизни.

В представленных формулах экономический выигрыш выражен в годах. Чтобы перевести его в рубли, полученное число L умножается на величину национального дохода, приходящуюся на одного работающего в народном хозяйстве в год — P , т. е.

$$L = (1,04 \Delta B + 0,26 \Delta C + 9 \Delta D) P \text{ рублей.}$$

Б. Определение N (затрат на противотуберкулезные мероприятия)

Полученный вышеуказанным путем экономический выигрыш должен быть сопоставлен с затратами на борьбу с туберкулезом. Из анализа ряда работ (Шефер, 1969; Шефер, Драгнев, 1973; Nitze, 1972) можно принять, что на 85% эти затраты определяются числом среднегодовых коек на туберкулез в данной местности. Тогда затраты на туберкулез могут быть выведены исходя из стоимости коечного фонда за год. Эта стоимость получается путем умножения числа коек R (стационарных и санаторных), приходящихся на 100 000 населения, на стоимость одной койки за год p (величина известна), т. е. $R \cdot p$ рублей.

Так как последняя величина — это только 85% затрат, то все затраты N составят:

$$N = \frac{R \cdot p \cdot 100}{85} = 1,2 R \cdot p \text{ руб.}$$

В. Определение M (экономической эффективности противотуберкулезных мероприятий)

На третьем этапе определяется экономическая эффективность противотуберкулезных мероприятий M , путем сопоставления затрат N с экономическим выигрышем L . Преимуществом представленной схемы расчетов экономической эффективности противотуберкулезных мероприятий является возможность исходить лишь из отражаемых в статистических данных основных эпидемиологических показателей. Методика проста, доступна для любого тубучреждения, однако нуждается в совершенствовании.

В частности, при расчетах потерь в связи с временной нетрудоспособностью можно вместо заболеваемости исходить из отчетной формы ВЦСПС № 16 или «3—1» (потери за год) с умножением на указанные выше поправочные коэффициенты 1,3 и 0,8. В качестве источника сведений о стойкой утрате трудоспособности можно брать показатель числа первичных инвалидов по туберкулезу в данном году из отчетной формы ЦСУ СССР № 7 с умножением на вышеуказанные коэффициенты 0,7 и 10. Недостатком указанных форм отчета является то, что в масштабах района данные о временной и стойкой утрате трудоспособности не суммируются.

Следует отметить, что экономические показатели, рассчитанные на 100 000 населения, фактически являются экономико-эпидемиологическими и в сопоставлении с основными эпидемиологическими показателями позволяют полнее оценить эпидемиологическую обстановку в отношении туберкулезной инфекции. Кроме вышеуказанных, нами предлагается пользоваться экономико-эпидемиологическим показателем потерь по инвалидности в связи с туберкулезом, приходящихся на одного больного. Оказа-

лось, что этот показатель точнее отражает эпидемическую обстановку, чем показатель болезненности. Последнее связано с тем, что показатель расходов по инвалидности на одного больного фактически является комплексным, отражая как численность больных, так и их клинический состав — чем больше несвоевременно выявленных и запущенных форм, тем выше инвалидность.

Таким образом, в представленном сообщении предлагается ряд расчетов и методов, направленных на уточнение эпидемической ситуации по туберкулезу, что должно оптимизировать планирование соответствующих лечебно-профилактических мероприятий среди населения и больных.

Литература

- Благодарный Я. А., Шефер Л. Б., Левин В. Р., Шапиро Д. М., Мумайтбасова Г. А., Жолдаспаев С. Т., Джаккулов Н. К. Инфицированность туберкулезом сельского населения Казахской ССР.— В кн.: Эпидемиология и лечение туберкулеза в Казахстане. Алма-Ата, 1968, с. 52—56.
- Богатырев И. Д., Ройтман М. П., Минакова И. Г. Изучение экономической эффективности ликвидации полиомиелита и резкого снижения заболеваемости дифтерией в СССР.— Сов. здравоохран., 1969, № 8, с. 3—9.
- Ежегодник мировой санитарной статистики, т. 1. ВОЗ. Женева, 1967, с. 112.
- Ежегодник мировой санитарной статистики, т. 1, ВОЗ. Женева, 1971, с. 11.
- Езерская И. М., Левин В. Р. Комплексная оценка эпидемиологической ситуации по туберкулезу среди детей.— Здравоохран. Киргизии, 1974, № 6, с. 22—24.
- Канеп В. В., Попов Г. С., Ольшанский Б. Ц., Цукерман П. Б. К вопросу о комплексной оценке показателей в системе здравоохранения.— Сов. здравоохран., 1972, № 9, с. 20—24.
- Корягин В. В. Характеристика контингентов инвалидов вследствие туберкулеза.— В кн.: Социально-гигиенические проблемы инвалидности. Краснодар, 1971, с. 239—245.
- Куропаткин И. Ф. Сравнительное изучение туберкулиновой чувствительности населения г. Электросталь.— Проблемы туберкулеза, 1967, № 6, с. 18—20.
- Левин В. Р. Роль диспансера как организатора современной этапной длительной химиотерапии больных туберкулезом легких. Материалы II Республиканского семинара по вопросам лечения больных туберкулезом легких (1971). Ашхабад, 1973, с. 21—26.
- Левин В. Р., Занкисова И. Г., Хажигаева З. И., Рубилина Э. Э., Чайка В. С. К разработке комплексного эпидемиологического показателя по туберкулезу.— Материалы I съезда фтизиатров Казахстана. Алма-Ата, 1973, с. 72—74.
- Левин В. Р., Корзухин М. Д. Комплексная оценка эпидемиологической ситуации.— В кн.: Раннее выявление, дифференциальная диагностика и эпидемиология туберкулеза. Вильнюс, 1975а, с. 158.
- Левин В. Р., Сокольская Н. С., Корзухин М. Д., Гликман Ф. З. Оценка возрастной инфицированности взрослого населения туберкулезом. Тезисы докл. VIII конф. фтизиатров г. Москвы, М., 1975б, с. 20.
- Левин В. Р., Сокольская Н. С., Корзухин М. Д., Калечиц О. М. Методика косвенного определения инфицированности туберкулезом взрослого населения.— Здравоохран. Белоруссии, 1976, № 11, с. 53—55.
- Массино С. В. Статистические данные по эпидемиологии туберкулеза.— В кн.: Эпидемиология и организация борьбы с туберкулезом. М., 1962, с. 44—76.
- Нараин Р., Наир Ф., Чандрасекар Р., Рао Дж. Проблемы, возникающие при определении свежей инфицированности туберкулезом.— Бюл. ВОЗ, 1966, т. 34, № 4, с. 605—616.

- Полетаев С. Д.** Вопросы географической эпидемиологии туберкулеза в Казахстане.— Труды Целиноградского мед. ин-та, 1967, т. 1, с. 161—164.
- Поляков Л. Е., Малинский Д. М.** Метод комплексной вероятностной оценки состояния здоровья населения.— Сов. здравоохран., 1971, № 3, с. 7—15.
- Сокольская Н. С., Соловьева В. А.** Чувствительность населения СССР к отечественному стандартному туберкулину PPD—L.— В кн.: Теоретические и практические аспекты современной фтизиатрии. М., 1973, с. 289.
- Феофанова Т. В.** Метод суммарной ранговой оценки эпидемиологической ситуации.— В кн.: Раннее выявление, дифференциальная диагностика и эпидемиология туберкулеза. Вильнюс, 1975, с. 162.
- Хоменко А. Г., Бессараб В. И.** и др. Проблема хронических деструктивных форм туберкулеза легких и ее клиничко-эпидемиологическое значение.— Труды V съезда фтизиатров УССР. Киев, 1971, с. 47—49.
- Шефер Л. Б.** К методике исчисления экономического ущерба, наносимого туберкулезом и другими заболеваниями.— Сов. здравоохран., 1969, № 6, с. 33—37.
- Шефер Л. Б., Драгнев О. К.** О построении оптимальной программы противотуберкулезных мероприятий с учетом их экономической эффективности. Материалы I съезда фтизиатров Казахстана. Алма-Ата, 1973, с. 56—58.
- Хитце К.** Применение новейших знаний в борьбе с туберкулезом.— В кн.: Труды XXI Междунар. конф. по туберкулезу. М., 1972, с. 31—39.
- Хитце К.** Борьба с туберкулезом: применяются ли современные знания? Хроника ВОЗ, 1973, т. 27, № 1, с. 3—8.
- L'Eltore J.** Les Irois loid épidémiologiques de la tuberculose et leur application.— Bull. union intern. contre tuberc., 1957, v. 27, N 1—2, p. 53—71.
- Waalder H.** A dynamic model for the epidemiology of tuberculosis.— Am. Rev. Resp. Dis., 1968, v. 98, N 4, p. 591—601.
- Wakamatsu E., Oka H., Kumabe H., Kolayahshi A.** Динамика туберкулеза в Японии в период 1953—1964 гг.— Бюл. ВОЗ, 1969, т. 41, № 1, с. 128, 135.

РОЛЬ ПРОТИВОПОЛОЖНО ДЕЙСТВУЮЩИХ ФАКТОРОВ В ОЦЕНКЕ СОСТОЯНИЯ ОТКРЫТЫХ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ

(на примере системы гомеостаза)

Л. Б. Худзик, З. Л. Шульгина

(Саратовский медицинский институт)

Особенность современной науки — ее синтетический характер. Если в предшествующий период происходила интенсивная дифференциация наук, то сейчас мы становимся свидетелями обратного явления: объединение различных дисциплин для совместного изучения тех или иных сложных процессов. Вооруженная физикой, химией, математикой, биология и медицина, приступили к штурму проблем, непосредственно связанных с требованиями современности. Цель исследований — изучение важнейших процессов жизнедеятельности организмов, изыскание причин различных недугов человека, способов их предупреждения и эффективного лечения.

Для жизнедеятельности необходим постоянный приток энергии, которую организм получает из окружающей среды. Превращение энергии в организме, взаимосвязь и обмен энергии организма и среды изучает биологическая термодинамика. Последней приходится иметь дело с термодинамическими системами, которые по степени отграничения от окружающей среды могут быть отнесены либо к открытым, либо к замкнутым. У первых систем происходит постоянный обмен веществом и энергией с внешней средой, у вторых — процессы протекают только внутри системы.

С точки зрения физико-химического порядка живые организмы ведут себя совершенно «противозаконным», «парадоксальным» образом, противореча закону «возрастания энтропии». Вступая в связь с другими объектами, они, вместо того чтобы в ходе реакции исчерпать свой энергетический потенциал и прийти к равновесию либо же разрушиться, сохраняют свое устройство, внутреннюю свободную энергию, свое стационарное состояние. Поэтому живые организмы нередко называют стационарными открытыми системами. Такая система обладает способностью стабилизировать свое состояние при нарушениях, обусловленных изменением ряда внешних и внутренних условий ее существования. Стационарное равновесие открытой системы в значительной мере определяется скоростью протекания процессов в ней.

В любой открытой системе может существовать неограниченное число возможных стационарных состояний: изменение любого из параметров системы приводит ее к новому состоянию.

Механизмы, обеспечивающие сохранение стабильного состояния живого организма, получили название реакций гомеостаза, а само состояние равновесия организма или биологической системы — название «гомеостаз».

С позиций общих закономерностей течения процессов в открытых биологических системах возникновение чрезвычайных, экстремальных состояний с резкими отклонениями от исходного стационарного воспринимается как болезнь организма и сопровождается нарушением функций многих внутренних органов и систем; возврат же к исходному стационарному состоянию расценивается как выздоровление.

Успехи теоретического и практического изучения системы стабилизации организма, расшифровки способов возникновения и развития экстремальных состояний, выяснения стабилизации нарушенных функций и структур организма весьма значительны.

Клинико-теоретический анализ свидетельствует о единстве защитно-приспособительных и патологических процессов, о единстве таких противоположных систем гомеостаза, как аллергия и иммунитет, свертывание крови и фибринолиз, оксигенация и гиперкапния, ацидоз и алкалоз и др.

Если в начальной стадии ответной реакции биологической системы на изменение факторов внешней среды еще можно отличить защитное приспособление от повреждения, то в дальнейшем это становится невозможным, так как защитно-приспособительная реакция (приспособительная адаптация) превращается в патологическую (патологическая адаптация).

Для изучения этого вопроса с целью оценки состояния открытых биологических систем имеет существенное значение тот факт, что система гомеостаза обычно характеризуется большим числом параметров, которые могут быть подразделены по механизму действия на 2 класса: односторонние и двусторонние. Вполне естественно, что стимуляция извне односторонних параметров, отклоняющих систему от состояния равновесия, может ускорить развитие экстремального состояния и привести к потере способности системы восстановить свое исходное состояние, что окажется несовместимым с жизнью системы.

Данное положение легко проследить на примере одной из систем гомеостаза — системе свертывания крови и фибринолиза. Эта система характеризуется большим числом параметров. Нет ни одной работы, в которой были бы четко выделены двусторонне действующие показатели этой системы и определена взаимосвязь между ними, в частности у больных туберкулезом легких.

Так, в работах Новодворского (1958), Крюковой (1958) оп-

ределялся уровень тромбопластинообразования. В работах Ах-рарходжаева, Каширцева (1955), Хренюка и других (1959), П. Лазарова (P. Lazagow, 1961) определялся уровень тромбинообразования. Хабер, Наги (Haber, Nagy, 1962), Чипланкар, Сирси (Chiplunkar, Sirsi, 1962), Тигано и другие (Tigano et al., 1964) изучали критерии образования фибринового сгустка и его лизиса.

Каждая из перечисленных работ в сумме характеризует какую-то одну сторону механизмов системы свертывания крови или фибринолиза. Вполне естественно, что без накопления подобных сведений было бы невозможно создать целостное учение о процессе свертывания крови. После создания такого учения появилось много работ, в которых характеризовался уровень отдельных параметров, относящихся к разным фазам гемостаза у больных туберкулезом легких (Подоров, 1963; Шеметов, 1969; Полушкина, 1973). Однако существенность и направленность действия отдельных факторов, а также взаимосвязь между ними в этих работах оставалась не выделенной. Поэтому даже в тех единичных работах, в которых проводилось изучение корреляционной зависимости или других видов взаимосвязи, оно касалось, как правило, одноименных параметров. Это не позволило авторам разработать быстрые тесты этапов развития экстремального состояния и обоснованно рекомендовать для каждого из них средства экстренной помощи извне.

С целью выделения наиболее существенных разнонаправленных по своему действию факторов гемостаза мы попытались характеризовать доступным нам числом параметров патологическую модель — большого туберкулезом легких в период экстремального состояния (легочное кровотечение) и вне его. С нашей точки зрения, экстренная помощь такому больному может оказаться эффективной лишь при целевом воздействии на разнонаправленные параметры, одни из которых должны внешним вмешательством стимулироваться, другие — затормаживаться.

Нами обследовано в общей сложности 716 больных туберкулезом легких, из них 102 человека в период легочной геморрагии. Определялись значения 27 параметров, из них 4 характеризовали первую, 2 — вторую, 3 — третью фазу гемостаза, 7 — фибринолитическую систему, 6 — гепариновый обмен, 5 — неферментативный фибринолиз.

Следует отметить, что возникновение и наличие туберкулезного процесса у человека уже само по себе ведет к изменению ряда параметров гемостаза.

Сравнительная характеристика прокоагулянтной и антикоагулянтной активности крови у здоровых лиц, больных туберкулезом в период легочного кровотечения и вне его приведены в табл. 1.

У больных туберкулезом по сравнению со здоровыми лицами значительно активирован свертывающий потенциал, но актив-

Таблица 1

Компоненты систем свертывания крови и фибринолиза у здоровых, больных туберкулезом легких и при геморрагических осложнениях

Показатель	P ₁₋₂	Средние величины показателей			P ₂₋₃
		здоровых лиц 1	больных туберкулезом 2	больных с геморрагией 3	
Время свертывания крови, с	<0,01	326,8	246,1	213,5	<0,001
Потребление протромбина сыворотки, с	<0,01	85,9	99,0	84,8	>0,05
Протромбиновое время, с	>0,05	26	27	27	>0,05
Концентрация фибриногена, мг%	<0,01	296,5	476,9	565,5	<0,001
Активность фибриназы, с	<0,01	63,3	43,8	41,7	<0,02
Уровень гепарина в крови, ед/мл	<0,01	6,1	3,2	3,06	>0,05
Содержание кофактора II гепарина, ед. тромбина	<0,01	109,6	94,2	77,7	<0,001
Тромбиновое время, с	>0,05	18	19	18	>0,05
Комплекс фибриноген-гепарин, с	<0,001	15,3	20,7	25,1	<0,001
Фибринолитическая активность плазмы, мм ² (прогретые пластинки)	<0,01	77,9	135,7	192,8	<0,001
Активаторы плазминогена плазмы, мм ²	<0,01	28,3	52,1	68,8	<0,05
Фибринолитическая активность мокроты, мм ²	—	—	141,6	239,4	<0,001
Активаторы плазминогена мокроты, мм ²	—	—	69,7	120,8	<0,001
Толерантность крови к плазмину через час, Ф.Е./мл	<0,01	886	368,0	171,0	<0,001

ность фибриназы снижена на $\frac{1}{3}$, что свидетельствует о рыхлости сгустка. Фибринолиз же как плазмы, так и мокроты повышен у больных активным туберкулезом легких.

Возникновение геморрагии сопровождается еще более выраженными отклонениями в уровне отдельных показателей гемостаза. У больных с легочными кровоизлияниями резко ускоряется свертывание крови как защитный акт по сравнению с больными без кровотечения, но одновременно значительно возрастает и фибринолитическая активность как фактор, способствующий кровотечению.

Рассмотрение показателей, приведенных в табл. 1, свидетельствует о том, что часть из них существенно не изменяется у больных в период легочного кровоизлияния. Так, оказываются практически стабильными уровни параметров, характеризующих I и

II фазы свертывания крови: потребление протромбина плазмы и протромбиновое время у больных с кровотечениями практически не отличаются от уровня этих показателей у больных активным туберкулезом и здоровых людей ($P > 0,05$).

Существенные сдвиги обнаруживаются у отдельных показателей III фазы свертывания крови. При острой и хронической легочной геморрагии резко увеличивается количество фибриногена — основного материала для формирования сгустка на месте кровоизлияния, достигая в отдельных случаях 890—930 мг%.

В то же время фибриназа (XIII фактор), необходимая для уплотнения сгустка, снижает свою активность, в результате чего при кровотечении у больных туберкулезом замедляется переход фибрина S в фибрин i, что препятствует формированию плотного сгустка.

Таким образом, из всех изученных параметров, характеризующих процесс свертывания крови, значительно изменяются два — увеличивается содержание фибриногена, но одновременно снижается активность фибриназы, что препятствует стойкой остановке кровотечения. На месте кровоизлияния быстро возникает сгусток, но остается рыхлым, непрочным из-за недостатка XIII фактора.

О противосвертывающем механизме системы свертывания крови судили по четырем параметрам: уровню гепариновой активности крови, тромбиновому времени, содержанию кофактора II гепарина и комплексу фибриногена с гепарином. Два из них — количество гепарина и тромбиновое время — при кровотечении практически не изменяются. Отмечается снижение кофактора II гепарина и повышается комплексообразование фибриногена с гепарином, что свидетельствует о некотором увеличении противосвертывающего потенциала крови при кровотечении.

Основные же изменения при легочных кровохарканиях и кровотечениях наблюдались в фибринолитической системе организма. Отмечено резкое увеличение фибринолиза не только плазмы крови, но и мокроты больных. Определяя общую плазминную активность на непрогретых фибриновых пластинах, фибринолиз — на прогретых пластинках, количество антипламина — по толерантности крови к плазмину, а также активаторы профибринолизина плазмы и мокроты, мы обнаружили резко выраженные сдвиги в величине этих показателей.

Подводя итог вышеописанным исследованиям, можно заключить, что при легочных кровотечениях и кровохарканиях у больных туберкулезом легких система свертывания крови не претерпевала существенных изменений за исключением снижения активности XIII фактора; концентрация фибриногена плазмы даже возрастала почти в 2 раза по сравнению с контролем. Уровень гепарина в крови оставался на сниженных цифрах, но отмечалось его интенсивное комплексообразование с фибриногеном, что способствовало увеличению противосвертывающего потен-

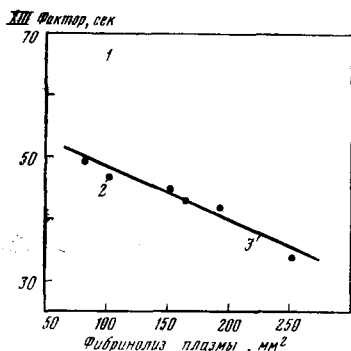


Рис. 1. Соотношение активности XIII фактора и фибринолиза плазмы

- 1 — здоровые;
2 — больные активным и неактивным туберкулезом легких;
3 — регрессионная прямая (для больных)

циала крови. Основные же сдвиги наблюдались в фибринолитической системе как плазмы, так и мокроты; эта система резко активизировалась, превышая цифры контроля в 2—2,5 раза и ее параметры возрастали в 1,5—2 раза по отдельным компонентам при сравнении с показателями больных туберкулезом легких без геморрагических осложнений.

Нарастание фибриногена и уменьшение гепарина не объясняет легочной геморрагии у туберкулезных больных. Поэтому из всех изученных показателей нами были выделены 2 наиболее информативных компонента, отражающих динамику гемокоагуляционных нарушений при туберкулезе легких: активность XIII фактора плазмы и ее фибринолиз. По предложению В. Р. Левина мы рассматривали их отношение в виде дроби: фибринолитическая активность плазмы (мм²)/активность XIII фактора плазмы (сек) = $\left(\frac{\text{ФА}}{\text{XIII ф.}}$)-индекс (единицы условные). Нами установлено (табл. 2), что отношение фибринолитической активности плазмы у здоровых людей к активности их же XIII фактора имело индекс 1.24. Исходя из предпосылок, что сама туберкулезная инфекция способствует снижению активности XIII фактора

Таблица 2

Группа обследованных	XIII фактор(с)	Фибринолитич. активность плазмы (мм ²)	ФА/XIII ф. (усл. ед.)
Здоровые (контроль)	63	78	1.24
С неактивным туберкулезом	49	84	1.71
С активным туберкулезом			
без каверны	47	103	2.56
с каверной	45	153	3.6
с легочной геморрагией			
до 50 мл выдел. крови	43	167	4.3
50—500 мл	42	194	5.0
более 500 мл	34	254	7.35

плазмы и усилению ее фибринолиза, мы проследили их соотношение по фазам туберкулезного процесса и получили нарастание литических свойств плазмы и падение активности ее XIII фактора по мере усиления патологии и величины кровопотери (рис. 1). Нарастание фибринолиза и снижение активности XIII фактора можно рассматривать как взаимоотношение 2-х противоборствующих начал системы гемостаза человеческого организма. У больных туберкулезом легких без распада индекс в 2 раза превышает цифры здоровых; с деструкцией — изучаемые взаимоотношения возрастают почти в 3 раза, при геморрагическом осложнении — в 4—6 раз, в зависимости от величины кровопотери.

Таким образом, на примере системы гемостаза мы показали необходимость определения направленности действия многочисленных параметров открытых стационарных биологических систем и выделения основных факторов разнонаправленного характера, баланс которых в нашем случае обеспечивает лизирующее и свертывающее действие на сгусток. Активное воздействие человека на эти составляющие с целью усиления одного из них и торможения другого может способствовать выводу биологической системы из экстремального состояния и сохранению ее жизнеспособности.

Литература

- Ахрарходжаев А. А., Каширцева Н. К. Определение протромбина у туберкулезных больных.— В кн.: Вопросы клиники и терапии туберкулеза. Ташкент, 1955, с. 89—94.
- Крюкова Е. И. Количественные и качественные изменения кровяных пластинок при туберкулезе легких.— В кн.: Вопросы диагностики, клиники и профилактики туберкулеза. Л., 1958, с. 27—34.
- Новодворский В. М. Тромбоцитопоз при туберкулезе.— В кн.: Вопросы диагностики, клиники, профилактики туберкулеза. Л., 1958, с. 9—26.
- Подоров М. А. Функциональное состояние свертывающей системы крови у больных туберкулезом легких.— Проблемы туберкулеза, 1963, № 6, с. 51—55.
- Полушкина Е. Е. Состояние системы гемокоагуляции у больных туберкулезом и нетуберкулезными заболеваниями легких. Автореф. дис. на соиск. уч. ст. докт. мед. наук. М., 1973.
- Хренюк Р., Горжеску В., Маринеску Р. Протромбинообразовательная функция печени у больных туберкулезом, леченных антибиотиками.— Рум. мед. обозрение, 1959, № 3—4, с. 22—24.
- Шеметов А. В. Свертывающая и фибринолитическая системы крови у туберкулезных больных в процессе лечения. Автореф. дис. на соиск. уч. ст. канд. мед. наук. Казань, 1969.
- Chiplunkar V. V., Sirsi M. Fibrinolytic activity of the blood in experimental and clinical tuberculosis.— J. Indian Med. Assoc., 1962, v. 39, N 8, p. 399—402.
- Haber J., Nagy I. Fibrinolyseuntersuchungen bei Lungentuberkulose.— Beitr. Klin. Tuberkul., 1962, Bd 126, N 1, S. 38—41.
- Lazarou P. Prothrombine et troubles hemorragiques chez les tuberculeux. A propos de 997 malades. Acta Tubercal. Scand., 1961, v. 10, N 4, p. 251—289.
- Tigano F., La Rosa F., Biondo G. Studio di alcuni indici emocoagulativi nella tubercolosi polmonare.— Arch. fisiol., 1964, v. 19, N 4, p. 301—329.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	3
<i>Виленкин Б. Я.</i> Взаимодействующие популяции	5
<i>Таргульян В. О., Соколов И. А.</i> Структурный и функциональный подход к почве: почва-память и почва-момент	17
<i>Рафес П. М.</i> Биогеоценологическая теория динамики популяций растительно- ядных лесных насекомых	34
<i>Стебаев И. В.</i> Об иерархическом строении систем биогеоценозов суши	52
<i>Базилевич Н. И., Титлянова А. А.</i> Особенности функционирования травяных экосистем в сравнении с лесными и пустынными	65
<i>Апонин Ю. М., Базыкин А. Д.</i> Модель эвтрофикации в проточной системе хищник — жертва	101
<i>Вавилин В. А.</i> Математические модели процессов биохимического окисления ор- ганических веществ — загрязнителей водоемов	111
<i>Корзухин М. Д.</i> Некоторые динамические модели в эпидемиологии туберкулеза	123
<i>Фрисман Е. Я.</i> О механизме сохранения неравномерности в пространственном распределении особей	145
<i>Левин В. Р.</i> Расчеты по некоторым эпидемиологическим аспектам распростра- нения туберкулеза среди населения	154
<i>Худзик Л. Б., Шульгина З. Л.</i> Роль противоположно действующих факторов в оценке состоя- ния открытых биологических систем (на примере системы гемо- стаза)	169

УДК 577.4+591.526

Взаимодействующие популяции. В и л е н к и н Б. Я.— В кн.: Математическое моделирование в экологии. М., «Наука», 1978, с. 5—16.

Рассматриваются приемы решения задачи о $10-10^2$ популяциях, взаимодействующих в природных сообществах. Любое решение возможно при изменении размерности системы. Снижение размерности реализуется в системном подходе и в энергетике экосистем. Возможности энергетики могут быть несколько расширены при учете пространственной и временной гетерогенности. Рассмотрение иерархии времен взаимодействий само по себе способствует приемлемому снижению размерности и дает дополнительные преимущества.

Список лит. 19 назв.

УДК 911.2 : 631.4

Структурный и функциональный подход к почве: почва-память и почва-момент. Т а р г у л ь я н В. О., С о к о л о в И. А.— В кн.: Математическое моделирование в экологии. М., «Наука», 1978, с. 17—33.

Из всех компонентов ландшафта (экосистемы, биогеоценоза) максимальной способностью отражать условия среды обладает почва. Это обусловлено способностью накапливать и хранить в своих консервативных свойствах информацию о бывших состояниях факторов почвообразования (почва-память) и способностью почвы к быстрому отражению лабильными, динамическими свойствами сегодняшних, «сиюминутных» изменений среды (почва-момент). Однако это отражение не является адекватным. Почва-память и почва-момент не полностью совмещены во времени и пространстве.

Табл. 1, ил. 3, список лит. 14 назв.

УДК 634.0.15

Биогеоценологическая теория динамики популяций растительных лесных насекомых. Р а ф е с П. М.— В кн.: Математическое моделирование в экологии. М., «Наука», 1978, с. 34—51.

Критически рассмотрены существующие теории динамики популяций. Предложена основа новой теории: зависимость формирования и величины популяций, а также ее изменений от биогеоценоза как надсистемы; взаимозависимости предыдущего и последующего звеньев (растения и фитофага) в цепях питания. Рассмотрена система закономерностей, управляющих размерами популяций растительных лесных насекомых.

Список лит. 44 назв.

УДК 577.476

Об иерархическом строении систем биогеоценозов суши. С т е б а е в И. В.— В кн.: Математическое моделирование в экологии. М., «Наука», 1978, с. 52—64.

В статье обсуждается возможность возникновения иерархии биогеоценозов суши. Усматривается ведущая роль барьеров перераспределения в процессе дифференциации биогеоценозов. Это связывается со вспышкой разнообразия форм жизнедеятельности, приуроченной именно к этим хронологическим единицам.

Список лит. 33 назв.

УДК 631.175 : 581.526.427

Особенности функционирования травяных экосистем в сравнении с лесными и пустынными. Б а з и л е в и ч Н. И., Т и т л я н о в а А. А.— В кн.: Математическое моделирование в экологии. М., «Наука», 1978, с. 65—100.

С позиций системного подхода обобщаются результаты советских и зарубежных исследований травяных экосистем умеренной зоны. Рассматриваются запасы углерода, азота и минеральных веществ в блоках экосистем (живые растения, мертвое органическое вещество, почвы, грунтовые воды и др.). Оцениваются интенсивности важнейших биотических процессов, их соотношения (формирование продукции, разложение растительных остатков, гумификация, потребление минеральных элементов). Построены функциональные модели травяных экосистем. Установлена наименьшая степень открытости и наибольшая устойчивость степных экосистем на плакорах по сравнению с луговыми и болотными.

Табл. 7, ил. 5, список лит. 49 назв.

Модель эвтрофикации в проточной системе хищник-жертва. Апонин Ю. М., Базыкин А. Д.— В кн.: Математическое моделирование в экологии. М., «Наука», 1978, с. 101—110.

Проблема устойчивости экосистемы изучается на математической модели системы хищник-жертва при непрерывном культивировании. Модель имеет вид системы трех дифференциальных уравнений для концентрации субстрата, S (пищи для «жертвы»), «жертвы» и «хищника». Правые части системы учитывают насыщение при потреблении субстрата жертвой и жертвы хищником. Проведен полный анализ качественного строения системы; обнаружено 4 различных типа поведения. Один из них — колебания в виде устойчивого предельного цикла, существующие в узком диапазоне концентраций S . При росте S происходит вымирание одного из двух видов, т. е. потеря устойчивости экосистемы.

Ил. 3. Список лит. 6 назв.

УДК 502.7 : 551.482 : 577.472(28) : 576.809.56

Математические модели процессов биохимического окисления органических веществ — загрязнителей водоемов. Вавилин В. А.— В кн.: Математическое моделирование в экологии. М., «Наука», 1978, с. 111—122.

В статье анализируется применение моделей процессов биологической очистки сточных вод и процессов самоочищения, идущих в водоемах.

Ил. 1, список лит. 26 назв.

УДК 616.—002.5—036.22.001.57

Некоторые динамические модели в эпидемиологии туберкулеза. Корзухин М. Д.— В кн.: Математическое моделирование в экологии. М., «Наука», 1978, с. 123—144.

Построена количественная модель эндемичности туберкулеза для Советского Союза, описывающая экспериментальные данные (динамику числа больных и заболевающих) с точностью около 1% и оперирующая четырьмя эпидемиологическими состояниями. Получен прогноз до 2000 г., найдено и проанализировано условие исчезновения эндемичности. Предложена расширенная модель, содержащая все возможные переходы между введенными состояниями.

Ил. 10, список лит. 24 назв.

УДК 501.574

О механизме сохранения неравномерности в пространственном распределении особей. Фрисман Е. Я.— В кн.: Математическое моделирование в экологии. М., «Наука», 1978, с. 145—153.

В работе описываются системы миграционно связанных популяций, обитающих на одномерном однородном ареале. Предполагается, что число популяций конечно, а воспроизводительная способность популяции существенно зависит от плотности. Рассматриваются случаи непрерывной и сезонной миграции между соседними популяциями. Для всех систем популяций найдены ограничения на коэффициент миграции, при которых оказывается возможным устойчивое различие по плотности между отдельными популяциями. Для случая сезонной миграции описаны условия, приводящие к устойчивым циклическим изменениям плотности во всей системе связанных популяций.

Ил. 2, список лит. 8 назв.

УДК 616.—002.5—036.22 : 312.6

Расчеты по некоторым эпидемиологическим аспектам распространения туберкулеза среди населения. Левин В. Р.— В кн.: Математическое моделирование в экологии. М., «Наука», 1978, с. 154—168.

Предложена комплексная оценка эпидемиологической ситуации при туберкулезе (формула) с одновременным учетом наиболее существенных эпидемиологических факторов. Разработан метод расчета экономической эффективности противотуберкулезных мероприятий исходя лишь из трех основных эпидемиологических показателей — заболеваемости, болезненности и смертности — путем подбора к ним соответствующих коэффициентов. Обнаружена сильная корреляционная связь между основными показателями, которая может быть использована для вычисления неизвестного эпидемиологического показателя по величине известного, например, для косвенной оценки возрастной инфицированности по данным о заболеваемости, смертности.

Ил. 1, список лит. 27 назв.

УДК 5/8.087.1.001.36 : 612.115.

Роль противоположно действующих факторов в оценке состояния открытых биологических систем (на примере системы гемостаза). Худзик Л. Б., Шульгина З. Л.— В кн.: Математическое моделирование в экологии. М., «Наука», 1978, с. 169—175.

На примере системы гемостаза показана необходимость определения направленности действия многочисленных параметров открытых стационарных биологических систем и выделения основных разнонаправленных критериев. Активное воздействие человека на эти составляющие с целью усиления одного из них и торможения другого может способствовать выводу биологической системы из экстремального состояния и сохранению ее жизнеспособности.

Табл. 2, ил. 1, список лит. 11 назв.

МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ В ЭКОЛОГИИ

**Материалы III школы
по математическому моделированию
сложных биологических систем**

Утверждено к печати

**Научным советом по проблемам биосферы
Академии наук СССР**

Редактор издательства Д. В. Петрова

Художник С. Б. Генкина

Художественный редактор И. К. Капралова

Технический редактор Р. Г. Грузинова

Корректоры Н. Г. Васильева, Л. И. Кириллова

ИБ № 5381

Сдано в набор 7.09.77.

Подписано к печати 30.01.78.

Т-04137. Формат 60×90¹/₁₆.

Бумага типографская № 1.

Гарнитура литературная.

Печать высокая.

Усл. печ. л. 11,25. Уч.-изд. л. 12,1. Тираж 3350.

Тип. зак. 4715. Цена 1 руб.

Издательство «Наука»

117485, Москва, В-485, Профсоюзная ул., д. 94а.

2-я типография Издательства «Наука»,

121099, Москва, Г-99, Шубинский пер., 10.

1 руб.



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»