

## ГОМЕОСТАЗ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ ПОПУЛЯЦИОННОГО РАНГА (МОДЕЛЬ И ЕЕ СЛЕДСТВИЯ)

**Ф.В. Кряжимский**

*Институт экологии растений и животных УрО РАН*

Экологические системы популяционного уровня организации рассматриваются как гомеостатические, т.е. такие, в которых активная, динамическая подсистема (популяция) совершает работу по поддержанию среды в стационарном состоянии. Показано, что такой взгляд позволяет дать интерпретацию таких явлений, как внутривидовая кооперация и внутривидовая конкуренция. Учет возрастной структуры и того, что продукция направляется либо на индивидуальный рост, либо на увеличение численности (размножение), позволил показать, что популяционная динамика очень чувствительна к незначительным изменениям параметров.

*Ключевые слова:* гомеостаз, популяции, демографическая структура, математическая модель.

Своим появлением термин «гомеостаз» обязан выдающемуся американскому физиологу Уолтеру Кеннону (Cannon, 1939), который обратил внимание на то, что поддержание относительного постоянства физико-химических характеристик внутренней среды организма, — таких как концентрация сахара в крови, кислотность, температура и т.д., требует существования определенных механизмов, обеспечивающих такую стабильность, которую он назвал гомеостазом. После того, как в конце 40-х годов XX века появилась кибернетика (Wiener, 1948), стало ясно, что эти механизмы требуют существования петель отрицательных обратных связей.

По-видимому, поэтому все чаще гомеостатическими стали называть любые механизмы саморегуляции, имеющие петли отрицательных обратных связей. Произошла подмена понятий — регуляция среды (пусть и внутренней) была заменена саморегуляцией, а это не одно и то же. Не все характеристики организмов стабильны, — постоянство физико-химических характеристик не отменяет процессов развития и роста. Поэтому формально все параметры (атрибуты) гомеостатической системы можно подразделить на две группы: одна из них (физико-химические характеристики внутренней среды в случае организма) остается постоянной, а другая (масса тела, например) изменяется. Следовательно, на языке общей теории систем, гомеостатическую систему можно представить состоящей из двух взаимосвязанных подсистем, одна из которых изменяется, а другая остается в стационарном состоянии, необходимом для существования первой подсистемы. Стабильность же второй подсистемы, в свою очередь, обеспечивается функционированием первой подсистемы. Так, в организме существуют специальные регуляторные функциональные системы (нейро-гуморальная, например), которые в процессе развития и роста претерпевают изменения, грубо говоря, параллельно с изменениями таких интегральных характеристик организма, как масса

тела. В то же время именно их функционирование обеспечивает постоянство жизненно важных констант внутренней среды. Следовательно, «изменчивую» подсистему можно представить как «ведущую», так как она выполняет работу по обеспечению стабильности другой, «пассивной» подсистемы, необходимой для ее существования (рис. 1).

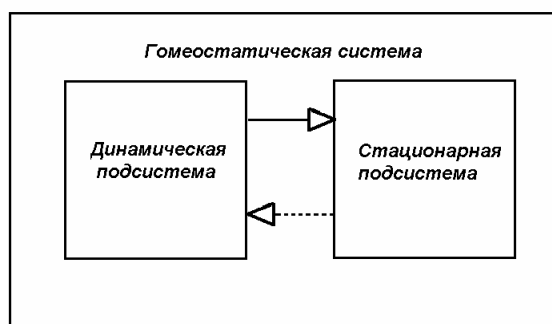


Рис. 1. Гомеостатическая система.  
Динамическая подсистема поддерживает стабильность  
стационарной подсистемы (сплошная стрелка),  
которая является условием существования первой (пунктирная стрелка)

### Экологические системы

Содержание экологии как науки до сих пор понимается весьма по-разному, оставаясь темой для дискуссий (Алимов, 1989; Большаков и др., 1996; Розенберг, 1999). Тем не менее многие профессиональные исследователи согласны с тем, что предметом современной экологии являются экологические системы разного уровня организации (Большаков и др., 1993; Bolshakov, Kryazhinskiy, 2001). Под экологическими системами чаще всего понимаются единства живых (биологических) объектов с их средой, понимаемой в широком смысле, т.е. включающей в себя как абиотические, так и биотические компоненты. Экологические системы являются открытыми (обмениваются веществом и энергией со средой) и динамическими. Их существование зависит от свойства биологических систем работать против стремления к термодинамическому равновесию, вытекающему из второго начала термодинамики. На это важнейшее свойство жизни указывал еще в 30-х годах XX века Э.С. Бауэр (1938), а позднее в корректных физических терминах его описал в своей известной книге Эрвин Шредингер (Schrödinger, 1945). Таким образом, в экологических системах ведущая, активная роль, заключающаяся в выполнении работы по поддержанию среды в стационарном состоянии, принадлежит биологическим подсистемам. Как было указано выше, именно они за счет внешнего притока энергии (в конечном счете, это — лучистая энергия Солнца) компенсируют необратимые процессы, происходящие в неорганической части среды, сохраняя ее стабильной.

Именно поэтому иерархия экологических систем определяется иерархией биологических систем (Bolshakov, Kryazhimskii, 2000; рис. 2). В соответствии с представлениями о биотической регуляции физико-химических условий на Земле (Lovelock, Margulis, 1973; Lovelock, 1979; Горшков, 1988; Горшков, Кондратьев, 1990) глобальная экологическая система — биосфера Земли — является гомеостатической. Так, слово «гомеостаз» прямо упоминается даже в названии первой публикации Лавлока и Маргулиса о «гипотезе Геи» именно в упомянутом выше смысле. Атмосфера Земли не «саморегулируема», — ее стабильность определяется тем, что на Земле присутствует Жизнь. Постулируемый общей теорией систем принцип изоморфизма (Берталанффи, 1969), так же как главный принцип все более широко проникающей во все области знания фрактальной геометрии — самоподобие (Mandelbrot, 1982; Федер, 1991), вполне позволяют предположить, что в той или иной степени экологические системы любого уровня являются гомеостатическими, т.е. выполняющими работу по стабилизации среды.

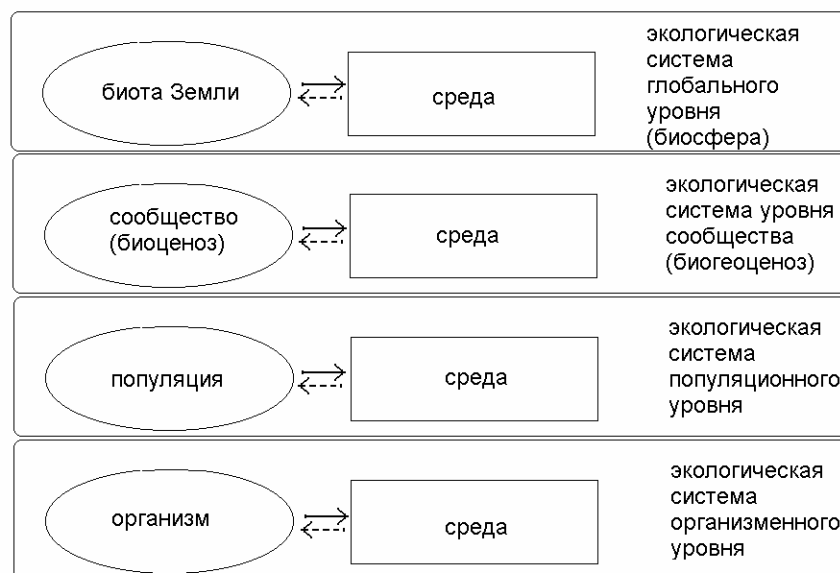


Рис. 2. Иерархия экологических систем. Доля биотических компонент в среде уменьшается при повышении уровня организации экологических систем

### Гомеостаз экологических систем

Пусть система  $S$  (экологическая система) состоит из двух подсистем:  $X$  (биологическая система, которая может иметь разный уровень организации — от индивидуума до биоты Земли) и  $E$  (среда):  $S = X + E$ . При этом подсистема  $X$  получает энергию из внешнего источника и «запасает» ее в виде энергии химических связей при синтезе органического вещества, характерного для подсистемы  $X$ . Это вещество затем неизбежно распадается на более простые соединения, что сопровождается рассеиванием энергии (рис. 3). Если скорости синтеза вещества и его неизбежной деструкции равны, то подсистема  $X$  находится в стационарном, но динамическом состоянии. Динамическое состояние жизни — это ее фундамен-

тальная характеристика (Брода, 1978). Любая живая система имеет один входящий поток энергии (ассимиляция) и минимум два исходящих. Один из них — это необратимая диссипация энергии (дыхание), а второй — отток энергии, которую можно использовать для совершения работы, в среду (отторжение органического вещества). Процессы деструкции вещества, сопровождающиеся рассеиванием (диссипацией) энергии, происходят в обеих подсистемах; их необходимость диктуется вторым началом термодинамики. Таким образом, динамика системы  $S$  описывается как:

$$\left. \begin{aligned} \frac{dX}{dt} &= a \cdot X - R_X \cdot X - F \cdot X \\ \frac{dE}{dt} &= F \cdot X - R \cdot E \end{aligned} \right\}, \quad (1)$$

где  $R$  — удельная скорость деструкции (например, минерализации органического вещества) в подсистеме  $E$ ,  $a$  — удельная скорость синтеза органического вещества, специфического для подсистемы  $X$ ,  $R_X$  — удельная скорость минерализации органического вещества в подсистеме  $X$ , т.е. интенсивность ее дыхания,  $F$  — удельная интенсивность оттока энергии химических связей вещества из подсистемы  $X$  в подсистему  $E$  (отторжение, отмирание).

Приняв  $R_X = k \cdot R$ , где  $k$  — произвольный коэффициент пропорциональности, получим:

$$\frac{dX}{dt} = X \cdot (a - k \cdot R - F). \quad (2)$$

Условие стационарности  $E$  определяется как (см. рис. 3):

$$F \cdot X = R \cdot E. \quad (3)$$

Равенство (3) выполняется, например, если:

$$R = \frac{F \cdot X}{E} \quad (4)$$

(интенсивность деструкции вещества подсистемы  $E$  зависит от скорости поступления в нее органического вещества, производимого подсистемой  $X$ ). В таком случае динамика  $X$  описывается как

$$\frac{dX}{dt} = (a - F) \cdot X \cdot \left[ 1 - \frac{k \cdot F \cdot X}{E \cdot (a - F)} \right]. \quad (5)$$

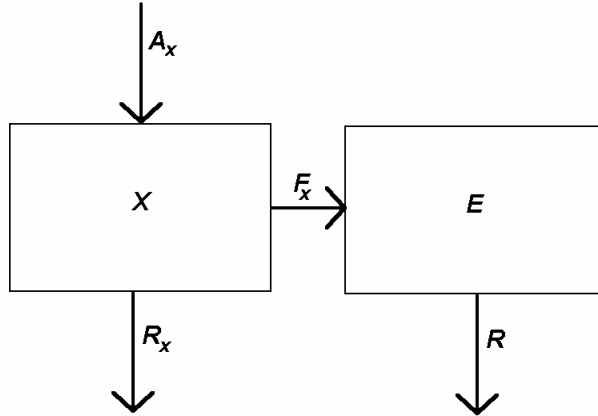


Рис. 3. Потоки энергии в гомеостатической экологической системе.  
 $A_x$  — скорость образования вещества биологической подсистемы  $X$ ,  $R_x$  — ее дыхание,  
 $F_x$  — поток энергии, направляемой на поддержание стабильности подсистемы  
 $E$ ,  $R$  — диссипация энергии подсистемы  $E$  (необратимые процессы)

Поскольку разность между ассимиляцией и дыханием — это продукция, то уравнение (4) обосновывает существование отрицательной обратной связи между продукцией и массой, т.е. «саморегуляцию» подсистемы  $X$ . Иными словами, саморегуляция живой подсистемы вытекает из условия гомеостатической регуляции среды. Подсистема  $X$  стремится к достижению некоторого устойчивого стационарного состояния  $\bar{X} = \frac{E}{k} \cdot \left( \frac{a}{F} - 1 \right)$ . Условие (4) соблюдается также, если интенсивность отмирания живого вещества определяется интенсивностью протекания процессов минерализации:

$$F = \frac{R \cdot E}{X}. \quad (6)$$

Тогда

$$\frac{dX}{dt} = (a - k \cdot R) \cdot X - R \cdot E. \quad (7)$$

В этом случае удельная скорость  $F$  отмирания вещества живой подсистемы должна снижаться с ростом  $X$ .

При некотором значении  $X = \tilde{X} = \frac{R \cdot E}{(a - k \cdot R)}$  система находится в неустой-

чивом стационарном (т.е. критическом) состоянии: если  $X$  меньше этого значения, то существование всей системы  $S$  в течение сколь угодно короткого времени невозможно.

Итак, во-первых, условие (3) выполняется, если скорость деструкции вещества подсистемы  $E$  пропорциональна скорости поступления в эту подсистему вещества (и энергии) из подсистемы  $X$ . Данный случай описывается уравнением (5). Во-вторых, оно выполняется, если интенсивность отмирания вещества подсистемы  $X$  пропорциональна скорости минерализации органического вещества (дыханию). Этот случай описывается уравнением (6). Естественно предположить и существование «компромиссного варианта», когда интенсивность деструкции вещества (дыхание) подсистем  $X$  и  $E$  имеет как имманентную, так и зависящую от интенсивности поступления мертвой органики компоненты. Точно так же скорость потока вещества (и энергии) из подсистемы  $X$  в подсистему  $E$  может иметь как постоянную, так и зависящую от интенсивности дыхания компоненты:

$$\begin{aligned} R &= \rho + \frac{\varphi \cdot X}{E}, \\ F &= \varphi + \frac{\rho \cdot E}{X}. \end{aligned} \quad (8)$$

Тогда динамика  $X$  описывается как:

$$\frac{dX}{dt} = (w - v \cdot X) \cdot X - C, \quad (9)$$

где  $w = (a - \varphi - k \cdot \rho)$ ,  $C = \rho \cdot E$ , а  $v = \left(\frac{k \cdot \varphi}{E}\right)$ .

В этом случае  $X$  имеет два стационарных состояния — нижнее неустойчивое  $\bar{X}_1$  и верхнее устойчивое  $\bar{X}_2$ :

$$\bar{X}_1 = E \cdot \frac{a - k \cdot \rho - \varphi}{2 \cdot k \cdot \varphi} \cdot \left[ 1 - \sqrt{1 - \frac{4 \cdot k \cdot \rho \cdot \varphi}{(a - k \cdot \rho - \varphi)^2}} \right], \quad (10)$$

$$\bar{X}_2 = E \cdot \frac{a - k \cdot \rho - \varphi}{2 \cdot k \cdot \varphi} \cdot \left[ 1 + \sqrt{1 - \frac{4 \cdot k \cdot \rho \cdot \varphi}{(a - k \cdot \rho - \varphi)^2}} \right]. \quad (11)$$

Нетрудно показать, что эти значения действительны и положительны, если

$$a > \left[ \left( \sqrt{k \cdot \rho} \right) + \left( \sqrt{\varphi} \right) \right]^2. \quad (12)$$

Иначе, для обеспечения гомеостатической регуляции в экологических системах, во-первых, размер подсистемы  $X$  не может быть сколь угодно малым, во-вторых, интенсивность притока вещества и энергии в нее извне должна быть достаточно высока. При соблюдении данных условий подсистема  $X$  (а значит, и вся система  $S$ ) будет стремиться к некоторому стационарному состоянию.

### Популяционно-экологическая интерпретация

Допущения классических популяционно-экологических моделей (типа уравнений Мальтуса или Ферхюльста–Перла) сводятся к следующему:

(1) Увеличение системы происходит только за счет увеличения числа ее элементов, а не их размеров;

(2) Все элементы имеют одинаковые размеры и одинаковые характеристики, т.е. гетерогенность (структурированность) популяции не учитывается. Если принять эти предположения, то  $X = n \cdot x$ , а  $\frac{dX}{dt} = x \cdot \frac{dn}{dt}$ .

Тогда динамика числа элементов системы («численности популяции») в случае, описываемом уравнением (4), когда гомеостатическая регуляция в системе «популяция–среда» достигается за счет увеличения интенсивности дыхания особей, при увеличении численности примет вид:

$$\frac{dn}{dt} = (a - F) \cdot n \cdot \left( 1 - \frac{k \cdot F \cdot x \cdot n}{E \cdot (a - F)} \right). \quad (13)$$

Это уравнение с точностью до обозначений аналогично каноническому логистическому уравнению Ферхюльста–Перла:

$$\frac{dn}{dt} = r \cdot n \cdot \left( 1 - \frac{n}{K} \right), \quad (14)$$

параметры ( $r$  и  $K$ ) которого приобретают смысл связывающих их с составляющими баланса вещества и энергии, вытекающего из законов сохранения.

Параметр  $r$  в уравнении (14), часто трактуемый как мгновенная удельная скорость роста популяции при ничтожно малой ее численности:

$$r = \lim_{n \rightarrow 0} \left( \frac{1}{n} \cdot \frac{dn}{dt} \right),$$

определяется как разность между скоростью прихода и скоростью отмирания органического вещества в расчете на единицу массы особи ( $r = a - F$ ). Иными словами, это предел, к которому стремится удельная скорость прироста биомассы и энергии популяции при стремлении интенсивности дыхания к нулю:

$$r = \lim_{k \rightarrow 0} \left( \frac{1}{n} \cdot \frac{dn}{dt} \right).$$

Заметим, что удельная скорость роста тем ближе к  $r$ , чем меньше не только численность, но и размеры особей, из которых состоит популяция (мелкие виды должны размножаться интенсивнее).

Параметр  $K$ , обычно именуемый «емкостью среды», в соответствии с (13) прямо пропорционален «максимальной удельной скорости роста популяции»  $r$  и

обратно пропорционален интенсивности дыхания  $R_1 = \frac{k \cdot F \cdot x}{E}$ , которая наблюдалась бы в вырожденной популяции (при  $n = 1$ ):  $K = \frac{r}{R_1}$ .

Оба параметра логистического уравнения (14) взаимосвязаны: чем больше  $r$ , тем больше  $K$ . При стремлении удельной интенсивности дыхания к нулю скорость роста популяции будет стремиться к пределу  $r$ , а «емкость среды» — к бесконечности, что приведет к тому, что уравнение логистического роста перейдет в уравнение экспоненциального роста (уравнение Мальтуса). Кроме того, уравнения (13) и (14) позволяют дать энергетическую интерпретацию связи основных демографических характеристик — рождаемости и смертности — с параметрами логистического уравнения. Смертность (при допущениях, принятых в данной модели) — это интенсивность отторжения или отмирания органического вещества:

$$d = F \cdot x,$$

а рождаемость — это разница между удельной интенсивностью притока вещества и энергии и их расходом на дыхание, который пропорционален смертности:

$$m = a - \frac{k \cdot F \cdot x \cdot n}{E}.$$

Таким образом, логистическое уравнение при рассмотрении популяции как основной подсистемы гомеостатической экологической системы соответствующего уровня организации оказывается построенным на том основании, что, в соответствии с моделью, рождаемость снижается с ростом численности, в то время как смертность не зависит от численности. Кроме того, из модели следует, что рождаемость в популяциях, состоящих из крупных особей, должна быть меньше, чем таковая в популяциях, состоящих из мелких индивидуумов.

Величина, обратная рождаемости, может трактоваться как оценка времени оборота  $T_g$  (т.е. времени смены поколений):

$$T_g = \frac{1}{m} = \frac{E}{a \cdot E - k \cdot F \cdot x \cdot n}. \quad (16)$$

Величина же, обратная смертности, может служить оценкой средней продолжительности жизни особей в популяции:

$$T_L = \frac{1}{d} = \frac{1}{F \cdot x}. \quad (17)$$

Видно, что  $T_g$  должна быть больше у крупных видов и увеличивается с ростом численности, по мере приближения ее к уровню «емкости среды». В стационарной популяции рождаемость наиболее низка и равна смертности, а средняя продолжительность жизни особей равна времени оборота. В растущей популяции средняя продолжительность жизни больше времени оборота, а при снижающейся численности (если «емкость среды» превышена) — наоборот.



Если динамика подсистемы  $X$  описывается уравнением (7), то динамика численности популяции при принятии допущений, описанных в начале раздела, может быть выражена уравнением:

$$\frac{dn}{dt} = (a - k \cdot R) \cdot n - \frac{E \cdot R}{x}. \quad (18)$$

Численность популяции может увеличиваться только если  $n > \frac{E \cdot R}{x \cdot (a - k \cdot R)}$ . Этот «критический порог» начальной численности («минимальная жизнеспособная популяция») тем меньше, чем больше размеры особей, составляющих популяцию, и возрастает с увеличением интенсивности дыхания (которая, согласно данному варианту модели, не зависит от численности): численность популяции крупных видов, имеющих интенсивный обмен, должна быть сравнительно большой. Существование популяции возможно, только если рождаемость  $m = a - k \cdot R$  больше нуля. Смертность  $d = \frac{E \cdot R}{x \cdot n}$ , согласно данной

модели, снижается с ростом численности составляющих популяцию особей. Модель не слишком реалистична, так как предполагает неограниченный рост численности.

Если динамика подсистемы  $X$  описывается уравнением (9), то изменения численности будут выражаться как:

$$\frac{dn}{dt} = (a - \varphi - k \cdot \rho) \cdot n - \frac{k \cdot \varphi \cdot x}{E} \cdot n^2 - \frac{\rho \cdot E}{x}. \quad (19)$$

При этом и рождаемость, и смертность должны уменьшаться с ростом как численности, так и размеров особей, составляющих популяцию. В популяции, описываемой уравнением (19), сосуществуют «внутрипопуляционная конкуренция» (снижение рождаемости с ростом численности и размеров) и «внутрипопуляционная кооперация» (снижение смертности с ростом численности и размеров особей).

Модель (19) приводит к своеобразной интерпретации концепции  $r$ - и  $K$ -стратегий, указывая на то, что в популяциях, поддерживающих стационарность среды за счет сосуществования кооперации и конкуренции, должен наблюдаться закономерный переход от  $r$ - к  $K$ -стратегии по мере увеличения плотности популяции. При низкой плотности популяции быстро увеличивают численность, при этом смертность относительно велика (средняя продолжительность жизни мала), а рождаемость высока (время оборота мало). При высокой плотности нарастание численности идет медленно, смертность мала (продолжительность жизни высока), а рождаемость тоже мала (время оборота велико). В целом, для более крупных видов характерна низкая рождаемость (медленная смена поколений) и низкая смертность (длительная средняя продолжительность жизни).

Следует сказать, что поскольку популяции — это сложные системы, то из общих соображений следует предполагать, что в них существуют как отрицательные, так и положительные обратные связи. Трудно представить себе сложную систему, в которой действуют исключительно отрицательные обратные связи, как

в уравнении (13), или сугубо положительные, как в уравнении (18). Поэтому представляется, что для популяций наиболее реалистичным является представление о том, что динамика популяций управляется как положительной, так и отрицательной обратной связью прироста численности от численности. Такая ситуация описывается уравнением (19). Согласно этому уравнению, в популяции, представляющей собой подсистему некоторой гомеостатической экологической системы, должен соблюдаться «принцип Олли» — прирост численности мал как при низких, так и при высоких численностях (Allee et al., 1949).

Однако все, что сказано в данном разделе, относится к сильно упрощенным представлениям о популяциях, основанным на приведенных в его начале грубых допущениях. Одновременно, если популяция — это система, то она должна быть структурированной и на самом деле является таковой. Самая важная структура — это демографическая (половозрастная) структура.

### Структурированные популяции

Биологическая продукция — это баланс прихода вещества и энергии с их затратами на дыхание. При этом каждая особь продукцию может направлять либо на увеличение своей массы (рост), либо на производство новых членов популяции (рождаемость). Грубо говоря, «возраст созревания» — это тот возраст, в котором происходит «переключение» продукции с роста на размножение. В традиционных популяционно-демографических моделях этот возраст жестко фиксирован, что часто подвергалось справедливой критике (McNamara, Houston, 1996). Сейчас можно считать установленным, что у многих видов животных созревание определяется скорее не возрастом, а размерами (см., например, Perrigo, Bronson, 1983). Упрощенно можно принять, что до достижения определенных размеров особи только растут, а после достижения таковых вся продукция направляется на создание новых особей (размножение). Ранее теоретически было показано, что такое переключение продукционного процесса с роста на размножение является эволюционно оптимальным (Инсаров, 1975; Kozłowski, 1992).

Если динамика структурированной по возрастным классам популяции описывается системой уравнений вида (19), то особи разных возрастных классов одновременно и конкурируют, и благоприятствуют друг другу. Тогда для средней особи любого из  $N$  возрастных классов ( $N$  — предельный возраст) удельная (в расчете на одну особь) продукция будет описываться как:

$$P_x(t) = w_x(t) \left[ a - (k \cdot \rho) - \frac{k \cdot \Phi}{E} \cdot \sum_{j=0}^N w_j(t) \cdot n_j(t) \right], \quad (20)$$

где  $P_x(t)$  — удельная продукция для  $x$ -го возрастного класса,  $w_x(t)$  — средняя масса тела особей  $x$ -го класса,  $n_j(t)$  — численность  $j$ -го возрастного класса в момент времени  $t$ .

Примем, что размеры зрелых особей при переходе на следующем временном шаге в следующий возрастной класс не увеличиваются:

$$w_{x+1}(t+1) = w_x(t), \quad (21)$$

если  $w_x(t) \geq w_m$ , где  $w_m$  — масса тела, соответствующая созреванию («переключению» с роста на размножение). В этом случае вся продукция идет на производство новорожденных особей (рождаемость для  $x$ -го класса  $m_x(t) = \frac{P_x(t)}{w_0}$ ).

В противном случае (если  $w_x(t) < w_m$ ) вся продукция направляется на рост, и при переходе в следующий класс (на следующем временном шаге) особи увеличивают свои размеры:

$$w_{x+1}(t+1) = w_x(t) \cdot (1 + P_x(t)), \quad (22)$$

а  $m_x(t) = 0$ .

Число новорожденных (особей нулевого класса) на следующем временном шаге будет равно сумме произведенных всеми зрелыми особями потомков:

$$n_0(t+1) = \sum_{x=0}^F n_x(t) \cdot m_x(t). \quad (23)$$

Незрелые же особи ( $w_x(t) < w_m$ ) новорожденных не производят.

В терминах популяционной демографии удельная смертность  $q_x$  — это относительное количество особей класса  $x$ , погибших при переходе в другой класс, или вероятность гибели за один временной шаг:

$$q_x(t) = \left( \varphi + \frac{\rho \cdot E}{\sum_{j=0}^F n_j(t) \cdot w_j(t)} \right). \quad (24)$$

Таким образом, «естественная» смертность, в соответствии с моделью, снижается с ростом численности и (или) биомассы населения, так же как и производство потомков. Это неизбежно должно приводить к сдвигу возрастной структуры в сторону старших возрастных групп. Как уже было сказано в предыдущем разделе, в терминах популяционной демографии, это означает, что по мере увеличения численности должен наблюдаться переход от  $r$ -стратегии к  $K$ -стратегии.

Динамика всех возрастных классов, кроме новорожденных, появление которых описывается уравнением (23), выглядит как:

$$n_{x+1}(t+1) = n_x(t) \cdot (1 - q_x(t)). \quad (25)$$

Уравнения (23) и (25) описывают динамику численности и возрастной структуры популяции как активной части гомеостатической системы «популяция — среда». Кроме того, предлагаемая модель позволяет описывать изменения массы тела различных возрастных групп. В частности, она допускает, что некоторые возрастные группы могут достигать зрелости и давать потомство не каждый год.

Модель можно рассматривать как частный случай матрицы Лесли (Leslie, 1945), в которой задан способ формирования рождаемости и выживаемости, включающий условие «переключения» положительного баланса вещества и (или) энергии с роста на размножение. Однако, в отличие от традиционных демографических моделей, возраст этого «переключения» не задается жестко, а определяется тем, когда достигается определенный размер под влиянием противоречивых процессов кооперации и конкуренции между внутрипопуляционными (возрастными) группами.

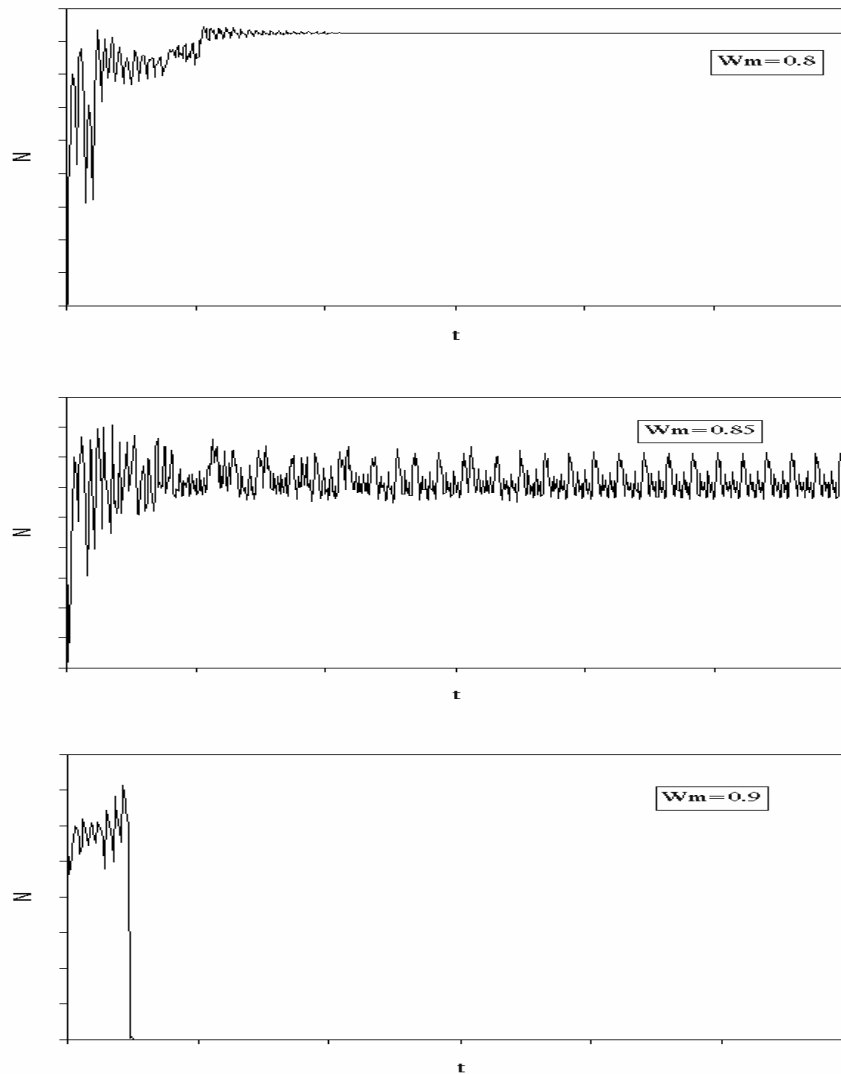


Рис. 4. Резкая смена динамических режимов при постепенном изменении параметров модели ( $W_m$  — масса, соответствующая переключению с роста на размножение)

Численная реализация такой модели показала, что плавные изменения значений параметров модели приводят к резкой смене режимов — от стабилизации через колебания со сложной гармоникой к квазистохастической динамике (рис. 4). При этом некоторые из значений параметров оказываются «запрещенными», приводящими к тривиальному равновесию, т.е. «вымиранию» моделируемой популяции. Такое поведение системы согласуется, например, с наблюдавшимся в Фенноскандии в конце 80-х годов XX века неожиданным переходом динамики населения грызунов от циклического к хаотическому типу (Stenseth, Ims, 1993; Stenseth, 1999).

### Заключение

Модель популяций как систем, стремящихся стабилизировать свою среду (гомеостатических систем), показывает, что такое стремление может быть реализовано двумя основными способами. Во-первых — это уменьшение потока вещества и энергии, направляемого в среду (смертности) с ростом численности и биомассы населения, что соответствует внутривидовой кооперации. Следствием работы механизмов внутривидовой кооперации должно быть увеличение средней продолжительности жизни (а значит, и «постарение» популяции) с ростом плотности населения. Другим способом гомеостатической регуляции может быть снижение рождаемости при увеличении плотности — хорошо известное явление внутривидовой конкуренции, которое приводит к стабилизации не только среды, но и самой популяции. Одновременное существование этих основных путей осуществления гомеостатической функции приводит к проявлению «принципа Олли», вошедшего в учебники (см., например, Одум, 1986б). Здесь важно то, что как кооперация, так и конкуренция выступают как механизмы реализации одной и той же функции — стремления к стабилизации среды.

Введение этой функции в демографическую модель популяции, структурированной по возрастным классам, а также принятие правила, вытекающего из принципа оптимальности: по достижении определенных размеров продукция (положительный баланс вещества и энергии) особей направляется не на индивидуальный рост, а на размножение — позволило получить некоторые нелинейные эффекты, согласующиеся с наблюдаемыми в реальном мире фактами.

В целом, рассмотрение экологических систем популяционного уровня как гомеостатических (в смысле, который придается этому термину в настоящей статье) позволяет дать интерпретацию смысла внутривидовой кооперации и конкуренции. Традиционное рассмотрение популяционного гомеостаза как аналога сервомеханизма, реализуемого с помощью отрицательных обратных связей (Одум, 1986а), позволяет интерпретировать внутривидовую конкуренцию как механизм отрицательной обратной связи между плотностью популяции (системы) и продукцией особей (элементов системы). В такой интерпретации внутривидовая кооперация, выражающаяся в увеличении продукции особей при росте плотности, представляет собой положительную обратную связь, которая не может стабилизировать систему (популяцию), а наоборот, должна проявлять дестабилизирующий эффект. На уровне особей (элементов системы популяционного ранга) как их кооперация, так и конкуренция представляют собой положительные обратные связи. Если же в качестве гомеостатической рассматривать экологическую систему «популяция — среда», то как внутривидовая кооперация,

так и внутривидовая конкуренция предстают как механизмы, направленные на стабилизацию среды, т.е. как гомеостатические механизмы.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант 05-04-48939).

#### ЛИТЕРАТУРА

- Алимов А.Ф.* Экология — наука биологическая // Экология. 1989. № 6. С. 3–8.
- Бауэр Э.* Теоретическая биология. М.: Изд-во ВИЭМ, 1937. 206 с.
- Берталанффи Л. фон.* Общая теория систем — критический обзор // Исследования по общей теории систем. М.: Прогресс, 1969. С. 23–84.
- Большаков В.Н., Криницын С.В., Кряжковский Ф.В., Мартинес Рика Х.П.** Проблемы восприятия современным обществом основных понятий экологической науки // Экология, 1996. № 3. С. 165–170.
- Большаков В.Н., Кряжковский Ф.В., Павлов Д.С.** Перспективные направления экологических исследований в России // Экология, 1993. № 3. С. 3–16.
- Брода Э.* Эволюция биоэнергетических процессов. М: Мир, 1978. 304 с.
- Горшков В.Г.* Пределы устойчивости окружающей среды. Доклады АН СССР. 1988. Т. 301. № 4. С. 1015–1019.
- Горшков В.Г., Кондратьев К.Я.* Принцип Ле-Шателье применительно к биосфере. Экология, 1990. № 1. С. 7–16.
- Инсаров Г.Э.* Ступенчатая модель роста и размножения организмов // Количественные аспекты роста организмов. М.: Наука, 1975. С. 114–121.
- Одум Ю.* Экология. Т. 1. М.: Мир, 1986. 328 с.
- Одум Ю.* Экология. Т. 2. М.: Мир, 1986. 376 с.
- Розенберг Г.С.* Анализ определений понятия «экология» // Экология. 1999. № 2. С. 89–98.
- Федер Е.* Фракталы. М.: Мир, 1991. 256 с.
- Allee W.C., Emerson A.E., Park O., Park T., Schmidt P.K.* Principles of Animal Ecology. Philadelphia: W.B. Saunders Co, 1949. 837 p.
- Bolshakov V.N., Kryazhinskii F.V.* Ecology of populations and communities // Our Fragile World. Challenges and Opportunities for Sustainable Development. V. 2. Oxford: EOLSS Publishing Co, 2001. P. 1313–1326.
- Cannon W.B.* The Wisdom of the Body. N.Y.: Norton, 1939. 237 p.
- Kozłowski J.* Optimal allocation of resources to growth and reproduction: implications for age and size at maturity // Trends Ecol. Evol. 1992. V. 7. P. 15–19.
- Leslie P.H.* On the use of matrices in certain population mathematics // Biometrika. 1945, V. 33. P. 183–212.
- Lovelock J.E.* Gaia: A New Look at Life on Earth. N.Y.-L.: Oxford Univ. Press, 1979. 157 p.
- Lovelock J.E., Margulis L.* Atmospheric homeostasis by and for the biosphere: the Gaia hypothesis // Tellus. 1973. V. 26. P. 1–10.
- Mandelbrot B.B.* The Fractal Geometry of Nature. N.Y.: W.H. Freeman & Co, 1982. 461 P.
- McNamara J.M., Houston A.I.* State-dependent life histories // Nature. 1996. № 380. P. 215–221.
- Perrigo G., Bronson F.H.* Foraging effort, food intake, fat deposition, and puberty in female mice // Biol. Reprod. 1983. V. 29. № 2. P. 455–463.
- Schrödinger E.* What is Life? Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1945. 91 p.
- Wiener N.* Cybernetics. N.Y.: John Wiley & Sons, 1948. 226 p.
- Stenseth N.C.* Population Cycles in Voles and Lemming: density dependency and phase dependency in a stochastic world // Oikos. 1999. V. 87. № 2. P.427–461.
- Stenseth N.C., Ims R.A.* Population dynamics of lemmings: temporal and spatial variation—an introduction // The biology of lemmings. L.: Oxford Univ. Press, 1993. P. 61–96.