

Г. Ф. ХИЛЬМИ

ОСНОВЫ
ФИЗИКИ
БИОСФЕРЫ

УДК 517.51

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
1986

Г. Ф. ХИЛЬМИ

О С Н О В Ы
Ф И З И К И
Б И О С Ф Е Р Ы



ГИДРОМЕТЕОРОЛОГИЧЕСКОЕ
ИЗДАТЕЛЬСТВО
ЛЕНИНГРАД • 1966

В монографии рассматриваются общие закономерности превращения энергии в биосфере. Описывается роль живого вещества как накопителя свободной энергии и одного из источников обогащения свободной энергией внешних оболочек Земли: атмосферы, природных вод и почвы. Особое внимание уделено взаимодействию энергии и информации, осуществленному в биосфере благодаря способности живого вещества реагировать на сигнальные явления в геофизической среде. Рассматриваются явления саморегулирования биосферой своего энергетического уровня, а также энергетическая роль структурных особенностей биосферы. В заключительных главах рассматривается негэнтропическая роль биосферы и ее возможная эволюция в связи с проблемами организации природы человеческим обществом.

Монография рассчитана на широкие круги физиков, геофизиков, геохимиков, географов, биологов, агрометеорологов, лесоводов и др.

ВВЕДЕНИЕ

1. Земля как физическое тело складывается из нескольких охватывающих друг друга оболочек — геосфер, которые различаются химическим составом вещества и его физическим состоянием. Атмосфера образует внешнюю газовую оболочку планеты. Непосредственно под атмосферой располагается следующая оболочка, которую уместно назвать литогидросферой. Она представляет собой сложное чередование континентальных массивов и океанических вод. Недр Земли, расположенные под литогидросферой, также складываются из отдельных концентрических геосфер, которые мы оставим в стороне.

Рассматривая нашу планету с более общей точки зрения, мы можем выделить в качестве особой оболочки биосферу, т. е. ту область планеты, в которой существует живое вещество и где проявляется его влияние. Сопоставляя биосферу с другими оболочками Земли, мы обнаружим, что область наиболее сильного влияния живого вещества охватывает в континентальной части Земли кору выветривания и нижний, приземный слой атмосферы, а в океанических частях планеты — всю толщу водных бассейнов и приземный слой атмосферы.

Одна из самых существенных особенностей биосферы заключается в том, что происходящая в ней миграция веществ обусловлена не только химическими законами,

но и закономерным влиянием жизнедеятельности населяющих ее организмов. В. И. Вернадскому мы обязаны глубоким исследованием этих явлений. «Можно без преувеличения утверждать, — пишет В. И. Вернадский, — что химическое состояние наружной коры нашей планеты, биосферы, всецело находится под влиянием жизни, определяется живыми организмами. Несомненно, что энергия, придающая биосфере ее обычный облик, имеет космическое происхождение. Она исходит от Солнца в форме лучистой энергии. Но именно живые организмы, совокупность жизни, превращают эту космическую энергию в земную, химическую и создают бесконечное разнообразие нашего мира. Это живые организмы, которые своим дыханием, своим питанием, своим метаболизмом, своею смертью и своим разложением, постоянным использованием своего вещества, а главное — длящейся сотни миллионов лет непрерывной сменой поколений, своим рождением и размножением порождают одно из грандиознейших планетных явлений, не существующих нигде, кроме биосферы. Этот великий планетарный процесс есть *миграция химических элементов в биосфере*, движение земных атомов, непрерывно длящееся больше двух миллиардов лет согласно определенным законам» (Вернадский, 1960, стр. 228).

«Но в окружающем мире теряется проявление отдельного организма. Приходится принимать во внимание все существующие мириады живых организмов — всю совокупность жизни, чтобы понять великое природное явление, которое они порождают. Всюду в среде жизни существует это вызванное жизнью великое химическое превращение, движение вещества, молекулярное изменение. Можно проследить во всей биосфере таким образом порожденное жизнью движение молекул; оно охватывает собой всю тропосферу, всю область океанов, живую природу суши. Можно уловить его проявление в свободной атмосфере — в стратосфере и дальше до самой крайней границы планеты. Мы можем доказать его влияние далеко за пределами области жизни — в глубоких слоях Земли, в совершенно для нас чуждых областях метаморфизма» (Вернадский, 1960, стр. 229).

Однако присутствие живого вещества оказывает существенное влияние не только на геохимическую миграцию в биосфере, но и на протекающие в ней физические

явления и прежде всего на происходящие в ней превращения энергии. В. И. Вернадский в своих исследованиях по биогеохимии обращался к проблемам энергетики биосферы. Однако это были только попутные и эпизодические рассуждения отдельных вопросов. Тем не менее и в этой области явлений им были указаны некоторые фундаментальные закономерности. Наряду с этим у Вернадского встречаются случаи нечеткого и даже неправильного анализа важных особенностей энергетического состояния биосферы. Ко всему сказанному необходимо добавить, что в годы написания Вернадским своих исследований не хватало важных общих представлений и точек зрения, необходимых для анализа энергетики биосферы и возникших в науке значительно позже, главным образом в связи с развитием кибернетики.

Мы ставим своей задачей, с одной стороны, изучить общие закономерности, управляющие превращениями энергии в биосфере, а с другой — выявить энергетический смысл особенностей ее строения и энергетические последствия, обусловленные происходящими в биосфере явлениями.

Биосфера представляет собой соединение геофизических сред и планетарного живого вещества, расчлененного на отдельные организмы, разнообразие и численность которых огромны. При изучении явлений жизни на уровне биосферы мы не должны вникать в механизм явлений, происходящих в индивидуальном организме; в этом случае организм выступает как элемент, обладающий набором эмпирически установленных свойств, благодаря которым он проявляет себя в биосфере. Такими свойствами прежде всего являются: способность поглощать, преобразовывать и накапливать энергию; реагировать на сигналы и потенциальную информацию, содержащуюся в явлениях внешней физической и биотической среды; размножаться; взаимодействовать с другими организмами и т. п.

Рассмотрение с энергетической точки зрения системы, состоящей из огромного числа подобных элементов, включенных в геофизические среды и поля, и составляет ту точку зрения, которая лежит в основе излагаемых исследований.

Нам представляется, что изучение биосферы с такой точки зрения — назревшая задача науки. В науках

о Земле и природе все еще недостаточно учитывается, что при современных возможностях техники мы уже вступили в эпоху активного воздействия на природу, в том числе на энергетику биосферы. Однако это воздействие контролируется пока недостаточно: наносится ущерб лесу и почвам, загрязняются природные воды и атмосфера. Кроме того, все возрастающие потребности человечества в биотических источниках энергии выдвигают проблему повышения энергетической производительности биосферы. В таких условиях необходимо готовиться к предстоящему развитию наук о Земле, которые от изучения ныне существующей природы должны перейти к разработке научных основ ее преобразования, а затем и ее организации.

2. Теперь несколько слов о построении и особенностях предлагаемой книги.

Изучение вопросов энергетики биосферы и явлений ее энергетического саморегулирования требует переосознания и интерпретации с единой точки зрения огромного числа опытных фактов, добытых широким кругом наук о Земле и природе: геофизикой, геохимией, биогеографией, геоботаникой, экологией растений и животных, наукой о лесе и другими науками. Из огромного количества данных разных наук нужно отобрать небольшую часть фактических данных, необходимых для обоснования общих закономерностей. Такой отбор по необходимости всегда субъективен — можно выбрать те или другие факты, взять их больше или меньше. Поэтому специалист в той или иной конкретной отрасли знания должен простить автору субъективность его выбора.

В то же время необходимо отметить, что несколько одностороннее освещение ряда вопросов обусловлено не субъективностью автора, а существом научных знаний или их современным состоянием.

В нашем изложении рассмотрению фитосферы уделено заметно больше места, нежели рассмотрению зоосферы. Это обусловлено тем, что количество энергии, превращаемой в зоосфере, составляет ничтожно малую долю от количества энергии, поглощаемой фитосферой и преобразующейся в ней. Косвенно на это указывает следующий факт: общая биомасса живой растительной массы биосферы составляет примерно 10^{19} г, а биомасса животных равна примерно 10^{16} г.

Кроме того, мы рассматриваем главным образом континентальную фитосферу, да и то только средних и северных широт. Это обусловлено неполнотой фактических данных нужного нам профиля при современном состоянии наших знаний о фитосфере.

Однако если энергетическая роль зоосферы по сравнению с фитосферой мала, то в явлениях саморегулирования биосферы роль животных очень существенна. Поэтому при рассмотрении зоосферы мы уделили этому вопросу надлежащее внимание.

Другая сторона затронутого вопроса заключается в том, что в определенных своих частях наша задача требует привлечения методов формально-логического анализа явлений. В этом отношении можно продвигаться довольно далеко, особенно при изучении отдельных взятых, конкретных явлений жизни биосферы. Однако, рассматривая биосферу в целом, с широких позиций, следует проявлять разумную сдержанность, чтобы избежать мнимых достижений в тех случаях, когда формализация еще не назрела и где она преждевременна.

Необходимый для наших целей математико-логический аппарат и краткие сведения из термодинамики даны в первых пяти главах. В них изложены элементы алгебры подмножеств, некоторые понятия теории информации, общие схемы саморегулирования, абстрактная теория отношений и начала термодинамики. Главы 1 и 5 — компилятивные, а остальные — в том или ином отношении оригинальны. Они потребуют от читателя некоторого напряжения, но не требуют специальной подготовки.

Главы 6—9 посвящены строению, энергетике и саморегулированию растительного покрова (фитосферы). Несколько особое место занимают главы 10 и 11; в них более подробно рассматриваются явления жизни леса. Мне кажется, что эти главы способны дать представление о возможной эффективности предложенных точек зрения в тех случаях, когда мы располагаем достаточно высоким уровнем эмпирической изученности тех или иных областей биосферы. Главы 12—14 аналогичны главам 6—9, но только относятся они к миру животных. Главы 15 и 16 посвящены биосфере в целом, ее энергетике и саморегулированию. В главе 17 содержится

попытка анализа отношений явлений жизни с физическим миром и его фундаментальными законами; в этой же главе обсуждается вопрос о возможном развитии биосферы в будущем.

Наконец, в небольшом заключении автор позволил себе изложить свои субъективные взгляды на место и значение жизни во вселенной.

Множества и алгебра подмножеств

1. Очень часто, особенно в математических науках, предмет исследования приходится рассматривать как некоторое *множество*.

Понятие множества принадлежит к числу первичных научных понятий, которые не могут быть определены с помощью понятий более простых. Мы приходим к понятию множества в результате мысленного акта объединения многого в единое; различные предметы — элементы множества — объединяются в единое целое — в множество.

Природа элементов может быть какой угодно: это могут быть вещи, понятия, свойства, состояния и т. п.

Всякое множество \mathfrak{M} можно задать (указать, выделить) либо непосредственным перечислением его элементов, либо логически — указанием признака, позволяющего отличать элементы, входящие в \mathfrak{M} , от тех элементов, которые в \mathfrak{M} не входят.

Если какое-либо множество задается непосредственным перечислением составляющих его элементов, то для его обозначения применяют следующий способ: выписывают в фигурных скобках символы тех элементов, из которых состоит это множество. Так, например, запись

$$\mathfrak{M} = \{1, 3, 5, 7, 9\}$$

означает, что множество \mathfrak{M} есть совокупность чисел 1, 3, 5, 7 и 9. Но это множество можно задать логически; для этого его надо определить как совокупность всех натуральных нечетных чисел, не превосходящих 10.

В тех случаях, когда нет необходимости задавать множество перечислением его элементов или когда это невозможно, применяют запись

$$\mathfrak{M} = \{ m \},$$

где m есть общее обозначение элементов множества \mathfrak{M} .

В частности, при логическом задании только что рассмотренного множества мы можем написать $\mathfrak{M} = \{ m \}$, сказав, что m обозначает любое натуральное нечетное число, не превышающее 10.

Для общности формулировок обычно расширяют содержание понятия множества и наряду с множествами в строгом смысле этого слова рассматривают «условные» множества, а именно множества, состоящие из одного элемента, а затем так называемые пустые множества, не содержащие ни одного элемента.

Если \mathfrak{M} обозначает некоторое множество и a — какой-либо предмет, то символическая запись

$$a \in \mathfrak{M}$$

означает, что a является элементом множества \mathfrak{M} ; если же a не является элементом множества \mathfrak{M} , то пишут

$$a \notin \mathfrak{M}.$$

Любой предмет (элемент) либо принадлежит, либо не принадлежит данному множеству.

Подмножествами, или частями произвольного множества \mathfrak{M} , называются все возможные множества, которые можно образовать из элементов (не обязательно всех), входящих в множество \mathfrak{M} . Множество всех подмножеств множества \mathfrak{M} мы обозначим через \mathfrak{M}^* . Из определения подмножества следует, что само множество \mathfrak{M} будет элементом \mathfrak{M}^* ; такое подмножество мы будем иногда называть «полным» подмножеством. Кроме того, мы условимся (для общности формулировок), что пустое множество — обозначим его

через \emptyset — также является частью множества \mathfrak{M} , т. е. будет элементом \mathfrak{M}^* .

Поясним сказанное следующим примером: если множество

$$\mathfrak{M} = \{ a, b, c \},$$

т. е. представляет собой совокупность каких угодно трех элементов, обозначенных буквами a , b и c , то его подмножествами будут

$$\emptyset, \{ a \}, \{ b \}, \{ c \}, \{ a, b \}, \{ a, c \}, \{ b, c \}, \{ a, b, c \}$$

и, следовательно, в данном случае

$$\mathfrak{M}^* = \{ \emptyset, \{ a \}, \{ b \}, \{ c \}, \{ a, b \}, \{ a, c \}, \{ b, c \}, \{ a, b, c \} \}.$$

2. Свойства подмножеств выражают те общие связи и отношения, которые существуют между целым и его частями. Первоначальные сведения об этих свойствах известны нам из непосредственного опыта и не могут быть выведены логически из более простых знаний. Поэтому начальный анализ подмножеств неизбежно сводится только к описанию их первичных свойств с помощью надлежащим образом выбранных представлений и символов. Однако, после того как первичные представления формулированы, мы получаем основу для логических построений, доставляющих нам дальнейшие сведения.

Если окажется, что символы A и B обозначают одно и то же подмножество множества \mathfrak{M} (что заранее могло быть неизвестным и выяснилось, например, в результате последующего анализа), то мы будем писать

$$A = B$$

и говорить: « A равно B ». Очевидно, что если $A = B$, то $B = A$; если же A и B не совпадают (не равны), то

$$A \neq B.$$

Но между подмножествами A и B множества \mathfrak{M} могут быть отношения более общие, чем отношения равенства; например, A может оказаться частью подмножества B (не обязательно с ним совпадающей). В таких случаях пишут

$$A \subset B \text{ или } B \supset A$$

и соответственно говорят: « A содержится в B » или « B содержит A ».

Например, для подмножеств
 множества $\{b\}$, $\{a, b\}$, $\{b, c\}$ и $\{a, b, c\}$
 имеем:

$$\mathfrak{M} = \{a, b, c\}$$

$$\{b\} \subset \{b, c\},$$

$$\{a, b\} \subset \{a, b, c\}.$$

Если же A не содержится в B , то мы будем писать:

$$A \not\subset B \text{ или } B \not\supset A.$$

Знак \subset называется знаком включения.

Отношения, выражаемые знаками $=$ или \subset , обладают следующими основными свойствами:

$$A \subset A; \quad (1)$$

$$\text{если } A \subset B \text{ и } B \subset A, \text{ то } A = B; \quad (2)$$

$$\text{если } A \subset B \text{ и } B \subset C, \text{ то } A \subset C. \quad (3)$$

Предположим, что мы имеем некоторую совокупность подмножеств какого-нибудь множества \mathfrak{M} . Суммой этих подмножеств называется новое подмножество, возникающее в результате мысленного акта их объединения в одно множество. Иначе говоря, сумма тех или иных подмножеств есть совокупность всех элементов, каждый из которых принадлежит хотя бы одному из данных подмножеств. Если один и тот же элемент содержится в нескольких подмножествах, то в сумму этот элемент включается один раз.

Утверждение, что C есть сумма двух подмножеств A и B , записывается так:

$$C = A \cup B.$$

Формула же

$$C = A_1 \cup A_2 \cup \dots \cup A_n$$

означает, что C есть сумма подмножеств A_1, A_2, \dots, A_n .

Эту же формулу можно записать в виде

$$C = \bigcup_{i=1}^n A_i.$$

Сложение подмножеств можно пояснить следующим примером. Пусть дано множество

$$\mathfrak{M} = \{a, b, c, d, e, f, g, h\}$$

и два его подмножества:

$$A = \{a, b, c, d, e\},$$

$$B = \{c, d, e, f, g\};$$

тогда

$$A \cup B = \{a, b, c, d, e, f, g\}.$$

Другим примером, поясняющим операцию сложения подмножеств, может быть следующий. Пусть множество представляет собой совокупность всех точек квадрата, изображенного на рис. 1. Обозначим через A , B и C

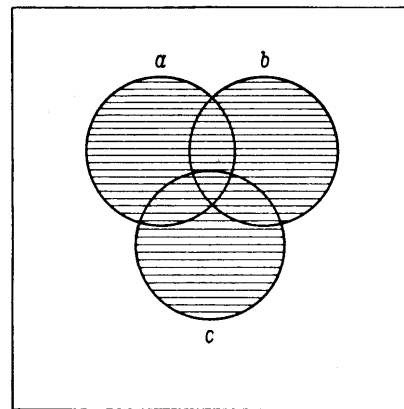


Рис. 1.

множества точек, принадлежащих тем частям квадрата, которые вырезаются из него замкнутыми контурами a , b и c соответственно. Тогда суммой $D = A \cup B \cup C$ будет часть квадрата, которая на нашем рисунке отмечена горизонтальной штриховкой.

Сложение подмножеств обладает следующими очевидными свойствами:

$$A \cup B = B \cup A, \quad (4)$$

$$A \cup (B \cup C) = (A \cup B) \cup C. \quad (5)$$

Формула (4) выражает закон коммутативности сложения, а формула (5) — закон ассоциативности сложения.

Пусть A и B — два подмножества, причем $A \supset B$; тогда подмножество C , содержащее все элементы A ,

не входящие в B , называется разностью A и B ; очевидно, что

$$B \cup C = A.$$

Утверждение, что C есть разность множеств A и B , в символической форме записывается так:

$$C = A \setminus B.$$

Пусть нам дана некоторая совокупность подмножеств какого-либо множества \mathfrak{M} . Пересечением (произведением) этих подмножеств называется совокупность всех таких элементов, которые содержатся в каждом из данных подмножеств. Иначе говоря, пересечение каких-либо подмножеств — это вся их общая часть.

Утверждение, что C есть пересечение подмножеств A и B , записывается так:

$$C = A \cap B.$$

Формула же

$$C = A_1 \cap A_2 \cap \dots \cap A_n$$

означает, что C есть пересечение A_1, A_2, \dots, A_n .

Эту же формулу можно записать в виде

$$C = \bigcap_{i=1}^n A_i.$$

Поясним понятие пересечения таким примером. Рассмотрим множество

$$\mathfrak{M} = \{a, b, c, d, e, f, g, h\}$$

и два его подмножества:

$$A = \{a, b, c, d, e\},$$

$$B = \{c, d, e, f, g\};$$

тогда

$$A \cap B = \{c, d, e\}.$$

Однако более наглядным будет, вероятно, геометрический пример. На рис. 2 отмечено пересечение тех множеств, которые были изображены на рис. 1. Очевидно, что $D = A \cap B \cap C$ будет та часть квадрата \mathfrak{M} , которая закрашена в черный цвет.

Пересечение обладает следующими очевидными свойствами:

$$A \cap B = B \cap A, \quad (6)$$

$$A \cap (B \cap C) = (A \cap B) \cap C. \quad (7)$$

Формула (6) выражает закон коммутативности пересечения, а формула (7) — закон ассоциативности пересечения.

Благодаря тому что мы ввели понятия о полном и пустом множествах, всегда существует сумма и пересечение любых подмножеств данного множества \mathfrak{M} ;

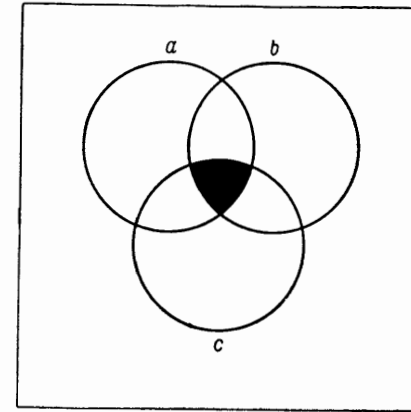


Рис. 2.

в частности, каково бы ни было подмножество A множества \mathfrak{M} , имеем:

$$A \cup \mathfrak{M} = \mathfrak{M}, \quad (8)$$

$$A \cap \mathfrak{M} = A, \quad (9)$$

$$A \cup 0 = A, \quad (10)$$

$$A \cap 0 = 0. \quad (11)$$

Рассматривая операции сложения и пересечения подмножеств одновременно, мы обнаружим, что пересечение одного подмножества A с суммой двух других подмножеств B и C совпадает с суммой пересечений A с B и A с C . В символической форме это запишется так:

$$A \cap (B \cup C) = (A \cap B) \cup (A \cap C). \quad (12)$$

Соотношение (12) называется дистрибутивным законом (закон дистрибутивности пересечения относительно сложения). Рисунок 3, на котором изображены те же множества, что и на рис. 1, хорошо поясняет этот закон.

Внимательно рассматривая фигуру, расположенную в квадрате и закрапленную точками, мы легко убеждаемся, что, с одной стороны, она представляет собой подмножество вида

$$A \cap (B \cup C),$$

а с другой — подмножество вида

$$(A \cap B) \cup (A \cap C),$$

что и подтверждает формулу (12).

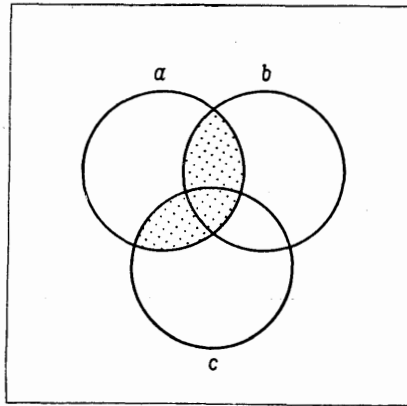


Рис. 3.

В качестве второго примера возьмем множество

$$\mathfrak{M} = \{a, b, c, d, e, f, g, h\}$$

и его подмножества:

$$A = \{a, b, c, d\},$$

$$B = \{b, c, d, e\},$$

$$C = \{d, e, f, g, h\};$$

тогда, в согласии с формулой (12), находим:

$$A \cap (B \cup C) = \{b, c, d\},$$

$$(A \cap B) \cup (A \cap C) = \{b, c, d\}.$$

Всякому подмножеству A любого множества \mathfrak{M} можно поставить в соответствие другое подмноже-

ство — дополнение A , которое мы обозначим через \bar{A} и которое определяется условиями:

$$A \cup \bar{A} = \mathfrak{M}, \quad (13)$$

$$A \cap \bar{A} = 0. \quad (14)$$

Иначе говоря, дополнением подмножества A будет совокупность всех элементов множества \mathfrak{M} , не являющихся элементами A .

Поскольку A и \bar{A} входят в формулы (13) и (14) совершенно равноправно, то A в свою очередь будет дополнением \bar{A} , т. е.

$$\bar{\bar{A}} = A. \quad (15)$$

Полагая в формулах (10) и (11) $A = \mathfrak{M}$, получим:

$$\mathfrak{M} \cup 0 = \mathfrak{M},$$

$$\mathfrak{M} \cap 0 = 0,$$

а это означает, что

$$\bar{0} = \mathfrak{M}, \quad (16)$$

$$\overline{\mathfrak{M}} = 0. \quad (17)$$

Затем дополнения обладают следующим очевидным свойством:

$$\text{если } A \subset B, \text{ то } \bar{A} \supset \bar{B}. \quad (18)$$

Наконец, дополнение к сумме двух подмножеств A и B совпадает с пересечением дополнений к каждому из слагаемых, т. е.

$$\overline{A \cup B} = \bar{A} \cap \bar{B}. \quad (19)$$

Свойство (19) можно пояснить следующим примером. Пусть множество \mathfrak{M} представляет собой совокупность всех точек прямоугольника, изображенного на рис. 4. Обозначим через A и B множества точек, принадлежащих тем частям прямоугольника, которые вырезаны из него замкнутыми контурами a и b соответственно. Дополнение подмножества A заштриховано вертикальной, а дополнение подмножества B — горизонтальной штриховкой. Очевидно, что часть прямоугольника, заштрихованная одновременно вертикальными и

горизонтальными линиями (т. е. в клетку), представляет собой подмножество

$$\overline{A \cap B}.$$

С другой стороны, из рис. 4 ясно видно, что в полном согласии с формулой (19) эта же часть прямоугольника представляет собой

$$\overline{A \cup B}.$$

В качестве второго примера возьмем множество

$$\mathfrak{M} = \{a, b, c, d, e, f, g, h\}$$

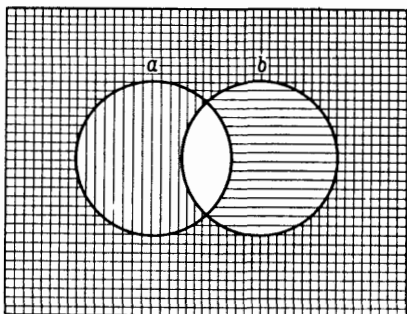


Рис. 4.

и два его подмножества:

$$A = \{a, b, c, d\}, \\ B = \{b, c, d, e\};$$

тогда, в согласии с формулой (19), имеем:

$$\overline{A \cup B} = \{f, g, h\}, \\ \overline{A \cap B} = \{f, g, h\}.$$

3. Отношения и операции, обозначенные знаками $=$, \subset , \cup , \cap , $\overline{}$, а также правила выполнения этих операций, выраженные формулами (1)—(19), составляют содержание алгебры подмножеств; это первичные истины опытного происхождения, говорящие об отношениях целого и его частей. Эти истины логически нельзя вывести из более простых понятий, но они легко усматриваются непосредственно и вполне доступны

нашей интуиции. В сущности все изложенное нами выше представляет собой аксиоматику так называемой алгебры Буля (по имени Джорджа Буля, английского математика и логика XVIII в.).

Однако из формул (1)—(19) чисто алгебраическим путем можно вывести дальнейшие свойства подмножеств, которые будут следствиями рассмотренных выше первичных свойств. Некоторые из этих следствий в дальнейшем будут нам необходимы, и мы их рассмотрим.

Прежде всего покажем, что

$$\text{если } A = B, \text{ то } \overline{A} = \overline{B}. \quad (20)$$

В самом деле, условие $A = B$ означает, что

$$A \subset B, \\ B \subset A;$$

а тогда на основании (18) имеем:

$$\overline{B} \subset \overline{A}, \\ \overline{A} \subset \overline{B},$$

а это и означает, что $\overline{A} = \overline{B}$.

Далее покажем, что имеет место формула

$$A \cap B = \overline{\overline{A} \cup \overline{B}}. \quad (21)$$

Пусть $A' = \overline{A}$ и $B' = \overline{B}$; пользуясь формулой (19), мы можем написать

$$\overline{A' \cap B'} = \overline{A' \cup B'},$$

а заменив A' и B' на \overline{A} и \overline{B} , получим

$$\overline{\overline{A} \cap \overline{B}} = \overline{\overline{A} \cup \overline{B}},$$

откуда на основании свойства (15) немедленно следует формула (21).

Наконец, если на основании свойства (20) мы приравняем дополнения левой и правой частей равенства (21) и примем во внимание (15), то получим еще одну формулу:

$$\overline{A \cap B} = \overline{A} \cup \overline{B}. \quad (22)$$

В заключение покажем, что в алгебре подмножеств имеет место еще один дистрибутивный закон (закон

дистрибутивности сложения относительно пересечения), выражаемый формулой

$$A \cup (B \cap C) = (A \cup B) \cap (A \cup C). \quad (23)$$

Пусть A , B и C — какие угодно подмножества \mathfrak{M} . Положим $A' = \bar{A}$, $B' = \bar{B}$ и $C' = \bar{C}$ и напишем для A' , B' и C' формулу (12); мы получим

$$A' \cap (B' \cup C') = (A' \cap B') \cup (A' \cap C').$$

Приравнявая на основании свойства (20) дополнения левой и правой частей этого равенства, найдем

$$\overline{A' \cap (B' \cup C')} = \overline{(A' \cap B') \cup (A' \cap C')}.$$

Применяя несколько раз формулы (19) и (22), получим:

$$\begin{aligned} \overline{A' \cap (B' \cup C')} &= \overline{(A' \cap B') \cap (A' \cap C')}, \\ \overline{A' \cap (B' \cup C')} &= (\overline{A' \cap B'}) \cap (\overline{A' \cap C'}), \end{aligned}$$

а затем, заменив A' , B' , C' соответственно на \bar{A} , \bar{B} и \bar{C} и принимая во внимание (15), придем к формуле (23).

В дальнейшем законы, выраженные формулами (12) и (23), мы будем называть соответственно первым и вторым законами дистрибутивности.

Сигналы

и предвестники явлений

1. Если мы поставим своей задачей изучить самые общие закономерности временного чередования явлений в окружающей нас природе, то мы должны будем рассматривать явления природы с наиболее абстрактной точки зрения, отвлекаясь от их механизма и конкретных причинных связей между ними. В этом случае нам придется ограничиться формальной стороной вопроса, т. е. обобщением данных широкого статистического опыта о порядковом (во времени) расположении явлений и порядковых отношениях между ними.

Несмотря на столь общую основу исследования, мы обнаружим, что между многими явлениями существуют определенные связи. Прежде всего мы заметим, что *во многих случаях после наступления одного определенного явления A на протяжении некоторого промежутка времени длины T всегда или в существенной части случается наступать другое явление B ; если же B не наступает в течение указанного промежутка времени, то наступление этого явления в дальнейшем, вплоть до нового осуществления A , невозможно или обладает малой вероятностью.*

В подобных случаях осуществление явления A с большей или меньшей уверенностью позволяет предвидеть наступление явления B и поэтому естественно

говорить, что A есть носитель информации о наступлении B или, иначе, A есть *предвестник* B .

Такую связь мы будем символически записывать посредством формулы

$$A = \text{inf } B,$$

которая обозначает, что « A есть информатор о B » или « A есть предвестник B ».

Приведем некоторые примеры подобных связей. Горному обвалу предшествует образование крупных трещин в скалах; весеннему разливу рек предшествует таяние снега; нападению хищника на жертву предшествуют шорохи и слабые движения растений. Подобных примеров можно привести сколько угодно.

Предложенное нами определение предвестника нуждается в некоторых уточнениях и дополнениях.

То, что мы обычно называем явлением, протекает в течение некоторого промежутка времени. Поэтому под моментом наступления любого явления мы условимся понимать такой момент времени, в который начинается осуществление этого явления. При многократных повторениях одного и того же явления его продолжительность может быть в разных случаях разной. Если промежуток времени, в течение которого происходит данное явление, очень мал, то иногда длину такого промежутка условно принимают равной нулю и рассматривают данное явление как мгновенное. В общем случае это не так, и необходимо различать момент наступления и момент окончания явления.

Упомянутое в определении предвестника положительное число T , измеряющее длину того промежутка времени, на который распространяется содержащаяся в предвестнике A информация о возможности наступления B , условимся называть *временным радиусом* предвестника A .

Частоту (или вероятность), с которой вслед за наступлением A и за промежуток времени длины T наступает явление B , обозначим через $P_A(B)$ и назовем *определенностью* или *надежностью* предвестника A .

Существенный интерес представляет такой случай, когда после наступления A явление B никогда не наступает сразу и может наступить не ранее, чем через некоторый промежуток времени, длина которого не меньше

определенного числа $\tau < T$; в этом случае значение τ назовем *заблаговременностью* предвестника. Разность $T - \tau$ условимся называть *временным разбросом* или *временной дисперсией* предвестника A .

Заканчивая рассмотрение понятия о предвестнике, отметим, что содержащаяся в нем информация обладает некоторой неопределенностью, и притом двойной: в отношении времени возможного наступления предвещаемого явления и в отношении самого факта его наступления.

2. Изучая материальные системы, свойства которых изменяются с течением времени, мы часто говорим о событиях, происходящих в системах, и о состояниях этих систем. Э. Беркли в своей книге «Символическая логика и разумные машины» дает следующие определения этих понятий: «*Состояние* есть условие, длящееся некоторое время, так же как событие. Но в общем случае *состояние* есть условие, которое длится довольно долго, а событие есть условие, которое длится лишь в течение короткого интервала времени; таково основное различие между ними. Но это различие относительно, а не абсолютно...».

Формулировка Беркли настолько неопределенная, хотя и правильная в своей основе, что ее невозможно принять за определение, пригодное для научного использования. Мы должны поэтому уточнить этот вопрос.

Пусть B — явление, которое может повторяться. Предположим, что длительность этого явления во времени в разных случаях может быть разной. Мы назовем явление B *альтернативным*, если конкретные случаи его осуществления достаточно отчетливо различаются продолжительностью осуществления; в одних случаях явление B завершается в относительно короткий срок, в других случаях протекает длительное время.

Строгое выражение этой мысли можно сформулировать следующим образом. Пусть B' — какой угодно конкретный случай реализации явления B ; тогда через $D(B')$ обозначим длину того промежутка времени, в течение которого осуществляется случай B' . Мы назовем явление B *альтернативным*, если могут быть указаны два положительных числа T_* и T^* , такие, что¹

$$T_* \ll T^*,$$

¹ Запись $T_* \ll T^*$ означает: « T_* много меньше T^* ».

и если для любого конкретного случая B' реализации явления B выполняется одно из двух условий:

$$\begin{aligned} D(B') &\leq T_*, \\ D(B') &\geq T^* \end{aligned}$$

и невозможен случай, когда

$$T_* < D(B') < T^*.$$

Числа T_* и T^* назовем параметрами альтернативного явления B .

Понятия события и состояния различимы только для альтернативных явлений. Поэтому мы будем исходить из следующего определения: *конкретный случай B' реализации альтернативного явления B мы назовем событием, если*

$$D(B') \leq T_*,$$

и состоянием, если

$$D(B') \geq T^*.$$

Понятия о событии и состоянии полезны при изучении происходящих в природе сезонных изменений. Среди сезонных явлений природы встречаются альтернативные явления, которые осуществляются то в качестве событий, то в виде состояний. К числу таких явлений можно отнести отложение снежного покрова на почве. Когда осенью выпадает снег, то мы по-разному смотрим на это явление. Мы называем это явление событием, если выпавший снег пролежит непродолжительное время (несколько дней), а затем сходит и почва оголяется. То же самое явление мы рассматриваем как начало или наступление зимнего состояния (или снежного периода), если снежный покров не сходит и сохраняется на протяжении трех или четырех месяцев.

Точно так же принято выделять такое состояние природы, при котором все время сохраняется положительная температура (безморозный период). Однако когда весной наблюдаются сутки с положительными температурами, то и на это явление мы смотрим по-разному. Мы считаем это явление событием, если в дальнейшем наблюдается возврат холодов (т. е. отрицательных температур). Это же явление мы рассматриваем как наступление безморозного состояния, если положительные температуры сохраняются несколько месяцев.

Приведенные примеры отчетливо показывают относительность различия между событием и состоянием; оно обусловлено неопределенностью длины того промежутка времени, по которому событие отличается от состояния. Во всяком случае, эта длина не может быть установлена формально, а вытекает из существа и природы рассматриваемых явлений. Как бы то ни было, различать события и состояния уместно только в таких случаях, когда явление происходит то в течение короткого отрезка времени, то длительное время, как это было в приведенных примерах. При отсутствии такой полярности теряется содержательная граница между событиями и состояниями. Не следует думать, что выделение событий и состояний — всего лишь удобная условность. Мы убедимся в дальнейшем, что различия между ними имеют существенное значение для правильного понимания и научного анализа происходящих в природе явлений.

3. Пусть в некоторый момент времени t наступило альтернативное явление B . Самый факт наступления B не содержит информации о том, какова будет реализация этого явления, и непосредственно мы не можем сказать, произойдет это явление в виде события или в виде состояния. Ответ на этот вопрос может дать только *дополнительная информация*. Обычно особенно важное значение имеет такая дополнительная информация, которая указывает на то, что данное альтернативное явление наступило как *состояние*. Источником такой информации может быть осуществление какого-либо другого события A , так или иначе связанного с состоянием B .

Явление (событие) A называется признаком (или сигналом) наступления B в виде состояния (или, проще, состоянием B), если всегда или достаточно часто в момент осуществления A наступает или уже наступило явление B в форме состояния.

Относительную частоту $Q_A(B)$ случаев, когда наступление A дает истинную информацию о наступлении B как состояния, назовем *определенностью* или *надежностью признака (сигнала)*.

Если явление A — признак наступления B как состояния, то A будет не только отметкой того, что данное явление B наступило, но также носителем некоторой

информации о будущем. В самом деле, явление A содержит прогностическую информацию о том, что B будет протекать достаточно длительное время. В отличие от предвестника, прогностическая информация сигнала говорит не о возможности наступления предвещаемого явления, а о том, что наступившее явление осуществится в виде состояния.

Иногда по счастливой случайности в природе происходят такие легко наблюдаемые явления, которые служат хорошими признаками наступления некоторых состояний. Так, например, в тропиках резко выражены два состояния природной среды: период дождей и засуха. Как только начинают дуть сухие (обычно восточные) ветры, как правило, в тропических районах наступает засуха. Следовательно, появление этих ветров можно рассматривать как событие, которое является признаком наступления засушливого состояния.

В общем случае отыскание явлений, способных быть признаком тех или иных состояний, представляет собой довольно сложную задачу, которая должна решаться на основе следующего (правда, почти тривиального) принципа: *для всякой материальной системы или природной среды предвидение тех или других сторон будущего возможно в той и только в той мере, в какой информация об этом будущем содержится в настоящем и непосредственно предшествующем прошлом.* По этой причине для предвидения будущего необходимо использование памяти в кибернетическом смысле этого слова, т. е. использование следов прошедших событий.

Если мы обратимся к природе средних широт, то в этом случае уместно выделять период (или состояние), когда на всем протяжении суток сохраняется положительная температура. Однако затруднительно указать конкретное единичное событие, которое было бы достаточно отчетливым признаком наступления такого состояния. Тем не менее если в весенний период регистрировать суточные температуры воздуха, то можно найти событие, которое будет довольно надежным признаком наступления периода положительных температур.

Это можно, например, сделать следующим образом.

Пусть $\vartheta(t)$ — средняя температура суток (в градусах Цельсия), рассматриваемая как функция времени, и $\vartheta_0 \geq 0$ — постоянное число; возьмем функцию

$$\theta(t) = \begin{cases} \vartheta - 5_0, & \text{если } \vartheta(t) \geq 5 \\ 0, & \text{если } \vartheta(t) \leq 5 \end{cases}$$

которую назовем эффективной температурой.

Пусть далее

$$\Sigma(t) = \int_{t_0}^t \theta(t) dt,$$

где t_0 — какой-либо момент времени в середине зимы (например, 1 января). Величину $\Sigma(t)$ называют интегралом (а иногда суммой) эффективных температур; очевидно, что $\Sigma(t)$ — монотонно возрастающая (точнее, неубывающая) функция от времени.

Событие, состоящее в том, что функция $\Sigma(t)$ достигает достаточно большого значения, например 60°C , оказывается достаточно надежным признаком наступления периода (состояния) круглосуточных положительных температур.

Очевидно, что наблюдатель или устройство, опирающееся на этот признак, должны использовать память, так как о температурах в будущем приходится судить по температурам в непосредственном прошлом, которые в интегральной форме указываются значениями функции $\Sigma(t)$.

Достаточно большие значения функции $\Sigma(t)$ как признак наступления круглосуточных положительных температур имеют определенные физические основания. В самом деле, достаточно большое значение $\Sigma(t)$ означает, что довольно длительное время осуществлялись достаточно высокие температуры. При этом, естественно, происходило прогревание не только воздуха, но также почв, водоемов, биомассы растений и т. п. В результате этого в природных средах накапливается определенный запас тепла, создающий их тепловую инерцию и гарантирующий сохранение положительной температуры воздуха даже при неблагоприятных условиях погоды.

Наконец, естественно возникает вопрос, почему эффективные температуры отсчитываются от 5°C , а не от какого-либо другого уровня, например не от 0°C или не от 8°C . Принятый способ исчисления эффективных температур оправдан эмпирически. Специальные исследования показали, что при отсчете эффективных

температур от 5°C мы получаем для ряда природных состояний наиболее надежные признаки их наступления.

В дальнейшем мы еще вернемся к этому вопросу.

4. Пусть C — альтернативное явление и B — признак осуществления этого явления в форме состояния. Пусть далее последовательность явлений

$$A_1, A_2, \dots, A_k$$

такова, что при всяком значении $i=1, 2, \dots, k-1$ явление A_i есть предвестник наступления явления A_{i+1} , а явление A_k — предвестник явления B , причем

$$P_{A_i}(A_{i+1}) = 1,$$

$$P_{A_k}(B) = 1,$$

а остальные параметры предвестников могут быть какими угодно; тогда последовательность явлений

$$A_1, A_2, \dots, A_k, B$$

называется информационной последовательностью явлений, предвещающих наступление состояния C .

Из определения информационной последовательности явлений непосредственно следует, что событие A_2 наступает после осуществления A_1 , событие A_3 — после осуществления A_2 и т. д. и, наконец, событие A_k наступает после осуществления A_{k-1} , а затем после осуществления A_k наступает событие B , т. е. сигнал о наступлении состояния C . Таким образом, события, входящие в состав информационной последовательности, образуют упорядоченное множество событий, если они сравниваются по времени их наступления.

В обыденной жизни мы очень часто без особых размышлений по этому поводу пользуемся информационными последовательностями событий. Так, например, ожидая наступления весны (состояние C), можно поступить следующим образом. Весеннее равноденствие (событие A_1) рассматривать как отдаленный предвестник весны. Потом наступление дня, продолжительность которого равна 14 час (событие A_2), рассматривать как следующий, менее отдаленный предвестник весны. Затем идут: размораживание почвы (событие A_3), начало интенсивного снеготаяния (событие A_4), разлив рек (событие A_5), сход снежного покрова (событие A_6) и, наконец, прорастание трав и распускание листьев (событие B).

Совокупность перечисленных событий представляет собой информационную последовательность, предвещающую наступление весны. Конечно, можно указать и другие, в частности более детальные, информационные последовательности, предвещающие наступление весны.

Нетрудно привести сколько угодно примеров информационных последовательностей из области самых различных явлений.

Понятие об информационной последовательности имеет объективное значение и позволяет анализировать важные закономерности происходящих в природе явлений. С примерами подобного анализа мы в дальнейшем изложении будем встречаться.

Обобщенные схемы саморегулирования

1. Понятие о различии представляет собой первичное понятие, неопределимое с помощью понятий более простых.

Когда мы говорим о различии вещей, свойств, состояний и т. п., мы должны указывать признак, с помощью которого осуществляется сравнение. Можно привести сколько угодно примеров, когда предметы сравнения различимы по одному признаку и не различимы по другому. Так, например, две вещи могут быть различимы по цвету, но не различимы по форме и размеру или же, наоборот, различимы по форме и размеру, но не различимы по цвету.

Таким образом, различие — относительное понятие; всякое различие есть различие по определенному признаку, который необходимо указывать.

Пусть дано множество M и некоторый признак ω , позволяющий сравнивать элементы множества M . Мы будем говорить, что множество M не имеет разнообразия по признаку ω , если любые два элемента этого множества неотличимы по признаку ω , и говорить, что множество M обладает разнообразием, если в этом множестве существуют по меньшей мере два элемента, различимых по признаку ω .

Для разнообразия множества можно установить меру,

характеризующую разнообразие в количественном отношении.

Рассмотрим множество Q , состоящее из пяти квадратных кусочков картона двух цветов, на которых написаны буквы латинского алфавита. Пусть на одном кусочке картона красного цвета написана буква a , на двух кусочках картона, из которых один красный, а другой зеленый, написана буква b , а на остальных двух кусочках, из которых один красный, а другой зеленый, написана буква c . В целом множество Q изображается следующей схемой.

Т а б л и ц а 1

a	b	b	c	c
красный	красный	зеленый	красный	зеленый

Если мы воспользуемся цветом как признаком, по которому будем сравнивать элементы множества (т. е. кусочки картона), то мы обнаружим два вида элементов — красные и зеленые кусочки картона. Этот результат мы можем выразить следующим образом: множество Q , состоящее из пяти элементов, имеет разнообразие, равное двум, если его элементы сравнивать по цвету.

Если мы воспользуемся буквой, написанной на каждой картонке, как признаком для сравнения элементов множества Q , то мы обнаружим три вида элементов, отмеченных соответственно буквами a , b и c . Таким образом, разнообразие того же самого множества Q равно трем, если его элементы сравнивать по буквенной отметке.

Если, наконец, воспользуемся одновременно цветом и буквенной отметкой как признаком для сравнения элементов множества Q , то разнообразие этого множества будет равно пяти.

Факты, установленные нами на рассмотренном частном примере, поддаются обобщению и дают основание для общего определения меры разнообразия.

Пусть дано множество M и некоторый признак ω , позволяющий сравнивать элементы множества M . Мы будем говорить, что подмножества

$$M_1, M_2, \dots, M_n$$

множества M образуют полную систему различимых по этому признаку частей множества M , если

$$M_i \cap M_j = 0 \text{ при } i \neq j,$$

$$\bigcup_{i=1}^n M_i = M$$

и если при всяком $i=1, 2, \dots, n$ любые два элемента подмножества M_i неразличимы по признаку ω , а при любых неравных значениях i и j всякий элемент, принадлежащий M_i , отличим по признаку ω от всякого другого элемента, принадлежащего M_j .

Мерой или количеством разнообразия множества M по признаку ω называется число подмножеств, содержащихся в полной системе различающихся по признаку ω частей множества M .

Часто применяют логарифмическую меру разнообразия. *Логарифмической мерой разнообразия множества M по признаку ω называется логарифм числа подмножеств, содержащихся в полной системе различающихся по признаку ω частей множества M , взятый по основанию 2.*

С первого взгляда логарифмическая мера разнообразия может показаться искусственной и неудобной. Однако на самом деле это не так. Если, например, элементы множества M неразличимы по данному признаку ω , то естественно считать, что разнообразие M равно нулю. Но именно такой, т. е. равной нулю, и будет в этом случае логарифмическая мера разнообразия, так как $\lg_2 1 = 0$.

Отличное от нуля разнообразие будет наименьшим в том случае, если множество M содержит только два типа элементов, различающихся по данному признаку. В обычной мере это разнообразие равно двум, а в логарифмической — единице, что представляется наглядным и очень удобным.

Единицу разнообразия, измеряемого логарифмической мерой, называют «бит» (bit) — сокращенное от «Binary digit» (двоичный разряд). Разнообразие полов равно 1 биту, а разнообразие карт в колоде (52 карты) равно 5,7 бита, так как $\lg_2 52 = 5,7$.

Полезно подчеркнуть, что разнообразие множества, а следовательно, и количество разнообразия — понятия

относительные. Количество разнообразия зависит не только от внутренних свойств данного множества, но и от того признака, который употреблен для сравнения его элементов. В этом легко убедиться на примере рассмотренного выше множества Q . Если пользоваться цветом как признаком для сравнения элементов множества Q , то разнообразие этого множества будет равно двум; если же пользоваться буквенной отметкой как признаком для сравнения элементов множества Q , то разнообразие этого множества будет равно трем. Если, наконец, воспользоваться одновременно цветом и буквенной отметкой как признаком для сравнения элементов, то разнообразие множества Q будет равно пяти.

2. Пусть дано некоторое множество M и признак ω для различения его элементов. Обозначим через $r(\omega)$ количество разнообразия в множестве M по признаку ω . Пусть далее указано какое-либо условие, которому должны удовлетворять элементы множества M . Обозначим это условие буквой q , а через $M(q)$ обозначим множество всех элементов из M , которые удовлетворяют условию q . Пусть $r_q(\omega)$ — количество разнообразия в множестве $M(q)$ при различении его элементов по признаку ω .

Теорема 1. *Каково бы ни было условие q , всегда выполняется неравенство*

$$r_q(\omega) \leq r(\omega).$$

Доказательство. Пусть

$$M_1, M_2, \dots, M_n$$

— полная система различимых по признаку ω частей множества M . Рассмотрим любое из подмножеств M_i ; удалим из него те элементы, которые не удовлетворяют условию q , и обозначим через $M_i(q)$ множество, полученное после этой операции.

Если ни одно из множеств $M_i(q)$ не пусто, то

$$r_q(\omega) = r(\omega).$$

Однако может оказаться, что при некоторых или даже при всех значениях i множество M_i пустое. Тогда очевидно, что

$$r_q(\omega) < r(\omega).$$

Объединяя оба полученные соотношения в одной записи, найдем, что

$$r_q(\omega) \leq r(\omega),$$

и теорема доказана.

В тех случаях, когда $r_q(\omega) < r(\omega)$, мы будем говорить, что при условии q (или в силу условия q) осуществляется *ограничение разнообразия* по признаку ω .

Приведем простой пример, поясняющий доказанную теорему.

Вернемся к рассмотренному выше множеству Q (пять квадратных кусочков картона красного и зеленого цвета и с буквенными отметками a , b и c). Пусть признаком для сравнения элементов множества Q будут буквенные отметки. Мы видели, что при сравнении по этому признаку разнообразие множества Q будет $r(\omega) = 3$. Если дополнительное условие q состоит в том, что кусок картона должен быть красного цвета, то разнообразие $r_q(\omega) = 3$, и, следовательно, $r_q(\omega) = r(\omega)$. Если же дополнительное условие q состоит в том, что кусок картона должен быть зеленого цвета, то $r_q(\omega) = 2$, и тогда $r_q(\omega) < r(\omega)$.

3. Пусть некоторая система S окружена определенной средой D . Мы будем предполагать, что среда D может находиться в различных состояниях, а система S может изменять свою адаптацию, т. е. устройство и способ действия (функционирования).

Пусть далее

$$X = \{x\}$$

— некоторое множество состояний среды D (не обязательно всех возможных);

$$Y = \{y\}$$

— множество адаптаций, присущих системе S , и Σ — некоторое условие, относящееся к системе S . На условие Σ мы наложим только одно ограничение: мы предположим, что выполнение условия Σ существенно необходимо для сохранения системы S и устойчивости ее функционирования; частные же случаи, имеющие важное значение, будут отмечены позже.

Закрепив определенное состояние x_i среды D , рассмотрим все адаптации, входящие в множество Y . Может случиться так, что для данного состояния x_i среды D

при одних адаптациях системы S условие Σ выполняется, а при других — нет. В первом случае мы будем говорить, что при состоянии x_i адаптация системы S дает плюс-исход, а во втором — минус-исход.

Если диапазон изменений среды достаточно велик и ее состояния существенно отличаются друг от друга, то довольно часто встречается случай, когда для каждого из рассматриваемых состояний x_i среды D существует только одна адаптация системы S , дающая плюс-исход.

Рассмотрим этот случай особенно внимательно. Перебрав все состояния x_i , мы можем получить таблицу исходов, например подобную табл. А, в которой знак «+» показывает плюс-исход, а знак «-» отмечает минус-исход. Так, например, если состояние среды D есть x_1 , то адаптация y_2 дает плюс-исход, адаптация y_1 — минус-исход. Аналогичное положение будет и для других состояний среды D .

Пусть состояния среды D , безразлично случайно или закономерно, сменяют друг друга во времени, и допустим, что в каждый момент времени адаптация, осуществляемая системой S , возникает не случайно, а в результате воздействия на систему S самой внешней среды D .

Таблица А

		S			
		y_1	y_2	...	y_n
D	x_1	-	+	...	-
	x_2	+	-	...	-

	x_n	-	-	...	+

Мы не будем рассматривать возможный механизм этого воздействия и допустим только, что в результате этого воздействия каждому состоянию x_i среды D поставлена в соответствие та адаптация системы S , которая обеспечивает плюс-исход. Применительно к табл. А такой

случай будет реализован при следующем отображении адаптациями системы S состояний среды D :

$$\begin{array}{ccccccc} x_1, & x_2, & \dots, & x_n & & & \\ \downarrow & \downarrow & & \downarrow & & & \\ y_2, & y_1, & \dots, & y_n & & & \end{array}$$

Рассмотренная нами схема отношений системы S с внешней средой представляет собой формальное описание явлений саморегулирования. Благодаря этим явлениям система S сохраняет или поддерживает выполнение условия Σ при всех изменениях состояний среды D в пределах множества X .

При исследовании явлений саморегулирования следует иметь в виду следующую фундаментальную закономерность, представляющую собой важный кибернетический закон. Если число существенно различных состояний среды D велико, то число ответных адаптаций системы S должно быть достаточно большим, чтобы на каждое состояние среды D система S была бы способна ответить соответствующей адаптацией. Иначе говоря, *разнообразие состояний среды D , мешающее выполнению условия Σ , можно нейтрализовать только достаточно большим разнообразием адаптаций системы S или же разнообразием воздействий, препятствующее системе S сохранять выполнение условия Σ , можно подавить только достаточно большим разнообразием реакций этой системы.*

Это общее положение мы назовем законом необходимого разнообразия или законом о подавлении одного разнообразия другим.

В конкретных случаях условие Σ — это какое-либо обстоятельство, существенное для сохранения системы, например уровень энергии системы, запас необходимых рабочих веществ, устройство и взаимодействие частей системы, нужное для уравнивания неблагоприятного воздействия окружающих систему тел. Таким образом, явления саморегулирования способствуют устойчивости или самосохранению системы S в условиях переменной среды, обладающей большим разнообразием состояний, существенно различающихся между собой.

4. Описанная нами схема, хотя и отображает самую главную сторону явлений саморегулирования, все же

чрезмерно упрощена и может стать источником существенных недоразумений. Во всяком случае, она нуждается в уточнении.

Прежде всего необходимо отметить следующее.

Допустим, что среда D перешла из состояния x_i в новое состояние x_j . В условиях нашей схемы соответственно изменится и система S — адаптация y_h сменится другой адаптацией y_p . Однако такой переход не может осуществиться мгновенно. Обязательно существует переходный период, когда адаптация y_h уже нарушена, а адаптация y_p еще не наступила. Поведение системы S во время переходного периода не будет обеспечивать надлежащее поддержание условия Σ . Но если система S обладает высоким уровнем саморегулирования, то продолжительность переходного периода и его воздействие не должны вызывать нарушения условия Σ или слишком большие и необратимые отклонения от него. А затем с наступлением адаптации y_p эти отклонения должны устраняться. Иначе говоря, запаздывание реакций системы S не должно вызывать необратимых и некомпенсируемых в дальнейшем отклонений.

У систем, обладающих очень высоким уровнем организации и совершенными формами саморегулирования, наступление переходного периода от адаптации y_h к адаптации y_p может происходить заблаговременно и предшествовать наступлению в среде D состояния x_i . Происходит это следующим образом. Пусть каждое состояние x_i имеет предвестника ξ_i . Допустим, что осуществление явления ξ_i оказывает на систему S такое воздействие, в результате которого в системе S начнется переход от адаптации y_h к адаптации y_p . Если заблаговременность предвестника ξ_i и продолжительность переходного периода соответствуют друг другу, то к моменту возникновения в среде D состояния x_j система S будет обладать адаптацией y_p .

Такой способ саморегулирования неизбежен в тех случаях, когда наступление состояния x_i в условиях адаптации y_p вызывает необратимые нарушения условия Σ и в то же время заблаговременная подготовка системы S к наступлению состояния x_j вызывает обратимые и в дальнейшем нейтрализуемые нарушения условия Σ . Поэтому саморегулирование, осуществляемое посредством реакций системы на явления-предвестники, несущие

информацию о возможных предстоящих состояниях среды, обладает более высокой надежностью. Однако этот уровень надежности приходится «оплачивать» тем, что система должна быть «различающей» явления внешней среды, т. е. способной по-разному реагировать на разные явления и их предвестники. В более сложных случаях заблаговременная подготовка системы S к будущим состояниям внешней среды может происходить в несколько этапов путем реакций на явления, составляющие информационную последовательность.

Мы убедимся в дальнейшем, что формы саморегулирования, связанные с реакциями на предвестники или на информационные последовательности, часто встречаются в природе как у растений, так и у животных.

В тех случаях, когда саморегулирование возможно без предварительной подготовки системы к новому состоянию среды, т. е. можно осуществить приспособление системы к новым условиям с момента их наступления, система может и не обладать способностью различения внешних событий.

Принципиальная основа такого способа саморегулирования заключается в следующем. Адаптации системы S осуществляются не путем непосредственного ответа на состояние внешней среды, а путем реакции на нарушение условия Σ . Всякое нарушение условия Σ служит причиной, воздействующей на систему S , и притом это воздействие таково, что заставляет систему реализовать адаптацию, направленную на восстановление этого условия.

Простейшая схема такой системы представляет собой следующее.

Система S состоит из двух частей: S_1 и S_2 . Состояние части S_2 зависит от внешней среды и одновременно на нее воздействует подсистема S_1 . Кроме того, существо условия Σ таково, что его выполнение в системе S в целом полностью определяется состоянием только подсистемы S_2 .

Подсистема S_1 в должной мере изолирована от воздействия внешней среды, но зависит от подсистемы S_2 , воздействием которой и определяется ее состояние. Таким образом, состояние подсистемы S_1 неизбежно отображает выполнение условия Σ в системе S_2 или же отклонение от этого условия. Но, кроме того, S_1 оказывает

обратное воздействие на S_2 ; это воздействие в силу устройства S таково, что всегда вызывает в S_2 процессы, восстанавливающие выполнение условия Σ .

Иначе говоря, мы имеем в системе S внутренний замкнутый контур воздействий:

$$S_1 \rightleftharpoons S_2,$$

который обеспечивает выполнение в системе S условия Σ и действие которого состоит в ликвидации отклонений от выполнения этого условия.

Очевидно, что описанная нами система не будет «различающей». В самом деле, какие бы явления не вызвали нарушения условия Σ , система S будет их восстанавливать независимо от причин, вызвавших это нарушение.

Системы, имеющие замкнутые контуры воздействий (прямую и обратную связь), часто встречаются в природе и широко используются в технике. Подсистему S_1 нередко называют регулятором, а S_2 — регулируемой частью.

Мы описали простейший случай, когда имеется только один замкнутый контур воздействий. В общем случае саморегулирующаяся система может иметь очень большое число замкнутых контуров воздействий, причем некоторые из них могут взаимодействовать друг с другом.

В дальнейшем изложении мы встретимся с конкретными и разнообразными примерами саморегулирующихся систем.

Абстрактная теория отношений

1. Мы будем рассматривать только такие высказывания, которые удовлетворяют закону исключенного третьего и закону противоречия. Но тогда каждое высказывание или истинно, или ложно и не может быть одновременно и истинным, и ложным. А если это так, то высказывания можно рассматривать как нечто переменное, как величины (в обобщенном смысле этого слова), которые могут принимать два значения: «истина» и «ложь».

Условимся, что символ I обозначает «истина», а символ L — «ложь».

Мы будем рассматривать не высказывания вообще, а высказывания, отнесенные к предметам. Представление о высказываниях, отнесенных к предметам, поясним сначала на конкретном примере, а затем опишем это понятие в общей форме.

Пусть N — множество натуральных чисел:

$$N = \{ 1, 2, \dots, n, \dots \},$$

а символы $\alpha(x)$, $\beta(x)$ обозначают соответственно высказывания « x есть простое число», « x есть нечетное число». О высказываниях $\alpha(x)$, $\beta(x)$ нельзя говорить, что они истинны или ложны, пока x не замещено определенным числом из множества N . Однако если в высказывании $\alpha(x)$ мы на место x поставим число 5, то оно будет

истинным, а если на место x поставим число 6, то высказывание будет ложным. Если далее в высказывании $\beta(x)$ мы на место x поставим число 8, то оно будет ложным, а если на место x поставим число 9, то высказывание будет истинным.

Пусть далее $\gamma(x, y)$ обозначает высказывание « x больше y ». Как и в рассмотренных ранее случаях, о высказывании $\gamma(x, y)$ нельзя говорить, что оно истинно или ложно, пока x и y не замещены определенными числами из множества N . Высказывание $\gamma(x, y)$ будет истинным, если на место x мы поставим число 3, а на место y — число 1, но оно будет ложным, если на место x мы поставим число 2, а на место y — число 4.

Итак, высказывания $\alpha(x)$, $\beta(x)$, $\gamma(x, y)$, относящиеся к натуральным числам, таковы, что они приобретают определенное значение, т. е. становятся истинными или ложными, лишь после того как они отнесены к определенным числам из множества N .

Обратимся теперь к обсуждению общего случая.

Пусть \mathfrak{M} — произвольное непустое множество, а x представляет собой произвольный предмет из этого множества. Пусть далее $\pi(x)$ обозначает высказывание, которое становится определенным, т. е. истинным или ложным, когда x замещено определенным (конкретным) предметом a из множества \mathfrak{M} . Поскольку в наших условиях каждое определенное высказывание представляет собой I или L , то выражение $\pi(x)$ означает, что каждому предмету из \mathfrak{M} поставлен в соответствие один из символов I или L . Иначе говоря, $\pi(x)$ представляет собой функцию, определенную на множестве \mathfrak{M} и принимающую только два значения: I или L .

Точно так же какие-либо высказывания $\rho(x, y)$, $\eta(x, y, z)$ и т. д. о двух или большем числе предметов представляют собой функции двух, трех и т. д. переменных. При этом переменные x, y, z пробегают множество \mathfrak{M} , а значениями функций могут быть только I или L .

Подобные высказывания, рассмотренные как функции одного или нескольких переменных, мы будем называть *логическими функциями*, а также *предикатами*, заданными на множестве \mathfrak{M} .

2. Предикат с одним переменным позволяет выразить *свойство* предмета; например, « x есть простое число», « x — равносторонний треугольник» и т. д.

Предикат с двумя переменными позволяет выражать отношения между предметами; например, « x больше y ».

Мы будем исходить из следующего формального определения отношения. Пусть M — множество каких угодно элементов и $\mu(x, y)$ — предикат, заданный на этом множестве, т. е. логическая функция, зависящая от двух элементов x и y из множества M . Мы будем говорить, что предикат $\mu(x, y)$ определяет отношение между двумя определенными элементами a и b множества M , если выполняется по крайней мере одно из следующих двух условий:

$$\begin{aligned}\mu(a, b) &= И, \\ \mu(b, a) &= И.\end{aligned}$$

Если же выполняются одновременно условия:

$$\begin{aligned}\mu(a, b) &= Л, \\ \mu(b, a) &= Л,\end{aligned}$$

то мы будем говорить, что предикат $\mu(x, y)$ не определяет отношения между элементами a и b множества M или что между элементами a и b не существует отношения, определяемого предикатом $\mu(x, y)$.

Отношение между элементами множества M , определяемое предикатом $\mu(x, y)$, мы будем обозначать через μ .

Отношение μ двух элементов a и b мы назовем симметричным, а сами элементы равноправными, если

$$\begin{aligned}\mu(a, b) &= И, \\ \mu(b, a) &= И.\end{aligned}$$

В тех же случаях, когда

$$\begin{aligned}\mu(a, b) &= И, \\ \mu(b, a) &= Л\end{aligned}$$

или же

$$\begin{aligned}\mu(a, b) &= Л, \\ \mu(b, a) &= И,\end{aligned}$$

мы будем говорить, что отношение μ между элементами a и b несимметрично, а сами элементы a и b неравноправны.

Условимся при несимметричном отношении двух эле-

ментов a и b называть *основным* первый (левый) элемент той из двух пар a, b и b, a , для которой функция

$$\mu = И;$$

другой же элемент этой пары назовем *подчиненным*.

Таким образом, в случае когда

$$\begin{aligned}\mu(a, b) &= И, \\ \mu(b, a) &= Л,\end{aligned}$$

основным элементом будет элемент a , а подчиненным — b , а в случае когда

$$\begin{aligned}\mu(a, b) &= Л, \\ \mu(b, a) &= И,\end{aligned}$$

основным элементом будет b , а подчиненным — a .

Введем некоторые соглашения о символах, употребляемых в дальнейшем:

1) символическая запись

$$a \overset{\mu}{|} b$$

означает: «между элементами a и b имеет место отношение μ » (безразлично симметричное или несимметричное);

2) символическая запись

$$a \overset{\mu}{\sim} b$$

означает: «между элементами a и b имеет место отношение μ , которое симметрично»;

3) символические записи

$$\begin{aligned}a &\overset{\mu}{\rightarrow} b, \\ b &\overset{\mu}{\leftarrow} a\end{aligned}$$

означают: «между элементами a и b имеет место отношение μ , которое несимметрично (неравноправно), причем a есть основной элемент пары и b — подчиненный».

В этих записях стрелка « \rightarrow » в значке « \rightarrow » или в значке « \leftarrow » направлена от основного объекта к подчиненному. В устной речи первую запись можно произносить так: «в отношении μ элемент a подчиняет элемент b », а вторую запись произносить следующим образом: «в отношении μ элемент b подчинен элементу a ».

Кроме того, в обоих случаях мы будем говорить, что «отношение между a и b направлено от a к b ». Такое словупотребление вполне уместно, поскольку, выбрав один элемент в качестве основного, а другой — в качестве подчиненного, мы тем самым отношению между a и b как бы приписываем определенное направление. Поэтому и само отношение мы будем в таких случаях называть *направленным* отношением.

Из определения отношения и смысла символических записей следует, что

- 1) $a \overset{\mu}{|} b$ равносильно $b \overset{\mu}{|} a$;
- 2) $a \overset{\mu}{\sim} b$ равносильно $b \overset{\mu}{\sim} a$;
- 3) $a \overset{\mu}{\rightarrow} b$ несовместимо с $b \overset{\mu}{\rightarrow} a$;
- 4) $a \overset{\mu}{\rightarrow} a$ невозможно;
- 5) если $a \overset{\mu}{|} b$, то или $a \overset{\mu}{\sim} b$, или $a \overset{\mu}{\rightarrow} b$, или $b \overset{\mu}{\rightarrow} a$;
- 6) $a \overset{\mu}{\sim} b$ несовместимо ни с $a \overset{\mu}{\rightarrow} b$, ни с $b \overset{\mu}{\rightarrow} a$.

3. Пусть дано произвольное множество

$$M = \{ m \}$$

и предикат $\mu(x, y)$ от двух переменных, каковыми являются предметы множества M .

Предикат $\mu(x, y)$ определяет на множестве M полную систему отношений, если для любого элемента $m' \in M$ можно указать такой другой элемент $m'' \in M$, что выполняется условие

$$m' \overset{\mu}{|} m''.$$

Далее, предикат $\mu(x, y)$ определяет на множестве M полную систему направленных отношений, если для любого элемента $m' \in M$ можно указать другой элемент $m'' \in M$, такой, что выполняется по крайней мере одно из следующих условий:

$$m' \overset{\mu}{\rightarrow} m'',$$

$$m' \overset{\mu}{\leftarrow} m''.$$

4. Одновременно с множеством M , на котором задана полная система направленных отношений, мы будем рассматривать его подмножества. Пусть

$$A = \{ a \}, \quad B = \{ b \}$$

— два таких подмножества; мы будем говорить, что подмножество A подчиняет подмножество B , и писать

$$A \triangleright B,$$

или иначе, что подмножество B подчинено подмножеству A , и писать

$$B \triangleleft A,$$

если для любого элемента $a \in A$ существует хотя бы один элемент $b' \in B$, удовлетворяющий условию

$$a \overset{\mu}{\rightarrow} b'.$$

Отрицание отношений \triangleright и \triangleleft мы будем записывать соответственно с помощью значков $\overline{\triangleright}$ и $\overline{\triangleleft}$. Таким образом, символическая запись

$$A \overline{\triangleright} B$$

означает высказывание: « A не подчиняет B », а запись

$$B \overline{\triangleleft} A$$

означает высказывание: « B не подчинено A ».

Докажем теперь несколько простых теорем о свойствах подмножеств, связанных отношениями подчиненности.

Теорема 2. Если $A \triangleright B$ и $B \subset C$, то $A \triangleright C$.

Из условия $A \triangleright B$ следует, что каков бы ни был элемент $a \in A$, найдется элемент $b' \in B$, такой, что

$$a \overset{\mu}{\rightarrow} b'.$$

Но из условий $b' \in B$ и $B \subset C$ следует, что и $b' \in C$, а тогда очевидно, что $A \triangleright C$.

Следствие. Если $A \triangleright C$, то каково бы ни было множество C , имеем $A \triangleright B \cup C$.

Теорема 3. Если $A \overline{\triangleright} B$ и $B \supset C$, то $A \overline{\triangleright} C$.

Доказывая теорему от противного, допустим, что $A \overline{\triangleright} C$; тогда для каждого элемента $a \in A$ найдется хотя бы один элемент $c' \in C$, такой, что

$$a \overset{\mu}{\rightarrow} c'.$$

Но из условия $B \supset C$ следует $c' \in B$. А этот результат означает, что $A \supset C$. Мы пришли к противоречию, и теорема доказана.

Теорема 4. Если $A \supset B$ и $A \supset C$, то $A \supset B \setminus C$.

Из условия $A \supset C$ следует, что для всякого элемента $a \in A$ найдется элемент $b' \in B$, такой, что

$$a \xrightarrow{\mu} b'.$$

Но в силу условия $A \supset C$ элемент $b' \notin C$. Отсюда следует, что $b' \in B \setminus C$, а поэтому $A \supset B \setminus C$.

Следствие. Если $A \supset B \cap C$ и $A \supset C$, то $A \supset B$.

Теорема 5. Если $A \supset B \cap C$, то $A \supset B$ и $A \supset C$.

Из условия $A \supset B \cap C$ следует, что для всякого элемента $a \in A$ найдется элемент $\beta \in B \cap C$, такой, что

$$a \xrightarrow{\mu} \beta.$$

Но по определению пересечения множеств, два включения $\beta \in B$ и $\beta \in C$ будут выполняться одновременно. Отсюда непосредственно следует, что $A \supset B$ и $A \supset C$.

5. Мы будем говорить, что полная система направленных отношений, заданная на множестве M , есть *замкнутая* система, если для каждого элемента $m' \in M$ существует другой элемент $m'' \in M$, такой, что

$$m' \xrightarrow{\mu} m''.$$

Подмножество M' множества M мы будем называть *замкнутым в себе* подмножеством, если для любого элемента $m' \in M'$ существует другой элемент $m'' \in M'$, такой, что

$$m' \xrightarrow{\mu} m''.$$

Наконец, полную систему направленных отношений, заданных на множестве M , мы будем называть *открытой* системой, если эта система не замкнута и если ни одно подмножество множества M не является замкнутым в себе подмножеством.

Элемент $m' \in M$ мы назовем *циклическим*, если суще-

ствует начинающаяся с m' конечная последовательность элементов

$$m', m_1', m_2', \dots, m_s',$$

принадлежащих множеству M , которая обладает следующими свойствами:

$$m' \xrightarrow{\mu} m_1' \xrightarrow{\mu} m_2' \xrightarrow{\mu} \dots \xrightarrow{\mu} m_s',$$

$$m' = m_s'.$$

Такую последовательность элементов естественно назвать *циклом*. Циклическим является не только первый элемент цикла, но и всякий другой элемент, входящий в его состав. Поэтому если данное множество M имеет хотя бы один циклический элемент, то оно содержит в себе цикл, и обратно: множество, содержащее цикл, имеет циклические элементы.

Теорема 6. Пусть M — конечное множество, на котором задана полная система направленных отношений; тогда отсутствие в множестве M цикла есть условие, необходимое и достаточное для того, чтобы система направленных отношений, заданная на M , была открытой.

Доказательство необходимости. Если M — множество открытое, то оно не может иметь подмножества, которое замкнуто в себе, а следовательно, M не может содержать в себе цикл, который является частным случаем замкнутого в себе подмножества.

Доказательство достаточности. Допустим, что цикла в множестве M нет. Доказывая от противного, предположим, что множество M не открытое. Если это так, то в множестве M существует (очевидно, конечное) подмножество

$$M^* = \{m_1^*, m_2^*, \dots, m_n^*\},$$

которое замкнуто в себе. Возможен частный случай, когда $M^* = M$.

Из того, что множество M^* замкнуто в себе, следует, что для любого элемента $m_k^* \in M^*$ найдется другой элемент $m_p^* \in M^*$, такой, что

$$m_k^* \xrightarrow{\mu} m_p^*.$$

Поэтому, взяв произвольный элемент $m_{i_1}^* \in M^*$, мы найдем другой элемент $m_{i_2}^* \in M^*$, удовлетворяющий условию

$$m_{i_1}^* \xrightarrow{\mu} m_{i_2}^*.$$

В свою очередь для элемента $m_{i_2}^*$ найдется третий элемент $m_{i_3}^* \in M^*$, такой, что

$$m_{i_2}^* \xrightarrow{\mu} m_{i_3}^*.$$

Повторяя подобные рассуждения $n+1$ раз (n — число элементов в множестве M^*), мы получим последовательность элементов

$$m_{i_1}^*, m_{i_2}^*, m_{i_3}^*, \dots, m_{i_n}^*, m_{i_{n+1}}^*,$$

такую, что

$$m_{i_1}^* \xrightarrow{\mu} m_{i_2}^* \xrightarrow{\mu} m_{i_3}^* \xrightarrow{\mu} \dots \xrightarrow{\mu} m_{i_n}^* \xrightarrow{\mu} m_{i_{n+1}}^*.$$

Так как число членов в этой последовательности превышает число элементов в множестве M^* , то непременно найдутся два члена последовательности:

$$m_{i_r}^* \text{ и } m_{i_q}^* \quad (r < q),$$

совпадающие между собой. Но тогда отрезок

$$m_{i_r}^*, m_{i_{r+1}}^*, \dots, m_{i_q}^*,$$

отсекаемый от первоначальной последовательности элементами $m_{i_r}^*$ и $m_{i_q}^*$, есть цикл.

Мы пришли к противоречию, и достаточность условия доказана.

6. Для естественнонаучных приложений полезна следующая теорема, которая, кроме того, имеет самостоятельное значение.

Теорема 7. *Всякое конечное множество M , на котором задана полная открытая система направленных отношений, имеет ярусную структуру, т. е. это множество можно разбить на части*

$$M_1, M_2, \dots, M_q,$$

$$\bigcup_{i=1}^q M_i = M,$$

попарно не имеющие общих элементов, и притом такие, что для всех значений $k=2, 3, \dots, q$ выполняются условия:

$$M_k \supset \bigcup_{i=1}^{k-1} M_i,$$

$$M_k \supset \bigcup_{i=k+1}^q M_i.$$

Выделим из множества M подмножество M_1 всех таких элементов, каждый из которых не имеет в M подчиненного элемента. Множество M_1 не может быть пустым. В самом деле, условие $M_1=0$ означало бы, что система отношений на множестве M есть замкнутая система, что противоречит условиям теоремы.

Затем рассмотрим множество

$$M \setminus M_1.$$

Каждый элемент множества $M \setminus M_1$ имеет в качестве подчиненного некоторый элемент множества M . Выделим из $M \setminus M_1$ подмножество M_2 всех таких элементов, каждый из которых не имеет подчиненного элемента, принадлежащего $M \setminus M_1$. Подмножество M_2 не может быть пустым. В самом деле, условие $M_2=0$ означало бы, что система отношений на множестве $M \setminus M_1$ есть замкнутая система, что противоречит условиям теоремы.

Из всего сказанного вытекает, что

$$M_2 \supset M,$$

$$M_2 \supset M \setminus M_1,$$

а тогда в силу следствия из теоремы 4 имеем

$$M_2 \supset M_1.$$

Далее рассмотрим множество

$$M \setminus (M_1 \cup M_2).$$

Каждый элемент множества $M \setminus (M_1 \cup M_2)$ имеет в качестве подчиненного некоторый элемент из множества M . Выделим из $M \setminus (M_1 \cup M_2)$ подмножество M_3 всех таких элементов, каждый из которых не имеет подчиненного элемента, принадлежащего $M \setminus (M_1 \cup M_2)$. Множество M_3 не может быть пустым. В самом деле, условие $M_3=0$ означало бы, что система отношений на множестве $M \setminus (M_1 \cup M_2)$ есть замкнутая система, что противоречит условиям теоремы.

Кроме того, из сказанного выше вытекает, что

$$M_3 \supset M, \\ M_3 \supset M \setminus (M_1 \cup M_2),$$

а тогда в силу следствия из теоремы 4 имеем

$$M_3 \supset M_1 \cup M_2.$$

Продолжая подобные рассуждения, мы получим конечную последовательность множеств:

$$M_1, M_2, \dots, M_q,$$

которые по построению таковы, что попарно не имеют общих элементов, удовлетворяют условию

$$\bigcup_{i=1}^q M_i = M \quad (24)$$

и, кроме того, для них выполняются соотношения:

$$M_k \supset \bigcup_{i=1}^{k-1} M_i, \quad (25)$$

$$M_k \supset M \setminus \left(\bigcup_{i=1}^{k-1} M_i \right). \quad (25a)$$

Из условий (24) и (25a) следует

$$M_k \supset \bigcup_{i=1}^q M_i \setminus \bigcup_{i=1}^{k-1} M_i$$

или

$$M_k \supset \bigcup_{i=k}^q M_i.$$

Но если выполняется это условие, то, по теореме 3, будет выполняться соотношение

$$M_k \supset \bigcup_{i=k+1}^q M_i. \quad (26)$$

Осуществление соотношений (24), (25) и (26) доказывает теорему.

Начала термодинамики

1. Пусть S — некоторая материальная система, на которую наряду с другими силами действует некоторая сила f . Допустим, что в результате тех или иных явлений, изменяющих состояние системы S , точка приложения силы f испытывает прямолинейное перемещение и переходит из положения A в положение B (рис. 5), причем во время этого перемещения величина

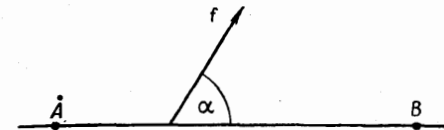


Рис. 5.

и направление силы остаются неизменными. Обозначим через s длину прямолинейного отрезка AB и через α угол между вектором силы и вектором перемещения. Тогда, по определению, величину

$$W = fs \cos \alpha$$

назовем работой силы f на пути AB .

Это определение работы можно следующим образом обобщить на случай переменной по величине

и направлению силы \vec{f} и произвольного криволинейного перемещения точки приложения этой силы. Назовем элементом работы величину

$$dW = f \cos \alpha ds,$$

где α — угол между мгновенным вектором силы и касательной к траектории в точке мгновенного приложения силы \vec{f} , ds — элемент пути (рис. 6). Тогда величину

$$W = \int_A^B f \cos \alpha ds$$

назовем работой силы f на дуге AB криволинейного пути, описанного точкой приложения этой силы.

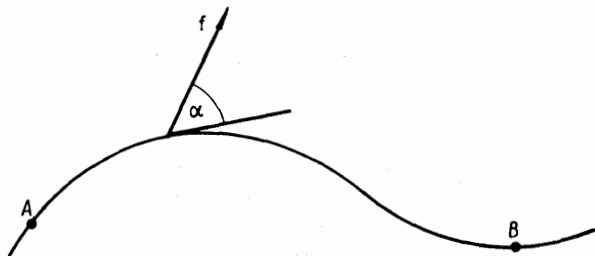


Рис. 6.

Из общеизвестного геометрического факта, что проекция суммы какого угодно числа векторов на любое направление равна сумме проекций слагаемых на это же направление, непосредственно следует, что работа равнодействующей любого числа сил, приложенных к одной и той же точке, равна сумме работ отдельных составляющих, какова бы ни была траектория, описанная точкой приложения этих сил.

Понятие работы наряду с некоторыми другими понятиями занимает в термодинамике центральное место. Особенно важное значение имеет понятие о работе, совершаемой системой над телами внешней среды.

Говоря о работе, совершаемой системой над внешними телами, мы имеем в виду сумму работ всех сил, с которыми выделенная нами система действует на внешние тела. Эту работу система совершает при определенном перемещении внешних тел, и только при суще-

ствовании подобных перемещений работа системы отлична от нуля.

Рассмотрим некоторые примеры.

Вычислим работу, совершаемую газом или жидкостью, заключенными в сосуде, который изменяет свою форму и свой объем. Сила, действующая на элемент поверхности $d\sigma$ стенки сосуда, равна $p d\sigma$ (где p — давление газа или жидкости в точке, где находится $d\sigma$). Эта сила направлена по нормали к $d\sigma$ наружу. Работа при перемещении элемента поверхности $d\sigma$ на элемент расстояния dn в направлении внешней нормали равна $p dn d\sigma$, а работа, совершенная системой, равна

$$dW = \int p dn d\sigma, \quad (27)$$

где интегрирование распространено на всю поверхность сосуда, а перемещение dn есть функция точки на этой поверхности.

Если внутри нашей системы имеет место механическое равновесие (при отсутствии поля тяжести или других внешних полей), то давление во всех ее точках одинаково, так что p можно вынести из-под знака интеграла, и мы получим

$$dW = p \int dn d\sigma.$$

Но нетрудно усмотреть, что $\int dn d\sigma$ равен изменению объема V системы. Таким образом, в этом случае имеем

$$dW = p dV. \quad (28)$$

При выводе формулы (28) мы рассматривали сосуд с газом или жидкостью и перемещения стенок этого сосуда. Нужно иметь в виду, что существование материальных стенок совсем не обязательно. Мы можем выделить в нашем газе или жидкости определенную часть и рассматривать ее как некоторую систему, а окружающую часть газа или жидкости — как внешние тела. Тогда роль стенок будет выполнять граница между этими двумя частями, и формулы (27) и (28) сохранят свою применимость.

Мы говорили о том, что работа системы отлична от нуля лишь в том случае, когда перемещаются внешние тела. Поэтому при расширении газа в пустоту работа равна нулю. Этот вывод легко получить из формул (27)

и (28): при расширении газа в пустоту давление на границе равно нулю, а следовательно, равен нулю и интеграл в правой части формулы (27).

В тех случаях, когда силы, действующие на стенку, не сводятся к нормальному давлению, например при деформации твердого тела, выражение для работы будет более сложное. Вводя нормальные и касательные напряжения $\sigma_x, \sigma_y, \sigma_z, \tau_x, \tau_y, \tau_z$ и рассматривая однородную деформацию тела объемом V , выражение для работы можем написать так:

$$dW = -V \{ \sigma_x d\varepsilon_x + \sigma_y d\varepsilon_y + \sigma_z d\varepsilon_z + \tau_x d\gamma_x + \tau_y d\gamma_y + \tau_z d\gamma_z \},$$

где $\varepsilon_x, \varepsilon_y, \varepsilon_z, \gamma_x, \gamma_y, \gamma_z$ — растяжения и сдвиги по осям координат. В этом выражении первые три члена дают работу растяжения, последние три — работу сдвигов.

2. Способность той или иной материальной системы, в том числе содержащей в своем составе живое вещество, совершать механическую работу называется энергией системы. Механическая работа — измеримая величина. Поэтому количество энергии в системе в принципе может быть измерено. Однако практически измерить полный запас энергии в системе настолько трудно, что ограничиваются только относительными измерениями. Мы не будем сейчас обсуждать этот вопрос и вернемся к нему несколько позже.

Известно, что в природе энергия встречается в разных формах: механической, тепловой, электрической, химической и т. д. Эти разные формы, или виды, энергии превращаются или переходят одна в другую. Всякое явление природы и всякое взаимодействие тел сопровождается превращениями энергии.

Система тел, которая не взаимодействует с внешними, окружающими ее телами, называется *изолированной* или *энергетически замкнутой*. Превращения энергии в такой системе обусловлены только взаимодействием ее частей и происходящими в системе явлениями; внешние тела не участвуют в этих превращениях и не оказывают на них влияния.

Раньше всего были изучены превращения механической энергии в тепловую и обратно. опыты показали, что при таких превращениях, в каких бы условиях они не происходили, для получения одной калории тепла

необходимо затратить $4,18 \cdot 10^7$ эрг механической энергии и, наоборот, при превращениях теплоты в механическую энергию одна калория превращается в $4,18 \cdot 10^7$ эрг механической энергии. Число единиц тепловой энергии, соответствующее одной единице механической энергии, называется тепловым эквивалентом механической энергии.

Таким образом, оказалось, что если в изолированной системе происходят превращения энергии, ограниченные двумя формами — механической и тепловой, то сумма механической энергии и тепловой (пересчитанной в эквивалентное количество механической) всегда остается постоянной.

Дальнейшие опыты по превращению всех видов энергии друг в друга показали, что результаты, полученные для превращений механической энергии в тепловую, можно обобщить на всю область энергетических явлений. Оказалось, что всякое превращение одного вида энергии в другой, если оно вообще имеет место, совершается в строго эквивалентных соотношениях. В любой изолированной системе всякое исчезновение одного вида энергии неизбежно связано с появлением эквивалентной суммы некоторых количеств энергий других видов. Это положение, не имеющее ни одного опытного исключения, носит название *закона сохранения энергии* или *первого закона термодинамики*.

Стоит, однако, отметить, что содержание закона сохранения энергии (так же как и закона сохранения массы) несколько изменилось в связи с возникновением теории относительности, так как имеет место следующее общее соотношение:

$$m = \frac{E}{c^2},$$

где m — масса, выраженная в граммах, E — энергия в эргах, а c — скорость света, равная $3 \cdot 10^{10}$ см/сек.

Таким образом, с теоретической точки зрения в настоящее время не следует говорить порознь о законах сохранения массы и энергии, а нужно говорить о более общем законе сохранения их суммы. Поэтому, говоря о сохранении массы, необходимо также учитывать и массы всех видов энергии, участвующих в данном явлении. Однако в обычных условиях эти добавочные

массы неизмеримо малы по сравнению с привычными для нас массами.

3. Назовем энергетически консервативной такую систему S^* , в которой изменение содержащейся в ней энергии за любой промежуток времени равно нулю. Очевидно, что система будет энергетически консервативной, либо если она энергетически изолирована от внешней среды, либо если в каждый момент времени энергия, отданная системой во внешнюю среду, компенсирована энергией, поступившей из внешней среды в систему.

Рассмотрим энергетически консервативную систему S^* и некоторую часть этой системы S , не изолированную от остальной части системы S^* , т. е. взаимодействующую с теми телами системы S^* , которые по отношению к S являются внешними. Из закона сохранения энергии вытекают определенные выводы о взаимодействии подсистемы S с остальными, внешними по отношению к ней телами системы S^* .

а. Если количество энергии, содержащейся в подсистеме S , изменится на величину ΔW , то изменение количества энергии в той части системы S^* , которая является внешней по отношению к S , будет выражаться величиной $\Delta E = -\Delta W$.

В самом деле, поскольку система S^* изолирована, то общее изменение количества содержащейся в ней энергии

$$\Delta E^* = 0,$$

но

$$\Delta E^* = \Delta W + \Delta E$$

или на основании предыдущего равенства

$$\Delta W + \Delta E = 0,$$

откуда

$$\Delta E = -\Delta W.$$

б. Пусть при каком-либо изменении состояния подсистемы S она отдала внешним по отношению к ней телам системы S^* определенное количество энергии. Если каким-либо образом подсистема S возвратится в свое первоначальное состояние, то количество энергии, которое поступило в S от тел системы S^* , внешних по отношению к S , должно равняться первоначально выделен-

ной энергии. Это вытекает из того, что в противном случае изменение количества энергии в системе S^* в целом не равнялось бы нулю и мы получили бы некоторый избыток или недостаток энергии. В этом случае при многократном переходе из одного состояния в другое мы наблюдали бы непрерывное возникновение или исчезновение энергии.

Совокупность явлений, после которых данная система возвращается к исходному состоянию, называется «круговым» или «циклическим» процессом, или для краткости просто «циклом».

Полученный нами результат можно выразить также следующим образом: *полное изменение энергии системы, описавшей круговой процесс, равно нулю, или, иначе говоря, по окончании цикла энергия системы принимает первоначальное значение.*

в. Пусть подсистема S может перейти из одного состояния в другое несколькими различными способами. Пусть происходящие при этом изменения энергии будут

$$\Delta W_1, \Delta W_2, \dots, \Delta W_n.$$

Рассмотрим некоторый вспомогательный процесс, посредством которого система S возвращается в исходное состояние, и обозначим через ΔE изменение количества энергии, происходящее при возвратном изменении системы. Тогда каждый из указанных выше переходов, объединенный с одним и тем же возвратным процессом, образует цикл; поэтому

$$\Delta W_1 + \Delta E = 0,$$

$$\Delta W_2 + \Delta E = 0,$$

$$\dots$$

$$\Delta W_n + \Delta E = 0,$$

откуда немедленно следует:

$$\Delta W_1 = \Delta W_2 = \dots = \Delta W_n.$$

Полученный результат означает, что изменение энергии системы зависит не от способа перехода, а только от начального и конечного состояния системы. Таким образом, *энергия системы есть функция от ее состояния.* Или, говоря иначе, запас энергии системы зависит только от состояния системы в данный момент, а не от ее предыдущей истории.

г. Если система совершает циклический процесс, то изменение ее энергетического запаса равно нулю; поэтому вся энергия, полученная системой от внешних тел, должна быть отдана во внешнюю среду в эквивалентном количестве. В частности, при круговом процессе внешняя механическая работа совершается за счет притекающей извне энергии.

4. До сих пор мы говорили не об абсолютном значении энергии, содержащейся в материальной системе, а только об изменении этой величины. Это обусловлено теми трудностями, с которыми связано определение абсолютного запаса энергии в любой конкретной системе. Нет способов определения всего запаса энергии в материальных телах. Нет также признаков, позволяющих выделить состояния с нулевым запасом энергии. Наконец, энергия может присутствовать в самых разнообразных формах, может быть, и в формах, которые пока нам неизвестны. Правда, из приведенной выше формулы А. Эйнштейна следует, что полный запас энергии в материальном теле равен

$$E = mc^2;$$

однако это общее соотношение совершенно не дает возможности судить о видах, в которых энергия присутствует в данной системе, и о том, как она распределена между отдельными видами. Поэтому приняты относительные способы измерения количества энергии, содержащейся в системе. Приняв какое-нибудь определенное состояние системы за исходное, условно считают, что запас энергии в этом состоянии равен нулю. Тогда очевидно, что энергетический запас системы в любом другом состоянии будет равен количеству работы, которое нужно затратить для перехода из нулевого состояния в данное.

Такое измерение запаса энергии напоминает измерение температуры в тех случаях, когда мы ее отсчитываем не от абсолютного нуля, а от нуля условного (температура таяния льда).

При условном измерении запаса энергии, как и при условном измерении температуры, численные значения могут оказаться как положительными, так и отрицательными.

Можно указать следующие примеры условного изме-

рения количества энергии. В случае измерения потенциальной энергии сил тяготения на Земле за нулевую энергию принимают энергию тела, находящегося на уровне океана. В случае двух притягивающихся или отталкивающихся тел (всемирное тяготение, электрические или магнитные силы) за нулевую энергию принимают энергию при бесконечном удалении тел. Для идеального газа за нулевую энергию можно принять энергию системы при 0°C или при абсолютном нуле.

5. Коэффициентом эффективности какой-либо системы S , служащей для преобразования одного вида энергии в определенный другой, называется отношение количества энергии, претерпевшей желательное преобразование, к количеству энергии, поступившей в систему для преобразования. В случае, например, теплового двигателя коэффициент эффективности (в термодинамике его принято называть коэффициентом полезного действия) равен отношению количества тепла, затраченного на работу, к общему количеству тепла, подводимому для этой цели, или, если выражать все в одинаковых единицах, отношению «полученной» от машины работы к «затраченному» на приведение ее в действие теплу.

Пусть E — подведенная к системе энергия, E_1 — часть подведенной энергии, преобразующаяся в желательный нам вид, E_2 — оставшая часть, превратившаяся в другие виды. Согласно закону сохранения энергии,

$$E = E_1 + E_2$$

и, следовательно,

$$E_1 \leq E,$$

а поэтому

$$\eta = \frac{E_1}{E} \leq 1,$$

т. е. коэффициент эффективности η не может быть больше единицы.

6. Закон сохранения энергии представляет собой некоторую «теорему запрета», т. е. ограничение, позволяющее из множества всех логически мыслимых энергетических процессов выделить определенную часть, к которой должен принадлежать всякий фактически возможный процесс. Более строго это утверждение можно формулировать следующим образом. Пусть \mathfrak{M} обозначает

множество всех логически мыслимых энергетических процессов и \mathfrak{M}' — подмножество таких процессов из множества \mathfrak{M} , которые подчинены закону сохранения энергии. Тогда очевидно, что всякий реально возможный процесс входит в подмножество \mathfrak{M}' . Обратное утверждение в общем случае несправедливо: в составе подмножества \mathfrak{M}' могут быть процессы фактически неосуществимые. Иначе говоря, реально возможные процессы составляют лишь некоторую часть множества \mathfrak{M}' . Что это действительно так, вытекает, например, из следующих соображений. Когда между телами с различной температурой происходит теплообмен, то первый закон термодинамики требует только того, чтобы количество тепла, отданное одним телом, равнялось количеству тепла, полученному другим. Однако этот закон ничего не говорит о том, будет ли тепло переходить от более теплого тела к более холодному или же переход будет происходить в обратном направлении. Ни одно из двух формально мыслимых направлений перехода тепла не исключается законом сохранения энергии. Между тем повседневный опыт говорит нам о том, что всегда тепло переходит от тела с более высокой температурой к телу с температурой более низкой. Одного этого факта достаточно для вывода, что фактически возможные превращения энергии составляют только часть логически возможных превращений, согласующихся с законом сохранения энергии. Следовательно, должны существовать дополнительные ограничения, которые вместе с законом сохранения энергии выделяют еще более узкое множество, к которому принадлежат фактически возможные превращения энергии.

Подобные дополнительные ограничения составляют содержание второго закона термодинамики. Существуют различные формулировки этого закона. Для наших целей достаточно будет сформулировать второй закон термодинамики как совокупность следующих двух положений, представляющих собой обобщение данных широкого опыта:

1) *если теплообмен совершается в чистом виде, т. е. без затраты каких-либо других видов энергии (например, теплопроводность), то теплота будет переходить от тела с более высокой температурой к телу с более низкой температурой;*

2) *всякая физическая система, осуществляющая в результате кругового процесса положительную механическую работу за счет тепла, притекающего от каких-либо тел, обязательно отдает часть этого тепла другим, более холодным телам.*

Таким образом, каждая система, преобразующая тепло в работу, должна иметь источник тепла (нагреватель) и сток тепла (холодильник), и, следовательно, всякий процесс превращения тепла в работу обязательно сопровождается перетеканием тепла от тел с более высокой температурой к телам с температурой более низкой. Поэтому *тепло не может полностью превращаться в работу и в любом случае некоторая доля теплоты представляет собой непревратимую энергию.*

Если через Q обозначим количество тепла, поступающее за один цикл в данную систему S от нагревателя, а через Q_1 обозначим количество тепла, отдаваемое холодильнику, то выраженная в тепловых единицах работа, выполненная за один цикл, будет, очевидно, равна $Q - Q_1$. Следовательно, коэффициент эффективности системы

$$\eta = \frac{Q - Q_1}{Q} = 1 - \frac{Q_1}{Q}$$

или же

$$\eta = 1 - \delta,$$

где

$$\delta = \frac{Q_1}{Q}$$

обозначает долю тепла, непревратимую в работу.

7. *Любой процесс, переводящий систему из состояния A в состояние B , мы будем называть «обратимым», если возможно возвратиться от состояния B к состоянию A таким образом, чтобы система прошла через все те же промежуточные состояния, как и в прямом процессе, но сменяющиеся в обратной последовательности.*

Очевидно, что обратимый процесс может быть составлен только из обратимых же процессов. Если же в какой-либо своей части процесс необратим, то и процесс в целом необратим, каковы бы ни были его остальные части.

Примерами обратимых процессов являются все чисто механические процессы, поскольку они происходят без трения, например движения планет, свободное падение в безвоздушном пространстве и т. п., а также распространение всякого рода волн, если оно происходит без поглощения и рассеяния.

Наконец, всякий процесс, протекающий бесконечно медленно, следует рассматривать как обратимый, поскольку он представляет собой смену равновесных состояний. Конечно, такой процесс является довольно далеко идущей идеализацией. Однако практически мы можем достаточно близко подойти к осуществлению обратимых процессов, и поэтому их изучение приносит реальную пользу. В самом деле, если при решении какого-либо вопроса скорость процесса для нас несущественна, а важен только конечный результат, то мы можем пользоваться представлением об обратимых процессах.

8. Обратимся теперь к исследованию коэффициентов η и δ .

Для упрощения задачи будем предполагать, что теплоемкости нагревателя и холодильника бесконечно велики, и поэтому их температуры остаются постоянными.

Теорема Карно. *Из всех преобразователей теплоты в механическую работу, работающих с одинаковыми источниками тепла и холода, наибольшим коэффициентом эффективности обладают обратимые преобразователи, причем коэффициенты их эффективности не зависят от особенностей их конструкции и равны между собой.*

Доказательство этой теоремы мы сведем к доказательству двух лемм.

Лемма I. *Два обратимых преобразователя тепла в работу, функционирующие с одинаковыми источниками тепла и холода, имеют равные коэффициенты эффективности, которые не зависят ни от устройства преобразователей, ни от природы рабочего вещества (газа, водяного пара, воды и т. п.).*

Рассматриваемые нами преобразователи обозначим через S_1 и S_2 . Пусть Q обозначает количество тепла, которое за один цикл берут эти преобразователи от нагре-

вателя. Пусть далее коэффициенты эффективности преобразователей S_1 и S_2 будут соответственно η_1 и η_2 и допустим, что

$$\eta_1 > \eta_2. \quad (29)$$

Количества тепла, отдаваемые преобразователями S_1 и S_2 холодильнику, обозначим соответственно через Q_1 и Q_2 ; тогда

$$\begin{aligned} \eta_1 &= \frac{Q - Q_1}{Q}, \\ \eta_2 &= \frac{Q - Q_2}{Q}. \end{aligned} \quad (30)$$

Из равенств (29) и (30) следует:

$$\begin{aligned} Q - Q_1 &> Q - Q_2, \\ Q_1 &< Q_2. \end{aligned}$$

Пусть преобразователь S_2 в обратном направлении (он обратим). Для этого необходим внешний источник механической энергии, который за время цикла совершал бы над S_2 работу, которая в тепловых единицах равна $Q - Q_2$.

Работая в обратном направлении, преобразователь S_2 за один цикл будет забирать из холодильника тепло в количестве Q_2 и передавать его нагревателю.

Объединим в одну систему второй преобразователь, работающий в обратном направлении, с первым преобразователем, работающим в прямом направлении. Внешняя работа, которую способен совершать преобразователь S_1 , равна $Q - Q_1$. Пусть часть этой работы, а именно $Q - Q_2$, совершается над преобразователем S_2 , функционирующим в обратном направлении. Тогда преобразователь за один цикл возьмет из холодильника количество тепла, равное Q_2 , и прибавит к нему еще $Q - Q_2$ единиц, полученных в результате превращения в тепло работы, совершенной над ним преобразователем S_1 , и всю сумму тепла, равную Q , передаст нагревателю. За это время преобразователь S_1 возьмет у нагревателя тепло в количестве Q . Часть его, а именно в количестве Q_1 , передаст в холодильник. Кроме того, преобразователь S_1 выполнит внешнюю работу; часть

ее, равную $Q - Q_2$, над преобразователем S_2 , а остальное количество, равное

$$W = (Q - Q_1) - (Q - Q_2) = Q_2 - Q_1,$$

будет затрачено на работу над внешними телами.

В итоге объединения система не будет брать тепло из нагревателя, а количество тепла, поступающего за один цикл из холодильника, будет равно

$$Q_2 - Q_1 > 0$$

и, кроме того, будет выполнена работа над внешними по отношению к объединенной системе телами, количество которой в тепловых единицах будет равным $Q_2 - Q_1$.

Мы пришли к противоречию со вторым законом термодинамики, и, следовательно, неравенство (29) не может быть верным; поэтому

$$\eta_1 \leq \eta_2. \quad (31)$$

Поменяв ролями S_1 и S_2 и повторив еще раз совершенно аналогичные рассуждения, мы докажем, что

$$\eta_1 \geq \eta_2. \quad (32)$$

Из неравенств (31) и (32) следует, что

$$\eta_1 = \eta_2,$$

и лемма доказана.

Лемма II. Если необратимый и обратимый преобразователи тепла в работу функционируют с одним и тем же источником тепла и холода, то коэффициент эффективности необратимого преобразователя не может быть больше коэффициента эффективности обратимого преобразователя.

Для доказательства этой леммы нужно дословно воспроизвести рассуждения, проведенные в первой части доказательства предыдущей леммы, взяв в качестве первого преобразователя необратимый, а в качестве второго — обратимый преобразователь.

Из лемм I и II непосредственно следует справедливость теоремы Карно.

Из теоремы Карно следует, что для всех обратимых преобразователей коэффициент

$$\delta = f(T, T_1),$$

т. е. он зависит только от температур нагревателя и холодильника. Функция $f(T, T_1)$ дает нижнюю оценку той доли тепла, которая ни при каких условиях не может быть превращена в работу, если температуры нагревателя и холодильника соответственно равны T и T_1 . Для необратимых превращений тепла в работу

$$\delta \geq f(T, T_1).$$

Иначе говоря, если преобразователь S получит за цикл количество тепла Q , а температуры нагревателя и холодильника будут T и T_1 , то количество тепла, превратимого в работу, не может быть больше

$$Q \{ 1 - f(T, T_1) \},$$

а количество тепла, непревратимого в работу, не может быть меньше

$$Qf(T, T_1).$$

Для наших целей достаточно тех сведений о коэффициенте δ , которые нами получены; они позволяют сделать вывод о принципиальной невозможности полного превращения тепла в работу и о существовании определенных пределов превращаемости тепла в работу, не зависящих от устройства преобразователей.

Однако термодинамика позволяет определить вид функции $f(T, T_1)$. Мы не будем рассматривать этот вопрос (его освещение можно найти в любом руководстве по термодинамике) и приведем только конечный результат:

$$f(T, T_1) = \frac{T_1}{T}.$$

Уточняя изложенные выше результаты, мы можем сказать, что количество тепла, превратимого в работу, не может быть больше

$$Q \left(1 - \frac{T_1}{T} \right),$$

а количество тепла, непревратимого в работу, не может быть меньше

$$Q \frac{T_1}{T}.$$

9. В заключение нам остается обсудить полученные результаты и сделать общие выводы.

Нетрудно показать, что *ограничения, полученные нами для превращения тепла в работу, должны быть распространены на превращения тепла в любой другой вид энергии.*

В самом деле, для обратного получения тепла с помощью работы, а также для совершения работы с помощью других видов энергии никакого принципиального ограничения не существует. Если же электрические или гидравлические двигатели имеют коэффициент эффективности, меньший единицы (0,8—0,97), то причина этого — недостатки конструкции, а не какие-либо особые свойства используемой энергии. В устранении же недостатков конструкции можно идти как угодно далеко. Это дает нам право распространить полученные нами ограничения на случаи превращения тепловой энергии в любой другой вид энергии. В самом деле, если бы нам удалось превратить теплоту в количестве, большем чем

$$Q\left(1 - \frac{T_1}{T}\right),$$

в какой-либо другой вид энергии, то, превращая затем эту вновь полученную энергию в механическую энергию почти сполна, а в предельном случае обратимых процессов совершенно нацело, мы в конечном итоге совершим круговой процесс, после которого вне его будет совершена работа охлаждения некоторых внешних тел, послуживших источником энергии, не сопровождаемая одновременным нагреванием других, более холодных тел; а это противоречит второму закону термодинамики.

Далее очевидно, что если

$$T = T_1,$$

т. е. если температура повсюду одинакова, то не существует кругового процесса, посредством которого теплота может быть использована для получения работы или каких-либо других видов энергии. Отсюда следует, что никакая система не может хранить превратимую энергию в виде тепла. В самом деле, в любой системе температуры сами собой выравниваются, и поэтому вся

тепловая энергия замкнутой системы рано или поздно становится непревратимой.

Кроме того, в любом реальном явлении превращения энергии различных видов друг в друга неизбежно сопровождаются превращениями части энергии в тепло. Выражаясь образно, теплота — это «принудительный ассортимент» при всяком превращении энергии в природе. Таким образом, все виды энергии постепенно превращаются в тепловую, которая перераспределяется, выравнивая разности температур, и делается в силу этого неспособной превращаться в другие виды. Первый закон термодинамики говорит о сохранении количества энергии в изолированной системе, а второй — о «вырождении», о «снижении качества» энергетического запаса в изолированной системе.

Энергетика
зеленых растений
и внешняя среда

1. В средних и северных широтах жизнедеятельность зеленых растений в очень сильной степени зависит от сезонных изменений внешней среды. В связи с периодическими вариациями притока в биосферу светового излучения Солнца и вытекающими отсюда изменениями физической среды растения изменяют свою организационную структуру и способ функционирования.

Две формы строения — активная и консервативная — являются основными организационными структурами растения; они связаны с глубокими внутренними изменениями растения, но легко отличимы также и по внешним признакам.

Активная форма строения осуществляется летом в условиях повышенного притока световой энергии и при относительно высоких температурах внешней среды. Растения в это время покрыты листвой и, кроме того, хорошо заметны основные внешние проявления жизнедеятельности — рост, цветение, плодоношение.

Консервативная форма строения осуществляется зимой в условиях ослабленного притока энергии и при относительно низких температурах среды. Растение в это время лишено листвы и нет непосредственно наблюдаемых проявлений жизнедеятельности.

Естественно назвать *активным периодом* жизнедеятельности растения то время года, когда осуществлена активная форма строения, и *консервативным периодом*, когда осуществлена консервативная форма строения. Различия между активной и консервативной формами строения настолько существенны, что невозможен непосредственный переход от одной формы к другой. Перестройка требует некоторого времени. Поэтому в жизни зеленых растений, кроме активного и консервативного периодов, следует выделять еще два периода: *весенний переходный период*, когда осуществляется перестройка консервативной формы строения в активную, и *осенний переходный период*, когда происходит перестройка активной формы строения в консервативную.

Энергетика каждого из этих периодов своеобразна и требует специального рассмотрения.

2. Рассмотрим в первую очередь энергетику активного периода. Из неорганических веществ, поступающих из внешней среды, растение синтезирует углеводы и другие органические вещества, богатые химической энергией. Источником энергии, необходимой для этого синтеза, является солнечная радиация. Поступление в растение энергии и нужных ему веществ осуществляется путем «краевых» процессов, происходящих на границе растения с физической средой. Ассимиляция световой энергии и углерода происходит в листе, т. е. на границе растения с окружающей его атмосферой, а поступление воды, соединений азота и зольных веществ осуществляется на контактах корневой системы с почвой.

Краевые процессы, происходящие в листьях и в корневой системе, функционально неразделимы; они могут происходить только одновременно. Связь между ними осуществляется посредством сложной совокупности процессов, происходящих внутри растения.

В самом деле, ассимиляция возможна только при достаточном насыщении клеток листа водой. Но при нагревании листа солнечными лучами происходит постоянное испарение воды. Эта потеря восполняется притоком воды по проводящим пучкам, густо пронизывающим ткани листа. Проводящие пучки листа через его черешок сообщаются с проводящими тканями стебля и корней, по которым и происходит непрерывная подача

из почвы воды и ряда веществ, которые наряду с углекислотой необходимы для синтеза углеводов.

Эти же проводящие пучки обеспечивают постоянный отток из листа продуктов ассимиляции, что является необходимым условием их образования. опыты показывают, что лист, отделенный от растения (и поэтому неспособный удалять из себя продукты ассимиляции), при достаточно длительном освещении переполняется продуктами ассимиляции и их образование приостанавливается.

Оттекающие из листьев вещества распределяются по всему растению; они используются молодыми стеблями и листьями, растущими и углубляющимися в почву кончиками корней, поступают в созревающие плоды и семена или же откладываются в запас в подземных вместилищах и живых тканях древесного ствола.

Перемещающиеся в растении органические вещества используются им не только как материал для построения своих органов и тканей, но и как источник энергии, необходимой для осуществления явлений жизнедеятельности. Эта энергия используется во всех жизненных процессах, в частности для роста и связанных с ростом движений, для всех эндотермических реакций при осуществлении синтеза и т. п. Она выделяется при окислении углеводов и других органических веществ. При этом химическая энергия окисления последовательно переходит в другие виды химической же энергии и лишь на конце превращений в отработанном виде в качестве теплоты рассеивается в окружающем пространстве. В этом окислительном распаде участвует поглощаемый из воздуха кислород, а углекислый газ, являющийся продуктом распада, выделяется в окружающую атмосферу взамен поглощенного кислорода.

Описанные факты позволяют сделать следующие выводы.

Лист зеленого растения нельзя рассматривать как пассивный экран, поглощающий солнечный свет и воспринимающий углекислоту. Корневую систему также нельзя рассматривать как область пассивного проникновения в растение почвенных растворов. В действительности листья и корневая система — такие части растения, в которых процессы внешней среды взаимодействуют с одновременно протекающими внутренними

процессами растения. Если, ничего не изменив во внешней среде, мы приостановим внутренние процессы в растении, то приток в него энергии и веществ из внешней среды немедленно прекратится. Только столкновение процессов внешней среды с ответными процессами внутри растения создает явления ассимиляции энергии и веществ. Встречные процессы, происходящие в растении, требуют расхода свободной энергии; поэтому жизнедеятельность растения не может происходить за счет энергии, притекающей в растение в данный момент времени, она происходит за счет энергетических ресурсов, ранее накопленных и уже содержащихся в растении.

Таким образом, во время активного периода поступления энергии в растение осуществляется в результате обязательного взаимодействия притока энергии из внешней среды с теми превращениями свободной энергии, которые происходят в самом растении, или, иначе, приток энергии в растение происходит на основе сочетания внешнего энергетического воздействия с автономными преобразованиями энергии в самом растении.

Таковы основные черты энергетики активного периода.

3. Теперь несколько замечаний о консервативном периоде.

Деревья и другие растения во время консервативного периода (т. е. в зимнее время) находятся в состоянии глубокого физиологического покоя. Однако превращения веществ полностью не прекращаются, хотя и протекают в очень слабых формах.

Во время консервативного периода растения не могут пополнять запас свободной энергии из внешней среды. Лиственные породы древесных растений лишены листьев, а устьица на иглах хвойных пород почти полностью закрыты. У двухлетних и многолетних травянистых растений надземные зеленые органы отмирают, а богатые свободной энергией органические вещества хранятся в подземных частях этих растений — корневищах, луковицах и клубнях.

Однолетние растения, за исключением озимых, погибают по окончании времени, благоприятного для активного периода. Однако их гибель не препятствует сохранению вида; вид сохраняется благодаря семенам и

спорам. В этих случаях существование организма в виде семени или споры следует рассматривать как консервативную форму существования. Интересное явление, состоящее в том, что у многих растений для зимовки образуются особые споры, сильно отличающиеся от тех, которые образуются летом для размножения, дает основание для такой точки зрения.

Значение консервативного периода для растений очень велико. Существование такого периода позволяет почти полностью устранить расходование растением энергии в ту часть года, когда ее нельзя пополнить из внешних источников.

4. Рассмотрение переходных периодов дает много интересных фактов, относящихся к энергетике растений.

Все весенние процессы, происходящие в растениях до распускания листьев — органов поглощения энергии, протекают, очевидно, *автономно*, без притока энергии из внешней среды, только за счет внутреннего запаса свободной энергии. Это позволяет многим растениям развиваться весной очень быстро.

Процессы, происходящие в растениях весной, прежде всего связаны с многочисленными превращениями и перемещениями веществ. Запасы органических веществ, отложенные на зиму в защищенных от холода местах (стволах, корнях или других подземных органах), из нерастворимых соединений превращаются в растворимые (например, крахмал превращается в сахар) и переносятся восходящим током к месту образования новых тканей и органов, где они испытывают дальнейшие многочисленные превращения. Все эти перемещения и превращения веществ сопровождаются расходом свободной энергии.

Кроме того, весной у многих древесных растений цветы образуются раньше листьев. Ольха и орешник расцветают приблизительно в одно время с мать-и-мачехой — самыми ранними травянистыми растениями, когда ни на этих растениях, ни на деревьях нет листьев. Вскоре после схода снежного покрова, тоже опережая листья, появляются сережки на ивах и осинах. На ветках вязов и ильмов появляются крошечные букетики мелких буреньких цветочков, которые очень заметны только потому, что на деревьях к этому времени нет еще ни одного листочка.

Ранние весенние цветы, появляющиеся до развития молодой листвы, очевидно, не могут возникнуть за счет энергии внешней среды, поглощаемой листьями, — их еще нет. Более того, сами листья, до того как они станут способными поглощать световую энергию Солнца, должны развиваться за счет внутреннего запаса энергии в растении.

Нам остается сделать несколько замечаний о переходе от активного периода к консервативному, т. е. об осенних изменениях зеленого растения. В этом случае происходит также некомпенсированный расход превратимых видов энергии. Осенью в условиях хотя и уменьшенной, но все же достаточной для вегетации освещенности растение ослабляет фотосинтез, а затем прекращает его совсем. Одновременно в нем возникают автономные превращения значительных количеств энергии, направленные на подготовку растения к зимнему периоду. Происходит разрушение хлорофилла. Многие органические вещества удаляются из листьев во внутренние части растения и откладываются в запас. Белковые вещества, предварительно распавшись на более простые растворимые вещества (аминокислоты), выносятся из клеток листа. Кроме того, из листьев уходят крахмал, сахар, жиры (масла) и некоторые другие вещества. Все это сопровождается расходом превратимой энергии. Наконец, вместе с опадающими листьями растения теряют оставшиеся в них органические вещества и содержащуюся в этих веществах энергию. Этим путем происходит непосредственная потеря некоторого количества ранее накопленной энергии.

Рассмотрение переходных периодов неизбежно приводит нас к следующему выводу: *превращения энергии, происходящие в переходные периоды, автономны, они не сопровождаются энергетическим воздействием внешней среды, осуществляются без притока свободной энергии из среды в растение.*

5. Наконец, последнее замечание.

Мы видели, что поступление энергии из внешней среды в растение требует от растения активного функционирования, сопровождаемого расходом внутреннего запаса свободной энергии. Следовательно, растение будет жизнеспособным и, в частности, способным приобретать энергию из внешней среды только при

условии, что оно уже располагает надлежащим запасом свободной энергии. Кроме того, организационные перестройки растения, происходящие в переходные периоды, не сопровождаются поглощением внешней энергии и, следовательно, возможны только в том случае, если растение располагает запасом энергии, необходимым для их осуществления.

Из всего сказанного вытекает, что *только при достаточно высоком запасе свободной энергии возможно устойчивое существование растения; потеря или чрезмерная убыль этого запаса исключает возможность его восстановления и поэтому необратима.*

Г Л А В А 7

Приспособительные реакции растений на предвестники и сигналы геофизической среды

1. Описанные нами периоды сезонного развития растений осуществляются в определенном порядке и тесно связаны с состояниями геофизической среды.

В конце зимы еще до схода снежного покрова начинается организационная перестройка зеленого растения, в результате которой консервативная форма строения сменяется активной. Эта перестройка происходит в строгом согласии со сроками сезонных изменений геофизической среды. Никто не удивляется, что при позднем наступлении тепла задерживается весеннее развитие растений и что при ранней весне картина будет обратной. Но именно в этих явлениях, которые кажутся нам столь обычными, проявляются глубокие свойства растений.

В самом деле, мы знаем, что весенняя перестройка растений происходит без притока в него из внешней среды веществ и энергии и осуществляется за счет свободной энергии, запасенной в его биомассе. Поэтому ни момент начала перестройки, ни срок ее окончания не могут определяться притоком энергии или поступлением веществ из внешней среды в растение. Единственная возможность объяснить согласие сроков весенней

перестройки растений со сроками сезонных изменений геофизической среды — предположить, что во внешней среде существуют такие факторы, которые влияют на растения не как источники ресурсов, а как предвестники или сигналы, отвечая на которые растения осуществляют весеннюю перестройку в надлежащие сроки.

Несколько иной будет осенняя картина, когда активная форма строения сменяется консервативной. Мы знаем, что в начале осени как бы «по инициативе растения» в условиях еще вполне достаточного для вегетации притока солнечного излучения происходит остановка фотосинтеза и возникает энергетическая изоляция растения от внешней среды. И в то же время за счет внутренних запасов свободной энергии начинается осенняя перестройка растения — переход от активной формы строения к консервативной. Очевидно, что такое сочетание процессов не может быть результатом энергетического воздействия и, подобно весенним явлениям, может возникать только в результате сигнального воздействия среды на растение.

Нам остается рассмотреть отношения между растением и средой в период осуществления активной формы строения. Активный период, как и всякий другой, не представляет собой какого-то однородного состояния растения. Каждый период — направленный процесс, в свою очередь состоящий из отдельных частных и закономерно чередующихся фаз. Но активный период, когда в растении происходят самые важные жизненные процессы, более сложен, чем остальные. Например, для злаковых растений активный период можно разбить на такие фазы: 1) всходы — выход в трубку, 2) выход в трубку — цветение, 3) цветение — колошение и 4) колошение — спелость, а для хлопчатника этот же период можно разбить следующим образом: 1) всходы — появление листьев, 2) появление листьев — бутонизация, 3) бутонизация — цветение и 4) цветение — созревание.

Во время осуществления активного периода энергетические взаимодействия растения и физической среды очень интенсивны. Естественно, возникает вопрос, каким образом во время активного периода происходит смена одной фазы другой. Является ли такая смена результатом поступления в растение энергии и веществ из внешней среды или же, как это было в случае пере-

ходных периодов, она осуществляется в результате реакции растения на сигнальные явления во внешней среде?

Ответить на поставленный вопрос позволяет следующая закономерность, неоднократно привлекавшая к себе внимание биологов: *биомасса растений одного и того же вида может сильно различаться, однако все фазы активного периода проходят при этом одновременно.*

Так, например, сравнивая растения ржи и пшеницы, выросшие из семян, случайно упавших на полевую дорогу, с растениями, выросшими рядом на культурном поле, обнаружим следующее. Биомасса растений, выросших на дороге, будет невелика, их высота всего 10—15 см, а в их бедном колосе будет только несколько семян. На культурном поле биомасса растений будет значительно большей; их высота достигает 200 см, а в их колосе 60—80 семян. Развитие растений, несмотря на такое различие в биомассе, происходит с одинаковой скоростью и завершается одновременно.

В экспериментальных условиях нетрудно получить растения, которые созревают одновременно, т. е. все фазы онтогенетического развития проходят за один и тот же промежуток времени, и биомасса которых в то же время различается в сотни раз.

Описанные явления наблюдаются не только у культурных растений или у растений в опытных условиях, но также и в природной обстановке, среди растений дикой флоры. Их всего легче заметить в тех случаях, когда территория, на которой произрастают растения, характеризуется большими градиентами (резкими пространственными изменениями) экологических условий.

Свободное сочетание роста биомассы с чередованием фаз во время активного периода говорит о том, что эти явления зависят от разных факторов геофизической среды и указывают на сигнальный характер явлений, влияющих на сроки наступления отдельных фаз.

Мы приходим, таким образом, к выводу, что *согласие сроков наступления периодов и фаз развития растений с ходом сезонных явлений в геофизической среде (который в разные годы бывает разным), независимость этих сроков от нарастания биомассы растения и количества накопленной им энергии доказывают существование*

таких внешних факторов, которые влияют на растения не как источники ресурсов, а как предвестники или сигналы, отвечая на которые растения переходят от одного периода к другому, а в пределах периода — из одной фазы в другую.

2. Общий характер и своеобразие энергетических отношений растений с внешней средой и независимость временного чередования фаз развития от нарастания биомассы убеждают нас в существовании таких явлений, которые воздействуют на растения как предвестники и сигналы внешней среды. Мы можем, однако, существенно дополнить этот вывод и указать конкретные примеры реагирования растений на сигналы.

Прежде всего рассмотрим с этой точки зрения ответы растений на сезонные изменения температуры внешней среды.

Начнем с изложения результатов простых и очень доступных опытов. В октябре или ноябре до наступления морозов срежем ветви некоторых деревьев, например березы, ольхи, орешника, ивы, тополя, липы или клена, и поставим их в сосуд с водой в теплом помещении. Разовьются ли почки в условиях такого опыта? Осуществляя опыт, мы убедимся, что его результат будет отрицательным: ветки или не распустятся и через некоторое время засохнут, или же распустятся через несколько недель, а то и месяцев. Если же опыт осуществить несколько позже, после заметного числа морозных дней, результат будет более благоприятный. А в конце зимы (в феврале или марте) опыт проходит успешно — через несколько дней на ветках распускаются молодые листочки.

Многие растения при наступлении теплого времени года способны к нормальной вегетации только в том случае, если предварительно они испытали достаточно продолжительное воздействие низких температур. В противном случае нормальное развитие растений исключено. Подобные растения обычно называются *озимыми*, а совокупность изменений (механизм которых пока не ясен), происходящих в растении при низких температурах, называется *яровизацией*.

Озимые злаки, высеянные в поле с осени, в естественных условиях подвергаются необходимому для них воздействию пониженных температур, и с наступлением

тепла их развитие протекает нормально и завершается созреванием.

Озимые злаки, высеянные весной, все лето «идут в траву» и не дают колосьев. Как показали экспериментальные исследования, это происходит потому, что растения не получили необходимой для перехода к плодоношению дозы холода. Выяснилось, что озимым злакам необходима пониженная температура в течение не менее 30—60 дней (в зависимости от сорта), которая должна быть ниже $+10^{\circ}\text{C}$, лучше если она будет от 0 до $+2^{\circ}\text{C}$.

Большинство растений рано заканчивает вегетацию и задолго до наступления неблагоприятных условий сбрасывает листву и закладывает новые почки. Если осень затяжная, то после перехода растений в состояние физиологического покоя может наступить и нередко наступает позднее осеннее тепло. Однако растение «отличает» позднее осеннее потепление от весеннего начала теплого периода года, предшествующего наступлению лета. Основной признак заключается в том, что теплоте периода весной (в отличие от осенних потеплений) *непосредственно* предшествует период низких зимних температур. Следовательно, наступление периода низких температур есть сигнал, позволяющий отличить наступление весеннего теплого периода от позднего осеннего потепления. Таким образом, событие, заключающееся в существовании достаточно длительного времени с низкими температурами, несет информацию о том, что наступившее потепление будет весенним потеплением, а не поздним осенним возвратом тепла. Многие растения адаптированы к этому сигналу. Такая адаптация предохраняет растения от преждевременной вегетации.

Как ни важна реакция растений на низкие температуры, все же основное значение имеет связь поведения растений с достаточно высокими температурами, возникающими при наступлении периода года, благоприятного для их вегетации.

Этот вопрос с давних пор привлекал внимание ученых и наблюдателей природы, искавших рациональные признаки для времени начала тех или иных сельскохозяйственных работ. Кроме того, фенологи искали закономерности, управляющие календарными сроками распускания листвы на древесных растениях и сроками их

зацветания. Хотя первоначально исследования носили частный характер, однако полученные при этом результаты получили общее значение и привели к открытию важного эмпирического обобщения, которое мы будем называть *принципом эффективных температур*.

Таблица 2
Начало цветения бородавчатой березы в 1937 г.

Наименование пункта	Дата начала цветения	Сумма эффективных температур, °С	Количество дней с температурой выше 5°С	Дата накопления суммы эффективных температур 70°	Отклонение фактических дат от вычисленных
Воронеж	24 IV	73	18	24 IV	0
Обоянь, Курская обл. .	24 IV	70	19	24 IV	0
Елатьма, Рязанская обл.	24 IV	68	15	24 IV	0
Углич, Костромская обл.	24 IV	65	14	25 IV	+1
Москва	25 IV	71	16	25 IV	0
Макарьев, Костромская обл.	25 IV	70	15	25 IV	0
Уральск, Западный Казахстан	27 IV	65	13	28 IV	+1
Стародуб, Брянская обл.	28 IV	73	16	28 IV	0
Новгород	28 IV	71	19	28 IV	0
Нолинск, Кировская обл.	28 IV	72	18	28 IV	0
Батищево, Смоленская обл.	29 IV	66	16	30 IV	+1
Мраково, Башкирская АССР	3 V	71	16	3 V	0
Чишмы, Башкирская АССР	9 V	73	23	9 V	0
Глазов, Удмуртская АССР	18 V	67	25	19 V	0
Яренск, Архангельская обл.	20 V	70	19	20 V	0

Принцип эффективных температур заключается в том, что распускание листьев, зацветание и некоторые другие весенние фазы развития растений наступают при

определенном значении интеграла от эффективной температуры (см. главу 2):

$$\Sigma(t) = \int_{t_0}^t \theta(t) dt.$$

Однако необходимо иметь в виду, что одноименные фазы у растений разных видов наступают при разных значениях интеграла от эффективной температуры.

Многолетними наблюдениями установлено, что распускание листьев у березы бородавчатой (что соответствует хорошо заметной «зеленой дымке») происходит в момент, когда сумма эффективных температур достигает 55—60°С.

Особенно много внимания наблюдатели фенологиче-ских явлений уделяли срокам зацветания различных растений. Найдено, что значение суммы эффективных температур, необходимое для зацветания березы бородавчатой, равно 70°, для сирени лиловой — 206°, для акации белой — 374°, для красной вербы — 16°, для ивы-бредины — 32°, вяза раскидистого — 47°, черемухи — 141°, желтой акации — 197°, дуба — 210° и рябины — 235°.

Из табл. 2, 3 и 4, заимствованных нами у А. А. Шиголева и А. П. Шиманюка (1949, стр. 15 и 16), видно, насколько точно выполняется принцип эффективных температур для явлений зацветания березы бородавчатой, лиловой сирени и белой акации.

Таблица 3
Начало цветения лиловой сирени в 1937 г.

Наименование пункта	Дата начала цветения	Сумма положительных температур, °С	Сумма эффективных температур, °С	Число дней с температурой выше 0°С	Число дней с температурой выше 5°С
Красный Кут, Саратовская обл.	17 V	401	207	46	32
Белогорка, Ленинградская обл.	22 V	437	209	51	38
Херсон	29 IV	464	204	55	47
Краснодар	22 IV	520	204	75	48

Таблица 4

Начало цветения белой акации в 1937 г.

Метеорологическая станция	Дата начала цветения	Сумма эффективных температур, °С	Количество дней с температурой $\geq 5^{\circ}\text{C}$	Дата накопления суммы эффективной температуры 374°C	Отклонение фактических дат от вычисленных
Белореченская . . .	5 V	365	62	6 V	-1
Херсонская . . .	15 V	384	63	15 V	0
Ленинская . . .	17 V	384	74	17 V	0
Долгинцево . . .	18 V	374	57	18 V	0
Мелитополь . . .	18 V	363	54	19 V	-1
Ясиноватая . . .	19 V	361	51	20 V	-1
Ворошиловград ¹ .	19 V	364	49	20 V	-1
Тарасовка . . .	20 V	369	44	21 V	-1
Изюм	20 V	381	50	20 V	0
Мигея	20 V	386	61	20 V	0
Синельниково . . .	20 V	364	54	21 V	-1
Мариуполь	21 V	370	49	22 V	-1
Краснодар	21 V	374	53	21 V	0
Умань	22 V	370	52	23 V	-1
Шелковская	22 V	381	63	22 V	0
Буденновск ²	23 V	375	52	23 V	0
Полтава	23 V	390	52	22 V	+1
Житомир	24 V	389	54	23 V	+1
Конотоп	24 V	367	48	25 V	-1
Павловск	24 V	370	50	25 V	-1
Буйнакск	25 V	366	54	25 V	-1
Щорс	25 V	383	47	25 V	0
Средняя		374			
Максимальная . . .		390			
Минимальная . . .		361			

¹ Ныне Луганск.
² Ныне Прикумск.

Оправдывается ли принцип эффективных температур в отношении весенних фаз развития других древесных растений и кустарников? Исследования А. А. Шиголева позволяют ответить на этот вопрос. В 1934 г. 29 апреля, в день массового зацветания березы бородавчатой, А. А. Шиголев фотографически зафиксировал фазы развития 25 видов древесных и кустарниковых растений, а 9 мая, в день зацветания черемухи, — фазы развития 18 видов. В последующие годы он наблюдал фазы развития этих же видов растений в тот же самый фенологический момент, т. е. в дни зацветания березы и черемухи. «Фотографирование тех же объектов, — пишет А. А. Шиголев, — в тот же фенологический момент в некоторые другие годы и последующие наблюдения в природе показали, что ко времени цветения березы остальные виды древесных растений находятся в одних и тех же этапах развития: сирень (*Syringa vulgaris* L.), рябина (*Sorbus aucuparia* L.), серая ольха, орешник, американский клен, красная верба, ломкая ива (*Salix fragilis* L.) в начале облиствения, тополь душистый и осокорь (*Populus suaveolens* Fisch, *P. nigra* L.), американский клен (*Acer negundo* L.) в начале цветения и т. д. Соответствующая синхронность обнаружена и в развитии растений, зафиксированных в день зацветания черемухи и на более ранних этапах развития. Эта закономерность в значительной степени облегчает фенологическое изучение древесных растений. Проводя в течение нескольких лет (двух-трех) детальные фенологические наблюдения и сделав фотографические снимки изучаемых растений в различные этапы их развития (или составив комплексный гербарий), можно по ограниченному числу явлений судить о многих других. Следует, однако, заметить, что указанная закономерность сохраняется лишь там, где все древесные растения заканчивают период органического покоя до наступления теплого периода года. Там же, где к этому времени период органического покоя заканчивают не все виды древесных растений, возможны нарушения нормальной последовательности в их развитии. В период между цветением березы, которая распускает листья обычно за день до этого, и зацветанием черемухи разворачиваются листья у всех наших деревьев и кустарников: у тополя, осины, груши, яблони, желтой акации, ясеня

американского, клена остролистого, липы мелколистной (*Tilia cordata* Mill.), дуба, вишни и др. В начале этого периода зацветают ломкая ива и остролистый клен, а в конце — американский ясень, бобовник (*Amugdaluс paпа* L.), уссурийская груша и крыжовник. С зацветанием черемухи наступает основной период цветения плодовых культур. Одновременно или вскоре после нее зацветают некоторые сорта груши, слива, вишня, черешня, терн, крыжовник, красная и черная смородина, а из дикорастущих растений — ирга, красная бузина и ель. Через 5—6 дней после черемухи зацветает желтая акация и почти одновременно с ней (обычно накануне) большинство сортов яблони, затем дуб (*Guercus robur* L.) и калина-гордовиня (*Viburnum Lantana* L.). Спустя 2—3 дня после акации начинается цветение липовой сирени, конского каштана, обыкновенной жимолости (*Lonicera xylosteum* L.) и вязолистной сирени, созревают и начинают рассеиваться семена ивы-бредины и осины. Вскоре вслед за сиренью зацветает сосна, рябина, бородавчатый бересклет, затем боярышник, татарская жимолость (*Lonicera Tatarica* L.), барбарис (*Barberis vulgaris* L.), крушина ломкая (*Rhamnus frangula* L.), заканчивается цветение большинства сортов яблони и начинают рассеиваться плоды вяза. Период от зацветания сирени до отцветания яблони длится около недели. На этом заканчивается весенний период» (Шиголев и Шиманюк, 1949, стр. 30—35).

Принцип эффективных температур имеет довольно длительную историю. Еще в 30-х годах XVIII в. Реомюр предложил суммировать температуры и сопоставлять их суммы с ходом развития растений. В середине века некоторые ученые пришли к выводу, что отсчет при суммировании температур надо производить не от 0°, а от более высокого уровня, соответствующего началу вегетативного развития растений. Еще в 1855 г. на этом настаивал Декандоль. Математическая формула, выражающая принцип эффективных температур, была предложена Бобине в 1851 г. Хотя Бобине не располагал данными фенологических наблюдений и предложил свою формулу на основании высказанных в его время гипотез, однако его формула выдержала опытную проверку и сохранилась до сих пор.

Несмотря на длительную историю принципа эффек-

тивных температур, его проверка (до самого последнего времени) осуществлялась на древесной и кустарниковой растительности и охватывала только весенние фазы их развития. Оставалось неясным, в какой мере этот принцип справедлив для других фаз, а если справедлив, то будет ли начальный уровень отсчета сохранять одно и то же значение для всех фаз или же для различных фаз он будет иметь разное значение. Наконец, оставалась неясной применимость принципа эффективных температур к травянистым растениям.

Многие биологи считали, что применимость принципа эффективных температур очень ограничена. Большинство же из тех, которые не придерживались этой точки зрения, считали, что для каждой фазы развития и каждого типа растений существует свой начальный уровень отсчета эффективной температуры.

Выяснению всех этих вопросов были посвящены многолетние исследования А. А. Шиголева в Центральном институте прогнозов. В 1957 г. он опубликовал некоторые выводы, имеющие существенное значение. Мы позволим себе привести довольно обширную выдержку из его работы: «... имевшее широкое распространение положение, что для каждой фазы развития и для каждого сорта растения существуют свои нижние пределы эффективной температуры, создавало очень большие трудности в нахождении агрометеорологических показателей для расчетов продолжительности межфазных периодов, без чего предвычисление сроков наступления фаз развития растений было невозможно.

Проведенные в начале тридцатых годов в Центральном бюро погоды исследования показали, что исчисленные на даты зацветания ряда листопадных пород (в том числе и плодовых культур) суммы эффективных средних суточных температур¹ (при $B=5^\circ$) сохраняют большое постоянство как в пределах одного пункта за различные годы, так и в широком географическом разрезе. Это дало основание сделать вывод, что многие древесные растения, свойственные умеренному климату, имеют один и тот же нижний предел эффективной температуры для развития. Таким образом, приведенное выше

¹ Здесь B — начальный уровень отсчета эффективных температур. — Г. Х.

положение о наличии разных нижних пределов температуры у разных растений было взято под сомнение. Вместе с тем первые результаты исследований в указанном направлении дали возможность производить расчеты сроков наступления фазы цветения плодовых культур, чем было положено начало составлению фенологических прогнозов, основанных на связи темпов прохождения этими растениями фаз развития с температурой. Кроме того, полученные показатели позволили производить вычисления средних многолетних сроков наступления фазы цветения ряда древесных пород и анализировать ход весеннего вегетационного сезона.

Дальнейшие исследования, большинство которых проведено в стенах нашего Института, привели к окончательному убеждению, что укоренившееся представление о связи скорости прохождения фаз развития с температурой в существенной своей части является ошибочным. Изучение темпов развития озимой ржи (1941 г.), озимой и яровой пшеницы (1951 г.), овса, ячменя и льна (1954 г.) и некоторых других растений (1955 г.) показало, что у всех перечисленных растений нижний предел эффективной температуры одинаков на всем протяжении их развития и близок к 5°.

Результаты исследований, проведенных за истекший период времени в Институте, дали возможность сделать широкое теоретическое обобщение. Накопленные многочисленные факты неизбежно приводили к этому обобщению. Оно состоит в следующем: растения (по всей вероятности большинство видов), биологические особенности которых складывались в течение всего их существования в условиях умеренного климата с присутствием ему холодными и теплыми периодами года, имеют одинаковый нижний предел эффективной температуры для развития.

В природе имеются многочисленные доказательства правильности этого положения. Растения умеренного климата, приспособившиеся к существованию в условиях холодного периода года, когда непрерывная вегетация их исключается, обнаруживают синхронность развития. Постоянная последовательность в наступлении фаз развития различных видов древесных растений, ежегодная одновременность зацветания ряда видов, одинаковый ход развития культурных полевых растений

и сорняков, одинаковая продолжительность вегетации у разных сортов мягкой яровой пшеницы и ряда сортов озимой пшеницы при одновременном переходе их к репродукции, одновременность наступления фазы колошения у многих сортов яровой пшеницы и ячменя при одновременном посеве в одинаковых условиях и т. п.— все это является доказательством синхронности развития. Последнее может быть только в том случае, когда разные растения имеют одинаковую реакцию на ведущие факторы окружающей среды, в том числе и на термический фактор. Растения, начинающие развиваться от разных уровней температуры, не могут развиваться синхронно.

Таким образом, реальная связь темпов развития растений с температурой оказалась значительно проще, чем это представлялось раньше» (Шиголев, 1957, стр. 76 и 77).

3. Существуют интересные и важные факты, говорящие о том, что у многих видов растений имеются сигнальные ответы на световые условия во внешней среде.

В 1920 г. Гарнером и Аллардом впервые были поставлены опыты, доказавшие, что растения способны реагировать на изменение длины дня (на изменение соотношения между темным и светлым периодами суток).

В этих опытах изменение длины дня достигалось тем, что растения помещались в темном помещении в ранние вечерние часы или покрывались непрозрачными ящиками в первые утренние часы, увеличение длины дня осуществлялось с помощью искусственного освещения растений.

Реакция растений на изменение длины дня оказалась неодинаковой.

Развитие некоторых растений при увеличении длины дня ускорялось; их зацветание наступало раньше. При уменьшении длины дня их развитие замедлялось. К числу таких растений принадлежат пшеница, овес и другие хлебные злаки. Подобные растения получили условное наименование *растений длинного дня*. Наибольшей скорости развития они достигают при круглосуточном непрерывном освещении.

Наоборот, развитие других растений ускорялось при уменьшении и замедлялось при увеличении длины дня. Такими растениями оказались многие сорта табака,

сои, хлопчатника, астр и др., а из злаковых — просо, сорго и рис. Они получили название *растений короткого дня*.

Рассматриваемое явление в целом, т. е. способность растений реагировать на изменение соотношения между продолжительностью дня и ночи, обычно называют *фотопериодизмом*.

Такова в кратком изложении внешняя сторона явления фотопериодизма. Однако каково существо этих явлений? Ответ на этот вопрос состоит в выборе одной из следующих двух гипотез:

1) фотопериодическая реакция растения не связана с различием количеств энергии, получаемых растениями при разной длине дня; она представляет собой ответ растения на внешний сигнал — длину дня;

2) фотопериодическая реакция растения есть результат непосредственного энергетического воздействия среды на растение, т. е. она обусловлена тем, что при разной длине дня растение получает разное количество энергии.

Рассмотрим некоторые конкретные факты из физиологии растений, которые говорят о том, что фотопериодические свойства некоторых растений хорошо согласуются с первой гипотезой. Однако при этом необходимо иметь в виду, что эта гипотеза имеет смысл только для растений средних и северных широт. В самом деле, способность растений реагировать на длину дня как на сигнал есть приспособительное свойство. Оно могло выработаться только у растений тех широт, на которых длина дня изменяется на протяжении года в достаточно широких пределах и поэтому может быть сигналом. В южных широтах, где длина дня изменяется в небольших пределах, она не может быть геофизическим сигналом.

Рассмотрим растение средних и северных широт, которое в природных условиях зацветает только весной или в начале лета. Если первая гипотеза верна, то для такого растения возрастание длины дня должно быть сигналом для подготовки к цветению. Следовательно, искусственное уменьшение длины дня (в опытных условиях) должно задерживать время зацветания этого растения. Наоборот, если данное растение в природных условиях зацветает в конце лета или осенью, то,

согласно этой гипотезе, для него сигналом подготовки к цветению будет уменьшение длины дня. Поэтому искусственное увеличение длины дня должно ускорять время зацветания такого растения.

Оказывается, что для многих растений такие факты имеют место. Один из интересных примеров подобного растения — перилла. В природных условиях она зацветает в августе. В лабораторных условиях наблюдались следующие явления: «В опытах Любименко (1933—1935), Ботвиновского (1934), Чайлахяна (1937) и др. вегетирующие растения периллы начинали цвести при их перестановке с длинного дня на короткий, но после перестановки растений на длинный день цветки на побегах вновь сменялись на листья, а после вторичной перестановки на короткий день на побегах вновь появлялись цветки» (Чайлахян, 1958, стр. 24).

Кроме того, с первой гипотезой хорошо согласуются факты, относящиеся к энергетике фотопериодизма, о которой Н. А. Максимов пишет следующее: «Природа фотопериодического воздействия остается еще пока недостаточно выясненной. Несомненно, что оно не связано непосредственно с процессом фотосинтеза; на это указывает тот факт, что для осуществления фотопериодического действия достаточно очень слабого света (всего 5—10 люксов), при котором фотосинтез далеко отстает от дыхания.

Кроме того, для растений короткого дня важно не просто соотношение между числом светлых и темных часов, но исключение света в течение достаточно длинного периода непрерывной темноты. Если прервать этот период хотя бы кратковременным освещением, всего минут на 10—15, то растения уже не зацветут. Отсюда можно сделать вывод, что у них процесс подготовки к зацветанию происходит именно в темноте и задерживается на свету. Растения же длинного дня не нуждаются в темном периоде суток, так как у них процесс подготовки к зацветанию идет на свету. Они поэтому могут цвести и на непрерывном круглосуточном освещении» (Максимов, 1948, стр. 427).

Очень интересна способность древесных растений реагировать на изменение соотношения между продолжительностью дня и ночи, особенно в осенний период своего развития. «Переход древесных пород в покоящееся

состояние, совершающийся обычно осенью, сопровождается сбрасыванием листьев, а иногда и целых листовых веток, но большей частью укороченных побегов. Это сбрасывание представляет собой нормальный физиологический процесс и обусловливается образованием особой вторичной меристемы, так называемого *отделительного слоя*, перерезывающего весь черешок поперек. Клетки этого слоя затем округляются и отклеиваются друг от друга, и лист продолжает держаться только на сосудисто-волокнистом пучке, который в конце концов тоже разрывается, и тогда лист падает на землю. Причины образования при листопаде отделительного слоя еще не выяснены. Во всяком случае, мы имеем здесь дело вовсе не с прямым действием мороза, так как наши деревья сбрасывают свои листья осенью даже и при культуре их в комнате или в теплых оранжереях. Как показали наблюдения ряда ученых, здесь очень большое значение имеет продолжительность периода дневного освещения, быстро уменьшающегося к осени. Искусственно укорачивая летний день и удлиняя ночь путем закрывания растений фанерными плотными ящиками или перенесения их в темный сарай на часть вечерних и утренних часов, можно вызвать очень ранний листопад у многих древесных пород. Эти наблюдения были значительно расширены и углублены Б. С. Мошковым (1930), который показал, что не только листопад, но и все процессы так называемого осеннего созревания побегов, именно остановка роста и переход верхушечной почки в состояние покоя, развитие на поверхности ветвей слоя пробки, накопление в коре и древесине запасных веществ и т. п., в очень большой степени регулируются соотношением между продолжительностью дня и ночи; изменяя это соотношение, мы получаем возможность в очень широких пределах управлять временем перехода древесных пород в состояние зимнего покоя» (Н. А. Максимов, 1948, стр. 370 и 371).

Эти мысли хорошо дополняет следующее описание опытов Мошкова: «Мошков поместил осенью древесные растения — иву, белую акацию, черную смородину, находившиеся в открытом грунте под Ленинградом, в условия непрерывного освещения. В результате листопада не наступило; опали листья только вследствие повреждения их морозом. При воздействии темнотой

на фоне достаточно высокой температуры воздуха (15—25°С) те же древесные виды сбрасывали листья в течение 15—30 дней. Вечнозеленые растения (кипкан, чай и лимон) в темноте сбрасывали листья за 20—40 дней. В условиях непрерывного освещения превращался в вечнозеленое растение тунг, являющийся, как известно, листопадной культурой.

Длина светового дня представляет собой, по-видимому, один из наиболее важных и основных путей, через которые осуществляется связь между растительными организмами и внешней средой.

Значение длины светового дня определяется в этом случае тем, что уменьшение длины световой части суток всегда связано с переходом к осени, а в следующем — к зиме, т. е. к периоду года, для которого характерно неуклонное понижение температуры.

Получая в начале осени импульс в виде укороченного дня, растение имеет возможность осуществить перестройку обмена и подготовиться к зимним условиям еще задолго до наступления периода низких температур» (Рубин, 1959, стр. 37 и 38).

Приведенные факты говорят о том, что фотопериодический эффект, по крайней мере в некоторых случаях, представляет собой реакцию растения на сигнал. Такая точка зрения неоднократно высказывалась рядом биологов. Ее, например, поддерживает М. Х. Чайлахян, который пишет: «... изменение длины дня, происходящее совершенно одинаково из года в год, является, по меткому выражению Катунского (1939), как бы своеобразными «астрономическими часами», указывающими растениям, когда им расцвести и размножиться и когда готовиться к переживанию неблагоприятных условий внешней среды» (Чайлахян, 1958, стр. 44 и 45).

Однако все сказанное выше совсем не исключает того, что фотопериодизм некоторых растений объясняется второй гипотезой. Прежде всего это, по-видимому, относится к растениям южных широт, поскольку в этих широтах длина дня не может быть отчетливым сигналом. Кроме того, не все растения средних и северных широт способны реагировать на световой сигнал.

Энергетическое саморегулирование растений

1. Мы можем теперь связать между собой факты и представления, изложенные в главах 6 и 7, и соединить их в единую обобщенную картину энергетического саморегулирования растений.

Анализ жизнедеятельности и энергетических отношений растений с внешней средой, подверженной сезонным изменениям, показывает, что функционирование зеленых растений возможно лишь при сохранении в них запаса свободной энергии на достаточно высоком уровне. С другой стороны, поступление свободной энергии из внешней среды в растение и ее накопление в биомассе растения происходит в результате жизнедеятельности растения, является следствием его функционирования. Следовательно, способ функционирования растений, возможный лишь при сохранении запаса свободной энергии на определенном уровне, должен быть таким, чтобы он сам себе обеспечивал сохранение необходимого энергетического уровня. Это означает, что *растение должно быть биологической системой, в которой осуществляется саморегулирование запаса свободной, способной к превращениям энергии.*

Нетрудно заметить, что такое саморегулирование у растений действительно имеет место.

Сохранение необходимого энергетического уровня

представляет для растения трудную задачу. Внешняя среда, в которой живет растение, переменна. Только при некоторых состояниях этой среды растениям доступна энергия внешних источников. Постоянно расходуя энергию, растение может ее запастись только в некоторые благоприятные для этого периоды года. Нужный баланс энергии не складывается сам по себе; он достигается тем, что растение меняет свою организационную структуру и способ функционирования в соответствии с состояниями внешней среды. Интенсивно обогащаясь энергией в благоприятную для этого часть года, растение активно сдерживает расход энергии в тот период года, когда оно не имеет возможности пополнить свой запас энергии. Такое поведение растений представляет собой частный случай реализации общих закономерностей регулирования, рассмотренных нами в главе 3. Закон необходимого разнообразия (подавления одного многообразия другим) выражается в том, что разнообразие состояний внешней среды противопоставляется разнообразие способов функционирования растений. В результате столкновения этих разнообразий достигается уменьшение разнообразия исходов, т. е. относительная стабильность энергетического уровня растения.

2. Попробуем описать явления энергетического саморегулирования растений с помощью простых кибернетических схем.

Рассмотрим сначала упрощенную и очень идеализированную схему растения. Идеализация будет состоять в предположении, что в растении осуществляются только два способа функционирования (r^* и c^*), соответствующие активному и консервативному периодам. Иначе говоря, мы пренебрегаем существованием переходных периодов или, что то же самое, предполагаем, что переход от активного периода к консервативному и обратно совершается мгновенно. Мы знаем, далее, что внешняя среда бывает в двух состояниях: P и N — благоприятном и неблагоприятном для энергетической деятельности растений. При состоянии P энергия внешних источников растению доступна, а при состоянии N — недоступна.

Пусть K^* обозначает критическое значение энергетического уровня растения, т. е. то наименьшее количество свободной энергии, при котором возможно сохра-

сохранение жизнедеятельности растения, и $K(t)$ — энергетический уровень растения, наблюдаемый в момент времени t .

Обозначим через Σ условие, определенное следующим образом: условие Σ выполняется и, следовательно, реализован плюс-исход, если

$$K(t) \geq K^*,$$

т. е. осуществлен допустимый энергетический уровень растения, и скажем, что условие Σ нарушено и, следовательно, реализован минус-исход, если

$$K(t) < K^*,$$

т. е. если энергетический уровень растения окажется недостаточным.

Рассмотрим таблицу исходов¹ (табл. В).

Таблица В

		R	
		r^*	c^*
D	P	+	-
	N	-	+

Здесь D — внешняя среда, способная находиться в состояниях P и N , а R — растение, которое осуществляет две адаптации (два способа функционирования): r^* и c^* .

Энергетическое саморегулирование будет осуществлено при следующем отображении:

$$\begin{array}{cc} P & N \\ \downarrow & \downarrow \\ r^* & c^* \end{array}$$

Пользуясь табл. В, мы должны иметь в виду, что после состояния P обязательно следует состояние N , а после N следует P . В самом деле, в природе благоприятные и неблагоприятные для растений состояния внешней

¹ См. главу 3.

среды сменяются в строго циклическом порядке. Элементом неопределенности в этих явлениях будет не само предстоящее состояние среды D , а тот момент времени, когда оно наступит; сроки наступления сезонов в разные годы бывают разными и подвержены случайным вариациям.

3. Предложенную выше идеализацию растения необходимо дополнить. Это обусловлено тем, что ни один из периодов r^* и c^* не наступает мгновенно. Задолго до наступления любого из этих периодов растение испытывает подготовительные изменения.

Подготовка растения к активному состоянию происходит в весенний переходный период в жизни растения, который состоит из нескольких последовательных фаз. Сначала осуществляется фаза r_1 , когда в растении происходят такие биохимические процессы, после которых запасные органические вещества приобретают способность переходить из нерастворимых форм в растворимые. Следующей осуществляется фаза r_2 , во время которой происходит фактический переход нерастворимых органических соединений в растворимые и их перенос восходящим водным током к местам предстоящего образования новых тканей и органов, например листьев и цветков. Наконец, распускается листва, образуются зеленые органы, т. е. наступает активный период жизнедеятельности растения; обозначим его через r^* .

Подготовка к консервативному состоянию, происходящая во время осеннего переходного периода, также состоит из нескольких последовательных фаз. Сначала проходит фаза c_1 , во время которой запасные органические вещества перетекают в места зимнего хранения. Следующей осуществляется фаза c_2 , при которой органические вещества из растворимых форм переходят в нерастворимые. Затем происходит отмирание и опадение зеленых органов (листья деревьев, надземных частей травянистых растений) либо прекращение физиологической деятельности зеленых органов (замыкание устьиц хвой), и наступает консервативный период; обозначим его символом c^* .

Каждой фазе или периоду r_1 , r_2 , r^* , c_1 , c_2 , c^* соответствует свой, только для нее характерный способ функционирования растения. Чтобы не усложнять символику, будем каждый из этих способов функционирования

обозначать той же буквой, которой обозначена соответствующая фаза или период.

Мы знаем, что чередование фаз и периодов в жизни растений хорошо согласуется с сезонными изменениями геофизических условий во внешней среде. Единственная гипотеза, способная объяснить это явление, а также причины превращений энергии во время переходных стадий, состоит в предположении, что эти превращения представляют собой внутренние явления, происходящие за счет внутренних энергетических ресурсов растения и возникающие как ответ растения на сигнальные воздействия внешней среды, на предвестники и признаки ее предстоящих состояний.

Фактические данные, рассмотренные в главе 7, позволяют сделать некоторые замечания о природе тех явлений, на которые растения реагируют как на сигналы внешней среды.

Начнем с весенней переходной стадии.

Первый сигнал π_1 , после которого запасные органические вещества приобретают способность к переходу из нерастворимых соединений в растворимые, состоит в том, что завершился достаточно длительный период низких температур. Вполне вероятно, что этот сигнал аналогичен принципу эффективных температур.

Пусть

$$\theta^*(t) = \begin{cases} 0, & \text{если } \vartheta(t) \geq 0 \\ \vartheta(t), & \text{если } \vartheta(t) < 0 \end{cases}$$

где $\vartheta(t)$ — температура воздуха, рассматриваемая как функция времени t .

Рассмотрим интеграл

$$\Xi = \left| \int_{t_0}^t \theta^*(t) dt \right|,$$

где t_0 — какой-либо момент времени, отвечающий концу осени или началу зимы. Можно ожидать, что способность растения к упомянутым выше биохимическим изменениям наступает после сигнала, состоящего в том, что Ξ достигает определенного, достаточно большого значения, которое для растений разных видов может быть различным.

Следующий сигнал π_2 , после которого начинается

переход запасных органических веществ из нерастворимых форм в растворимые и их перенос водным током к местам предстоящего образования новых тканей, по-видимому, связан с температурой почвы и состоит в том, что в течение достаточно большого промежутка времени температура почвы была положительной.

Сигнал π^* , по которому происходит распускание листьев и начинается весеннее цветение растений, т. е. наступает энергетически активный период, изучен довольно хорошо. Этим сигналом оказалось событие, состоящее в том, что интеграл от эффективной температуры достигает достаточно большого и для каждого вида растений вполне определенного значения.

Теперь несколько слов об осеннем переходном периоде.

Прежде всего необходимо отметить, что осенний переходный период наступает задолго до того времени, когда условия внешней среды станут неблагоприятными для жизнедеятельности растений, т. е. когда количество притекающей световой энергии станет недостаточным, а температуры воздуха и почвы чрезмерно низкими.

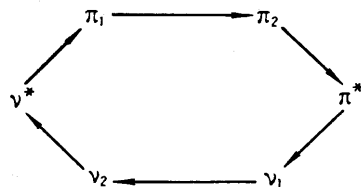
Основными сигналами, по которым наступают отдельные фазы осеннего переходного периода, являются световые сигналы, а именно продолжительность дня (точнее, отношение длины световой части суток к длине темной части суток). Осенью происходит монотонное убывание длины дня. Наступление определенной, достаточно малой продолжительности дня служит сигналом ν_1 для оттока органических веществ в запас, в места зимнего хранения. При более коротком дне — сигнал ν_2 — происходит переход этих веществ в нерастворимое состояние и их консервация на зимний период. Наконец, при наступлении еще более короткого дня — сигнал ν^* — начинается опадение листьев, отмирание надземных частей травянистых растений и замыкание устьиц на хвое, т. е. начинается консервативный период.

Все сказанное нами позволяет уточнить ту схему энергетического саморегулирования, которую мы построили для рассмотренного выше идеализированного растения. Явления ν_1 , ν_2 и ν^* образуют информационную последовательность, предвещающую наступление состояния N . Событие ν_1 — наиболее удаленный предвестник наступления N , а ν_2 — следующий за ним

предвестник и, наконец, v^* — сигнал о наступлении N . Аналогично явления π_1 , π_2 и π^* образуют информационную последовательность, предвещающую наступление состояния P . Событие π_1 — наиболее удаленный предвестник наступления P , а π_2 — следующий за ним предвестник и, наконец, π^* — сигнал о наступлении P .

Реагируя на эти информационные последовательности, растения подготавливаются и своевременно вступают в периоды N и P в соответствии со сменой состояний геофизической среды в месте своего обитания.

События π_1 , π_2 , π^* , v_1 , v_2 , v^* сменяют друг друга в строгом циклическом порядке, согласно схеме



Сроки же наступления этих событий испытывают значительные случайные изменения.

Но и после внесенных нами поправок схема не свободна от существенных упрощений. Мы неявно предположили, что активный период жизни растения представляет как бы однородное его состояние. В то же время мы отмечали в предыдущей главе, что активный период — это направленный процесс развития, состоящий из отдельных, закономерно чередующихся во времени фаз. Однако число и природа фаз, из которых складывается активный период, для разных видов растений оказываются разными. Мы не могли поэтому отобразить их в общей схеме. Но они должны приниматься во внимание в схемах энергетического саморегулирования растений, построенных для каждого отдельного вида. Более полные схемы не повлияют на общие взгляды о закономерностях энергетического саморегулирования растений, изложенные выше.

Способ регулирования, при котором R отвечает не на наступление того или иного состояния среды D , а на события, несущие прогностическую информацию о предстоящих наступлениях этих состояний, довольно сложный. Однако он представляется нам вынужденным.

Амплитуда колебаний условий во внешней среде настолько велика, что требует радикальной перестройки растения и способа его функционирования при переходе от одного сезона к другому. Эта перестройка ввиду своей сложности требует заметного времени и должна начинаться заблаговременно, что и достигается посредством реагирования на предвестники будущих состояний. В конечном итоге сложность способов энергетического саморегулирования растений говорит о том, что на нашей планете условия для растений достаточно суровы.

Мы рассмотрели теоретические схемы саморегулирования растений в той их части, которая касается энергетических отношений с внешней средой. Одновременно протекающие процессы внутреннего саморегулирования, происходящие в растении как в обособленном организме, мы оставили в стороне; их рассмотрение не входило в нашу задачу.

4. Трудно закончить эту главу, не затронув вопроса о том, что же по существу представляет собой способность растений реагировать на сигналы, отвечать на предвестники и признаки состояний внешней среды.

Мы убедились в том, что реакции растений на предвестники и сигналы согласованы с той информацией, которую можно извлечь из этих явлений. Однако это не означает, что информация непосредственно воздействует на растения или что растение способно извлекать из явлений информацию. У растений естественный отбор вырабатывает и закрепляет определенную реакцию на то или иное явление только потому, что эта реакция полезна для сохранения и распространения вида в природе. Но поскольку реакции, согласованные с информацией (в тех случаях, когда она потенциально содержится в данном явлении), часто бывают очень полезными, то и не удивительно возникновение таких реакций в результате отбора. Иначе говоря, закрепление реакции отбором обусловлено ее непосредственной полезностью; полезность же в обсуждаемом нами круге явлений есть следствие согласованности реакции с информацией, содержащейся в явлении, хотя непосредственно эта информация на растение не влияет, им не воспринимается.

Таким образом, целесообразная реакция растений на некоторые предвестники и сигналы представляет собой результат обычной адаптации растений к полезным для

него свойствам внешнего мира, к числу которых, бесспорно, принадлежит содержащаяся в явлениях информация. К сожалению, в биологии почти не рассматривали информацию как фактор эволюции и приспособительного отбора. Однако несомненно, что в этом случае мы имеем дело с очень важным явлением действительности, достойным глубокого исследования.

И, наконец, несколько слов по поводу следующего любопытного факта. Сигналы, на которые растения реагируют весной, в основном связаны с температурным режимом среды, в то время как осенью растения реагируют главным образом на световые сигналы. Такое различие вполне понятно. Весной до появления листьев растение не имеет органов, способных реагировать на свет. Кроме того, весенние явления в растениях развиваются очень бурно и требуют точных сигналов. В этом отношении температурные сигналы, способные отражать индивидуальные особенности каждого года, имеют существенное преимущество перед световыми сигналами.

Энергетика, строение и самоорганизация растительного покрова

1. Превращения энергии в биосфере издавна привлекают внимание ученых. Структурная особенность биосферы заключается в том, что она представляет собой материальную систему, в состав которой наряду с физическими средами входит живое вещество. Это живое вещество придает энергетическим явлениям в биосфере особые черты, требующие внимательного изучения.

Роберт Майер, которому мы обязаны открытием закона сохранения энергии, первый обратил внимание на то, что факт существования зеленых растений на Земле оказывает огромное влияние на энергетику природы.

Только зеленые организмы способны захватывать энергию солнечного излучения и в трансформированном виде накапливать ее в своей биомассе. Этот захват представляет собой первый, начальный этап превращений энергии в биомассе. Энергия, захватываемая зелеными растениями, накапливается в форме, способной к дальнейшим превращениям. Вторичные превращения энергии на самом деле происходят в биосфере. Зеленые организмы не только накапливают в своей биомассе свободную энергию, но и обогащают этой энергией весь животный мир и физические среды планеты — атмосферу, почвы и воды океанов.

Таким образом, фитосфера, т. е. совокупность зеленых организмов суши и океана, представляет собой ту природную среду, которая служит входным каналом в биосферу для превратимых форм энергии и является основным накопителем этой энергии.

Присматриваясь к свойствам фитосферы, мы обнаружим, что она представляет собой среду, в высшей степени приспособленную к захвату солнечной энергии.

Прежде всего необходимо отметить повсеместную распространенность зеленых растений на планете. Поверхность суши сплошь покрыта зеленой растительностью; лишённые растительности территории составляют исключение и теряются в общей картине. В условиях суши солнечный луч не может глубоко проникать в вещество планеты. Поэтому основные зеленые организмы суши — травы и деревья — обладают надлежащей формой: их зеленые части подняты над почвой. Кроме того, суммарная поверхность листьев каждого растения является максимальной, а расположение и распределение листьев в пространстве приспособлено к тому, чтобы каждый луч света был захвачен зерном хлорофилла — микроскопическим аппаратом превращения энергии. Листовая площадь лесов и лугов в десятки раз превышает площадь их обитания: для луговых трав наших широт в 22—28 раз, для поля белой люцерны в 85 раз, для букового леса в 7,5 раза, а для некоторых видов растительного покрова в 100 раз.

Условия в океане существенно иные, нежели на суше. Солнечный луч проникает в толщу воды на сотни метров, и в этих условиях зеленые одноклеточные водоросли являются главными собирателями и трансформаторами лучистой энергии. В океанах зеленая жизнь господствует в меньшей степени, чем на суше. Но из-за преобладания на нашей планете океанов общее количество зеленой жизни в океанах больше, чем на суше.

Другая особенность фитосферы, существенная для захвата лучистой энергии, связана с многочисленными случаями ярусного строения растительного покрова. Ярусное строение растительного покрова заключается в том, что растения отчетливо разделены на группы по высоте расположения своих верхних частей. Самые высокие растения образуют первый, господствующий ярус. Самые высокие из остальных растений образуют второй

ярус. Аналогично выделяются третий, четвертый и все дальнейшие ярусы. Каждый ярус, кроме первого, в той или иной степени затенен предыдущими ярусами.

В различных растительных покровах число ярусов может быть разным; так, например, в сосновых лесах можно встретить следующие структуры.

1. Сосна — в 1-м ярусе, олений мох — во 2-м ярусе (двухъярусный растительный покров).

2. Сосна — в 1-м ярусе, черника — во 2-м ярусе, зеленый мох — в 3-м ярусе (трехъярусный растительный покров).

3. Сосна — в 1-м ярусе, орешник — во 2-м ярусе, черника — в 3-м ярусе, зеленый мох — в 4-м ярусе (четырёхъярусный растительный покров).

4. Сосна — в 1-м ярусе, орешник — во 2-м ярусе, черника — в 3-м ярусе, кислица — в 4-м ярусе, зеленый мох — в 5-м ярусе (пятиъярусный растительный покров).

Возможны и более многоярусные растительные покровы. В одних случаях ярусное строение выражено очень отчетливо (леса, болота), в других — менее хорошо (некоторые типы лугов, тропические леса и др.).

Ярусная система растений представляет собой надежный экран, приспособленный к наиболее полному поглощению падающего света. Световая энергия, не использованная верхними ярусами, полностью или частично поглощается растениями нижележащих ярусов.

Иногда ярусное строение растительного покрова сочетается со своеобразными фенологическими закономерностями, в результате чего использование световой энергии фитосферой усиливается. В летнезеленых лесах весной, когда деревья еще не одеты листвой, под полог леса проникает большое количество света, а затем с наступлением лета освещенность под пологом сильно снижается. С этим световым режимом согласуется весеннее развитие травянистой растительности леса. Ранней весной происходит «взрыв» вегетации этой растительности, состоящей главным образом из эфемеров — многолетников. Они очень быстро зацветают и затем также быстро заканчивают свою вегетацию, принося плоды и семена; к июню они совершенно выпадают из травяного покрова, скрываясь под землей в виде корневищ, луковиц, клубней и пр. Взрыв эфемеров очень красочен, и в это время травяной покров кажется совершенно сплошным.

Летом от него не остается никакого следа. Следовательно, у растений травяного покрова летнезеленых лесов цветение приспособлено к тому времени, когда еще нет сильного затенения.

Таким образом, благодаря повсеместности распространения, целесообразности строения и надлежащего функционирования фитосфера представляет собой планетарную среду живого вещества, в высшей степени пригодную для захвата и накопления превратимой энергии солнечного излучения. Эти важные особенности фитосферы подлежат теоретическому осознанию.

2. Жизнедеятельность всякого растения зависит от свойств и состояния внешней среды на месте его обитания и возможна лишь при выполнении во внешней среде определенных условий. В биологической литературе эти условия обычно называют требованиями растения к внешней среде.

Что же в основных чертах представляют собой эти требования?

Между растением и внешней средой происходит постоянный обмен энергией и веществами. Поэтому наличие на месте обитания растения объектов этого обмена и притом в достаточном количестве является одним из самых существенных требований растения к внешней среде.

Главные черты энергетического и материального обмена между растением и внешней средой в основном изучены физиологией растений и довольно хорошо известны. Это прежде всего поглощение хлорофиллоносными клетками зеленых частей растения световой радиации Солнца и атмосферной углекислоты, а также поступление через корневую систему из почвы воды, соединений азота и зольных элементов.

Однако требования растений к внешней среде далеко не сводятся только к наличию в этой среде источников энергии и веществ, необходимых для обмена. Огромное значение имеет также зависимость явлений обмена и сопровождающих их процессов от геофизических и физико-химических свойств внешней среды на месте обитания растения. Особенно большое значение имеет термодинамическое состояние этой среды.

Хотя зависимость обмена веществ и энергии от физического состояния внешней среды изучена еще недо-

статочно, однако самый факт существования этой зависимости не вызывает сомнений. Например, хорошо установлено влияние температуры почвы и приземного слоя воздуха на жизнедеятельность растения и некоторые стороны процессов обмена. Явления ксерофитизма у болотных растений показывают, насколько сильным может быть это влияние. Несмотря на обилие воды в болотной почве, ряд болотных растений, как думают некоторые экологи, обладает приспособлениями к существованию в условиях недостаточного увлажнения. Низкая температура болотной почвы столь сильно затрудняет работу клеток корневой системы, что ограничивает поступление воды в растение, и оно вынуждено приспособляться к недостатку влаги. От физических свойств почвы зависит степень ее аэрации, что также влияет на работу клеток корневой системы. Температура и влажность воздуха, скорость ветра, световой режим оказывают сильное влияние на транспирацию растений. Можно было бы привести и другие примеры, однако мы не будем на этом останавливаться подробнее.

Воспроизведение себе подобных есть основная характерная черта любого живого тела. Всякий вид обладает способностью размножаться. Повсюду в природе возникают новые организмы того или иного вида в результате жизнедеятельности существующих организмов этого же вида. Таким образом, каждому виду присущ не только определенный тип обмена, но и способность в наибольшей степени расширять этот обмен, вовлекая в него максимально доступное виду количество материи и энергии.

Однако условия внешней среды, при которых возможно успешное размножение, не исчерпываются условиями, необходимыми для индивидуального существования растения. Иначе говоря, для успешного размножения уже существующих растений нужны дополнительные условия. Такими дополнительными условиями могут быть, например, перенос пыльцы ветром или распространение семян ветром и водными потоками. В качестве другого примера можно указать на отношения цветковых растений с насекомыми-опылителями.

В целом требования зеленого растения к условиям внешней среды настолько сложны и многообразны, что каждый конкретный вид может существовать только в довольно узком диапазоне условий. В то же время

разнообразие геофизических и физико-географических условий на поверхности планеты очень велико, и их различия бывают очень существенными. В самом деле, географические районы могут различаться почвенными условиями, количеством выпадающих из атмосферы осадков, количеством притекающей солнечной энергии, температурой воздуха и почвы, годовым и суточным ходом геофизических и физико-географических элементов и т. п. Разнообразие условий на поверхности Земли настолько велико, что ни один вид зеленых растений не может иметь повсеместного распространения.

Другая сторона затронутого нами вопроса заключается в следующем.

Растительный покров той или иной территории существенно изменяет условия внешней среды на месте своего обитания, т. е. в пределах того пространства, в котором расположены надземные и подземные органы растений.

Особенно велико преобразующее влияние леса и болот.

Изменение внешней среды растениями обусловлено, во-первых, их присутствием в данном месте как физических тел, поглощающих и отражающих радиацию, препятствующих воздушным течениям и турбулентному обмену в приземном слое воздуха, задерживающих на своей поверхности атмосферные осадки, которые затем быстро испаряются в атмосферу, и т. п. Во-вторых, еще большее влияние оказывают растения на внешнюю среду как организмы, т. е. своей жизнедеятельностью, в первую очередь обменом энергией и веществами с внешней средой.

Установлено, что благодаря испарению больших количеств воды при транспирации растения оказывают сильное влияние на влажность приземного слоя воздуха. Кроме того, растения влияют на водный режим почвы. Это влияние многофакторное — оно обусловлено транспирацией влаги растением, задерживанием некоторой доли атмосферных осадков надземными органами растений и экранированием надземной частью растения физического испарения с поверхности почвы. Далее, присутствие растений на данной территории влияет на температуру приземного воздуха, на температуру, физические и физико-химические свойства почвы, на газовый обмен между почвой и атмосферой, например на аэра-

цию почвы, на концентрацию углекислоты в почве и приземном слое воздуха и т. п.

В лесу особенно велико влияние растений на световое поле.

Преобразующее влияние на внешнюю среду растительный покров оказывает как нечто целое. Участие каждого отдельного растения невыделимо, хотя несомненно, что каждое растение участвует в общем процессе по-своему, согласно своей природе, в соответствии с присущим данному виду растений типом обмена веществ.

В конечном итоге в той части пространства, где расположены подземные и надземные органы растений, складываются определенные геофизические условия, существенно отличные от условий открытого места. Эти условия пространственно неоднородны. Они будут разными на разных высотах над почвой и на разных глубинах в самой почве. В целом в растительном покрове складывается своя собственная среда, основные характеристики которой (освещенность, температура, влажность и т. п.) зависят прежде всего от спектра растительного покрова, т. е. от его видового состава и тех плотностей (число растений на единицу площади), с которыми входят в состав покрова отдельные виды растений. Поэтому разные по своему спектру покровы будут отличаться своей внутренней средой даже в том случае, когда они находятся в совершенно одинаковых внешних физико-географических условиях.

Общий итог проведенного нами анализа можно формулировать следующим образом. Всякий растительный покров самым существенным образом зависит от геофизических условий на месте своего обитания; следовательно, существует связь

физическая среда → растительный покров.

С другой стороны, всякий растительный покров столь существенно преобразует геофизические условия на месте своего обитания, что очевидно существование связи

физическая среда ← растительный покров.

Объединяя оба результата, мы приходим к выводу, что физическая среда и растительный покров связаны замкнутыми контурами связи, т. е.

физическая среда ⇔ растительный покров.

Учет этих связей позволяет указать условие, при котором возможен устойчивый растительный покров, постоянно возобновляющийся и сохраняющий свой видовой состав. В самом деле, во всяком растительном покрове существует своя внутренняя среда, параметры которой при прочих равных условиях зависят от спектра покрова. Но именно эта среда будет той средой, в которой произрастают и возобновляются растения, входящие в состав данного покрова. Отсюда следует, что для устойчивости растительного покрова необходимо и достаточно, чтобы внутренняя среда в этом покрове, в значительной степени им самим создаваемая, соответствовала требованиям, предъявляемым к условиям внешней среды каждым растением, входящим в состав покрова, и притом в той части пространства, где обитает данное растение.

Растительный покров, отвечающий этому требованию, мы будем называть самосогласованным. Самосогласованный растительный покров представляет собой не случайный набор растений, а систему растений разных видов, которые в данных внешних условиях приспособлены к совместному существованию. Понятие о сформировавшемся фитоценозе в геоботанике, по-видимому, совпадает с предложенным нами представлением о самосогласованном растительном покрове.

3. Самосогласованность растительного покрова представляет собой очень сложное явление. Его сложность обусловлена тем, что, во-первых, условие самосогласованности должно выполняться по большому количеству параметров и факторов внешней среды и, во-вторых, условие самосогласованности должно удовлетворяться для растений многих видов, сильно различающихся своими требованиями к условиям внешней среды.

Мы ограничимся рассмотрением явлений самосогласованности растений только по одному признаку — по потребности в световой энергии — и посмотрим, каким образом совместно существующие растения создают биологическую систему, в высшей степени приспособленную к захвату и накоплению превратимой энергии солнечного излучения.

По своей потребности в свете растения можно разделить, правда, довольно грубо на две категории: светолюбивые и теневыносливые. Светолюбивые и теневынос-

ливые растения отличаются своими требованиями к свету и прежде всего численным значением того порога освещенности, начиная с которого возможен фотосинтез. Необходимая для фотосинтеза пороговая освещенность у теневыносливых растений ниже, чем у светолюбивых. При возрастании же освещенности (начиная с пороговой) возрастает и интенсивность фотосинтеза; однако это возрастание происходит не беспредельно. Достигнув при оптимальном освещении максимального значения, интенсивность фотосинтеза не возрастает при дальнейшем увеличении освещения и сохраняется на постоянном уровне. Световой оптимум фотосинтеза у светолюбивых растений приходится на полное солнечное освещение, а у теневыносливых — на $\frac{1}{10}$ — $\frac{1}{3}$ часть полного освещения.

Лесоводы, по-видимому, первыми обратили внимание на различия растений по их требованиям к световым условиям и начали делить древесные и кустарниковые породы на светолюбивые и теневыносливые и устанавливать шкалы требовательности пород к свету. Лист или хвоинка теневыносливой породы в течение нескольких лет может существовать при значительном затемнении и, следовательно, довольствуется малыми дозами света. У теневыносливых пород процесс отмирания нижних затемненных ветвей происходит значительно слабее, чем у светолюбивых. Теневыносливая порода в смешанных древостоях может дать подрост под пологом светолюбивых древесных пород. Наоборот, светолюбивая порода под пологом теневыносливых пород не в состоянии дать жизнеспособный подрост. Руководствуясь подобными признаками, лесовод М. К. Турский расположил главнейшие древесные породы в следующий ряд по убыванию требовательности к свету:

Лиственница
Береза
Обыкновенная сосна
Осина
Ивы
Крымская сосна
Серая ольха
Липа
Дуб
Ясень
Клен
Черная ольха

Ильмовые
Граб
Ель
Бук
Пихта

Эта шкала выражает отношение древесных пород к свету в спелом возрасте и при средних условиях произрастания.

Лесоведам же мы обязаны и первыми данными об отношении к свету травянистых растений. Такие данные были получены, во-первых, анализом состава травянистой растительности под пологом леса и, во-вторых, путем сопоставления травянистой растительности леса с травянистой растительностью открытых мест.

Очевидно, что только в форме ярусной структуры можно реализовать растительный покров, самосогласованный по световым условиям. Существующее в природе разнообразие растений по их отношению к свету и по высоте надземных частей делает такие структуры возможными.

Замечательно, что *растительный покров, самосогласованный в отношении световых условий, автоматически является средой, хорошо приспособленной к поглощению падающей радиации Солнца.* Разнообразие же растений по срокам вегетации позволяет дополнительно усовершенствовать самосогласованность ярусного растительного покрова и усилить накопление превратимой энергии в фитосфере.

4. Нам остается рассмотреть самое важное свойство растительного покрова — его способность практически полностью покрывать поверхность континентов.

Приступая к такому рассмотрению, мы прежде всего вынуждены отметить огромное разнообразие на нашей планете геофизических и физико-географических условий. Различные места на Земле могут существенно различаться характером почв, количеством притекающей солнечной радиации (в зависимости от широты места, высоты над уровнем моря, режима облачности, прозрачности воздуха и т. п.), количеством выпадающих из атмосферы осадков, температурными условиями, влажностью воздуха, влажностью почвы, режимом ветров, особенностями суточного и годового хода климатических параметров, геоморфологическими особенностями местобитания и др.

Несмотря на разнообразие физико-географических условий, поверхность континентов практически сплошь покрыта устойчивым, самосопреженным растительным покровом. Таким образом, разнообразие условий внешней среды не является препятствием для повсеместного распространения растительности на планете. Однако обращает на себя внимание тот факт, что состав растительных ценозов также очень разнообразен; он изменяется при переходе от одних условий к другим и коррелируется с характером физико-географической среды (почва, световой режим, атмосферные осадки и др.), хотя эта корреляция, по-видимому, неоднозначна.

Присматриваясь к этим явлениям внимательнее, мы обнаружим, что многие растения встречаются в нескольких ценозах и что ареалы их распространения значительно шире, чем ареалы каждого из этих ценозов.

Многие древесные породы, нередко входящие во второй ярус, встречаются в этом ярусе в очень разных насаждениях. Липа встречается во втором ярусе в ельниках и в дубовых лесах. Клен бывает деревом второго яруса в дубовых, еловых, буковых и пихтовых насаждениях. Ильм в качестве дерева второго яруса встречается в самых различных насаждениях, включая еловые и елово-пихтовые леса. Рябина и черемуха встречаются в лесу почти повсеместно. Бересклет можно встретить и в широколиственных лесах, и в сложных борах.

Сходная картина наблюдается и для подлеска.

В Сибири, в бассейне р. Верхней Ангары, в сосновых борах на влажных почвах по краям болот подлесок представлен кустарниковой ольхой. На высоких аллювиальных террасах с низким уровнем мерзлоты под сосной сильно разрастается подлесок, состоящий главным образом из даурского рододендрона.

В Абхазии в лесах из одной и той же породы (бука) подлесок меняется в зависимости от особенностей лесорастительной среды. В сырых узких долинах рек и ручьев подлесок образуют вечнозеленые кустарники — понтийский рододендрон и лавровишня. На сухих хребтах характерным подлеском является азалия понтийская.

В редкостойных лесах, составленных из теневыносливых пород, подлесок может состоять даже из светолюбивых пород. Так, например, в Якутии, в древостоях из сибирской ели с примесью саянской ели и березы

в подлеске встречаются кустарниковая ольха, черемуха, жимолость, свидина, шиповник и кедровый стланец.

В западносибирских ленточных борах в качестве подлеска фигурируют осина и желтая акация. В этом случае присутствие светлюбивых форм в качестве подлеска объясняется редкостью сосны из-за малой влажности почвы, что ограничивает развитие деревьев верхнего яруса.

Травянистых растений, которые в лесах сопровождают только определенные древесные породы, сравнительно мало. Нетрудно указать примеры травянистых растений, сопровождающих многие породы. Большинство травянистых растений, характерных для буковых лесов Западной Европы, встречаются в Финляндии, где бук совсем не растет, а у нас они встречаются в дубовых, еловых и даже в сосновых лесах.

Кислица, черника и брусника растут одновременно в еловых и сосновых лесах.

На Дальнем Востоке в узких ложбинах и ущельях, где мерзлота почвы обнаруживается уже на глубине 12—20 см, а снег встречается на дневной поверхности даже в июле, под листовенничными древостоями живет целая свита растений, присущих обычно еловым лесам: толстый ковер из мхов *Hilacomium*, *Dicranum*, *Camptothesium*, *Aulacomnium* и др., среди которых прячутся майник и кислица. Между тем ель здесь встречается крайне редко — единичные экземпляры.

Описанные нами факты показывают, что растения одного и того же вида находят во внутренней среде разных ценозов (которая для каждого отдельного растения является его внешней средой) одни и те же необходимые им условия существования. Постоянство этих условий возникает в результате подавления разнообразия физико-географической среды разнообразием растительных ценозов. Этот факт, как показывает теоретический анализ формирования растительного покрова, возникает в результате явлений самоорганизации.

В самом деле, представим мысленно процесс заселения обнаженной территории растениями. В природе всегда имеется избыток семян и плодов, переносимых ветром, водой, птицами и другими агентами. Поэтому на всякой свободной территории неизбежно появятся те или другие растения. Совершенно ясно, что вначале мы бу-

дем иметь случайный набор растений, и вероятность, того, что этот набор будет самосогласованной системой, очень мала; практически она равна нулю. Растения в таком покрове не могут сосуществовать устойчиво, многие виды не закрепятся. На место выпавших видов также случайно будут вселяться другие виды. Таким образом, состав растительной группировки будет испытывать случайные изменения, и одна случайная группировка будет сменять другую.

Может ли смена случайных группировок завершиться формированием устойчивого растительного покрова? Если во флоре данного географического региона имеются растения, сочетание которых способно на данной территории быть самосогласованным растительным покровом, то рано или поздно он возникнет, правда, столь же случайно, как возникали до него несамосогласованные покровы. Однако возникнув, он в силу своей самосогласованности закрепится на занятой территории и будет устойчивым, самовозобновляющимся растительным покровом.

Согласно изложенной схеме, формирование устойчивого растительного покрова происходит как бы методом «случайных проб», чередование которых в принципе не может прекратиться до тех пор, пока не возникнет самосогласованный покров. Хотя предложенная схема представляет собой очень сильную идеализацию действительности, однако она отражает генеральные черты процесса формирования фитоценозов.

Чтобы не быть голословными, мы позволим себе привести описание явлений формирования реальных ценозов, заимствованное нами из книги В. В. Алехина «География растений».

Вот как описывается зарастание песчаных отмелей рек.

«В числе первых здесь поселяются некоторые ситники (*Juncus*), некоторые растения из семейства маревых (*Chenopodiaceae*), череда (*Bidens*) и др. Все эти растения разбросаны отдельными экземплярами на голом субстрате и в их взаимном расположении не наблюдается никакой правильности, так как занос семян происходит совершенно случайно.

Когда некоторое количество экземпляров поселилось на определенной территории, то снабжение семенами

данного участка уже обеспечено и, кроме того, многие растения способны размножаться вегетативно. Вместо отдельных экземпляров появляются группы или скопления экземпляров, иногда называемые «колониями». Кроме того, внедряются и новые виды, и новые экземпляры, но сомкнутого ковра растительности еще нет и нельзя установить какие-либо закономерности в создававшейся растительной группировке. Термином «группировка» можно обозначать подобные неопределенные и чисто случайные комплексы растений.

Через некоторое время к числу растений-пионеров присоединяется подбел (*Petasites*), имеющий крупные лопуховидные листья и длинные корневища; при дальнейшем своем развитии он дает почти сплошные заросли; остальные растения ютятся под его листьями.

В дальнейшей эволюции между экземплярами подбела поселяются некоторые виды ив (особенно *Salix Triandra*), и через известное количество времени получают густые заросли ивняков. Подбел теперь находится в угнетенном состоянии, но зато появляется ряд новых видов, особенно некоторые злаки с ползучими корневищами, как костер безостый (*Bromus inermis*), пырей обыкновенный (*Agropyrum*), а также некоторые двудольные.

Если подобная эволюция растительности наблюдается в лесной зоне, то ивняк со временем сменяется лесом. Господствующей древесной породой является здесь дуб (в средних областях Европейской части СССР); в более северных частях место дуба занимает ель. К дубу примешиваются вяз, осина, а также некоторые кустарники: калина, крушина, шиповник и др. В травянистом покрове появляются лесные растения; иногда в большом количестве развивается ландыш.

В дальнейшем эволюция (при постоянстве климатических условий) не идет дальше дубового леса, но и не останавливается, так как лес как таковой претерпевает те или иные изменения внутри себя, однако менее заметные и не выходящие за пределы данного типа. Тип дубового леса можно поэтому считать «заключительной» стадией описанного процесса» (Алехин, 1944, стр. 142).

А вот как описывает В. В. Алехин возникновение растительного покрова, уничтожаемого распашкой почвы.

«Перед нами распаханная степь, доведенная до абсо-

лютно чистого пара. Однако это — вторичное обнаженное место, так как чернозем распаханной степи очень богат гумусом и, кроме того, в нем имеется обычно немало семян, остатков корней, корневищ и т. п. И в самом деле, на черном пару, если его не поддерживать в чистом состоянии, сейчас же появляются всходы различных растений, а также ростки от имеющихся в почве корневищ. Иногда быстро появляются куртины розового осота (*Cirsium arvense*), отрастающие от глубоко расположенных подземных органов этого растения.

В общем пар довольно скоро сплошь покрывается растениями, в распределении которых не замечается никакой правильности. Заселение пара идет и за счет зачатков растений, находящихся в почве, и за счет семян, приносимых со стороны. Особое внимание обращает на себя в этой первой стадии зарастания обилие и мощное развитие однолетних и двулетних. Это стадия так называемых *бурьянов*, достигающих нередко роста человека.

В дальнейшем начинают появляться растения многолетние, особенно снабженные длинными корневищами; куртины этих растений разрастаются во все стороны и, смыкаясь, иногда образуют сплошной ковер. Наиболее типичен для данной стадии пырей (*Agropyrum repens*); иногда обильно развивается зубровка (*Hierochloa adorgata*). Эта стадия по своему флористическому составу и внешнему виду совершенно не похожа на предыдущую и может быть названа *корневищной* стадией.

Через некоторое время корневищные растения в связи с уплотнением почвы начинают изреживаться, и здесь поселяются степные двудольные со стержневыми корнями, а также злаки дерновинного типа, из которых особенно характерен типчак (*Festuca sulcata*); начинают поселяться также такие типичные степные злаки, как ковыли. Одним словом, на данной стадии характерные черты степной растительности все более и более усиливаются.

Постепенно появляются все новые и новые типично степные растения; крупные дерновины ковыля образуют равномерный покров, представляя уже сформировавшуюся ковыльную степь. Эта стадия является «заключительной» (Алехин, 1944, стр. 143 и 144).

5. Мы истолковали процессы саморегулирования

и самоорганизации в системе физическая среда — растительный покров как возникновение устойчивого режима в результате случайной «подборки», путем случайных «проб природы», т. е. как статистический процесс. Выше мы говорили о том, что такое понимание вопроса представляет собой довольно сильную идеализацию действительности, однако оно отображает генеральные черты рассматриваемых явлений.

Сейчас мы можем ослабить степень идеализации, дополнив картину некоторыми деталями принципиального значения.

Главное, что нами было упущено,— это влияние на чередование случайных группировок растений их внутренней среды и влияние случайных группировок на внешнюю среду в форме последствия.

Вернемся еще раз к процессу заселения растениями обнаженной территории. Ясно, что первая случайная группировка может состоять только из видов, способных поселиться на совершенно открытой почве. Однако, после того как первая группировка растений возникнет, условия внешней среды на месте ее обитания будут иными. Поэтому при последующих сменах случайных группировок могут присоединяться те виды, которые не могли поселиться на открытом месте, но могут прорасти и развиваться в тех новых условиях среды, которые сложились в первой группировке. Если это случится, то произойдет дальнейшее изменение среды, которое открывает доступ новым видам, и т. д.

Мы видим, таким образом, что случайный процесс подбора группировок обладает некоторой направленностью.

Однако сказанное еще не исчерпывает затронутого вопроса.

В результате жизнедеятельности ранее живших растений в почве накапливается гумус. Это влияет на почву: изменяет ее структуру, физические свойства, протекающие в ней биохимические процессы и т. п., и создает новые условия во внешней среде. Чередование случайно возникающих группировок сопровождается нарастающими эффектами последствия. А это в свою очередь влияет на возможность внедрения новых растений.

В конечном итоге и непосредственное изменение внешней среды, и изменение внешней среды в результате

последствий влияют на возможность появления новых видов растений, а также ограничивают, частично или полностью, повторное появление видов, ранее входивших в группировку.

Описанные нами явления и связи придают случайному процессу возникновения группировок некоторую *направленность*. Поэтому мы должны дополнить наши представления и рассматривать формирование фитоценозов как *статистико-исторический* процесс.

6. Предложенная нами теоретическая схема формирования самоспряженного растительного покрова путем статистико-исторического подбора растений вполне удовлетворительно объясняет основные свойства фитоценозов и даже позволяет в известной мере их предвидеть.

Рассмотрим, в частности, следующий случай.

Пусть для данного местообитания существует *единственный* набор видов, который при определенных плотностях их численности образует на данной территории самоспряженный растительный покров. Спросим себя, что произойдет, если по тем или иным причинам этот покров будет существенно нарушен или даже уничтожен. Согласно нашим представлениям, с момента нарушения ценоза начнется чередование более или менее случайных группировок, и это будет происходить до тех пор, пока последовательные «пробы природы» не создадут самосогласованный покров, способный в данных условиях самовозобновляться и, следовательно, устойчиво существовать.

Иначе говоря, в рассматриваемых нами условиях фитоценоз будет обладать способностью самовосстановления.

Самовосстановление фитоценозов неоднократно отмечалось в геоботанической литературе. Вот, например, что пишет по этому поводу В. В. Алехин: «В природе наблюдается очень большая устойчивость «коренных фитоценозов», которая состоит в том, что последние, будучи нарушены, более или менее полно и скоро возвращаются к своему исходному типу. Так, если распахать степь с ее сложившимися фитоценозами, то через известное время она *восстанавливается* во всех основных признаках; точно так же если вырубить в лесостепной полосе дубовый лес, то он рано или поздно восстанавливается, проходя ряд стадий с другими древесными породами

(особенно с осиною). Число подобных примеров может быть очень велико» (Алехин, 1944, стр. 160 и 161).

7. Описанный нами процесс формирования устойчивого фитоценоза представляет собой, по-видимому, широко распространенный случай; но все же он только простейший. Поэтому необходимо глубже рассмотреть этот вопрос.

Пусть во флоре данной территории имеются виды растений a_1, a_2, \dots, a_n , которые при надлежащих плотностях численности способны образовать самосогласованный растительный покров. Тем не менее можно представить себе такие условия, при которых этот покров не будет способен сохраниться на данной территории, несмотря на его самосогласованность.

В самом деле, представим себе, что во флоре той же территории имеется хотя бы один вид b_1 , обладающий следующими свойствами:

1) вид b_1 способен внедриться в самосогласованный покров a_1, a_2, \dots, a_n , но не может поселиться на данной территории до образования этого покрова;

2) вид b_1 , внедряясь в покров a_1, a_2, \dots, a_n , так изменяет его внутреннюю среду, что группировка a_1, a_2, \dots, a_n не будет самосогласованным растительным покровом и, следовательно, не будет устойчивой.

Что же произойдет после вселения вида b_1 в покров a_1, a_2, \dots, a_n ? Этот покров, способный в отсутствие b_1 быть устойчивым, все же распадется, и на смену ему снова придут случайные «пробы природы».

В таком случае мы будем говорить, что самосогласованный растительный покров a_1, a_2, \dots, a_n или другой, ему подобный, обладает *условной* устойчивостью; в принципе он может быть устойчивым, однако фактически это будет осуществляться при условии, что во флоре данного района нет растений, подобных b_1 .

Случайная смена группировок, возникшая после внедрения b_1 в покров a_1, a_2, \dots, a_n , приведет в конце концов к возникновению нового самосогласованного покрова, состоящего из каких-то видов b_1, b_2, \dots, b_m , участвующих в покрове с определенными плотностями численности.

Если самосогласованный растительный покров b_1, b_2, \dots, b_m в свою очередь окажется условно устойчивым, то описанные нами явления повторятся и возникнет новый самосогласованный покров c_1, c_2, \dots, c_k . Подобные

последовательные смены будут происходить до тех пор, пока не возникнет самосогласованный растительный покров f_1, f_2, \dots, f_q , обладающий в данных условиях *безусловной* устойчивостью.

Таким образом, будет наблюдаться последовательная смена самосогласованных покровов:

$$\begin{array}{c} a_1, a_2, \dots, a_n \\ b_1, b_2, \dots, b_m \\ c_1, c_2, \dots, c_k \\ \dots \dots \dots \\ f_1, f_2, \dots, f_q \end{array}$$

При этом на фоне случайных «проб природы» один условно устойчивый покров сменяется другим до тех пор, пока не возникает устойчивый в данных условиях покров.

· Нам остается показать, что предложенная схема представляет собой не только логическое описание возможного течения явлений, но и логическое отображение фактически происходящих в природе процессов. Мы воспользуемся для этого книгой Г. Ф. Морозова «Учение о лесе», давно ставшей классическим сочинением, и приведем очень выразительно описанную картину самовосстановления вырубленного ельника: «Если человек производит сплошную вырубку в еловом лесу или пожар по его вине или благодаря молнии уничтожит часть елового леса, то возникает более или менее обширная поляна с совсем другими климатическими и вообще жизненными условиями, чем те, которые царили в ней, когда она была покрыта лесом. Что же происходит с удалением леса? Прежде всего глубокие изменения в атмосферных явлениях: почва под лесом была защищена как от инсоляции, так и в особенности от излучения, покровом леса; над почвой была воздушная пелена, более холодная, более влажная и более спокойная (затишье в еловом лесу!), под лесом был полумрак, а на поверхности почвы лежал более или менее толстый слой лесной подстилки или подушки разнообразных зеленых мхов, пронизанных теми или другими тенелюбами.

Когда вырубается еловый лес, то прежде всего происходит и глубокое, и резкое изменение только что кратко очерченных условий; возникает совсем новая жизненная обстановка, которая найдет своих пришельцев, для

которых она будет вполне подходящей. Поляна пользуется прежде всего полной инсоляцией, ничем не защищенная поверхность ее должна сильно излучать, и потому организмы, боящиеся солнцепека и в особенности заморозков, не могут на ней поселиться, а если осмелятся, то и наказываются побиванием их почек и тронувшихся в рост побегов заморозками. Сколько таких примеров можно видеть на открытых местах среди елово-пихтовых лесов; ель страдает от утренников, а пихта еще, кроме того, от сильного освещения солнцем. Тенелюбы, жившие под пологом, так, например, *Oxalis*, исчезают, не будучи в состоянии мириться с новыми условиями, а взамен их появляется светолюбивая растительность: вейник, *Aiga*, некоторые виды осок и т. п. Вместе с такими представителями травянистой флоры, иногда позже их, появляются на этих пространствах и такие древесные породы, для которых вышеописанные условия вполне подходящи, т. е. они соответствуют их жизненным, биологическим свойствам. Почти ежегодно обильно плодоносящая береза или осина с чрезвычайно легкими семенами, притом еще снабженными хорошими приспособлениями для полета, быстро, с помощью ветра населяют такие пространства своим потомством; появляется, как говорят лесоводы, налет березы, осины, а в некоторых случаях и белой ольхи. Всходы этих пород растут быстро, заморозков не боятся, будучи в самую нежную пору своего развития прикрыты травой; они перегоняют в росте первых пришельцев, и, продолжая быстро расти в высоту и разрастаться сучьями в стороны, они смыкаются. Что значит это? Смыкаются они не сразу, но постепенно и по мере смыкания производят снова целый переворот в жизненном обиходе поляны. Множество отдельных существ, березок, осинков и т. п., тысячи и миллионы их постоянно превращаются в сообщества, в такую совокупность, где в состоянии проявиться как их взаимное влияние друг на друга, так и на занятую почву и атмосферу. Смыкаясь, они прежде всего образуют на поляне защитный покров, который в свою очередь создает определенную тень под своим пологом, и светолюбивая травяная растительность, так роскошно развившаяся на открытом месте, теперь начнет чахнуть, хиреть, перестанет цвести, а затем и совсем отомрет; с другой стороны, начнет постепенно складываться обычный для

леса мертвый покров из опадающих листьев этих первых пришельцев—дерев, вначале перемешанный еще с остатками отгнивающей травы. Этот защитный покров из лиственных пород, уменьшив приток света к почве, уменьшит и обратное излучение тепла как в силу отражения от полога, так и в силу уничтожения такой деятельной зеленой поверхности, как заросли светолюбивых трав. То сильное излучение, которое происходило особенно весной и в ночную пору над живым покровом, переносится этажом выше и будет происходить уже над пологом лиственных пород; зато под пологом его будут защищены от заморозков чувствительные к ним растения, как ель или пихта. И вот теперь, когда все это случится, продолжающая селиться ель не будет уже так легкомысленно рисковать своей жизнью. С этого момента, как показывают наблюдения и сличение возраста верхнего лиственного яруса и елового подседа, с этого времени и начинается расселение ели на территории, которая ей когда-то принадлежала, но с которой она была согнана. Смыканием пород-пионеров создается вновь жизненная обстановка леса, так глубоко отличная от условий жизни на открытых полях, и потому такая лесная порода, как ель, не только в состоянии поселиться, а, как мы видели сейчас, найдет для себя весьма подходящие условия.

... Ель, поселившись под пологом материнских пород, тоже смыкается, и среди этого вновь возникшего насаждения так же, как и среди покровного яруса, начинается процесс дифференциации, или расслоение всех стволов на господствующие и угнетенные классы. Еловые насаждения притом находятся под гнетом верхнего защитного полога. Защитные функции тесно сплетаются с конкурирующими моментами; поэтому ель растет под пологом лиственных пород медленнее, чем росла бы на открытом месте, если бы, конечно, не заморозки. Будучи теневыносливой породой, ель мирится, хотя и с уроном для себя в смысле прироста, с тем количеством света, который пропускает сквозь полог верхний защитный ярус. С известного возраста, однако, достигнув определенной высоты, ель уже перестает нуждаться в защите, и тогда яснее выступает угнетающее влияние верхнего насаждения. Опыты с вырубкой части лиственных пород экспериментально доказывают справедливость сказанного.

Несмотря на угнетающее влияние верхнего полога, ель, благодаря своей теневыносливости, все же продолжает расти вверх; по мере все большего и большего изреживания насаждения из светолюбивых пород получаются лучшие условия роста для ели, так как уменьшаются конкурирующие влияния. По мере увеличения возраста и связанного с ним изреживания сквозь верхний полог начинает проникать все больше света, тепла и влаги в виде атмосферных осадков, а в почвенной среде ель встречает все меньше и меньше конкурентов в отношении влаги и зольных веществ; но, с другой стороны, когда еловые кроны настолько поднимутся, что начнут проникать сквозь лиственный полог, последний берет новое орудие для борьбы с елью. Особенно яркие примеры этой новой формы борьбы дает нам береза. Лиственные породы начинают охлестывать ель, они секут ее хвою, легко приходя в движение даже от небольшого ветра; хвоя отмирает, крона часто делается однобокой, и несмотря на все это, не вся, но часть ели продолжает успешно расти в высоту и, наконец, перегоняет, благодаря длительности своего роста в высоту, соседние березу и осину. После двухъярусного наступает стадия одноярусного хвойно-лиственного насаждения, которое постепенно переходит вновь в двухъярусное, где, однако, верхний ярус будет уже не лиственный, а хвойный, с небольшой, разве, примесью осины или березы, а нижний — из угнетенных елей и лиственных пород. Последние, попав под полог ели, уже более чувствительно отразят на себе угнетающее влияние елового полога; раньше была теневыносливая порода под светолюбивой, теперь же более светолюбивые элементы очутились под пологом теневыносливой, и само собой разумеется, что им не выдержать конкуренции. Если в чистом насаждении безразлично, какой породы угнетенные классы рано или поздно должны отмирать, то совершенно естественно и понятно, что стволы какой-нибудь светолюбивой породы, очутившись в роли угнетенных под пологом более теневыносливой, не в состоянии так долго бороться, как в первом случае, и потому скорее пробегут все стадии угнетения до окончательной смерти. Лет около 60—80 мы можем встретить еще стадию смешанного насаждения, но после этого возраста ель уже берет верх над приютившими ее породами. В конце концов, лет через

20, восстанавливается почти прежняя картина, т. е. одноярусное еловое насаждение с той или иной примесью лиственных пород» (Морозов, 1949, стр. 321—327).

Мы видим, таким образом, что непосредственное восстановление вырубленного ельника невозможно. На его месте сначала возникнет березовое или осиновое насаждение, либо смешанный березово-осиновый древостой. Это самосогласованное насаждение, оно способно себя воспроизводить при отсутствии ели. Однако внедрение ели лишает лиственное насаждение самосогласованности, и происходит его постепенная смена ельником. Таким образом, восстановление ельника происходит через предварительное возникновение березняка или осинника. Мы имеем в этом явлении частный случай реализации рассмотренной выше логической схемы.

8. Остается подвести некоторые итоги и сделать важные выводы общего характера.

Вспомним еще раз основные особенности фитосферы.

Энергетика фитосферы и протекающие в ней процессы саморегулирования и самоорганизации очень тесно связаны между собой. Истоком процессов саморегулирования и самоорганизации в фитосфере являются замкнутые контуры связи между физической средой и живым веществом — растениями, населяющими эту среду.

Благодаря самоорганизации и саморегулированию своей структуры (конкретные проявления которых были рассмотрены выше) фитосфера обладает строением, в высшей степени приспособленным к захвату превратимой энергии солнечного излучения.

В явлениях саморегулирования фитосферой собственной структуры закон необходимого разнообразия проявляется в том, что разнообразие условий физико-географической среды подавляется разнообразием видового состава возможных фитоценозов. Но в данном случае мы сталкиваемся с своеобразным проявлением этого закона, которое можно назвать «коллективным» саморегулированием: сформировавшийся коллектив совместно произрастающих растений *в целом* создает необходимые и достаточно стабильные условия существования для *каждого* отдельного растения в ценозе. Разнообразие же возможных растительных коллективов обеспечивается существующим в природе огромным числом видов растений, отличающихся своими экологическими свойствами.

Самоизреживание леса

1. Лес — самая изученная форма растительного покрова. Он издавна был предметом хозяйственной деятельности человека и объектом внимательных эмпирических исследований. Собранные о лесе информация дает некоторые возможности количественного изучения его энергетики и связанных с энергетикой явлений саморегулирования.

В первую очередь мы рассмотрим очень интересное и практически важное явление, получившее в науке о лесе наименование самоизреживания леса. Это одно из очень ярких проявлений происходящих в лесу процессов самоорганизации.

Опытные таблицы хода роста насаждений показывают, что число стволов, приходящихся на единицу площади, убывает с возрастом по плавной и очень правильной кривой, обнаруживая удивительную закономерность. Это явление получило название изреживания леса. Изреживание леса легко обнаруживается непосредственными наблюдениями. Наблюдая насаждение, возникшее путем самосева, мы обнаружим, что деревья развиты неодинаково. Многие из них опередили другие, выделяются большей высотой, большим диаметром ствола и большими размерами кроны. Наряду с ними имеются такие деревья, кроны которых расположены в промежутках

между хорошо развитыми кронами и либо сдавлены ими с боков, либо имеют одностороннюю флагообразную форму. Далее, мы увидим деревья невзрачные, маленькие кроны которых расположены под общим пологом. Это отставшие в своем развитии и росте деревья; среди них можно найти экземпляры, находящиеся на всех стадиях отмирания.

В конечном итоге на стадии всходов или в первые годы жизни мы имеем на гектаре несколько сотен тысяч юных деревьев, а к возрасту спелости огромное их число отмирает, и на гектаре остается лишь несколько сотен стволов.

Существование замкнутых контуров связи между растительным покровом и внешней средой на месте произрастания покрова приводит к тому, что растения косвенно, через свое участие в изменениях среды, воздействуют друг на друга. Изреживание древостоев есть одно из проявлений подобного взаимодействия.

Когда возрастное изреживание происходит в многовидовом лесном ценозе, то в этом случае оно обусловлено и воздействием друг на друга деревьев одного и того же вида и взаимодействием растений разных видов. Поскольку в одновидовом насаждении или в условиях резкого преобладания одного вида вторая причина исключена, то изреживание в условиях такого насаждения мы будем называть самоизреживанием.

Однако в этой связи необходимо сделать следующие замечания.

Изреживание в раннем возрасте даже одновидового древостоя не может вызываться только внутривидовыми отношениями молодых, быстро растущих деревьев, но обязательно обусловлено и их отношениями с растениями других видов. В самом деле, как бы велика ни была плотность всходов одновидового древостоя, на занятую им территорию непременно проникнут травянистые растения других видов. Они так или иначе будут оказывать свое влияние на среду существования молодых деревьев, угнетая их и вызывая их отмирание.

Когда молодые деревья разовьются настолько, что кроны их сомкнутся, под пологом леса не смогут существовать травянистые растения, способные оказывать существенное влияние на ход изреживания. Однако изреживание будет происходить, но теперь оно будет

обусловлено только внутривидовыми отношениями деревьев между собой. Следовательно, это не изреживание в широком понимании, а самоизреживание в принятом нами смысле. В дальнейшем же процесс самоизреживания протекает в чистом виде только до тех пор, пока древесное насаждение способно не пускать под свой полог кустарники и деревья других видов. Однако в результате самоизреживания рано или поздно плотность насаждения уменьшается настолько, что под его пологом поселяются растения других видов, приспособленные к совместному существованию с данной древесной породой. С этого времени начинается формирование многовидового ценоза лесных растений, а поэтому изменение плотности древостоя будет в дальнейшем обусловлено не только присущим ему свойством самоизреживания, но также отношениями данных древесных растений с другими видами. Позже присоединяется еще один фактор — естественное отмирание деревьев, завершающих свой жизненный цикл.

Проникновение растений других видов под полог данного насаждения может произойти довольно рано. Однако влияние этих растений на изреживание основной породы может оказаться несущественным в количественном отношении в течение значительного промежутка времени. До тех пор пока это так, мы можем пренебречь влиянием внедрившихся видов и при математическом описании явлений считать, что мы имеем дело с самоизреживанием в «чистом» виде.

Таким образом, несколько условно мы можем различать следующие периоды в жизни древостоя. Первый период — от всходов до смыкания крон. Второй период — от смыкания крон до начала существенного влияния других видов кустарников и деревьев, развившихся под пологом рассматриваемого древостоя. В это время основной причиной уменьшения плотности древостоя является самоизреживание, а остальные факторы играют второстепенную, подчиненную роль. В этот период мы можем в первом приближении пренебречь всеми факторами, кроме самоизреживания, и считать, что изменение плотности древостоя с течением времени обусловлено только им.

Однако с течением времени положение меняется, и наступает третий период. К определенному возрасту

складывается обстановка, при которой убыль стволов в силу внутривидовых отношений теряет свое ведущее значение и уменьшение числа стволов в значительной мере обусловлено другими факторами: междувидовыми отношениями и естественным отмиранием деревьев. Эта стадия продолжается до тех пор, пока плотности растений разных видов, составляющих лесной растительный покров, не достигнут таких значений, при которых возможно относительно длительное их совместное существование. В этот период изменение плотности древостоя с течением времени определяется не законами самоизреживания, а какими-то другими законами.

Для нас важно иметь представление о том возрасте, до которого изменение плотности древостоя можно рассматривать как результат самоизреживания, существенно не осложненного другими факторами. Наблюдения природы и, как это будет показано ниже, математический анализ таблиц самоизреживания показывают, что для долговечных пород этот возраст можно оценить максимум в 100—120 лет. Для недолговечных пород, таких, например, как осина, береза, и некоторых других, этот возраст, конечно, меньше и не превышает 60—80 лет.

2. Мы ставим своей задачей исследовать количественные законы самоизреживания.

Однако предварительно нужно сделать следующее замечание.

Поглощение света хлорофиллом избирательное. Хлорофилл имеет две широкие полосы поглощения: одну — в левой части спектра, захватывающей красные и желтые лучи, другую — в правой части спектра, в области сине-фиолетовых лучей. Именно за счет этой радиации осуществляется такой основной процесс, как фотосинтез, хотя на него расходуется незначительная доля поглощенной растением энергии. Кроме того, поглощенная энергия расходуется на транспирацию, перемещение воды и других веществ в растении, передается в почву и т. д.

Поглощаемую растением часть (по спектральному составу) солнечной энергии называют *физиологической радиацией*.

При поисках математического описания закономерностей самоизреживания прежде всего необходимо ввести переменные и постоянные величины, нужные для

решения задачи, и определить размерности этих величин. Условимся в качестве основных единиц употреблять единицы численности, времени, длины и энергии, обозначая их соответственно через N , T , L и E .

Обозначим через ν плотность насаждения, т. е. число деревьев, приходящихся на единицу площади. Очевидно, что¹

$$[\nu] = NL^{-2}.$$

Мы введем величину

$$I = \frac{1}{\nu} \frac{d\nu}{dt},$$

где t обозначает время. Величина I выражает изменение числа организмов (деревьев) в единицу времени, отнесенное к одному организму². Мы назовем эту величину, взятую с обратным знаком, удельной скоростью самоизреживания. Легко установить, что

$$[I] = T^{-1}. \quad (33)$$

Обозначим через P — площадь, приходящуюся на одно растение. Ясно, что

$$P = \frac{1}{\nu}, \quad (34)$$

$$[P] = L^2 N^{-1}. \quad (35)$$

Далее, обозначим через λ количество световой энергии (физиологической радиации), падающей в единицу времени на единицу площади. Назовем эту величину световым потоком. Она, очевидно, характеризует световой климат территории, занятой насаждением. Определив размерность светового потока, найдем

$$[\lambda] = EL^{-2} T^{-1}. \quad (36)$$

Наконец, введем величину σ , характеризующую потребность насаждения в световой энергии, понимая под этим количество световой энергии, которое поглощает одновидовое, сомкнутое насаждение, занимающее еди-

¹ Символ $[a]$ обозначает размерность величины a .

² Для упрощения формулировок мы здесь и в дальнейшем говорим об «одном организме» или «одном растении», имея в виду число растений, равное принятой единице, например один организм, десяток организмов и т. п.

ницу площади, за период времени от появления всходов до завершения жизненного цикла. Очевидно, что

$$[\sigma] = EL^{-2}. \quad (37)$$

Итак, мы ввели все необходимые величины.

Самоизреживание — сложное явление, ход которого определяется не только световыми, но также почвенными факторами (от которых существенно зависит бонитет насаждения). Кроме того, явления самоизреживания зависят и от биофизических свойств данного вида древесных растений.

Тем не менее обобщение некоторых простых опытных фактов позволяет формулировать гипотезу, хотя и очень общую, однако достаточную для выяснения количественных закономерностей самоизреживания.

Возьмем какое-либо насаждение, в котором происходит процесс самоизреживания. Рассмотрим это насаждение в два бесконечно близких момента времени t и $t+dt$. За промежуток времени dt , протекший от момента t до момента $t+dt$, удельная скорость самоизреживания уменьшится на определенную величину, которую мы обозначим через dI . Площадь, приходящаяся на одно растение, за время dt также изменится; это изменение обозначим через dP . Внимательный просмотр опытных данных о самоизреживании и простые количественные сопоставления показывают, что отношение dI к dP при одном и том же значении P будет практически одинаковым во всех бонитетах. Это показывает, что, в отличие от I , значение рассматриваемого отношения не зависит от факторов, определяющих бонитет, а будет зависеть от площади P как от независимого переменного и от величин, характеризующих световой климат и потребность растений в свете, как от параметров. Этот вывод приводит нас к математическому соотношению

$$\frac{dI}{dP} = \varphi(\lambda, \sigma, P), \quad (38)$$

где $\varphi(\lambda, \sigma, P)$ — пока неизвестная функция от независимого переменного P и параметров λ и σ . Такова математическая формулировка того обобщения опытных данных, которое мы положим в основу количественного анализа явлений самоизреживания.

Для отыскания неизвестной функции $\varphi(\lambda, \sigma, P)$ мы применим методы теории размерностей. Согласно принципам этой теории,

$$\frac{dI}{dP} = C\lambda^x \sigma^y P^z, \quad (39)$$

где C — безразмерная постоянная, а числа x, y и z подлежат определению. Принимая во внимание, что

$$\left[\frac{dI}{dP} \right] = T^{-1} L^{-2} N,$$

а также учитывая размерности λ, σ и P , выраженные формулами (36), (37) и (38), мы на основании анализа размерностей приходим к выводу, что они удовлетворяют условию

$$T^{-1} L^{-2} N = E^x L^{-2x} T^{-x} E^y L^{-2y} L^{2z} N^{-z}.$$

Приравнявая показатели размерности по каждой основной единице в левой и правой частях этого равенства, получим уравнения:

$$\begin{aligned} x &= 1, \\ -2x - 2y + 2z &= -2, \\ x + y &= 0, \\ -z &= 1, \end{aligned}$$

решая которые, найдем:

$$x = 1, \quad y = -1, \quad z = 1.$$

Подставив найденные значения x, y и z в уравнение (39), получим

$$dI = C \frac{\lambda}{\sigma} \frac{dP}{P}. \quad (40)$$

Полагая $\alpha = C \frac{\lambda}{\sigma}$, перепишем равенство (40) в виде

$$dI = \alpha \frac{dP}{P} \quad (41)$$

и назовем α коэффициентом самоизреживания. Из всего сказанного выше следует, что α — не зависящий от времени (постоянный в процессе самоизреживания) коэффициент, имеющий, однако, для разных пород разное значение, которое можно определить опытным путем.

Из дифференциального уравнения (41) мы можем найти закон, по которому в процессе самоизреживания насаждения изменяется плотность v с течением времени.

Величина P и плотность v связаны соотношением

$$P = \frac{1}{v},$$

из которого находим, что

$$\frac{dP}{P} = - \frac{dv}{v}.$$

Пользуясь этим соотношением, мы можем уравнение (41) переписать в виде

$$dI = - \alpha \frac{dv}{v}. \quad (42)$$

В процессе самоизреживания плотность древостоя убывает. Однако с наступлением определенного возраста процесс завершается, удельная скорость самоизреживания становится равной нулю, а плотность древостоя достигает определенного значения \bar{v} . Принимая это во внимание, интегрированием уравнения (42) мы получим

$$\int_0^I dI = - \alpha \int_{\bar{v}}^v \frac{dv}{v},$$

откуда

$$I = \alpha \ln \bar{v} - \alpha \ln v. \quad (43)$$

Вспоминая, что

$$I = \frac{1}{v} \frac{dv}{dt} = \frac{d}{dt} \ln v,$$

мы можем равенство (43) представить в виде

$$\frac{d}{dt} \ln v = \alpha \ln \bar{v} - \alpha \ln v.$$

Наконец, переходя от натуральных логарифмов к десятичным, имеем

$$\frac{d}{dt} \lg v = \alpha \lg \bar{v} - \alpha \lg v. \quad (44)$$

Это уравнение представляет собой обыкновенное дифференциальное линейное уравнение первого порядка, если в качестве неизвестной, подлежащей определению

функции рассматривать $\lg v$. Интегрируя его обычными методами, получим

$$\lg v = \lg \bar{v} + \left\{ \lg \frac{v_0}{\bar{v}} \right\} e^{-\alpha(t-t_0)} \quad (45)$$

или

$$v = \bar{v} \left(\frac{v_0}{\bar{v}} \right)^{e^{-\alpha(t-t_0)}}, \quad (46)$$

где v_0 — так называемая начальная плотность, т. е. плотность в момент времени t_0 , принятый за начальный.

Если нам известны для того или иного насаждения коэффициент самоизреживания α и предельная плотность \bar{v} , то по формуле (45) мы можем вычислить $\lg v$, а по формуле (46) плотность v в функции времени t . Таким образом, формулы (45) и (46) дают законы, описывающие в количественной форме изменения $\lg v$ и v со временем в процессе самоизреживания лесных деревьев. Для вычислений более удобна формула (45), которой мы и будем пользоваться.

Посмотрим, что можно сказать на основе самых общих соображений о тех двух параметрах α и \bar{v} , которые входят в формулы (45) и (46).

Мы знаем, что $\alpha = C \frac{\lambda}{\sigma}$, где λ — световой поток (поток физиологической радиации) и σ — коэффициент, выражающий потребность в световой энергии насаждения, образованного деревьями данного вида. Значение α будет разным для древесных растений разных видов. Но, рассматривая насаждения из деревьев определенного вида, мы должны коэффициент самоизреживания α считать зависящим только от световых условий. Таким образом, для деревьев определенного вида и в пределах одного и того же географического района или в разных районах, но с одним и тем же световым климатом, значение α должно оставаться неизменным, сохранять одно и то же значение для всех бонитетов.

Из свойств параметра α вытекает, что зависимость явлений самоизреживания от бонитета (в частности, от почвенных условий) выражается только через предельную плотность \bar{v} , которая, как мы увидим в дальнейшем, возрастает с возрастанием номера бонитета.

Установленные нами свойства α и \bar{v} говорят о том, что они представляют собой независимые параметры.

3. Теперь посмотрим, каким образом для той или иной породы древесных растений в каждом конкретном случае могут быть определены значения коэффициента самоизреживания α и предельной плотности \bar{v} по фактическим данным об изменении числа стволов с возрастом, взятым из опытных таблиц хода роста насаждений.

Полагая

$$\begin{aligned} \alpha \lg \bar{v} &= a, \\ -\alpha &= b, \end{aligned} \quad (47)$$

перепишем дифференциальное уравнение (44) в виде

$$\frac{d}{dt} \lg v = a + b \lg v,$$

а отсюда интегрированием по времени в пределах от t_0 до $t > t_0$ найдем

$$\lg v - \lg v_0 = a(t - t_0) + b \int_{t_0}^t \lg v dt. \quad (48)$$

В опытных таблицах хода роста насаждений указывается плотность v (число стволов на гектаре) в зависимости от времени (возраста в годах). Пусть для равноотстоящих моментов времени

$$t_0, t_1, \dots, t_n$$

соответствующие этим моментам плотности насаждений имеют, согласно опытным таблицам, следующие значения:

$$v_0, v_1, \dots, v_n.$$

Без ограничения общности рассуждений можно в дальнейшем предполагать, что n — число четное. Если это на самом деле не так, то мы будем отбрасывать последнюю строку опытных таблиц. Таким образом, моментами времени t_0, t_1, \dots, t_n промежутки времени $[t_0, t_n]$ будет разбит на четное число частей. Выберем теперь момент времени t_m примерно в середине отрезка $[t_0, t_n]$ ($t_0 < t_m < t_n$) и притом так, чтобы точки t_1, t_2, \dots, t_{m-1} делили отрезок $[t_0, t_m]$ также на четное

число частей. Теперь, пользуясь формулой (48), напишем два следующих соотношения:

$$\begin{aligned} \lg v_m - \lg v_0 &= a(t_m - t_0) + b \int_{t_0}^{t_m} \lg v dt, \\ \lg v_n - \lg v_0 &= a(t_n - t_0) + b \int_{t_0}^{t_n} \lg v dt, \end{aligned} \quad (49)$$

где v_m и v_n обозначают плотности насаждения соответственно в моменты времени t_m и t_n .

В формулах (49) величины $\lg v_m$, $\lg v_n$, $t_m - t_0$, $t_n - t_0$ нам известны. Интегралы

$$\int_{t_0}^{t_m} \lg v dt, \quad \int_{t_0}^{t_n} \lg v dt$$

могут быть вычислены по данным опытных таблиц с помощью формулы Симпсона. Таким образом, соотношения (49) представляют собой линейные алгебраические уравнения относительно a и b . Из этих уравнений a и b могут быть определены.

По найденным значениям a и b мы можем найти значения a и $\lg \bar{v}$ с помощью формул:

$$\begin{aligned} a &= -b, \\ \lg \bar{v} &= \frac{a}{b}, \end{aligned} \quad (50)$$

которые легко выводятся из формул (47). С помощью таблиц логарифмов по $\lg \bar{v}$ находим предельную плотность \bar{v} .

4. Предложенная нами теория самоизреживания леса по своему облику принадлежит к числу так называемых полуэмпирических теорий.

В самом деле, мы получили формулу

$$v = \bar{v} \left(\frac{v_0}{\bar{v}} \right) e^{-a(t-t_0)},$$

в которую входят два параметра a и \bar{v} , о численных значениях которых никаких сведений из нашей теории извлечь нельзя. Однако мы располагаем методами, которые в конкретных случаях позволяют определить эти параметры путем обработки данных опытных таблиц.

Пользуясь этой возможностью, мы можем взять какие-либо опытные таблицы, определить из них значения параметров a и \bar{v} , подставить эти значения в формулу (46), вычислить плотности древостоев для разных возрастов и бонитетов и сравнить вычисленные значения с фактическими. Допустим, что мы получим хорошее согласие. Спросим себя, будет ли хорошее согласие иметь научное значение, если результаты вычислений мы сравним с данными тех же самых таблиц, обработкой которых мы получили значения a и \bar{v} ? Да, будет, так как согласие означает, что теория правильно указала аналитическую форму зависимости, что формула (46) при надлежащем подборе параметров отображает ход явлений самоизреживания.

Убедившись, что формула (46) в принципе способна отображать количественные закономерности самоизреживания, мы можем применить ее к анализу конкретных таблиц самоизреживания с тем, чтобы в результате этого анализа получить общие выводы, справедливые не только в том частном случае, который отражен в рассмотренных таблицах, но и применимые ко всякому насаждению вообще. Мы увидим в дальнейшем, что на таком пути действительно можно получить результаты, имеющие общее значение.

Полученная нами формула и наши выводы относятся к насаждениям, развивающимся без активного хозяйственного вмешательства в их рост. Хозяйственные мероприятия резко изменяют ход роста насаждений, сильно влияют на убыль числа деревьев с возрастом, и в этом случае установленные нами закономерности теряют свое значение. Поэтому для наших целей пригодны только таблицы хода роста насаждений, развивающихся без хозяйственного ухода и при слабых мерах ухода, когда мы имеем незначительные отклонения от обстановки естественного самоизреживания.

Исключительно большое значение надо придавать точности опытных таблиц хода роста насаждений. Количественные закономерности самоизреживания, выраженные на точном языке математических формул, требуют для своей проверки точных таблиц.

Однако хорошо известна невысокая точность многих современных таблиц хода роста насаждений, обусловленная неполнотой и качественной неоднородностью

исходных материалов. Поэтому при проверке мы должны ориентироваться на таблицы хода роста насаждений из таких пород, которые по тем или иным причинам изучались особенно широко, подробно и тщательно.

Принимая во внимание сказанное, мы должны признать, что наиболее подходящими для наших целей будут таблицы хода роста сосны и ели. Исследованию хода роста этих пород, имеющих особенно большое хозяйственное значение и широкое распространение, посвящены работы многих авторов как в России, так и в Западной Европе. Данные о закономерностях роста сосны и ели обладают наибольшей полнотой, и в этом отношении они заметно отличаются от данных для других пород. Поэтому в сопоставлении полученных нами формул с данными динамики численности сосны и ели мы видим решающую проверку предложенной количественной теории.

Критическую и очень тщательно выполненную сводку обширных количественных данных о закономерностях роста сосновых и еловых насаждений в условиях слабого хозяйственного ухода мы имеем в таблицах, составленных проф. А. В. Тюриным. Эти таблицы опубликованы им в книге «Нормальная производительность насаждений», изданной в 1930 г. Эти же таблицы повторены и в последнем издании «Справочника таксатора», вышедшем из печати в 1952 г. и составленном Н. В. Третьяковым, Н. В. Горским и Г. Г. Самойловичем.

5. Мы начнем с самоизреживания сосны. Фактические данные о самоизреживании сосны приведены в табл. 5.

Пользуясь этими данными, мы составим уравнения вида (49), из которых вместе с формулами (50) можно определить значения коэффициента самоизреживания α и предельную плотность ν . По соображениям, которые будут изложены ниже, мы ограничимся вычислением значений α , оставляя ν в стороне. Для читателей, интересующихся деталями вычислений, укажем, что при составлении уравнений значения t_0 , t_m и t_n были взяты следующими: для бонитетов Ia, I, II, III и IV $t_0=20$, $t_m=80$, $t_n=140$, для бонитета V $t_0=20$, $t_m=80$, $t_n=120$ и для бонитета Va мы приняли $t_0=30$, $t_m=70$, $t_n=110$.

Таблица 5

Самоизреживание сосны
Число стволов на гектаре

Возраст в годах	Бонитеты						
	Ia	I	II	III	IV	V	Va
20	3350	3970	4800	6200	8900	14 000	—
30	2050	2400	2800	3650	4860	6 650	14 900
40	1430	1640	1940	2400	3300	4 880	10 400
50	1055	1200	1340	1760	2420	3 540	7 300
60	820	935	1070	1340	1850	2 820	5 500
70	670	760	860	1080	1470	2 270	4 230
80	562	625	725	905	1220	1 880	3 420
90	483	536	625	760	1030	1 580	2 830
100	423	470	550	660	890	1 370	2 350
110	384	426	490	585	790	1 210	2 080
120	350	392	450	535	720	1 100	1 870
130	331	368	420	495	675	—	—
140	317	353	400	470	635	—	—

Результаты наших вычислений приведены в табл. 6.

Таблица 6

Коэффициент самоизреживания α
для сосны, вычисленный по данным
табл. 5

Бонитет	α
Ia	0,019
I	0,020
II	0,020
III	0,018
IV	0,019
V	0,020
Va	0,014

Среднее значение . . . 0,019

Просматривая эту таблицу, мы вправе сделать вывод, что *предсказанное теорией постоянство коэффициента самоизреживания α , вернее, независимость его значения от бонитета, хорошо оправдывается в случае сосновых насаждений.*

В самом деле, мы видим, что для всех бонитетов, кроме Va, значение α сохраняется почти постоянным, очень близким к среднему значению. Незначительные отклонения α от среднего значения, несомненно, обусловлены неизбежными погрешностями опытных таблиц. Быть может, обращает на себя внимание несколько отличное от остальных значение α , полученное для бонитета Va. Но отклонение все же невелико и, по нашему убеждению, обусловлено погрешностями таблиц, которые вероятны для бонитета Va. Действительно, надо иметь в виду, что этому бонитету соответствуют сосняки, произрастающие в крайних, в самых неблагоприятных условиях, часто на болотах, когда насаждение угнетено, не имеет существенного хозяйственного значения и в силу этого мало изучается. Поэтому естественно полагать, что в этом случае данные опытных таблиц заслуживают меньшего доверия и могут содержать существенные погрешности.

Таблица 7

Предельная плотность \bar{v} для сосны, вычисленная по данным табл. 5

Бонитет	$\lg \bar{v}$	\bar{v}
Ia	2,3777	239
I	2,4406	276
II	2,4724	297
III	2,5297	339
IV	2,6474	444
V	2,8469	709
Va	2,9214	834

Теперь обратимся к рассмотрению второго параметра самоизреживания — предельной плотности \bar{v} .

Мы могли бы получить значения \bar{v} для всех бонитетов одновременно с вычислением значений α . Но по-

скольку мы установили, что для всех бонитетов значение α будет одним и тем же, то разумно поступить иначе: подставив значение α в одно из уравнений (49) (лучше во второе), мы получим уравнение, в котором \bar{v} будет единственным неизвестным. Решая это уравнение, мы определим значение \bar{v} для всех бонитетов. Результаты таких вычислений приведены в табл. 7.

Как видно из табл. 7, существует следующая важная закономерность: *предельная плотность сосновых насаждений возрастает при переходе от лучших бонитетов к худшим.*

Располагая значением α (которое будет одним и тем же для всех бонитетов) и значениями \bar{v} (для всех бонитетов сосновых насаждений), мы можем теперь по формуле (46) вычислить плотность насаждений для всех возрастов и каждого бонитета и сравнить вычисленные величины с данными, содержащимися в табл. 5. Такое сравнение покажет, в какой мере аналитическое выражение вида (46) способно отражать количественные закономерности процессов самоизреживания.

Из табл. 8 мы видим, что во всех случаях, кроме одного, отклонение вычисленных значений плотности древостоя от фактических не превышает 10%, будучи, однако, во многих случаях заметно меньшим. Учитывая точность современных таблиц хода роста насаждений, мы можем такое согласие теории с фактическими данными признать хорошим. Единственный случай большого отклонения (24,7%) встречается в бонитете V. Однако выше мы указывали, что данные для низких бонитетов могут содержать заметные ошибки и не заслуживают безусловного доверия.

6. Теперь рассмотрим самоизреживание ели. Фактические данные о самоизреживании ели возьмем также из «Всеобщих таблиц хода роста нормальных насаждений», составленных проф. А. В. Тюриным; они приведены в табл. 9.

Пользуясь этими данными, мы составим уравнения вида (49); из этих уравнений при помощи формул (50) определим для всех бонитетов значения коэффициента самоизреживания α , не определяя пока, как и в случае сосновых насаждений, значений предельной плотности \bar{v} . При составлении уравнений вида (49) были приняты

Таблица 8

Самоизреживание сосны

Возраст в годах	Число стволов на гектаре		Отклонение, %
	вычисленное	фактическое	

Бонитет Ia

20	3350	3350	—
30	2120	2050	+1,1
40	1455	1430	+1,7
50	1006	1055	-4,6
60	823	820	+0,3
70	665	670	-0,7
80	558	562	-0,7
90	482	483	-0,2
100	417	423	-1,4
110	386	384	+0,5
120	356	350	+1,7
130	332	331	+0,3
140	314	317	-1,0

Бонитет I

20	3970	3970	—
30	2362	2400	-1,6
40	1709	1640	+4,2
50	1209	1200	+0,8
60	925	935	-1,1
70	740	760	-2,6
80	617	625	-1,3
90	531	536	-0,9
100	468	470	-0,4
110	422	426	-0,9
120	388	392	-1,1
130	361	368	-1,9
140	340	353	-3,7

Возраст в годах	Число стволов на гектаре		Отклонение, %
	вычисленное	фактическое	

Бонитет II

20	4800	4800	—
30	2961	2800	+5,7
40	1985	1940	+2,3
50	1424	1340	+6,3
60	1085	1070	+1,4
70	866	860	+0,7
80	716	725	-1,2
90	615	625	-1,6
100	542	550	-1,5
110	487	490	-0,6
120	446	450	-0,9
130	415	420	-1,2
140	391	400	-2,2

Бонитет III

20	6200	6200	—
30	3821	3650	+4,7
40	2560	2400	+6,7
50	1838	1760	+4,4
60	1398	1340	+2,0
70	1115	1080	+3,2
80	922	905	+1,9
90	791	760	+4,1
100	697	660	+5,6
110	627	585	+7,2
120	574	535	+7,3
130	534	495	+7,9
140	515	470	+9,6

Возраст в годах	Число стволов на гектаре		Отклонение, %
	вычисленное	фактическое	

Бонитет IV			
20	8900	8900	—
30	5332	4860	+9,7
40	3490	3300	+5,8
50	2451	2420	+1,3
60	1837	1850	-0,7
70	1447	1470	-1,6
80	1187	1220	-2,7
90	1008	1030	-2,2
100	880	890	-1,1
110	785	790	-0,6
120	717	720	-0,4
130	664	675	-1,6
140	623	635	-1,9

Бонитет V			
20	14 000	14 000	—
30	8 293	6 650	+24,7
40	5 378	4 880	+10,2
50	3 672	3 540	+8,6
60	2 793	2 820	-1,0
70	2 187	2 270	-3,7
80	1 786	1 880	-9,3
90	1 497	1 580	-5,2
100	1 315	1 370	-4,0
110	1 170	1 210	-3,3
120	1 065	1 100	-3,2

Бонитет Va			
30	14 900	14 900	—
40	9 739	10 400	-6,4
50	6 849	7 300	-6,2

Возраст в годах	Число стволов на гектаре		Отклонение, %
	вычисленное	фактическое	
60	5119	5500	-6,9
70	4024	4230	-4,9
80	3298	3420	-5,6
90	2809	2830	-0,7
100	2441	2350	+3,9
110	2179	2080	+4,8
120	1988	1870	+6,3

Таблица 9

Самоизреживание ели
Число стволов на гектаре

Возраст в годах	Бонитеты					
	Ia	I	II	III	IV	V
20	8365	11 708	18 515	28 291	—	—
30	4120	5 930	8 062	12 411	16 805	—
40	2253	3 336	4 637	6 222	8 940	12 966
50	1523	2 136	2 891	4 034	5 371	7 249
60	1135	1 509	1 979	2 657	3 584	4 772
70	908	1 163	1 489	1 939	2 636	3 480
80	767	953	1 196	1 540	2 112	2 835
90	672	815	1 010	1 295	1 759	2 401
100	605	724	873	1 121	1 517	2 095
110	559	652	779	999	1 353	1 904
120	523	598	707	906	1 235	1 769

следующие значения t_0 , t_m , t_n : для бонитетов Ia, I, II и III $t_0=20$, $t_m=60$ и $t_n=120$, для бонитета IV $t_0=30$, $t_m=70$, $t_n=110$ и для бонитета V $t_0=40$, $t_m=80$, $t_n=120$. Результаты этих вычислений приведены в табл. 10.

Просматривая эту таблицу, мы видим, что значение α не обнаруживает систематических изменений с возрастанием номера бонитета, и мы имеем лишь

небольшие колебания около среднего значения $\alpha=0,027$. Поэтому мы вправе сделать вывод, что *предусмотренная теорией независимость значения α от бонитета в случае еловых насаждений оправдывается хорошо.*

Таблица 10
Коэффициент самоизреживания α для ели, вычисленный по данным табл. 9

Бонитет	α
Ia	0,029
I	0,025
II	0,025
III	0,025
IV	0,026
V	0,030

Среднее значение . . . 0,027

Рассмотрим второй параметр самоизреживания — предельную плотность \bar{v} .

Подставив во второе из уравнений (49) найденное нами среднее значение $\alpha=0,027$, мы получим уравнение, в котором \bar{v} будет единственным неизвестным. Решая это уравнение для каждого из бонитетов, мы найдем значение \bar{v} для всех бонитетов (табл. 11).

Таблица 11
Предельная плотность \bar{v} для ели, вычисленная по данным табл. 9

Бонитет	$\lg \bar{v}$	\bar{v}
Ia	2,6241	421
I	2,7046	506
II	2,7667	584
III	2,8741	748
IV	3,0000	1000
V	3,1193	1316

Таблица 12

Самоизреживание ели

Возраст в годах	Число стволов на гектаре		Отклонение, %
	вычисленное	фактическое	
Бонитет Ia			
20	8365	8365	—
30	4123	4120	+0,1
40	2403	2253	+6,6
50	1591	1523	+4,5
60	1161	1135	+2,3
70	913	908	+0,5
80	760	767	-0,9
90	661	672	-3,4
100	594	605	-1,8
110	547	559	-2,2
120	514	523	-1,7

Бонитет I			
20	11 708	11 708	—
30	5 569	5 930	-6,1
40	3 159	3 336	-5,3
50	2 048	2 136	-4,1
60	1 472	1 509	-2,5
70	1 143	1 163	-1,7
80	943	953	-1,0
90	796	815	-2,4
100	728	724	+0,6
110	668	652	+2,5
120	625	598	+4,5

Бонитет II			
20	18 515	18 515	—
30	8 173	8 062	+1,4
40	4 379	4 637	-5,6
50	2 719	2 891	-6,0

Возраст в годах	Число стволов на гектаре		Отклонение, %
	вычисленное	фактическое	
60	1890	1979	-4,5
70	1432	1489	-3,8
80	1158	1196	-3,2
90	985	1010	-2,5
100	870	873	-0,3
110	792	779	+1,7
120	737	707	+4,3

Бонитет III

20	28 291	28 291	—
30	11 770	12 411	-2,9
40	6 132	6 222	-1,4
50	3 728	4 034	-7,6
60	2 544	2 657	-4,2
70	1 907	1 939	-1,6
80	1 529	1 540	-0,7
90	1 291	1 295	-0,3
100	1 134	1 121	+1,2
110	1 028	999	+2,9
120	954	906	+5,3

Бонитет IV

30	16 805	16 805	—
40	8 620	8 940	-3,6
50	5 180	5 371	-3,6
60	3 509	3 584	-2,1
70	2 607	2 636	-1,1
80	2 078	2 112	-1,6
90	1 748	1 759	-0,6
100	1 532	1 517	+1,0
110	1 385	1 353	+2,4
120	1 282	1 235	+3,8

Возраст в годах	Число стволов на гектаре		Отклонение, %
	вычисленное	фактическое	
40	12 966	12 966	—
50	7 546	7 249	+4,1
60	4 992	4 772	+4,6
70	3 642	3 480	+2,3
80	2 863	2 835	+1,1
90	2 380	2 401	-0,9
100	2 070	2 095	-1,2
110	1 860	1 904	-2,3
120	1 715	1 769	-3,0

Бонитет V

40	12 966	12 966	—
50	7 546	7 249	+4,1
60	4 992	4 772	+4,6
70	3 642	3 480	+2,3
80	2 863	2 835	+1,1
90	2 380	2 401	-0,9
100	2 070	2 095	-1,2
110	1 860	1 904	-2,3
120	1 715	1 769	-3,0

Просматривая табл. 11, мы видим, что *предельная плотность еловых насаждений возрастает при переходе от лучших бонитетов к худшим.*

Располагая значением α (которое будет одним и тем же для всех бонитетов) и значениями \bar{v} для всех бонитетов еловых насаждений (табл. 11), мы вычислили по формуле (46) плотность насаждения для каждого возраста и всех бонитетов. Результаты вычислений, а также сравнение вычисленных величин с фактическими данными (содержащимися в табл. 9) сведены в табл. 12.

Просматривая эту таблицу, мы видим, что отклонение вычисленных значений плотности еловых древостоев от фактических значений не превосходит 7%, будучи во многих случаях заметно меньшим.

7. Найденные нами закономерности самоизреживания, выраженные формулой (46), и свойства параметров α и \bar{v} не только хорошо отображают явления, реально протекающие в природных условиях, но могут быть положены в основу метода долгосрочного прогнозирования процессов самоизреживания.

Обсудим внимательно этот вопрос.

При вычислении параметров самоизреживания α и \bar{v} , а также при сопоставлении результатов, вычисленных по формуле (46), с фактическими данными мы

пользовались опытными таблицами хода роста насаждений. Эти таблицы отображают явления, происходящие в насаждениях, принятых за типовые или стандартные. Однако в природе мы встречаем большое разнообразие насаждений, многие из которых резко отличаются от насаждений, использованных для построения таблиц. Это обусловлено разнообразием климатов, почв и физико-географических условий в лесной зоне нашей страны. Наконец, внутренние свойства самих насаждений, например условия полета семян или толщина лесной подстилки, создают широкий диапазон плотностей, встречающихся в конкретных насаждениях.

Тем не менее вычисленные нами значения коэффициентов самоизреживания α пригодны не только для узкого класса насаждений, близких к стандартным насаждениям всеобщих таблиц; с известным приближением эти значения можно перенести и на другие насаждения. В самом деле, мы знаем, что

$$\alpha = C \frac{\lambda}{\sigma},$$

где λ — световой поток, σ — потребность насаждения данного вида древесных растений в световой энергии и C — безразмерный параметр. Параметр σ зависит только от вида древесных растений и для всех географических районов сохраняет одно и то же значение. Параметр λ выражает световой климат географического пункта, и потому его значение зависит от широты места, хода облачности и прозрачности атмосферы. Отсюда следует, что значение α в принципе будет разным в разных географических районах, и для анализа самоизреживания следовало бы составить карту географического распределения значений этого параметра. Однако имеющиеся данные о световом климате заставляют думать, что в довольно широком диапазоне средних широт изменения α не очень существенны, и в первом приближении мы можем считать α сохраняющим неизменное значение для всей лесной полосы нашего континента. Во всяком случае, такая гипотеза вполне допустима при современной точности таблиц самоизреживания. Но тогда найденные из всеобщих таблиц значения α можно применять ко всем насаждениям древесных растений данного вида в пределах лесной зоны СССР.

Много сложнее свойства второго параметра \bar{v} , который мы назвали предельной плотностью самоизреживания. В каждом случае численное значение этого параметра глубоко связано с индивидуальными свойствами насаждения и может существенно меняться при переходе от одного географического района к другому даже в насаждениях одного и того же бонитета. Поэтому мы попытаемся найти способ определения \bar{v} по состоянию насаждения в раннем возрасте.

Мы будем исходить из следующих соображений. Известно, что степень благоприятности среды для развития и роста насаждения оценивается лесоводами с помощью бонитетной шкалы. Практически бонитет насаждения определяется по его высоте. Чем лучше условия среды, тем больше в каждом данном возрасте будет высота насаждения. Для определения бонитета того или иного конкретного насаждения применяют следующую таблицу (табл. 13).

Таблица 13

Высота насаждений по бонитетам (м)

Возраст в годах	Бонитеты						
	Ia	I	II	III	IV	V	Va
10	6—5	5—4	4—3	3—2	2—1	—	—
20	12—10	9—8	7—6	6—5	4—3	2	1
30	16—14	13—12	11—10	9—8	7—6	5—4	3—2
40	20—18	17—15	14—13	12—10	9—8	7—5	4—3
50	24—21	20—18	17—15	14—12	11—9	8—6	5—4
60	28—24	23—20	19—17	16—14	13—11	10—8	7—5
70	30—26	25—22	21—19	18—16	15—12	11—9	8—6
80	32—28	27—24	23—21	20—17	16—14	13—11	10—7
90	34—30	29—26	25—23	22—19	18—15	14—12	11—8
100	35—31	30—27	26—24	23—20	19—16	15—13	12—10
110	36—32	31—29	28—25	24—21	20—17	16—13	12—10
120	38—34	33—30	29—26	25—22	21—18	17—14	13—10

Из сказанного следует, что к одному и тому же бонитету относятся насаждения с одним и тем же ходом

роста, независимо от причин, его определяющих. Так, например, ход роста сосны на бедных каменистых почвах и на болоте может быть одинаковым, и насаждения будут принадлежать к одному и тому же бонитету. Таким образом, строго говоря, бонитет не выражает однозначно ни условий места произрастания, ни свойств насаждения. Понятие бонитета отражает равнодействующую тех отношений между насаждением и внешней средой, которыми определяется ход роста насаждения.

С другой стороны, результаты наших исследований, несомненно, указывают на тесную связь значений \bar{v} с бонитетом насаждения. Параметр \bar{v} монотонно возрастает при переходе от лучших бонитетов к худшим.

Изложенные соображения заставляют нас думать, что высота насаждения в каждом возрасте и предельная плотность самоизреживания являются следствием одних и тех же природных факторов, которые в своей совокупности определяют бонитет насаждения. Поэтому следует ожидать существования количественной (математической) связи между высотой насаждения в любом фиксированном возрасте и значением параметра \bar{v} . Эта связь должна быть обратной в том смысле, что, чем больше в данном возрасте высота насаждения h , тем меньше значение \bar{v} .

Можно было бы попытаться теоретически установить аналитическую форму этой связи, однако при современном уровне знаний и невысокой точности экспериментальных данных лесоводства вряд ли имеет смысл это делать. Достаточно в первом приближении предположить обратную пропорциональность h и \bar{v} , учитывая, конечно, что для каждого возраста и для каждого вида древесных растений коэффициент пропорциональности будет разным.

Возраст 30 лет — наименьший возраст, для которого в большинстве таблиц приводятся данные о состоянии насаждений для всех или почти всех бонитетов. Поэтому в дальнейшем мы будем обозначать через h_0 высоту насаждения в этом возрасте. Пусть

$$K = h_0 \bar{v}. \quad (51)$$

Если изложенные выше мысли о связи h_0 и \bar{v} в основ-

ном верны, то величина K должна сохранять для всех бонитетов примерно одно и то же значение. Проверим это для сосны и ели, взяв значения h_0 из таблиц проф. А. В. Тюрина, а значения \bar{v} — из табл. 7 и 11.

Результаты, полученные для сосны, содержатся в табл. 14.

Таблица 14

Расчет K для сосны

Бонитет	h_0	\bar{v}	$K = h_0 \bar{v}$
Ia	14,3	239	3418
I	12,6	276	3478
II	10,6	297	3148
III	8,7	339	2749
IV	7,2	444	3197
V	5,4	703	3796
Va	3,8	834	3169

Среднее значение 3294

Просматривая последнюю графу этой таблицы, мы видим, что значения K колеблются около среднего значения, не обнаруживая систематического хода. Мы можем поэтому считать, что для всех бонитетов сосновых насаждений K имеет одно и то же значение. Примем в качестве такового его среднюю величину, т. е. положим $K=3294$.

Таблица 15 содержит результаты вычисления K , полученные для ели.

Эта таблица дает основание считать, что для всех бонитетов еловых насаждений K имеет одно и то же значение. Примем в качестве такового среднюю величину, т. е. положим $K=3903$.

Условия внешней среды насаждений зависят от многих причин и варьируют в широких пределах. Прежде всего они изменяются при переходе из одного географического района в другой. Затем эти условия зависят от плотности насаждения в данном возрасте, которая может быть весьма различной в зависимости от густоты налета семян, толщины лесной подстилки и т. д. Однако

различия условий среды, вызванные подобными причинами, вполне сравнимы с теми различиями, которыми обуславливается бонитет насаждения, а потому и эти различия также не должны влиять на значение K . Мы приходим, таким образом, к выводу, что для каждого вида древесных растений значение K остается одним и тем же, каковы бы ни были плотность насаждения, его бонитет и географическое положение.

Таблица 15

Расчет K для ели

Бонитет	h_0	\bar{v}	$K = h_0 \bar{v}$
Ia	11,0	421	4631
I	8,3	506	4200
II	6,45	584	3767
III	4,75	748	3552
IV	3,65	1000	3650
V	2,75	1316	3619

Среднее значение 3903

Мы можем величину K назвать инвариантом самоизреживания. Эта величина размерная, поэтому ее значение зависит от выбора единиц измерения. Вычисленные нами значения отвечают тому случаю, когда единицей длины будет метр, единицей площади — гектар, единицей численности — один организм.

Располагая значением K , мы можем для любого насаждения данного вида по высоте насаждения h_0 в возрасте 30 лет вычислить значение \bar{v} по формуле

$$\bar{v} = \frac{K}{h_0}, \quad (52)$$

непосредственно вытекающей из формулы (51).

Формулы (46) и (52) позволяют прогнозировать ход самоизреживания в будущем по состоянию насаждения в молодом возрасте (в возрасте 30 лет).

Техника прогностического расчета будет следующей. Пусть для какого угодно насаждения в возрасте 30 лет нам известны плотность v_0 и высота h_0 . Тогда по фор-

муле (52) находим \bar{v} . Значения α нам известны. Подставляя значения параметров v_0 , α и \bar{v} в формулу

$$v = \bar{v} \left(\frac{v_0}{\bar{v}} \right) e^{-\alpha(t-t_0)}$$

и выполняя вычисления, мы получим прогноз.

8. Нам остается убедиться в эффективности предложенного нами метода прогноза.

Начнем с прогноза самоизреживания сосны. Воспользуемся таблицами хода роста сосновых насаждений в Петербургской губернии, составленными около ста лет тому назад известным лесоводом А. Р. Варгасом де Бедмаром. Эти таблицы воспроизведены в «Справочнике таксатора» (Третьяков, Самойлович, Горский, 1952, стр. 480—483). В этих таблицах, в отличие от таблиц А. В. Тюрина, нет деления бонитета I на Ia и I и деления бонитета V на V и Va.

Если мы сопоставим состояние тридцатилетних сосновых насаждений в Петербургской губернии с данными А. В. Тюрина для насаждений того же возраста, то обнаружим весьма существенные различия (табл. 16).

Таблица 16

Число стволов на гектаре в сосновых насаждениях в возрасте 30 лет

Бонитет	Всеобщие таблицы А. В. Тюрина	Таблицы А. Р. Варгаса
Ia	2 050	} 3432
I	2 400	
II	2 800	4035
III	3 650	4611
IV	4 860	5160
V	6 650	} 5856
Va	14 900	

Мы видим из этой таблицы, что в сосновых насаждениях Петербургской губернии число деревьев на гектаре в боните I в 1,5 раза больше, а в V в 1,5 раза меньше чисел, указанных в таблицах Тюрина. Отсюда ясно, что

Прогностический расчет самоизреживания сосны
в Петербургской губернии

Возраст в годах	Число стволов на гектаре		Отклонение, %
	прогноз	фактическое	

Бонитет I

30	3432	3432	—
40	2261	2563	—11,8
50	1601	1776	—9,9
60	1204	1190	+1,2
70	951	886	+7,3
80	782	678	+15,3
90	666	604	+10,3
100	582	531	+9,6
110	522	475	+9,9
120	476	448	+6,3
130	442	421	+5,0
140	415	402	+3,2

Бонитет II

30	4035	4035	—
40	2646	2946	—11,2
50	1882	2086	—9,8
60	1415	1464	—3,4
70	1118	1070	+4,5
80	919	851	+8,0
90	782	750	+4,3
100	685	668	+2,5
110	613	604	+1,5
120	560	549	+2,0
130	519	521	—0,4
140	488	494	—1,2

ход самоизреживания в этих двух случаях будет существенно различным. Тем не менее, исходя из состояния насаждений в возрасте 30 лет, мы можем предсказать, каким будет ход самоизреживания в сосняках Петербургской губернии.

Взяв из таблиц А. Р. Варгаса де Бедемара высоты сосновых насаждений в возрасте 30 лет, вычисляем по формуле (52) значения предельной плотности \bar{v} (табл. 17).

Таблица 17

Расчет предельной плотности \bar{v} для
сосняков Петербургской губернии
 $K=3294$

Бонитет	h_0	\bar{v}
I	10,7	308
II	9,1	362
III	7,6	434
IV	6,7	492
V	5,8	568

Мы можем теперь применить формулу (46) и вычислить будущие значения плотности v , предсказывая более чем на столетие вперед, взяв для каждого бонитета значения v_0 и \bar{v} соответственно из табл. 16 и 17 и полагая $\alpha=0,019$. Результаты прогностического расчета и сравнение прогноза с фактическими данными приведены в табл. 18.

Мы видим хорошее согласие прогностических расчетов с фактической картиной. Для бонитетов I—IV максимальное отклонение равно 15%, будучи в большинстве случаев заметно меньшим 10%. В бонитете V отклонение несколько больше — 12—17%, что, несомненно, обусловлено более низким качеством опытных данных для этого бонитета.

9. Теперь обратимся к самоизреживанию ели. Мы воспользуемся таблицами хода роста еловых насаждений в Петербургской губернии, составленными также А. Р. Варгасом де Бедемаром (Третьяков, Горский, Самойлович, 1952, стр. 492—495).

Возраст в годах	Число стволов на гектаре		Отклонение, %
	прогноз	фактическое	

Бонитет III			
30	4611	4611	—
40	3063	3350	—8,6
50	2183	2379	—8,3
60	1650	1784	—7,5
70	1310	1363	—6,1
80	1081	1098	—1,5
90	925	869	+6,5
100	810	759	+6,7
110	727	686	+6,0
120	665	640	+3,9
130	617	595	+3,7
140	581	567	+2,5

Бонитет IV			
30	5160	5160	—
40	3436	3843	—10,6
50	2453	2745	—10,6
60	1858	2087	—11,0
70	1476	1629	—9,4
80	1220	1308	—6,7
90	1043	1062	—1,7
100	916	933	—1,8
110	822	842	—2,4
120	752	769	—2,2
130	699	714	—2,1

Бонитет V			
30	5856	5856	—
40	3888	4419	—12,0
50	2786	3239	—14,0
60	2116	2544	—16,8

Возраст в годах	Число стволов на гектаре		Отклонение, %
	прогноз	фактическое	
70	1685	1976	—14,7
80	1396	1601	—12,8
90	1195	1355	—11,8
100	1051	1189	—11,6

Сопоставление состояния тридцатилетних еловых насаждений в Петербургской губернии с данными А. В. Тюрина для насаждений того же возраста показывает весьма существенные различия, как это видно из табл. 19.

Т а б л и ц а 19
Число стволов на гектаре в еловых насаждениях в возрасте 30 лет

Бонитет	Всеобщие таблицы А. В. Тюрина	Таблицы А. Р. Воргаса
Ia	4 120	} 3422
I	5 930	
II	8 062	4072
III	12 411	4805
IV	16 805	5700

В еловых насаждениях Петербургской губернии число стволов на гектаре в бонитете I в 1,5 раза меньше, а в IV — в 2,5 раза меньше чисел, указанных в таблицах Тюрина. И все же можно предсказать, каким будет ход самоизреживания в ельниках Петербургской губернии.

Взяв из данных А. Р. Воргаса де Бедемара высоты h_0 еловых насаждений в возрасте 30 лет, вычисляем по формуле (52) значения предельной плотности \bar{v} . Результаты этих вычислений содержатся в табл. 20.

Мы можем теперь применить формулу (46) и вычислить будущие значения плотности v более чем на столетие вперед, взяв для каждого бонитета значения v_0 и \bar{v} соответственно из табл. 19 и 20 и положив $\alpha=0,027$.

Результаты прогностического расчета и сопоставление прогноза с фактическими данными приведены в табл. 21.

Таблица 21

Таблица 20

Расчет предельной плотности \bar{v} для ельников Петербургской губернии
 $K=3903$

Бонитет	h_0	\bar{v}
I	9,8	398
II	8,2	476
III	6,7	582
IV	5,5	710

Мы получили хорошее согласие прогностических расчетов с фактической картиной. Только в одном случае отклонение незначительно превосходит 10%, в большинстве случаев оно заметно меньше.

10. В заключение мы скажем несколько слов об энергетических последствиях явлений самоизреживания.

Рассмотрим территорию, занятую каким-либо насаждением. Осредненное по времени (за вегетационный период) количество физиологической радиации (прямой и рассеянной), падающей на единицу площади за единицу времени, обозначим через λ и назовем световым потоком. Это геофизический параметр, характеризующий световые условия местообитания насаждения.

Выделим часть насаждения, занимающую единицу площади. Такое насаждение поглощает поток физиологической радиации, составляющий ту или иную долю полного потока физиологической радиации Солнца; обозначим этот поток через λ^* .

Благодаря самоизреживанию лесные насаждения с очень раннего возраста могут иметь сомкнутые кроны, а тогда на занимаемой ими территории они являются сплошным экраном для захвата падающей на эту территорию физиологической радиации Солнца. Правда, пока насаждение очень молодо, оно, несмотря на сомкнутость крон, захватывает не весь поток физиологической радиации Солнца; для этого у молодого насаждения вертикальная толщина кронового слоя недостаточна. Но по мере роста насаждения наступает момент, начиная

Прогностический расчет самоизреживания ели в Петербургской губернии

Возраст в годах	Число стволов на гектаре		Отклонение, %
	прогноз	фактическое	
Бонитет I			
30	3422	3422	—
40	2056	2058	—0,1
50	1398	1372	+1,9
60	1036	1071	—2,3
70	818	833	—1,8
80	695	677	+2,7
90	609	595	+2,4
100	551	549	+0,4
110	510	522	—2,3
120	481	494	—2,6
130	460	476	—3,4
140	444	467	—4,9
Бонитет II			
30	4072	4072	—
40	2450	2580	—5,0
50	1663	1693	—1,8
60	1237	1281	—5,6
70	987	1006	—1,9
80	830	833	—0,4
90	728	714	+2,0
100	658	640	+2,8
110	610	586	+4,1
120	575	558	+3,0
130	550	540	+1,8
140	531	531	0,0

Возраст в годах	Число стволов на гектаре		Отклонение, %
	прогноз	фактическое	

Бонитет III

30	4805	4805	—
40	2917	2955	—1,3
50	1992	2077	—4,1
60	1489	1565	—4,9
70	1193	1244	—4,1
80	1006	1034	—2,7
90	884	869	+1,7
100	801	741	+8,1
110	743	677	+9,7
120	701	650	+7,8
130	671	627	+7,0
140	649	613	+5,9

Бонитет IV

30	5700	5700	—
40	3482	3727	—6,6
50	2390	2562	—6,7
60	1793	1921	—6,7
70	1440	1519	—5,2
80	1218	1263	—3,6
90	1070	1043	+2,6
100	972	878	+10,7
110	902	824	+9,5
120	852	787	+8,3
130	816	759	+7,5

с которого насаждение поглощает весь поток физиологической радиации Солнца, падающей на занятую насаждением территорию.

Рассмотренные нами факты дают нам основание подразделить историю всякого одновозрастного насаждения на два периода: первый период, когда

$$\lambda^* < \lambda,$$

его можно назвать периодом неполного поглощения физиологической радиации, и второй период, когда

$$\lambda^* = \lambda,$$

который мы будем называть периодом полного поглощения физиологической радиации.

И, наконец, последнее замечание. Выше мы обозначили через σ параметр, характеризующий потребность насаждений данного вида в световой энергии, и приняли в качестве такового количество световой энергии, поглощаемой гектаром насаждения за время от появления всходов до завершения жизненного цикла насаждения. Очевидно, что

$$\sigma = \int_0^{\tau^*} \lambda^* dt,$$

где τ^* — среднее время жизни насаждения, образованного деревьями данного вида. Так как период неполного поглощения физиологической радиации относительно короткий, а по его завершении $\lambda^* = \lambda$, то из написанного выше интеграла следует, что в очень грубом приближении

$$\sigma = \lambda \tau^*,$$

т. е. значение σ пропорционально среднему времени жизни насаждения, образованного деревьями данного вида.

Динамика биомассы
и энергетика
отношений леса
и внешней среды

1. Жизнедеятельность всякого растения сопровождается поступлением в него из внешней среды необходимых ему веществ. Часть веществ растение получает из почвенных растворов, а часть — в виде газов из окружающей атмосферы. Поступающие в растения вещества расходуются в двух направлениях. Одна их часть, испытав сложные превращения, раньше или позже возвращается в среду в виде отработанных веществ; и, таким образом, через растение проходит постоянный ток веществ, поддерживающий жизнедеятельность всех его частей, всей живой массы растения. Другая часть веществ расходуется на рост и развитие растения, на увеличение его размеров, на формирование новых органов и клеток.

Мы применим эти общие соображения к исследованию явлений жизни леса, отметив при этом, что они могут быть применены не только к отдельному дереву, но и к любому лесному массиву в целом, например к части насаждения, занимающего единицу площади. Мы можем поэтому говорить о потоке веществ, поступающих на поддержание жизнедеятельности гектара насаждения, и о потоке веществ, расходуемых на увеличение биомассы гектара насаждения.

Обращаясь к энергетике насаждений, мы должны

иметь в виду, что и постоянный ток веществ, поддерживающий жизнедеятельность всей существующей в данный момент биомассы, и процессы новообразования биомассы сопровождаются поступлением в растения и выделением из них энергии. Материальные и энергетические явления соответствуют друг другу, и по интенсивности одних можно судить об интенсивности других. Это замечание открывает возможности энергетического подхода к изучению закономерностей динамики запаса лесных насаждений.

Оставим временно в стороне явления новообразования биомассы, обусловленные ростом и развитием особей насаждения, иначе говоря, мысленно остановим эти процессы. Жизнедеятельность существующей в данный момент биомассы, даже если она не возрастает, обязательно сопровождается поглощением и выделением энергии. Этот ток энергии составляет определенную часть всего потока поглощаемой насаждением энергии; обозначим его через λ_1^* .

Если же, кроме того, происходят процессы новообразования биомассы, т. е. запас насаждения возрастает в результате образования новых органов и клеток деревьев насаждения, то это потребует дополнительного потока поглощаемой энергии; его величину обозначим через λ_2^* .

Из определения величин λ_1^* и λ_2^* следует, что

$$\lambda^* = \lambda_1^* + \lambda_2^*,$$

где λ^* — общий поток энергии, поглощаемый гектаром насаждения в единицу времени.

Исходя из общих соображений, мы указали в главе 10, что начиная с некоторого возраста величина λ^* численно совпадает с полным потоком физиологической радиации Солнца. Это находит подтверждение в опытных данных. Так, например, Л. И. Иванов указывает на основании экспериментальных исследований в природных условиях, что насаждение с хорошо сомкнутыми кронами почти полностью поглощает поток физиологической радиации. Он пишет: «... в известных пределах густоты насаждения (числа стволов на 1 га) кроны всех пород могут покрыть данную площадь почти полностью, разрастаясь до полного смыкания. Количество солнечной энергии, задерживаемое таким сплошным пологом, должно быть

на единицу площади приблизительно одинаковым у разных пород, так как определяется по разности между одинаковым для всех пород количеством падающей радиации и очень малым количеством отраженной и прошедшей радиации. Эти последние величины для физиологической радиации так малы сравнительно с падающей (не более 10%), что различия их у разных пород не могут существенно отразиться на количестве задержанной пологом энергии» (Иванов, 1946, стр. 24 и 25).

Из определения каждой из величин λ^* , λ_1^* и λ_2^* следует:

$$[\lambda^*] = EL^{-2}T^{-1}, \quad (53)$$

$$[\lambda_1^*] = EL^{-2}T^{-1}, \quad (54)$$

$$[\lambda_2^*] = EL^{-2}T^{-1}. \quad (55)$$

2. В самом начале главы мы указали на то, что материальные и энергетические явления в растительном покрове соответствуют друг другу и что по интенсивности одних можно судить об интенсивности других. Воспользуемся этой мыслью и попытаемся, исходя из энергетических соображений, найти количественные закономерности динамики биомассы.

Поглощаемая насаждением физиологическая радиация расходуется в двух направлениях — на поддержание жизнедеятельности существующей в данный момент биомассы и на ее увеличение, на создание новых клеток, тканей и органов.

Обозначим через β количество энергии, затрачиваемое в насаждении в единицу времени для поддержания жизнедеятельности, отнесенное к единице биомассы. Размерность β будет зависеть от того, в каких единицах мы будем измерять биомассу — в единицах массы или в единицах объема. Мы будем придерживаться установленной в лесоводстве традиции и измерять биомассу в единицах объема; тогда

$$[\beta] = EL^{-3}T^{-1}. \quad (56)$$

Далее, обозначим через γ количество энергии, затрачиваемое насаждением при новообразовании единицы биомассы; очевидно, что

$$[\gamma] = EL^{-3}. \quad (57)$$

Величина потока энергии, необходимого для поддержания жизнедеятельности единицы биомассы насаждения, а также и количество энергии, расходуемое на новообразование единицы биомассы насаждения в процессе его роста, представляют собой суммарные величины, в которых отражаются все направления расхода энергии: на синтез органических веществ, на их превращения и передвижения, на отделение водных растворов от почвы и их всасывание через корневую систему, на движение водных растворов в растении и их испарение, на механическую работу корней в почве, на почвообразовательные процессы и т. п.

Пусть w обозначает биомассу насаждения, измеренную в объемных единицах и отнесенную к единице площади, например к одному гектару. Назовем эту величину удельной биомассой насаждения. Тогда очевидно, что поток физиологически активной энергии, необходимой для поддержания жизнедеятельности этой биомассы, будет равен βw . Напомним, что через λ^* мы обозначили поток физиологической радиации, поглощаемой удельной биомассой насаждения. Если

$$\lambda^* > \beta w,$$

то это означает, что удельная биомасса возрастает. Величину

$$\lambda^* - \beta w$$

назовем избыточной энергией. Скорость возрастания биомассы будет прямо пропорциональна избыточной энергии и обратно пропорциональна количеству энергии, необходимому для новообразования единицы биомассы, т. е.

$$\frac{dw}{dt} = \frac{1}{\gamma} (\lambda^* - \beta w). \quad (58)$$

Дифференциальное уравнение (58) мы получили из простых и ясных физических соображений. Но его легко получить и методами теории размерностей.

Уравнение (58) — основное в количественной теории нарастания биомассы насаждений. Однако, прежде чем им воспользоваться, мы вынуждены его несколько преобразовать. Дело в том, что мы не располагаем опытными данными об удельной биомассе насаждений.

В практическом лесоводстве учитывается только надземная часть удельной биомассы; ее обычно называют запасом насаждения. Запас насаждения мы будем в дальнейшем обозначать через v . Мы будем исходить из довольно грубой, но все же допустимой гипотезы, что надземная часть биомассы для каждого вида древесных растений всегда пропорциональна полной биомассе, т. е.

$$v = kw, \quad (59)$$

где $k < 1$ — коэффициент пропорциональности.

Эмпирические данные заставляют полагать, что для древесных пород разных видов значения k будут разными. Кроме того, в пределах одной и той же породы значения k будут зависеть от бонитета насаждения: чем выше номер бонитета, тем, по-видимому, больше относительные размеры корневой системы и ее доля в общей биомассе дерева, т. е. с возрастанием номера бонитета значение k убывает. В то же время можно полагать, что с наступлением периода полного поглощения физиологической радиации, когда особи насаждения в основном сформированы, значение k пренебрежимо мало зависит от возраста и, следовательно, не изменяется со временем. Во всяком случае, мы будем исходить из такой гипотезы.

Из равенства (59) следует

$$w = \frac{v}{k}, \quad \frac{dw}{dt} = \frac{1}{k} \frac{dv}{dt}.$$

Подставляя эти значения в уравнение (58), получим после очевидных преобразований

$$\frac{dv}{dt} = \frac{1}{\gamma} (k\lambda^* - \beta v). \quad (60)$$

Уравнение (60) можно было бы проинтегрировать и найти v как функцию от t , если бы мы знали зависимость λ^* от времени.

Мы знаем, что, пока насаждение молодо,

$$\lambda^* < \lambda,$$

где λ — поток физиологической радиации, падающей на территорию, занятую насаждением. Но после смыкания крон и их достаточного разрастания начиная с некоторого возраста τ наступает период полного поглощения физиологической радиации, так что

$$\lambda^* = \lambda \quad \text{при всех } t \geq \tau.$$

Но тогда для всех $t > \tau$ уравнение (60) имеет вид

$$\frac{dv}{dt} = \frac{1}{\gamma} (k\lambda - \beta v). \quad (61)$$

Поскольку λ постоянно, то уравнение (61) легко интегрируется, и мы можем в явной форме найти зависимость изменения запаса v от времени в период полного поглощения физиологической радиации.

Разделяя переменные в уравнении (61), находим

$$\frac{-\beta dv}{k\lambda - \beta v} = -\frac{\beta}{\gamma} dt. \quad (61a)$$

Рассмотрим два момента времени: t_0 ($t_0 \geq \tau$) и $t > t_0$, оба расположенные в пределах периода полного поглощения физиологической радиации. Пусть запас насаждения от значения v_0 в момент времени t_0 возрастает до значения v в момент t . Тогда из уравнения (61) находим

$$\int_{v_0}^v \frac{-\beta dv}{k\lambda - \beta v} = -\frac{\beta}{\gamma} \int_{t_0}^t dt,$$

откуда, выполняя интеграцию, получим

$$\ln(k\lambda - \beta v) = \ln(k\lambda - \beta v_0) - \frac{\beta}{\gamma} (t - t_0)$$

или

$$k\lambda - \beta v = (k\lambda - \beta v_0) e^{-\frac{\beta}{\gamma} (t - t_0)}.$$

Разрешив это уравнение относительно v , получаем

$$v = \frac{k\lambda}{\beta} - \left(\frac{k\lambda}{\beta} - v_0 \right) e^{-\frac{\beta}{\gamma} (t - t_0)}.$$

Полагая

$$\frac{k\lambda}{\beta} = A, \quad \frac{\beta}{\gamma} = B, \quad (62)$$

перепишем найденную формулу в следующем окончательном виде:

$$v = A - (A - v_0) e^{-B(t - t_0)}. \quad (63)$$

Увеличение запаса насаждения не может быть беспредельным, поскольку ресурсы внешней среды

ограниченны. Во всяком случае, ограничен источник световой энергии, так как поток физиологической радиации Солнца, достигающий границы земной атмосферы, имеет вполне определенное значение. Чтобы найти предельное значение \bar{v} запаса насаждения, обратимся к формуле (63) и перейдем к пределу при $t \rightarrow +\infty$. Мы получим

$$v \rightarrow A \text{ при } t \rightarrow +\infty,$$

и, следовательно,

$$\bar{v} = A. \quad (64)$$

Равенство (64) позволяет нам переписать формулы (62) и (63) в следующем виде:

$$\frac{k\lambda}{\beta} = \bar{v}, \quad \frac{\beta}{\gamma} = B, \quad (62a)$$

$$v = \bar{v} - (\bar{v} - v_0) e^{-B(t-t_0)}. \quad (63a)$$

Полученная нами формула, если только она правильно отражает объективные закономерности и если нам известны числовые значения входящих в нее параметров, позволяет по состоянию насаждения в начале периода полного поглощения физиологической радиации предвидеть, каким будет запас насаждения в дальнейшем. В самом деле, если момент t_0 нами выбран по возможности близким к началу периода полного поглощения физиологической радиации, т. е. t_0 или равно τ , или, будучи большим τ , очень близко к нему, и если для момента t_0 нам известен запас насаждения v_0 , то формула (63a) позволяет предвычислить будущие значения v и, таким образом, предвидеть динамику запаса. Однако конкретных сведений о значениях параметров \bar{v} и B наша теория пока не дает.

3. Теперь посмотрим, каким образом для той или иной породы древесных растений в каждом конкретном случае могут быть определены численные значения параметров A и B по фактическим данным о динамике запаса насаждений, взятым из опытных таблиц хода роста. Полагая

$$a = \frac{k\lambda}{\gamma}, \quad b = \frac{\beta}{\gamma}, \quad (65)$$

перепишем дифференциальное уравнение (61) в виде

$$\frac{dv}{dt} = a - bv,$$

а отсюда интеграцией по времени в пределах от t_0 до $t > t_0$ найдем

$$v - v_0 = a(t - t_0) - b \int_{t_0}^t v dt. \quad (66)$$

В опытных таблицах хода роста насаждений указываются значения v (запас в кубических метрах на гектар) в зависимости от времени (возраста в годах). Пусть для равноотстоящих моментов времени

$$t_0, t_1, \dots, t_n$$

соответствующие этим моментам значения v , согласно опытным таблицам, будут

$$v_0, v_1, \dots, v_n.$$

Без ограничения общности рассуждений можно в дальнейшем предполагать, что n — число нечетное. Если это на самом деле не так, то мы будем отбрасывать либо первую, либо последнюю строку опытных таблиц. Таким образом, моментами времени t_0, t_1, \dots, t_n промежутков времени $[t_0, t_n]$ будет разбит на четное число частей. Выберем теперь момент времени t_m примерно в середине отрезка $[t_0, t_n]$ (так что $t_0 < t_m < t_n$) и притом так, чтобы точки t_1, t_2, \dots, t_{m-1} делили отрезок $[t_0, t_m]$ также на четное число частей. Теперь, пользуясь формулой (66), напомним два следующих соотношения:

$$v_m - v_0 = a(t_m - t_0) - b \int_{t_0}^{t_m} v dt, \quad (67)$$

$$v_n - v_0 = a(t_n - t_0) - b \int_{t_0}^{t_n} v dt,$$

где v_m и v_n обозначают запасы насаждения соответственно в моменты времени t_m и t_n .

В формулах (67) величины $v_m, v_n, t_m - t_0, t_n - t_0$ нам известны. Интегралы

$$\int_{t_0}^{t_m} v dt, \quad \int_{t_0}^{t_n} v dt$$

могут быть вычислены по данным таблиц с помощью формулы Симпсона. Таким образом, соотношения (67) представляют собой линейные алгебраические уравнения относительно a и b . Из этих уравнений a и b могут быть определены.

По найденным значениям a и b мы можем найти значения \bar{v} и B с помощью формул:

$$\bar{v} = \frac{a}{b}, \quad B = b, \quad (68)$$

которые непосредственно следуют из формул (62а) и (65).

4. Проведенный нами теоретический анализ не дает нам каких-либо указаний о численном значении коэффициентов \bar{v} и B . Формулы (67) и (68) позволяют нам вычислить значения \bar{v} и B для любого конкретного насаждения по опытным таблицам хода роста этого насаждения. Пользуясь этой возможностью, мы можем взять какие-либо опытные таблицы, определить из них параметры \bar{v} и B , подставить их значения в формулу (63а), вычислить запасы насаждений для разных бонитетов и сравнить вычисленные значения с фактическими.

Допустим, что мы получили хорошее согласие. Спрашивается, будет ли хорошее согласие иметь научное значение, если результаты вычислений мы будем сравнивать с данными тех же самых таблиц, обработкой которых мы получим значения \bar{v} и B . Да, будет, так как это согласие означает, что теория правильно указала аналитическую форму зависимости, что формула (63а) при надлежащем подборе параметров хорошо отображает ход реальных явлений.

Убедившись, что формула (63а) в принципе способна отображать количественные закономерности динамики запаса, мы можем одновременно применить ее к анализу конкретных таблиц запаса насаждений с тем, чтобы получить общие выводы, справедливые не только в том частном случае, который отражен в рассмотренных таблицах, но и применимые ко всякому насаждению вообще. Мы увидим в дальнейшем, что на этом пути действительно можно получить результаты, имеющие общее значение.

Однако, приступая к такой работе, необходимо отдавать себе отчет, что далеко не всякие таблицы хода роста насаждений будут для этого пригодны. Значительные рубки леса могут нарушить естественную динамику запаса. Но именно естественная динамика описывается полученными нами формулами. Поэтому подходящими для наших целей будут таблицы, отображающие развитие насаждений, свободных от рубок. Кроме того, мы можем воспользоваться таблицами, отображающими ход роста в насаждениях и в условиях рубок, но только не эксплуатационных, а рубок ухода. Однако в этих случаях мы в качестве значения v должны брать не данные о фактическом запасе, а данные о так называемой общей производительности насаждений, т. е. сумму фактического запаса и объема промежуточного пользования. В самом деле, как указывает проф. А. В. Тюрин, «общая производительность нормальных насаждений, как показывают исследования на постоянных пробных площадях в насаждениях разных пород, не зависит от степени мер ухода...» Иначе говоря, общая производительность насаждения в условиях ухода равна запасу насаждения, не затронутого рубками ухода.

Далее, исключительно большое значение надо придавать точности опытных таблиц хода роста насаждений. Количественные закономерности динамики запаса насаждений, выраженные на точном языке математических формул, требуют для своей проверки таблиц, достаточно точных в количественном отношении. Однако хорошо известна невысокая точность многих современных таблиц хода роста насаждений, обусловленная неполнотой и разным качеством исходных материалов. Поэтому при нашей проверке мы должны ориентироваться прежде всего на таблицы хода роста насаждений из тех пород, которые по тем или иным причинам изучались особенно широко, подробно и тщательно.

Принимая во внимание перечисленные выше требования, мы должны признать, что наиболее подходящими для наших целей будут данные о динамике запаса сосны и ели. Исследованию хода роста этих пород, имеющих особенно большое хозяйственное значение и широкое распространение, посвящены работы многих авторов как в России, так и в Западной Европе. Данные о закономерностях роста сосны и ели обладают наибольшей

полнотой и точностью, и в этом отношении они заметно отличаются от данных для других пород. Поэтому в сопоставлении полученных нами формул с данными таблиц динамики запаса сосны и ели мы видим решающую проверку предложенной количественной теории.

Критическую и очень тщательно выполненную сводку обширных количественных данных о закономерностях роста сосновых и еловых насаждений в условиях слабого хозяйственного ухода мы находим в таблицах, составленных проф. А. В. Тюриным. Эти таблицы опубликованы в его книге «Нормальная производительность насаждений», изданной в 1930 г. Эти же таблицы повторены и в «Справочнике таксатора» (Третьяков, Горский и Самойлович, 1952).

5. Обратимся теперь к конкретным вычислениям. Начнем с динамики запаса сосны. Фактические данные о запасах сосновых насаждений, заимствованные из «Всеобщих таблиц хода роста сосновых насаждений», составленных проф. А. В. Тюриным, сведены нами в табл. 22.

Таблица 22

Общий запас сосны ($m^3/га$)

Возраст в годах	Бонитеты					
	Ia	I	II	III	IV	V
20	156	127	103	75	53	33
30	315	259	207	154	110	65
40	484	402	329	254	189	125
50	644	541	449	355	268	189
60	785	662	555	447	343	249
70	909	767	648	530	411	303
80	1015	860	730	604	472	350
90	1110	942	803	669	525	391
100	1194	1015	867	726	571	427
110	1265	1076	921	774	609	457
120	1327	1129	966	813	640	482
130	1378	1174	1004	845	666	—
140	1420	1211	1036	871	687	—

Мы знаем, что формула (61) описывает динамику запаса только в период полного поглощения физиологической радиации. Поэтому для каждой графы нам нужно найти момент времени t_0 , относящийся к этому периоду и расположенный по возможности близко к его началу.

Следующие соображения могут служить основой для решения этой задачи. Рассматривая уравнение (61), описывающее динамику запаса в течение периода полного поглощения физиологической радиации, мы видим, что по мере возрастания v производная $\frac{dv}{dt}$ убывает. Это означает, что для этого периода характерно *монотонное убывание* скорости изменения запаса v , выражаемое производной $\frac{dv}{dt}$. С другой стороны, приближенное представление о фактическом характере изменения производной от запаса v дает так называемый текущий прирост насаждения, т. е. одна десятая доля прироста запаса за десятилетний промежуток времени. Данные о текущем приросте сосны (отвечающие табл. 22) приведены в табл. 23.

Таблица 23

Текущий прирост сосны ($m^3/га \cdot год$)

Возраст в годах	Бонитеты					
	Ia	I	II	III	IV	V
30	15,9	13,2	10,4	7,9	5,7	3,2
40	16,9	14,3	12,2	10,0	7,9	6,0
50	16,0	13,9	12,0	10,1	7,9	6,4
60	14,1	12,1	10,6	9,2	7,5	6,0
70	12,4	10,5	9,3	8,3	6,8	5,4
80	10,6	9,3	8,2	7,4	6,1	4,7
90	9,5	8,2	7,3	6,5	5,3	4,1
100	8,4	7,3	6,4	5,7	4,6	3,6
110	7,1	6,1	5,4	4,8	3,8	3,0
120	6,2	5,3	4,5	3,9	3,1	2,5
130	5,1	4,7	3,8	3,2	2,6	—
140	4,2	3,7	3,2	2,6	2,1	—

Из этой таблицы видно, что сначала прирост увеличивается, а затем начиная с некоторого возраста монотонно убывает. Для бонитетов Ia, I и II это происходит начиная с возраста 40 лет, а для бонитетов III, IV и V — с 50 лет. Этот возраст мы и можем принять за значение t_0 .

Пользуясь данными табл. 22, мы составим уравнения вида (67); из этих уравнений при помощи формул (68) можно определить значения коэффициентов \bar{v} и B . По соображениям, которые будут изложены ниже, мы сначала ограничимся вычислением значения \bar{v} , оставляя B пока в стороне. Для читателя, интересующегося деталями вычислений, укажем, что при составлении уравнений (67) значения t_0 , t_m и t_n были взяты такими: для бонитетов Ia, I и II $t_0=40$, $t_m=80$, $t_n=140$, для III и IV $t_0=50$, $t_m=90$, $t_n=130$, для бонитета V $t_0=50$, $t_m=70$, $t_n=110$.

Результаты наших вычислений сведены в табл. 24.

Таблица 24
Коэффициент B для сосны,
вычисленный по данным табл. 22

Бонитет	B
Ia	0,014
I	0,014
II	0,014
III	0,014
IV	0,017
V	0,013

Среднее значение . . 0,014

Мы можем считать, что B сохраняет одно и то же значение для всех бонитетов сосновых насаждений, равное 0,014. Небольшие отклонения в бонитетах IV и V, несомненно, объясняются погрешностями опытных таблиц.

Теперь обратимся к рассмотрению второго параметра динамики удельного объема, а именно \bar{v} .

Мы могли бы получить значения \bar{v} для всех бонитетов одновременно с вычислением значений B . Но поскольку мы установили, что для всех бонитетов значение B будет одним и тем же, то поступим иначе: подставив значение B в одно из уравнений (67) (лучше во второе), мы получим уравнение, в котором \bar{v} (вернее, a) будет единственным неизвестным. Решая это уравнение, мы найдем значение \bar{v} для каждого из бонитетов. Мы выполнили такие вычисления, и их результаты содержатся в табл. 25.

Таблица 25
Предельный запас \bar{v} для сосны,
вычисленный по данным табл. 22

Бонитет	\bar{v}
Ia	1728
I	1476
II	1269
III	1084
IV	843
V	659

Из этой таблицы мы видим, что выполняется следующая закономерность: предельный запас \bar{v} убывает при переходе от лучших бонитетов к худшим.

Располагая для сосновых насаждений значением B , которое будет одним и тем же для всех бонитетов, и значением \bar{v} для каждого бонитета в отдельности, мы можем теперь по формуле (63а) вычислить запасы для всех возрастов в пределах каждого бонитета и сравнить вычисленные величины с данными, содержащимися в табл. 22. Такое сравнение покажет, в какой мере аналитическое выражение вида (63а) способно отражать количественные закономерности динамики запаса в период полного поглощения физиологической радиации. Результаты расчетов приведены в табл. 26.

Просматривая эту таблицу, мы видим, что наибольшее отклонение вычисленных величин от фактических

Таблица 26

Общий запас сосны

Возраст в годах	Общий запас, м ³ /га		Отклонение, %
	вычисленный	фактический	
Бонитет Ia			
40	484	484	—
50	647	644	+0,5
60	788	785	+0,4
70	911	909	+0,2
80	1018	1015	+0,3
90	1110	1110	0,0
100	1191	1194	-0,2
110	1262	1265	-0,2
120	1354	1327	+2,1
130	1375	1378	+0,2
140	1421	1420	+0,1
Бонитет I			
40	402	402	—
50	543	541	+0,4
60	664	662	+0,3
70	770	767	+0,4
80	863	860	+0,3
90	942	942	0,0
100	1012	1015	-0,1
110	1073	1076	-0,3
120	1153	1129	+2,1
130	1171	1174	-0,3
140	1211	1211	0,0
Бонитет II			
40	329	329	—
50	452	449	+0,7
60	558	555	+0,5
70	651	648	+0,5

Возраст в годах	Общий запас, м ³ /га		Отклонение, %
	вычисленный	фактический	
80	732	730	+0,3
90	802	803	-0,1
100	853	867	-1,6
110	917	921	-0,4
120	986	966	+2,1
130	1002	1004	-0,2
140	1037	1036	+0,1
Бонитет III			
50	355	355	—
60	456	447	+2,0
70	533	530	+0,6
80	605	604	+0,2
90	668	669	-0,2
100	722	726	-0,6
110	769	774	-0,6
120	865	813	+6,4
130	877	845	+3,8
140	904	871	+3,8
Бонитет IV			
50	268	268	—
60	343	343	0,0
70	408	411	-0,7
80	465	472	-0,5
90	515	525	-0,9
100	557	571	-0,4
110	595	609	-2,3
120	627	640	-2,0
130	670	666	+0,6
140	680	687	-1,0

Возраст в годах	Общий запас, м ³ /га		Отклонение, %
	вычисленный	фактический	
Бонитет V			
50	189	189	—
60	251	249	+0,8
70	304	303	+0,4
80	350	350	0,0
90	391	391	0,0
100	425	427	-0,5
110	456	457	-0,2
120	483	482	+0,2

равно 6,4%. Только в трех случаях отклонение превышает 3%, будучи в большинстве случаев заметно меньшим. Такое согласие вычисленных величин с фактическими следует считать хорошим.

6. Перейдем теперь к анализу динамики запаса ели. Фактические данные о запасах еловых насаждений, заимствованные нами из «Всеобщих таблиц хода роста еловых насаждений», составленных проф. А. В. Тюриным, сведены в табл. 27.

Как и в рассмотренном ранее случае сосновых насаждений, для каждой колонки этой таблицы нам нужно найти момент времени t_0 , относящийся к периоду полного поглощения физиологической радиации и по возможности близкий к его началу. Для этого воспользуемся данными о текущем приросте ели, приведенными в табл. 28.

Просматривая колонки этой таблицы, мы видим, что сначала текущий прирост ели увеличивается, а затем начиная с некоторого возраста монотонно убывает. Для бонитета Ia это убывание начинается с возраста 50 лет, для бонитетов I, II, III и IV — с 60 лет и для бонитета V — с 70 лет. Эти возрасты мы и можем, очевидно, принять за значение t_0 .

Пользуясь данными табл. 27, мы составим уравнения вида (67); из этих уравнений при помощи формул (68) можно определить значения коэффициентов ν и B . Как

Общий запас ели (м³/га)

Возраст в годах	Бонитеты					
	Ia	I	II	III	IV	V
20	148	100	55	32	18	11
30	328	214	144	95	60	36
40	565	389	268	184	124	81
50	804	581	418	302	212	147
60	1028	773	574	430	313	226
70	1229	944	723	552	412	306
80	1409	1100	854	663	502	380
90	1567	1239	974	761	584	444
100	1707	1359	1080	847	654	497
110	1827	1464	1163	920	711	538
120	1928	1554	1246	981	760	568

Таблица 28

Текущий прирост ели (м³/га · год)

Возраст в годах	Бонитеты					
	Ia	I	II	III	IV	V
30	18,0	11,4	8,9	6,3	4,2	2,5
40	23,7	17,5	12,4	9,0	6,5	4,5
50	23,9	19,2	15,0	11,8	8,7	6,6
60	22,4	19,2	15,6	12,8	10,1	7,9
70	20,0	17,1	14,8	12,2	9,8	8,0
80	18,1	15,6	13,1	11,1	9,1	7,4
90	15,7	13,9	11,9	9,8	8,2	6,4
100	14,0	12,1	10,6	8,6	7,0	5,3
110	12,1	10,5	8,9	7,3	5,7	4,1
120	10,1	9,0	7,8	6,1	4,9	3,0

и при расчетах запаса сосны, мы сначала не будем вычислять коэффициент \bar{v} , а ограничимся только определением B . Для читателя, интересующегося деталями вычислений, укажем, что при составлении уравнений (67) были взяты следующие значения t_0 , t_m и t_n : для бонитета Ia $t_0=50$, $t_m=70$ и $t_n=110$, для бонитетов I, II, III и IV $t_0=60$, $t_m=80$ и $t_n=120$ и для бонитета V $t_0=70$, $t_m=90$ и $t_n=110$.

Результаты наших вычислений приведены в табл. 29.

Таблица 29
Кoeffициент B для ели,
вычисленный по данным табл. 27

Бонитет	B
Ia	0,012
I	0,012
II	0,012
III	0,016
IV	0,007
V	0,014

Среднее значение . . . 0,012

Данные этой таблицы дают основания считать, что в случае еловых насаждений коэффициент B имеет одно и то же значение для всех бонитетов. Два случая относительно большого отклонения от среднего значения в бонитетах III и IV обусловлены, по-видимому, недостаточно высокой точностью опытных таблиц. Итак, мы примем, что для всех бонитетов еловых насаждений $B=0,012$.

Теперь обратимся к рассмотрению второго параметра динамики запаса — параметра \bar{v} .

Поскольку мы приняли значение B одним и тем же для всех бонитетов, то, подставив значение B в одно из уравнений (67) (лучше во второе), мы получим уравнение, в котором \bar{v} (вернее, a) будет единственным неизвестным. Решая это уравнение, мы найдем значение \bar{v}

для каждого из бонитетов. Результаты вычислений приведены в табл. 30.

Таблица 30
Предельный запас \bar{v} для ели,
вычисленный по данным табл. 27

Бонитет	\bar{v}
Ia	2800
I	2280
II	1886
III	1464
IV	1132
V	921

Из этой таблицы мы видим, что и в случае еловых насаждений имеет место закономерность (сходная с установленной ранее для сосны) — значение предельной плотности \bar{v} убывает при переходе от лучших бонитетов к худшим.

Располагая для еловых насаждений значением B , которое будет одним и тем же для всех бонитетов, и значениями \bar{v} для каждого бонитета в отдельности, мы можем теперь по формуле (63а) вычислить общий запас для всех возрастов и каждого бонитета и сравнить вычисленные значения запаса с величинами, приведенными в табл. 27. Такое сравнение покажет, в какой мере аналитическое выражение вида (63а) способно отражать количественные закономерности динамики запаса ели в период полного поглощения физиологической радиации. Результаты расчетов содержатся в табл. 31.

Просматривая эту таблицу, мы видим, что во всех бонитетах, кроме бонитета IV, отклонения вычисленных величин от фактических очень малы и в подавляющем числе случаев заметно меньше 3%. В бонитете IV отклонения также невелики, хотя и достигают 4,6%. Такое согласие вычисленных величин с фактическими значениями следует признать хорошим.

7. Покажем теперь, что наши представления о связи динамики запаса лесных насаждений с их энергетикой позволяют решать некоторые прогностические задачи.

Таблица 31

Общий запас ели

Возраст в годах	Общий запас, м ³ /га		Отклонение, %
	вычисленный	фактический	
Бонитет Ia			
50	804	804	—
60	1033	1028	+0,5
70	1230	1229	+0,1
80	1408	1409	-0,1
90	1565	1567	-0,1
100	1705	1707	-0,1
110	1828	1827	+0,1
120	1938	1928	+0,5
Бонитет I			
60	773	773	—
70	945	944	+0,1
80	1093	1100	-0,6
90	1228	1239	-0,9
100	1347	1359	-0,9
110	1453	1464	-0,8
120	1546	1554	-0,5
Бонитет II			
60	574	574	—
70	722	723	-0,1
80	853	854	-0,1
90	970	974	-0,4
100	1074	1080	-0,6
110	1166	1168	-0,2
120	1247	1246	+0,1

Возраст в годах	Общий запас, м ³ /га		Отклонение, %
	вычисленный	фактический	
Бонитет III			
60	430	430	—
70	548	552	-0,7
80	650	663	-2,0
90	742	761	-2,5
100	824	847	-2,7
110	896	920	-2,6
120	960	981	-2,1
Бонитет IV			
60	313	313	—
70	407	412	-1,2
80	487	502	-3,0
90	560	584	-4,1
100	625	654	-4,4
110	682	711	-4,1
120	733	760	-4,6
Бонитет V			
70	306	306	—
80	376	380	-1,0
90	437	444	-1,6
100	492	497	-1,0
110	540	538	+0,4
120	583	568	+2,7

При вычислении параметров \bar{v} и B , а также при последующем сопоставлении вычисленных значений запаса с фактическими данными мы пользовались для сосны и ели всеобщими таблицами хода роста насаждений проф. А. В. Тюрина. Эти таблицы составлены в результате тщательной обработки обширного материала и вполне пригодны для анализа общих закономерностей динамики запаса насаждений. Но, как и всякие всеобщие

таблицы, они отображают явления, происходящие в насаждениях, принятых за стандартные или типовые. В природе же мы встречаем большое разнообразие насаждений, которые часто сильно отличаются от стандартных насаждений, отображенных во всеобщих таблицах. Это вызвано разнообразием климатов, почв и других физико-географических условий на территории нашей страны.

Мы видели, что значение \bar{v} тесно связано с условиями на месте обитания растений. В частности, этим объясняется различие значений \bar{v} в насаждениях разных бонитетов. Все известное нам о свойствах параметра позволяет также считать, что значение \bar{v} связано с условиями внешней среды того географического района, где произрастает насаждение. Следовательно, параметр \bar{v} не может быть географическим инвариантом.

Иначе обстоит дело с параметром B . Мы имеем серьезные основания полагать, что найденные нами значения этого параметра пригодны не только для узкого класса насаждений, близких к стандартным насаждениям всеобщих таблиц; с известным приближением они могут быть перенесены и на другие насаждения. В самом деле, мы видели, что различия условий внешней среды, характерные для разных бонитетов, не влияют на значение B . С другой стороны, те различия условий внешней среды, которые характерны для разных географических районов, расположенных в пределах лесной зоны СССР, вполне сравнимы по своему масштабу и последствиям с различиями, обуславливающими бонитет насаждения. Поэтому и эти различия не должны влиять на значения B .

Мы приходим, таким образом, к выводу, что для каждого вида древесных растений значение параметра B остается одним и тем же, каковы бы ни были плотность насаждения, его бонитет и географическое положение.

Следовательно, нам остается найти способ определения параметра \bar{v} в каждом конкретном случае. Покажем, что для любого насаждения его можно найти по данным о динамике запаса насаждения за небольшой, например десятилетний, промежуток времени, расположенный в начале периода полного поглощения физиологической радиации. Пусть t_0 — такой момент времени, в который

насаждение уже вступило в период полного поглощения физиологической радиации и который по возможности близок к началу этого периода, и t_1 — какой-нибудь более поздний момент времени, например отдаленный от t_0 промежутком в 10 лет. Пусть v_0 и v_1 — запасы насаждения соответственно в моменты t_0 и t_1 . После простых преобразований формулы (61) получим, учитывая равенства (62),

$$A = v + \frac{1}{B} \frac{dv}{dt}.$$

Интегрируя по t в пределах от t_0 до t_1 , найдем

$$A(t_1 - t_0) = \int_{t_0}^{t_1} v dt + \frac{1}{B}(v_1 - v_0),$$

или

$$A = \frac{1}{t_1 - t_0} \int_{t_0}^{t_1} v dt + \frac{1}{B} \frac{v_1 - v_0}{t_1 - t_0};$$

принимая же во внимание равенство (64), мы можем окончательно написать:

$$\bar{v} = \frac{1}{t_1 - t_0} \int_{t_0}^{t_1} v dt + \frac{1}{B} \frac{v_1 - v_0}{t_1 - t_0}. \quad (69)$$

Пользуясь так называемой формулой «трапеций» для приближенного вычисления определенных интегралов, получим

$$\bar{v} = \frac{1}{2}(v_0 + v_1) + \frac{1}{B} \frac{v_1 - v_0}{t_1 - t_0}. \quad (69a)$$

Эту формулу мы и будем применять для фактического вычисления параметра \bar{v} при прогностических расчетах.

Дальнейшая техника прогностического расчета будет очень простой: располагая значениями v_0 , v_1 и B , мы будем по формуле (69a) предвычислять значения \bar{v} для всех моментов $t > t_0$.

Предложенный метод прогноза динамики запаса предъявляет повышенные требования к точности исходных данных, что, конечно, является его существенным недостатком. В самом деле, точность прогноза существенно

зависит от той точности, с которой будет найдено значение \bar{v} . Но из формулы (69а) мы видим, что точность определения этой величины зависит не только от того, насколько точно известны значения v_0 и v_1 , но и какова точность значения разности $v_1 - v_0$. Но $v_1 - v_0$ — относительно малая величина, которая вычисляется как разность двух больших величин. Поэтому даже небольшие ошибки в значениях v_0 и v_1 могут привести к очень заметной ошибке в значении разности $v_1 - v_0$.

Поясним сказанное примером. Пусть для соснового насаждения истинные значения v_0 и v_1 , отделенные десятилетним промежутком времени, будут следующими: $v_1 = 515$ и $v_0 = 443$. Тогда истинное значение $v_1 - v_0 = 72$. Теперь предположим, что значения v_1 и v_0 определены с ошибками 5% и притом разных знаков, так что для них получены такие приближенные значения: $v_1 = 541$ и $v_0 = 421$. Тогда для $v_1 - v_0$ получим приближенное значение, равное 120, которое на 67% отличается от истинного. Подобная ошибка в значении $v_1 - v_0$ внесет ошибку в вычисленное значение \bar{v} , примерно равную 30—35%. Тем не менее, как мы увидим ниже, при наличии достаточно точных исходных данных вполне возможен хороший прогноз запаса насаждений.

Теперь на конкретном примере покажем прогностические возможности предложенного нами метода. Для этого надо выполнить следующий вычислительный эксперимент: составить прогноз для уже совершившихся явлений по данным о состоянии насаждения в прошлом и сопоставить расчеты с фактической картиной. Однако, для того чтобы пример был убедительным, мы, конечно, не должны брать данные, которыми мы пользовались для обобщения и для вычисления параметров, а должны обратиться к другим независимым таблицам. Но, кроме того, эти таблицы должны удовлетворять ряду дополнительных требований. Прежде всего они должны отличаться от использованных ранее таблиц характером динамики запаса. Затем они должны отражать динамику запаса для высоких возрастов, что позволит сравнить прогноз и фактическую картину на достаточно длительном промежутке времени. Наконец, нам нужны таблицы, гарантирующие достаточно высокую точность исходных данных. Выполняя прогностический расчет для таких

таблиц, мы подвергнем наш метод полноценной проверке.

Таблицы хода роста сосновых насаждений в Петербургской губернии, изученных около ста лет тому назад известным лесоводом А. Р. Варгасом де Бедемаром, оказались наилучшим образом отвечающими нашим требованиям. Эти таблицы воспроизведены в «Справочнике таксатора» (Третьяков, Горский, Самойлович, 1952, стр. 480—483). В табл. 32 мы привели эти данные.

Таблица 32

Запас сосны в Петербургской губернии (м³/га)

Возраст в годах	Бонитеты			
	I	II	III	IV
20	83	60	46	36
30	143	106	84	61
40	210	160	126	98
50	287	221	179	138
60	366	287	234	182
70	443	352	290	225
80	515	419	343	262
90	580	479	393	296
100	640	533	436	321
110	691	579	472	343
120	733	617	503	355
130	758	648	527	364
140	778	671	541	—

Если мы сопоставим данные о сосновых насаждениях в б. Петербургской губернии с данными А. В. Тюрина, то обнаружим существенные различия запасов как в молодом 20-летнем возрасте, так и в возрасте 120 лет; это видно из табл. 33.

В сосновых насаждениях Петербургской губернии во всех возрастах запас почти в два раза меньше чисел, указанных в таблицах А. В. Тюрина. Отсюда ясно, что динамика запаса в этих случаях будет существенно

различной. Тем не менее по данным о динамике запаса за первое десятилетие периода полного поглощения физиологической радиации мы можем предсказать, каким будет ход запаса на протяжении всего этого периода для сосняков Петербургской губернии.

Таблица 33

Запас сосновых насаждений в возрасте 20 и 120 лет

Бонитет	По таблицам А. В. Тюрина		По таблицам А. Р. Варгаса	
	20 лет	120 лет	20 лет	120 лет
	Ia	156	1327	} 83
I	127	1129		
II	103	966	60	617
III	75	813	46	503
IV	53	640	36	355

Приступая к прогностическому расчету, нам прежде всего необходимо найти такой момент времени t_0 , когда насаждение уже вступило в период полного поглощения физиологической радиации и который по возможности близок к началу этого периода. Для этого обратимся к таблице текущего прироста сосны в Петербургской губернии (табл. 34).

Допустим на время, что этой таблицы у нас нет и что по мере роста и развития насаждения мы следим за его состоянием. В первые десятилетия наших наблюдений мы обнаружим, что текущий прирост увеличивается. Пока будет наблюдаться подобная картина, естественно думать, что период полного поглощения физиологической радиации еще не наступил. Затем мы увидим, что на протяжении двух десятилетий (50—60 и 60—70 лет) текущий прирост остается почти неизменным, а в следующее десятилетие мы обнаружим заметное уменьшение текущего прироста. Это дает нам право считать, что в течение всего десятилетия (70—80 лет) насаждение уже находилось в периоде полного поглощения физиологической радиации.

Из сказанного следует, что, взяв $t_0=70$, мы можем предсказать дальнейшую динамику запаса и сравнить

прогноз с данными табл. 32 для всех возрастов в интервале от 70 до 140 лет.

Таблица 34

*Текущий прирост сосны в Петербургской губернии
(м³/га · год)*

Возраст в годах	Бонитеты			
	I	II	III	IV
30	6,0	4,6	3,8	2,5
40	6,7	5,4	4,2	3,7
50	7,7	6,1	5,3	4,0
60	7,9	6,6	5,5	4,4
70	7,7	7,5	5,6	4,3
80	7,2	6,7	5,3	3,7
90	6,5	6,0	5,0	3,4
100	6,0	5,4	4,3	2,5
110	5,1	4,6	3,6	1,9
120	4,2	3,8	3,1	1,2
130	2,5	3,1	2,4	0,9
140	2,0	2,3	2,4	—

Прежде всего для каждого бонитета необходимо вычислить значение предельного запаса \bar{v} . Для этого воспользуемся формулой (69а). Полагая в ней $t_1-t_0=10$ и зная, что для сосны $B=0,014$, а следовательно, $\frac{1}{B}=71,4$, найдем, что применительно к данному конкретному случаю наша формула имеет вид

$$\bar{v} = \frac{1}{2} (v_0 + v_1) + 71,4 \frac{v_1 - v_0}{10},$$

где v_0 и v_1 — запасы насаждения соответственно в возрасте 70 и 80 лет.

Результаты этих вычислений содержатся в табл. 35.

Мы располагаем всеми необходимыми данными, чтобы по формуле (63а) для всех бонитетов, начиная с 70-летнего возраста, вычислить запас сосновых насаждений Петербургской губернии. Результаты прогностического расчета приведены в табл. 36.

Сосновые насаждения Петербургской губернии, изученные А. Р. Варгасом де Бедемаром, очень существенно отличаются от насаждений, фиксированных в таблицах А. В. Тюрина. Мы уже отмечали их отличия по значениям запаса. Но, кроме того, они очень заметно отличаются по тому возрасту, начиная с которого насаждения вступают в период полного поглощения физиологической радиации. Для насаждений, описанных А. В. Тюриным, этот период начинается с 40-летнего возраста,

Таблица 35

*Предельный запас \bar{v} для
сосновых насаждений
Петербургской губернии*

Бонитет	\bar{v} м ³ /га
I	993
II	863
III	693
IV	507

а для насаждений Петербургской губернии — с 70-летнего.

Однако, несмотря на столь существенные различия, прогноз динамики запаса для сосняков. Петербургской губернии обладает высокой точностью. Таблица 36 показывает, что ошибки в подавляющем большинстве случаев заметно меньше 3% и только в двух случаях (в бонитете IV) они достигают больших значений, а именно 4,2 и 6%.

Приведенный нами пример прогноза показывает принципиальные возможности предложенного метода. Однако, для того чтобы они стали практически осуществимыми, необходимо точно учитывать динамику запаса за первое десятилетие периода полного поглощения физиологической радиации. В таблицах хода роста сосны, составленных А. Р. Варгасом де Бедемаром, нужная точность была достигнута. Однако анализ ряда современных таблиц обнаруживает, что они указывают текущий прирост насаждений с невысокой точностью и при их использовании ошибки прогноза могут достигать 15—25%, а иногда и более.

Таблица 36

*Прогностический расчет запаса сосны
в Петербургской губернии*

Возраст в годах	Запас, м ³ /га		Отклонение, %
	прогноз	фактический	
Бонитет I			
70	443	443	—
80	515	515	—
90	578	580	—0,4
100	632	640	—1,2
110	679	691	—1,7
120	720	733	—1,8
130	755	758	—0,4
140	787	773	+1,2
Бонитет II			
70	352	352	—
80	419	419	—
90	477	479	—0,4
100	527	533	—1,1
110	571	579	—1,4
120	609	617	—1,3
130	642	648	—0,9
140	671	671	0,0
Бонитет III			
70	290	290	—
80	343	343	—
90	388	393	—2,3
100	428	436	—1,8
110	463	472	—1,9
120	497	503	—1,2
130	519	527	—1,5
140	542	541	+0,2

Возраст в годах	Запас, м ³ /га		Отклонение, %
	прогноз	фактический	

Бонитет IV			
70	225	225	—
80	262	262	—
90	294	296	—0,7
100	322	321	+0,3
110	346	343	+0,9
120	370	355	+4,2
130	386	364	+6,0

8. Нам удалось связать динамику биомассы (или запаса) лесных насаждений с их энергетикой и убедиться, что предложенные нами представления способны отображать количественные закономерности изучаемых явлений. В результате мы имеем возможность по легко наблюдаемым явлениям нарастания запаса насаждений судить о недоступных непосредственным наблюдениям особенностях энергетики отношений леса и внешней среды.

Мы позволим себе обсудить этот вопрос и сформулировать наши основные выводы, которые составляют главную цель исследований, изложенных в этой главе.

Мы знаем, что начиная с некоторого, достаточно большого возраста насаждение поглощает практически всю физиологическую радиацию Солнца. Это в одинаковой мере относится и к насаждениям, образованным разными породами, и к насаждениям, состоящим из древесных растений одного и того же вида, но произрастающих в разных условиях внешней среды и, следовательно, отличающихся бонитетом. Иначе говоря, количество энергии, поступающей в живое вещество на единице площади начиная с достаточно высокого возраста для всех насаждений будет одним и тем же.

С другой стороны, мы знаем, что запас спелых насаждений в разных бонитетах будет разным и убывает с возрастанием номера бонитета. Это легко усмотреть из таблиц хода роста или же просматривая предельный запас \bar{v} , вычисленный по этим таблицам.

Так, например, для сосны и ели мы имеем следующую картину (табл. 37):

Рассмотрим с энергетической точки зрения возможные причины убывания запаса с возрастанием номера бонитета. Обращаясь к формуле (62а)

$$\bar{v} = \frac{k\lambda}{\beta}$$

и принимая во внимание, что для сомкнутых насаждений λ остается величиной постоянной на протяжении всего пе-

Таблица 37
Предельный запас \bar{v} м³/га

Бонитет	Сосна	Ель
Ia	1728	2800
I	1476	2280
II	1269	1886
III	1084	1464
IV	843	1132
V	659	921

риода полного поглощения физиологической радиации, мы обнаружим следующие возможные причины уменьшения запаса \bar{v} : убывание значения k , возрастание β или то и другое одновременно.

Мы говорили в начале этой главы, что с возрастанием номера бонитета доля корневой системы в суммарной биомассе древесного растения возрастает. Но это означает уменьшение k , а тем самым при прочих равных условиях меньшее значение запаса насаждения.

Но, кроме того, изменения \bar{v} могут вызываться вариациями параметра β , который зависит от внешних условий и прежде всего от физических и физико-химических свойств почвы.

Рассмотрим этот вопрос немного подробнее.

Жизнедеятельность существующей в данный момент биомассы насаждения состоит, во-первых, из внутренних биохимических процессов и, во-вторых, из работы над внешними телами и воздействий на внешнюю среду. Каждая из этих двух сторон жизнедеятельности требует

своего потока энергии; поэтому величину β мы можем представить в виде

$$\beta = \beta' + \beta'',$$

где β' — поток энергии, расходуемый на процессы и превращения, происходящие в самом растении; β'' — поток, расходуемый растением на работу во внешней среде и на ее преобразование.

Значение β' зависит, очевидно, только от биофизических свойств и особенностей растения; оно может быть разным для древесных пород разных видов, но для каждого данного вида оно не зависит от бонитета насаждения.

В настоящее время трудно дать полную характеристику потока β'' энергии, расходуемого растением на работу над телами внешней среды, но некоторые, существенно важные части этого потока все же можно указать.

Растения испаряют значительное количество воды. В то же время нужные растению почвенные растворы необходимо отделить от почвы и присоединить к растению. Это требует затраты значительного количества энергии. Акад. Н. А. Максимов, говоря о всасывании воды из почвы растениями, пишет следующее: «В почве мы имеем ряд сил, противодействующих этому всасыванию, которые могут быть обозначены общим именем водоудерживающих сил... Находящемуся в почве корневому волоску приходится вести форменную борьбу за воду с окружающими его почвенными частицами, и, чем мельче эти частицы и чем больше в почве коллоидных веществ, тем больше в ней будет прочно удерживаемой ими воды» (Максимов, 1948, стр. 62—63).

Таким образом, на отделение от почвы нужных растению веществ затрачивается значительное количество энергии. Это количество будет в разных случаях разным. Энергия связи почвенных растворов с почвой зависит от физических свойств почвы, ее влажности и водного режима, термодинамического состояния, направления физико-химических процессов в ней и многих других факторов. Чем меньше энергия связи нужных растению растворов и веществ с частицами почвы, тем более благоприятна такая почва для роста насаждения.

С другой стороны, известно, что наружная пленка земной коры превращается в почву не столько под влия-

нием физических сил, сколько в результате воздействия на нее организмов и прежде всего растений. Почва — это разрыхленная физическими агентами и растениями материнская горная порода, переработанная растениями и другими организмами и преобразованная ими в среду, обогащенную свободной, способной к превращениям энергией. Поверхностная энергия раздробленного вещества и химическая энергия органических веществ, выделяемых в почву корнями растений, по-видимому, представляют собой значительную долю этой энергии. Наконец, подземные органы отмерших растений также обогащают почву свободной химической энергией.

Но, кроме того, чтобы однажды возникшая почва не перестала быть таковой и продолжала оставаться почвой, необходим постоянный приток свободной энергии. Энергия, необходимая для образования почвы, и поток энергии, необходимый для поддержания ее в нужном для растений состоянии, поступают в почву от самих растений. Хотя механизм и детали этого явления далеко не ясны, однако самый факт его существования вряд ли может вызвать сомнения.

Мы видим, что значение β'' для разных почв может быть разным. Но, чем больше значение β'' , тем большим будет значение β и тем меньшим при прочих равных условиях будет запас v .

Ко всему сказанному следует добавить, что параметры k и β'' , а тем самым k и β не следует считать независимыми. Во-первых, при относительно большем росте корневой системы возрастает доля энергии, затрачиваемой растением на механическое разрыхление почвы подземными органами, что вызовет увеличение β'' , а тем самым и β . Во-вторых, относительное разрастание корневой системы, по-видимому, представляет собой вторичное явление, стимулированное необходимостью более интенсивного энергетического воздействия растения на данную почву.

В конечном итоге значение β является мерой того, насколько благоприятны почвы для роста насаждения, поэтому параметр β отображает бонитет насаждения.

С особенностями энергетики насаждений связаны не только биомасса и ее изменения в зависимости от условий внешней среды, но и строение насаждений. Биомасса насаждения состоит из отдельных организмов и в этом

смысле расчленена. Расчлененность вида на организмы не представляет собой результата случайности. В. И. Вернадский отмечал закономерный характер этого явления. Он писал, что «...обмен всегда совершается через поверхность тела организма. Увеличение поверхности организма всегда соответствует усилению обмена его вещества с окружающей средой, увеличению быстроты «более или менее быстрых вихрей» жизни. Все строение живого вещества определяется силой его размножения, им же объясняются мельчайшие размеры микробов и ультрамикробов, сложное клеточное строение организмов. Поверхность маленьких тел какой-либо массы материи всегда больше поверхности той же массы, образующей одно большое тело тождественной формы. Распадение живого вещества на все более мелкие организмы может быть до некоторой степени рассматриваемо как механизм, который, увеличивая площадь живого вещества, усиливает его обмен и благоприятствует его распространению по всей земной поверхности» (Вернадский, 1954, стр. 183—184).

Сказанным объясняется, почему та или иная биомасса простейших мелких организмов обладает большей геохимической активностью, вызывает большие геологические и геофизические последствия, нежели равная биомасса более крупных и более сложных организмов.

Однако имеется и другая сторона вопроса, затронутого В. И. Вернадским и, по-видимому, до сих пор не подвергавшаяся научному рассмотрению. Расчлененность вида на организмы может быть разной не только для разных видов, но может меняться в пределах одного и того же вида в зависимости от условий внешней среды, увеличиваясь с ухудшением этих условий, и наоборот.

Обязательность такой закономерности для лесных насаждений вытекает из энергетических соображений. Мы видели, что при переходе от лучших бонитетов к худшим надземная биомасса (запас) насаждения убывает, а количество поглощаемой световой энергии Солнца остается неизменным. Но чтобы это было возможным, необходимо компенсировать обусловленную убылью биомассы уменьшение поглощаемой энергии поверхности за счет других возможных факторов. Необходимое увеличение поверхности может быть достигнуто двумя путями: во-первых, таким изменением формы дерева, при

котором возрастает отношение поглощающей свет поверхности к его объему, и, во-вторых, большей степенью расчленения биомассы вида на организмы, т. е. увеличением числа стволов на единице площади. Оба эти явления наблюдаются в природе одновременно, но основное значение принадлежит второму фактору. В любом возрасте число стволов всегда больше в менее благоприятном бонитете. Это видно из любых таблиц хода роста насаждений, а также усматривается из данных о предельной плотности самоизреживания, вычисленной по этим таблицам. Вот, например, данные для сосны и ели (табл. 38).

Таблица 38

Предельная плотность самоизреживания
(число стволов/га)

Бонитет	Сосна	Ель
Ia	239	421
I	276	506
II	297	584
III	339	748
IV	444	1000
V	709	1316
Va	834	—

Энергетика животных и внешняя среда

1. Животные, в отличие от растений, не могут извлекать свободную энергию непосредственно из внешней физической среды и превращать ее в химическую энергию органических соединений. Необходимую им энергию животные получают путем питания, поедая растения или пожирая других животных. Таким образом, поедание животными растений или акт пожирания одним животным другого — это эпизоды перехода и превращения энергии в биосфере, сопровождаемые, конечно, ее частичным рассеянием и переходом в непревратимые формы.

В общем по составу потребляемой пищи животные подразделяются на фитофагов, питающихся растительной пищей, зоофагов, поедающих животных, и потребителей мертвого органического вещества, т. е. животных, поедающих трупы и другие отбросы растительного и животного происхождения.

Для большинства видов животных растительность является источником необходимой им свободной энергии. Среди насекомых более 50% — растительноядные. Однако они резко отличаются по типу питания. Одни питаются корнями (хрущи), другие подгрызают корневища (проволочники), третьи — стебли (озимая совка); гусеницы бабочек кормятся листьями, блестянки — соцветиями

и пылью, плодовые мухи являются вредителями мякоти плодов, усачи точат древесину, короеды — кору и т. д.

Среди птиц и млекопитающих многие питаются растительной пищей. Преимущественно зерноядными являются, например, овсянки, вьюрки, голуби, куринные; среди млекопитающих — грызуны.

К чистым зоофагам относятся многие виды насекомых и паразиты; прежде всего те из них, которые живут в крови, полости тела и в органах тех животных, на которых они паразитируют.

Для очень многих видов характерно смешанное растительно-животное питание. В большинстве случаев у каждого из них легко выделяется основная и второстепенная или замещающая пища. Благородные утки питаются преимущественно животной пищей, особенно бентосом мелководий, но осенью и зимой они в значительном количестве потребляют семена растений. Грызуны — типично растительноядные формы. Однако многие виды и даже роды грызунов (мышовки, тушканчики, мыши, хомячки, даурский суслик и др.) в значительном количестве поедают насекомых. Эта пища для них не случайна и входит в диету как важная составная часть. Часто поедают животную пищу и копытные. Северные олени охотно едят леммингов, верблюды поедают трупы песчанок и других мелких животных, а иногда и ловят этих животных, особенно больных. У так называемых зерноядных птиц (овсянок, воробьев, зябликов и т. п.) в действительности существует смешанное питание. Они выкармливают птенцов животным кормом; зимой же питаются семенами растений.

Зоофаги широко используют растительную пищу. В жизни таких хищных млекопитающих, как соболи, куницы, отчасти лисы и многие другие, растительная пища занимает видное место (плоды, кедровые орехи, ягоды).

Наконец, некоторые животные всеядны. Их существование в одинаковой мере зависит от обеспеченности как животной, так и растительной пищей. Таковы вороны, галки, медведи, серые и черные крысы.

Потребители мертвого органического вещества занимают своеобразное место в природе; они разлагают мертвое органическое вещество до образования углекислоты,

аммиака и воды, т. е. веществ, которые вновь могут быть усвоены зелеными растениями или бактериями — хемосинтетиками.

2. Источником энергии для животных являются углеводы, жиры и белки, которые они получают, питаясь другими организмами.

Объекты питания так или иначе должны из внешней среды перейти в организм животного-пожирателя. В общем случае этот переход состоит из трех основных этапов: *добывание пищи, прием и усвоение или всасывание*. Только после завершения этих этапов энергия поглощенных органических веществ переходит (частично) в энергетический запас животного-пожирателя.

Каждый из упомянутых выше этапов поступления пищи: добывание, прием и усвоение — требует со стороны питающегося животного затраты определенного количества энергии. Эта энергия не может быть энергией, содержащейся в поступающей в данный момент пище; она должна быть внутренней энергией животного-пожирателя, запасенной им ранее.

Предварительные затраты энергии, неизбежные в процессах питания, у животных разных видов, конечно, разные. Наибольшие различия обусловлены, вероятно, первым этапом — добыванием. Это вызывается разнообразием способов добывания пищи. Гусеница, сидящая на пожираемом ею листе, затрачивает относительно малое количество энергии на добывание пищи; основные затраты складываются из расхода энергии на прием и усвоение. Растительноядные животные и насекомоядные птицы, вынужденные разыскивать пищу и для этого перемещаться в ареале питания, затрачивают на добывание пищи относительно большую долю энергии. Еще большую долю энергии затрачивают наземные хищники и хищные птицы, которые живут охотой, обследуют большие пищевые ареалы, преследуют жертву и нередко вступают с нею в бой.

Остальные два этапа питания — прием и усвоение пищи — в энергетическом отношении различаются у животных разных видов, вероятно, в меньшей степени.

Простейшие и другие наиболее просто устроенные животные, например губки и гидры, принимают пищу во внутриклеточные пищевые вакуоли, в которых и происходит ее переваривание. В ходе эволюции у животных

с более высокой и более сложной организацией выработались специальные органы для приема и переваривания пищи. В этих случаях под приемом пищи следует иметь в виду ее введение в ротовую полость, пережевывание и проглатывание. Прохождение веществ через стенку пищеварительного тракта, называемое усвоением или всасыванием, возможно только после того, как молекулы подвергнутся перевариванию. Стенка пищеварительного тракта снабжена полупроницаемой мембраной, пропускающей лишь относительно мелкие молекулы. Продукты пищеварения затем транспортируются по кровеносной системе к использующим их клеткам тела животного.

Итак, *поступление энергии в животное через питание обязательно сопровождается ее предварительным расходом из внутренних запасов животного-пожирателя. Поэтому всякое животное будет жизнеспособным, а следовательно, способным приобретать энергию из внешней среды только при условии, что оно уже располагает определенным запасом свободной энергии. Потеря или чрезмерная убыль этого запаса исключает возможность его восстановления и поэтому необратима.*

Следовательно, животное всегда должно обладать достаточно большим запасом свободной энергии. В то же время внешняя среда, в которой живет каждое животное, сложна и переменна; условия, благоприятные для запасаения энергией, чередуются с условиями неблагоприятными. Неблагоприятные условия возникают при сезонном чередовании теплой и холодной части года, при неурожае объектов растительного питания, при вымирании животных, которыми питается данный хищник, при чрезмерном размножении хищника и т. п. Поэтому поведение животного должно быть направлено на поддержание необходимого запаса энергии и должно соответствовать состоянию внешней среды. А это означает, что животное должно быть системой, которая сама регулирует свое энергетическое состояние. Для этого неблагоприятное разнообразие состояний внешней среды должно полностью или частично подавляться разнообразием поведения животного.

Подобное саморегулирование требует либо такого реагирования животного на внешние явления, которое адаптировано к информации, содержащейся в этом

явлении, либо способности животного реагировать на информацию, как таковую. Эту сторону вопроса мы обсудим позже, а сейчас рассмотрим непосредственное выражение явлений энергетического саморегулирования животных.

3. Многие животные для сохранения запаса превратимой энергии в неблагоприятную часть года резко сокращают ее потребление, погружаясь в зимнее время в глубокий сон (оцепенение, спячка).

Состояние зимней спячки теплокровных животных характеризуется тем, что все физиологические отправления животного во время спячки резко понижены. Кровообращение происходит значительно медленнее, чем в активном состоянии. Количество крови во время спячки уменьшается. Значительно сокращается потребность в дыхании и газовом обмене. Спящие суслики дышат 1—4 раза в минуту, в то время как бодрствующие — больше 100 раз. Количество кислорода, потребляемого спящим животным, падает в 30—40 раз. Соотношение между количеством выделяемой углекислоты и потребляемого кислорода изменяется: выделение углекислоты убывает в большей мере, нежели потребление кислорода. Ослабление кровообращения и дыхания вызывает сильное понижение температуры тела.

Животное, недавно впавшее в оцепенение, теряет в весе за единицу времени в 5—7 раз меньше, чем в бодрствующем состоянии. При глубокой спячке то же животное теряет в весе уже в 25 раз меньше, чем в активном состоянии.

Резкое понижение физиологической активности приводит к резкому уменьшению расхода энергии и способствует ее сохранению в неблагоприятное время года.

Из хищных впадают в спячку медведь и барсук.

Медведь, подготавливаясь к зимней спячке, делает себе берлогу в естественных пещерах или же роет себе углубление. Нередко в темной чаще леса медведь устраивает из хвороста и листьев подобие шалаша, а для подстилки использует траву и мхи. В тайге медведи используют большие дупла деревьев. Но иногда они ложатся на открытом месте, и выпавший снег образует над ними защитный покров.

В зоологических садах, где медведей регулярно кормят в течение всей зимы, они не прячутся в логовища

даже при сильных морозах. Это говорит о том, что непосредственной причиной спячки медведей является не столько холод, сколько трудности добывания пищи в зимних условиях.

Барсук перед наступлением холодов делает в норе из листьев теплую подстилку и погружается в зимнюю спячку. Временами он просыпается, пьет и даже ест.

Очень глубокой зимней спячке подвержены почти все летучие мыши. С наступлением холодов они соединяются большими группами в каком-либо убежище: на чердаке здания, в дупле старого дерева, а в горной местности — в пещерах, гротах и т. п. Зацепившись когтями задних ног за какую-либо поверхность, свесившись головой вниз, они, тесно прижавшись друг к другу, погружаются в глубокий сон.

Из насекомоядных в глубокую зимнюю спячку погружается еж. Пользуясь своими иголками, он с осени сооружает в густом кустарнике кучу из мха, листья, соломы и т. д. и, выстлав ее изнутри, зимует в ней.

Змеи прячутся на зиму в глубокие норы, где впадают в оцепенение. Иногда они собираются значительными группами. Так, в частности, поступают гадюки; иногда их находят по 15—20 штук под корнями можжевельника или под старыми полуистлевшими пнями березы, ольхи и т. п.

Подобно змеям, цепенеют на зиму и ящерицы, скрываясь в природных углублениях — трещинах, ямках (иногда довольно глубоких).

В зимнее время земноводные также впадают в спячку. Лягушки обычно зимуют в водоемах подо льдом, куда они забираются поздней осенью.

Некоторые рыбы (например, караси, карпы, сомы) зимой также впадают в состояние оцепенения.

Беспозвоночные животные (насекомые) зимуют по-разному: одни в виде яиц, другие в виде личинок, третьи в виде куколок, четвертые в виде совершенно развитых насекомых. Для зимовки насекомые скрываются под камнями, мох, в кучу старых листьев, под кору деревьев, в щели зданий и т. п. Зимующие яйца и куколки в коконах нередко остаются на открытом воздухе, прикрепленными где-либо на растениях. Много насекомых подвержено оцепенению в совершенно взрослом состоянии.

Из бабочек (в стадии взрослых насекомых) зимуют

траурница и лимонница, из жуков — некоторые жужелицы и листоеды. Среди двукрылых в стадии взрослых насекомых зимуют некоторые виды комаров, и в частности малярийный. При этом самцы малярийного комара погибают осенью; на зиму остаются лишь оплодотворенные самки, которые впадают в состояние оцепенения. Пробудившись весной, они откладывают яйца.

В стадии куколки проводит зиму широко распространенная у нас бабочка-капустница. Ее куколки прикрепляются к заборам, стволам деревьев и т. п. и мало защищены от зимних холодов; однако они способны переносить сильное охлаждение.

Многие жуки имеют однолетний период развития: отложив яички, они умирают; отложенные яички перезимовывают, и из них затем выводятся новые особи. То же самое наблюдается у саранчи: осенью она откладывает заключенные в оболочку яйца в количестве 30—60 штук, закапывает в круглые ямки в земле и после этого умирает.

Наземные моллюски (улитки, слизни) зимой также впадают в спячку и могут выносить довольно низкую температуру. При этом улитки выделяют особую известковую крышечку, закрывающую устье раковины.

4. Хорошо известно, что далеко не все животные впадают в зимнюю спячку. Многие из них ведут в зимнее время открытый образ жизни и разыскивают скудную пищу.

Не впадают в спячку крупные хищники, например волки и лисицы, которые зимой усиленно рыскают в поисках пищи. Из наших млекопитающих не впадают в спячку все копытные. Заяц ведет открытый образ жизни, питаясь преимущественно корой деревьев. Кроме того, открытый образ жизни ведут все зимующие у нас птицы. Из насекомых бодрствует крот. Не подвержена спячке выхухоль.

Животные, не впадающие в спячку, обладают рядом приспособлений, помогающих им перенести неблагоприятное время года, когда трудно компенсировать расход энергии ее поступлением из внешней среды. Прежде всего открыто живущие животные к моменту наступления холодов претерпевают изменения, которые до некоторой степени позволяют защититься от холода (от потери энергии через усиленное излучение в среду). Мы

имеем в виду улучшение защитных свойств наружного покрова — шерсть и перья становятся гуще и длиннее.

Однако более интересным представляется защита поведением — многие открыто живущие зимой животные делают пищевые запасы.

В период линьки птиц, когда охота на них особенно удобна, песцы прячут в трещинах глетчеров или зарывают в снег все, что они не в состоянии немедленно съесть. Обычно заготовки делаются совместно несколькими животными и используются только в случае действительной необходимости.

В дуплах, за отставшей корой и в других укромных местах белки откладывают на зиму запасы пищи и при неблагоприятной погоде пользуются ими, по несколько дней не покидая своего убежища.

Многие виды грызунов также бодрствуют зимой, и у них наблюдаются разнообразные способы собирания пищи на зиму.

Обильными запасами снабжает себя на зиму камчатско-сибирская полевка-экономка. Она собирает в свою нору большое количество корней, которые хранит тщательно вычищенными и разгрызенными на куски.

В Восточной Сибири обитает другой грызун — пищуха, или сеноставец. Он заготавливает на зиму сено, но не в норке, слишком тесной для этой цели, а на открытом поле, а иногда в подходящих трещинах скал. Зверьки складывают стожки диаметром 15—30 см и высотой 12—18 см, которые защищают от дождя, покрывая их широкими листьями.

Хомяки, суслики, сурки, байбаки представляют собой примеры грызунов, впадающих зимой в спячку и в то же время собирающих запасы пищи.

5. Перелеты птиц — одно из грандиозных и загадочных явлений природы — представляют собой едва ли не самый интересный случай, когда посредством сложных форм поведения организм регулирует свой запас превратимой энергии путем регулярных миграций.

В странах умеренного климата северного полушария только немногие птицы остаются в течение всего года в той области, где они родились. К числу таких птиц принадлежат воробьи, овсянки, вороны, галки, сороки, тетерева, глухари, белые и серые куропатки, рябчики и некоторые другие. Сюда же следует отнести и кочевых

птиц, которые, выкормив молодь, собираются в более или менее значительные стаи и перемещаются в поисках пищи из одного места в другое. При этом они не следуют каким-либо определенным путем и не удаляются слишком далеко от места своего рождения, куда снова возвращаются весной. Таковы, например, дятлы, клесты, коноплянки, щеглы, разные синицы.

Огромное же большинство птиц умеренного и холодного поясов северного полушария принадлежит к перелетным и совершает ежегодно два больших перелета: осенью с севера на юг иногда с отклонениями к юго-западу и юго-востоку, а весной в обратном направлении. Они, таким образом, имеют два постоянных местожительства: одно в более холодных странах и другое в более теплых, куда отправляются с молодь на зиму. Чем дальше на север, тем все более и более увеличивается процент перелетных птиц. На Таймыре нет уже ни одной оседлой птицы. По направлению же к югу картина меняется: число видов перелетных птиц убывает, и в тропических странах они исчезают полностью.

Такая закономерность станет понятной, если мы примем во внимание, что предварительные перекочевки, а затем отлет перелетных птиц обусловлены предстоящим недостатком корма. В самом деле, с наступлением осенних холодов плоды и листья растений опадают, а насекомые постепенно скрываются. Корм же, лежащий на поверхности почвы, покрывается снежным покровом. Для водных птиц корм скрывается под поверхностью льда и становится полностью недоступным. Поэтому все проживающие у нас птицы в неблагоприятное время года прокормиться не могут. Перелетные птицы в этих случаях временно покидают родину и проводят зиму на юге, где в это время находят достаточное количество доступного им корма. Однако с приближением лета условия пропитания в южных странах становятся неблагоприятными; от большой жары и сухости здесь в это время года частично выгорает растительность и уменьшается количество насекомых. Тогда перелетные птицы возвращаются на север.

Любопытно отметить, что сроки отлета тесно связаны с доступностью корма, основного для птиц данного вида. Раньше всех улетают на юг птицы, питающиеся насекомыми: стрижи, шурки, иволги, кукушки, соловьи, вара-

кушки, горихвостки, пеночки, славки, ласточки и др. Такой порядок вполне понятен: к концу лета насекомых бывает значительно меньше, и этот птичий корм исчезает раньше другого. Одни из насекомых погибают, отложив яички, другие прячутся в укромные места и готовятся там к зимней спячке. Многие гусеницы зарываются в землю. Птицы, питающиеся зернами, позднее могут находить корм, а потому и остаются у нас дольше. Скворцы, дрозды, перепела, куропатки и другие зерноядные улетают поэтому позже.

В заключение следует сказать несколько слов о масштабах сезонных перелетов птиц и некоторых общих закономерностях этих явлений.

Птицы, прилетающие на лето в средние и северные широты Европы, зимуют в Африке, в Малой Азии или же на юге Европы; только немногие улетают в Среднюю и Южную Азию. Птицы, гнездящиеся в Северной Азии, летят на зиму в Аравию, Иран, Китай, а некоторые — в Австралию и Новую Зеландию.

Каждый вид имеет свое место зимовки. Многие наши водяные птицы зимуют на южных берегах Каспийского и Черного морей или на озерах Средней Европы. Кулики, бекасы, грачи, аисты зимуют в Африке на берегах Нила. Певчие птицы — соловьи, пеночки, малиновки и некоторые другие — улетают в Среднюю Азию. Далеко в глубь Африки залетают ласточки и кукушки, достигая экваториальных широт. Журавли залетают в Среднюю Африку. Большая часть наших орлов зимует в Египте.

В качестве общей закономерности можно отметить следующую тенденцию: чем севернее залетает птица летом, тем южнее она удаляется на зиму. Поэтому дальность перелета сильно варьирует и очень различна у разных видов. Для самых северных (в летнее время) видов дальность перелета может по прямой достигать 10 000 км, тогда как для самых южных она сокращается до 2000 км. Вот некоторые примеры дальних перелетов: песчанка выводит птенцов в Северном полярном бассейне, а зимой достигает Малайского архипелага, Капской провинции ЮАР и Патагонии; камнешарка от северных арктических районов удаляется на зиму южнее тропика Рака; краснозобик выводится в высоких северных полярных областях, а зимует в Австралии. Короткие

перелеты совершают горные жаворонки, подорожники, свиристели, улетающие на зиму с севера на юг Европы, причем некоторые из них проводят зиму на юге Украины.

Время прилета к нам и отлета от нас перелетных птиц согласуется с сезонным состоянием среды. Оно различно для разных видов, но довольно устойчиво для каждого конкретного вида. Весенний прилет начинается с середины февраля и продолжается до середины мая.

Продолжительность периода прилета для каждого вида очень невелика: в большинстве случаев всего несколько дней. Колебания календарных сроков также невелики; сроки прилета осуществляются точнее, нежели цветения весенних растений. Период отлета может продолжаться несколько недель. Состояние погоды оказывает на отлет существенное влияние, прилет же зависит от погоды меньше и отличается большим постоянством. Для некоторых видов сроки прилета колеблются всего лишь в пределах 2—3 дней и очень редко они различаются более чем на 10 дней.

В соотношении между временем прилета и отлета разных видов наблюдается следующая закономерность: птицы, ранее улетающие на юг, возвращаются позже, и наоборот.

6. Не одни только птицы меняют места своего обитания в зависимости от времени года. Сходные переселения наблюдаются и у других животных. Однако они обладают меньшей регулярностью и меньшими масштабами. Кроме того, они затушевываются миграциями, которые возникают при иррегулярных изменениях условий местообитания как в благоприятную, так и в неблагоприятную сторону; обильный урожай корма или же, наоборот, вызванный засухой или другими причинами неурожай, чрезмерные зимние холода, а также резкое возрастание численности животных, требующее их переселения на новые места.

Наиболее простой и обычный способ миграции — кочеванье. Животные переходят из одной местности в другую в поисках пищи. Чаще всего это бывает в зимнее время. В одних случаях ушедшие животные через некоторое время возвращаются обратно, в других не возвращаются, и, таким образом, происходит переселение в строгом смысле этого слова.

Иногда при чрезмерном размножении или при вне-

запном, стихийном ухудшении условий возникают массовые спорадические переселения.

Наконец, в некоторых случаях происходят правильные сезонные переселения, сходные с перелетами птиц.

Из крупных растительноядных животных обычно кочают лоси. Лоси странствуют небольшими стадами, состоящими из 2—3 самок с телятами и одного, редко двух самцов.

Подобным же образом странствуют в поисках пищи разные породы оленей, а в более южных странах — козлы и другие животные.

Иногда после урожайного лета и теплой зимы сильное размножение полевых мышей (обыкновенных полевых мышей и особенно полевков) создает острую перенаселенность. В этих случаях возникают грандиозные переселения. Зверьки собираются в небольшие стада и, одержимые стихийным порывом к бегству, стремительно движутся вперед, преодолевая всевозможные препятствия: реки, болота, горы и т. п. Численность бегущих стад возрастает в пути и может достигнуть нескольких сотен тысяч. При таких переселениях погибает много зверьков; часть погибает от болезней и голода, часть тонет в реках и пожирается всевозможными хищниками. Мыши, оставшиеся в живых, нередко достигают очень отдаленных мест с обильной пищей.

Еще более грандиозны переселения леммингов (пеструшек). При чрезмерном размножении лемминги собираются в стаи и начинают странствовать. Переселяющиеся лемминги сомкнутыми рядами, не поддающимися исчислению, переходят скалы, переплывают реки, преодолевают многочисленные препятствия. Тысячи зверьков погибают от усталости, голода и преследующих их песцов, лисиц, волков, росомых, сарычей, воронов, сов и крупных пород чаек.

В Сибири наблюдаются обширные переселения белок. Эти переселения обусловлены главным образом урожаем кедровых шишек.

В Сибири же правильные сезонные переселения совершает северный олень. В конце мая он покидает леса вдоль южной окраины тундры и направляется к северу, в открытую тундру, где на мшистых равнинах находит хорошую пищу. Одновременно олени избавляются от

мух и комаров, которые весной бесчисленными тучами появляются в более южных районах.

Летучие мыши совершают сезонные перемещения, которые напоминают перелеты птиц. В Северной Америке известны два вида перелетных мышей, летом живущих в Канаде, а зимой переселяющихся в южные штаты Северной Америки.

В южных странах, особенно обильно населенных летучими мышами, их переселения еще заметнее.

В горных местностях переселение животных происходит не с севера на юг и обратно, а снизу вверх весной, и сверху вниз осенью. Серна, каменный козел, альпийский заяц, альпийский сурок и другие травоядные горные животные весной поднимаются в горы на альпийские пастбища, а осенью возвращаются в горные долины.

Точно так же медведь, дикая кошка и соболь сибирской тайги, если они обитают на местности, имеющей возвышенности, переселяются на эти возвышенности весной и в начале лета, а зимой спускаются в низины.

Реакция животных на сигналы геофизической и биотической среды

1. Животные, подобно растениям, способны реагировать на сигналы геофизической среды.

Прежде всего следует отметить, что животные реагируют на световой режим как на сигнал. Отвечая на этот сигнал, нервная система приводит организм животного в состояние предварительной подготовленности к предстоящим изменениям геофизической среды. С сезонными изменениями режима освещения связаны такие важнейшие реакции животных, как размножение, линька, спячка и миграция. Суточная активность животных и суточные изменения интенсивности обмена веществ также связаны со световым сигналом, с чередованием дня и ночи. Однако ответные реакции животных на суточный ход освещенности для разных видов будут разными: у дневных видов (скворец, ястреб, фазан) уровень обмена веществ повышается в светлое время, а у ночных (совы) — в темную часть суток.

Способность многих животных реагировать на световой сигнал вполне закономерна. Световой режим, а также его изменения принадлежат к числу явлений, несущих наиболее достоверную информацию о будущих состояниях геофизической среды. Реакция на этот сигнал дает животному огромные преимущества; поэтому способность к этой реакции должна была закрепляться естественным отбором.

Световой режим как сигнал оказывает очень сильное влияние на явления, связанные с размножением. Орнитологи, по-видимому, раньше других зоологов, обнаружили это влияние и дали ему правильную интерпретацию.

Прежде всего экспериментально установлено увеличение гонад у птиц при дополнительном освещении. Правда, возникало опасение, что световой режим является только косвенной причиной этого эффекта. В самом деле, искусственное удлинение световой части суток увеличивает подвижность птиц, усиливает питание, доводя его до летних размеров, что и могло быть непосредственной причиной увеличения гонад. Однако остроумными опытами Бисконнета в 1932 г. было доказано прямое значение света. Он экспериментировал с тремя группами скворцов, каждую из которых содержал в разных условиях: первую зимой при естественном освещении, вторую при том же освещении, но в клетках с подвижными жердочками, которые не давали птицам уснуть в те часы, когда третья группа подвергалась добавочному освещению. Только в третьей группе было получено увеличение гонад. Но именно эта группа находилась в условиях «длинного летнего дня», в то время как две другие группы оставались на «коротком зимнем дне».

Ссылаясь на Беккера (1938), английский орнитолог Д. Лэк дает этому явлению следующую интерпретацию, которая нам представляется безусловно правильной: «... можно сказать, что птицы размножаются весной потому, что увеличение длины дня стимулирует увеличение половых желез, а также потому, что только весной имеется достаточно пищи для выкармливания молодняка. В данном примере длина дня — вторичный фактор, позволяющий птицам достигнуть состояния готовности к размножению в благоприятный сезон; однако благоприятность данного сезона для размножения определяется запасом пищи. Обеспеченность пищей и было решающим условием при эволюции сроков размножения у разных видов. Первичный фактор влияет на величину выживания, вторичный же (т. е. сигнал. — Г. Х.) связан с адаптацией физиологических процессов и поведения. Можно подчеркнуть два момента. Во-первых, нет нужды, чтобы первичный фактор (в приведенном выше при-

мере — пища для будущих молодых) обладал каким-либо прямым действием на половые органы. Во-вторых, вторичный фактор (увеличение длины дня) вызывает у взрослого животного физиологические изменения за долго до того, как пища становится доступной для молодняка. Таким образом, эффективное приспособление часто имеет характер преадаптации («предворящего» приспособления). Однако такое предварение, конечно, не является результатом сознательного действия или следствием прямого влияния внешней среды; оно представляет собой результат длительной эволюции» (Лэк, 1957, стр. 16).

«Количество пищи, необходимое для птенцов, является, вероятно, главным первичным фактором, исторически обусловившим сезоны размножения, однако наличие пищи не оказывает влияния на половые органы взрослых птиц. Через естественный отбор сезонное созревание половых желез становится связанным с факторами, которые служат наиболее надежным показателем (сигналом) того, что размножение вскоре будет возможным. Следовательно, вторичные (сигнальные) факторы могут различаться у разных видов птиц. При этом каждый вид птиц может использовать несколько сигнальных факторов. Такие факторы, как длина дня, считаются постоянными из года в год, и их стимулирующее воздействие носит устойчивый характер, тогда как температура, например, обеспечивает более точное приспособление в конкретных условиях данного года» (Лэк, 1957, стр. 83).

Искусственное изменение светового режима с давних пор использовалось как средство воздействия на разные стороны поведения птиц, так или иначе связанные с размножением. В Голландии применялся способ подготовки маньих птиц для ловушек, заключающийся в содержании этих птиц в темноте с мая до августа. Если после этого птиц перевести на свет, то в сентябре и октябре они будут в разгаре пения. В Японии содержащихся в неволе птиц заставляли петь в январе, подвергая их с осени добавочному искусственному освещению по 3—4 часа в сутки. В Европе издавна добавочным освещением повышали яйценосность птиц.

У насекомых изменение длины дня служит одним из основных регуляторов сезонных циклов развития,

особенно сильно влияя на моменты возникновения диапаузы, т. е. видимой приостановки развития, обычно совпадающей с неблагоприятным периодом года. Многие виды развиваются только при длительном освещении (при «продолжительном летнем дне»), тогда как при коротком дне наступает остановка развития (диапауза). Длина дня, при которой начинается диапауза, для разных видов различна. Экспериментально установлено, что на насекомых воздействует не свет сам по себе, а периодическое чередование света и темноты и особенно их изменения. В целом режим освещения оказывается более мощным фактором, нежели температура и даже пища. Меняя режим освещения, можно в любое время вызвать у насекомых диапаузу. «Циклы развития некоторых тлей совпадают с сезонными сменами светового режима и могут быть изменены искусственной сменой освещения. У тлей (*Macgiphum*) крылатое поколение в природе появляется осенью при недостатке пищи, снижении температуры и во время примерно равной продолжительности дня и ночи. С помощью крылатых поколений тли меняют свои кормовые растения. В лабораторных условиях содержание при низкой температуре и недостатке пищи, но при непрерывном освещении или в постоянной темноте не дает крылатых особей. Наоборот, они отрождаются в массе при чередовании 12—14-часового затемнения с 10—12-часовым освещением» (Наумов, 1955, стр. 269).

Регулярные перемещения из одного географического района в другой и обратно, происходящие в согласии с сезонными изменениями геофизической среды, характерны для многих видов животных: птиц, летучих мышей, рыб, бабочек, стрекоз, саранчи и др. Существование миграций означает, что ресурсы одного района не могут обеспечить выживание в течение всего года; поэтому животные перемещаются в другой район, служащий им временным убежищем, из которого они затем возвращаются обратно для размножения.

Согласие миграций с сезонными изменениями геофизической среды и их заблаговременность заставляют думать, что миграции наступают не в результате прямого воздействия среды, а под влиянием сигналов, предвещающих будущее состояние этой среды. Такая точка зрения или близкая к ней высказывалась некоторыми

биологами. В частности, ее высказывал Д. Лэк, который писал следующее: «Все существующие данные подтверждают точку зрения, что миграции свойственны тем видам, у которых выживает большее число особей, если они не остаются, а улетают из мест своего размножения после его окончания. Обычной причиной того, что область размножения становится неподходящей в течение части года, является отсутствие пищи. Из этого еще не следует, что ее недостаток оказывается непосредственным стимулом отлета. Значение миграций в прежнее время толковалось неправильно вследствие отсутствия разграничения участвующих в этом явлении первичных и вторичных факторов. Если в будущем угрожает голод, то птицам выгоднее мигрировать до того, как это произойдет, и пока они способны отложить запас жира на дорогу. Поэтому возможно, что вторичные факторы, стимулирующие или определяющие время миграции, различны и не связаны с пищей. Положение в этом случае аналогично тому, что наблюдается с определением сроков размножения.

«... Хотя и ясно, что мигрирующие популяции в большинстве случаев были бы неспособны пережить зиму, оставаясь на местах своего размножения, преимущества их отлета с зимовок весной менее очевидны, так как нет данных о том, что птицы не могли бы существовать в большей части зимовок и летом. Можно предположить, что птицы мигрируют с зимовок в тех случаях, когда их размножение в другом месте в среднем более продуктивно. Доказать эту точку зрения трудно» (Лэк, 1957, стр. 297).

Влияние светового режима на сезонные миграции американских ворон и овсянок-юнок доказано. Птицы, выпущенные на свободу зимой, но предварительно подвергнутые дополнительному освещению, мигрировали к северу на расстояние до 200 миль за 10 дней. Одновременно выпущенные контрольные птицы, добавочно не освещавшиеся, остались на месте, а некоторые из них отлетели к югу.

У многих животных, впадающих в зимнюю спячку, изменение обмена веществ, подготавливающее это состояние, связано с сезонными переменами светового режима. При его искусственном изменении менялись скорость и сроки линьки джунгарских хомячков,

зайцев-беляков, белых куропаток, домашних кур, ласок, норок и некоторых других видов.

«Преждевременное побеление зайцев (беляков) в годы с затяжной бесснежной осенью, обычно сопровождаемое повышенной гибелью зверьков, можно рассматривать как своеобразную «ошибку» светового сигнала» (Наумов, 1955, стр. 273 и 274).

В 1957 г. в северных районах Европейской территории СССР автор наблюдал преждевременное побеление песцов и полярных сов, наступившее до появления снежного покрова.

Хотя существуют животные, которые активны круглые сутки, т. е. животные, у которых периоды кормежек чередуются с периодами покоя независимо от смены дня и ночи и отдых может приходиться на любые часы, однако для большинства животных существует суточное чередование периодов активной деятельности и покоя. В этих случаях чередование определяется суточным ходом освещенности как сигналом среды.

Появление дневных насекомых утром и их исчезновение вечером, а также появление ночных насекомых вечером и их исчезновение утром происходят при определенной для каждого вида яркости освещения, хотя и разной для разных видов. Так, например, мраморный хрущ (*Polyphylla olivieri*) появляется через 5—6 мин после захода солнца.

Пробуждение певчих птиц происходит при определенной яркости освещения, которую А. Н. Промптов предложил называть «пробуждающей яркостью».

Специально поставленные опыты, проведенные над рядом животных (обезьянами, лесными мышами, канарейками, гусеницами дубового шелкопряда и др.), показали, что искусственным изменением суточного светового режима можно изменить чередование периодов покоя и деятельности животных.

2. Для некоторых видов животных, главным образом для насекомых и рыб, температура среды может быть сигналом, отвечая на который животные осуществляют свою жизнедеятельность в соответствии с ходом геофизических явлений во внешней среде и подготавливаются к ее предстоящим изменениям. Правильность такого взгляда подтверждается тем, что некоторые акты поведения насекомых и рыб, связанные главным образом

с размножением, осуществляются при определенной температуре внешней среды. «Относительно ряда насекомых известно, что процесс размножения — копуляция и яйцекладка — связаны у них с определенными температурами. Температура влияет на развитие гонад и на откладку яиц. Так, например, Пятницкий (1936) указывает, что для нормального протекания копуляции у лугового мотылька необходимым условием является температура воздуха в травяном покрове не выше 15° и не ниже 10°С; наименьшей температурой воздуха, при которой удалось наблюдать яйцекладку у лугового мотылька, является температура в 14°, а при температуре на высоте 10 см в 25° яйцекладка идет беспрепятственно и весьма интенсивно. Температура кладки яиц, по-видимому, является вполне определенной для каждого вида. Так, например, относительно мухи цеце (*Glossina palpalis*) известно, что откладывание яиц, созревающих в теле матери, возможно лишь в узких пределах между 25 и 30°, а у подур (*Collembola*) откладка яиц может иметь место и при 0°» (Кашкаров, 1945, стр. 59).

Д. Н. Кашкаров указывает также, что «ихтиологами точно установлено, что основным фактором, которым определяется время икротетания рыб, является температура воды и та сумма тепла, которая потребна рыбе на окончательное созревание половых продуктов (Мейснер, 1933)» (Кашкаров, 1945, стр. 57).

3. В отличие от растений, животные способны реагировать не только на геофизические сигналы, но и на такие сигналы, источником которых является биотическая среда. Одной из самых интересных реакций этого типа является реакция животных на плотность населения той популяции, к которой они сами принадлежат.

Реакции животных на высокую плотность собственной популяции выражается в явлениях «нашествий», которые, по существу, представляют собой выселения или переселения из занимаемых местообитаний в новые.

Наиболее известными из всех склонных к нашествиям животных являются насекомые. Насекомые интересны еще и тем, что для них экспериментально (в лабораторных условиях) можно доказать, что перенаселенность популяции как-то воспринимается животными и становится сигналом переселения на новые местообитания еще до того, как наступит недостаток пищи.

Вот, что сообщает об этом Д. Лэк: «... когда саранчи мало, она остается оседлой; при массовом размножении она изменяется морфологически и физиологически, переходя в мигрирующую (стадную) фазу, и обычно предпринимает массовые перелеты. Переход в стадную фазу определенно связан с перенаселением, а не с недостатком пищи и может быть вызван в лаборатории путем искусственного создания перенаселения. Следовательно, перенаселение представляет собой вторичный стимул (сигнал. — Г. Х.) для начала кочевки. Это, однако, не исключает влияния недостатка пищи как первичного фактора, определяющего эволюцию этих перемещений. Такая мысль подтверждается открытием Никольсона (1947), что в Новом Южном Уэльсе миграция саранчи начинается до наступления недостатка пищи» (Лэк, 1957, стр. 293 и 294).

«Другой и, пожалуй, более ясный пример миграции насекомых, вызываемой перенаселением, но происходящий в значительно меньшем масштабе, обнаружен у тлей. В Англии половозрелые самки *Aphis chloris* появляются впервые в конце апреля и дают несколько последовательных поколений бескрылых самок. В результате этого примерно в июне «колония» сильно увеличивается и на этой стадии появляются крылатые самки, которые улетают и образуют новые колонии. В лабораторных экспериментах удалось предупредить развитие крылатых самок, не допуская перенаселения тлей; наоборот, при содержании тлей в условиях перенаселения крылатые самки развивались не только в одном, но и в ряде последовательных поколений (Уилсон, 1938). Было обнаружено, что этот эффект связан частично с перенаселением как таковым, а частично с недостатком пищи. Значение этого явления для выживания вида очевидно.

В экспериментах с рисовым долгоносиком (*Calandra oryzae*) переселение наблюдалось всякий раз, когда его численность достигала определенного уровня (Воут, 1937—1938). Если переселение предотвращалось и численность возрастала выше этого уровня, самки начинали откладывать меньшее число яиц, а взрослые жуки поедали многие рисовые зерна, в которых уже жили личинки. Следовательно, при перенаселении каждое взрослое насекомое дает меньшее число выживающих

потомков. При таких обстоятельствах переселение имеет несомненную ценность для выживания животных. Возможно, что эти перемещения слишком небольшого масштаба, чтобы их можно было назвать «нашествиями». Но они напоминают описанные в этой главе случаи тем, что у жуков переселение также вызывает определенные изменения в поведении особей. Было обнаружено также, что, чем больше перенаселение долгоносиков, тем сильнее потребность в миграции» (Лэк, 1957, стр. 294).

В главе 12 мы обсудили сезонные перелеты птиц на расстоянии планетарного масштаба.

Но, кроме того, у птиц наблюдаются так называемые нашествия или эмиграции. В отличие от перелетов, они не регулярны как по количеству участников, так и по направлению, в котором они происходят. В общем они носят характер выселений или переселений. Иногда эти явления настолько грандиозны, что привлекают всеобщее внимание.

Наиболее подробно изучены нашествия следующих видов птиц: обыкновенного свиристеля (*Bombyciella garrulus*), клеста-еловика (*Loxia curvirostra*), сойки (*Garrulus glandarius*), большого пестрого дятла (*Dendrocopos (Dryolates) major*), ореховки (*Nucifraga cotactes*) и щура (*Pinicola enucleata*).

Нашествия птиц происходят при высокой плотности популяций. С другой стороны, создается впечатление, что они происходят в условиях, когда нет острого недостатка пищи. Это заставляет думать, что нашествия птиц представляют собой преадаптацию, т. е. реакцию на повышенную плотность популяции как на сигнал или предвестник неизбежного в будущем недостатка пищи.

Некоторые орнитологи высказывали такую точку зрения. Наиболее отчетливо она была сформулирована Д. Лэком: «Наиболее подходящее объяснение по имеющимся данным состоит в том, что большие выселения (нашествия) стимулируются высокой численностью птиц как таковой. Это означает, что перенаселение представляет собой вторичный (т. е. сигнальный. — Г. Х.) фактор, участвующий в этом явлении. Подобная черта биологии птиц могла, вероятно, развиться только в том случае, если она имеет значение для выживания. Первичным фактором при этом может быть недостаток пищи. Так, если птицы столь многочисленны, что среднего урожая

кормового растения совершенно недостаточно, чтобы они могли просуществовать зиму, то большинству из них будет выгодно переселиться, начав путь еще осенью, до того как они ослабеют от голода.

... Большие переселения могут возникать вследствие поведенческой реакции особей на высокую численность и могут происходить до того, как пищи становится мало» (Лэк, 1947, стр. 288 и 289).

Наконец, Д. Лэк отмечает, что нашествия происходят не только у птиц, но и у других видов животных.

«У млекопитающих нашествия, сравнимые с наблюдающимися у птиц, отмечены у ряда грызунов, антилоп и хищных. У норвежского лемминга (*Lemmus lemmus*) обычно наблюдаются небольшие переселения, которые могут привести его к расселению в новые местообитания (Калела, 1949). Во время периодических массовых переселений животные бывают необыкновенно возбуждены, проходят огромные расстояния и даже переплывают через фиорды. Однако даже при больших переселениях некоторые особи остаются на месте (Хип, 1931, цит. Коллета).

... Первичной причиной таких переселений может быть недостаток пищи, а вторичным стимулом — высокая численность как таковая».

«... Большие нашествия наблюдались также у североамериканской белки (*Sciurus caloricinensis*) (Сетон, 1928; Гамильтон, 1933). Подобно многим совершающим налеты птицам, белки питаются определенными семенами и орехами» (Лэк, 1957, стр. 293).

Никто не сомневается в том, что численность хищника зависит от обилия его пищи. При увеличении количества пищи усиливается размножение и улучшается выживаемость молодняка. Так, например, хищные птицы, питающиеся полевками, дают более крупные кладки яиц при обилии полевков. При уменьшении количества или доступности пищи последствия будут противоположными. В голодные годы у сов, канюков, орлов, песцов, лисиц и других животных наблюдается полное прекращение размножения. Кроме того, в такие годы увеличение подвижности хищников способствует их убыли.

Представляется уместным поставить следующий вопрос: исчерпывается ли зависимость численности хищника от плотности популяции пожиряемых животных

только непосредственным, прямым воздействием интенсивности питания на физиологические функции организма хищника? Мы отметили способность многих видов животных реагировать на плотность собственной популяции как на сигнал. Но, возможно, что некоторые виды хищных животных могут, кроме того, реагировать на плотность популяции жертвы. Такая реакция могла бы проявиться в сдерживании размножаемости в ответ на сигнал о том, что численность жертвы не сможет в будущем обеспечить возросшую численность хищника питанием. Эта мысль не кажется невероятной, если принять во внимание, что у хищников центральная нервная система развита очень высоко.

Высказанную гипотезу трудно обосновать данными непосредственных наблюдений или лабораторными опытами. В самом деле, неясно, как отделить непосредственное воздействие количества потребляемой пищи от влияния сигнала о плотности популяции жертвы.

Однако как возможность, не лишенную основания, эту гипотезу следует иметь в виду при анализе взаимоотношения хищника и жертвы.

Информация и поведение животных

1. Пусть *A* является предвестником другого явления *B*. Каков смысл утверждения, что тот или иной организм реагирует на *A* как на предвестник явления *B*? На этот вопрос можно ответить так: организм реагирует на *A* как на предвестник наступления *B*, если осуществление явления *A* вызывает в организме такие изменения и процессы, которые еще до наступления явления *B* подготавливают его к реакции на явление *B*.

Однако по своей природе и происхождению реакции организмов на предвестники могут быть различными. Мы будем различать реакцию на предвестник как *предадаптацию* и реакцию на предвестник как *ответ на информацию*, содержащуюся в предвестнике.

В тех случаях, когда реакция организма на предвестник *A* всегда постоянна и не может быть изменена на основании опыта, приобретаемого организмом в индивидуальной жизни (но не жизни вида), мы будем ее называть *преадаптацией*. Такая реакция вырабатывается и закрепляется естественным отбором; происходит это в том случае, если заблаговременная подготовленность растения или животного к предстоящему наступлению явления *B* повышает выживаемость вида. Поэтому первичным фактором естественного отбора является

приспособленность организма к воздействию на него явления *B*; реакция же организма на явление *A* как на предвестник *B* — вторичное свойство вида (*преадаптация*), содействующее его выживанию при наступлении *B*.

Таким образом, такую реакцию организма на явление — предвестник, которая представляет собой *преадаптацию*, следует считать возникшей на основе *видового* опыта. Все рассмотренные выше реакции растений и животных на сигналы среды являются таковыми. Однако если для растений эта форма реагирования на предвестники является единственной, то животные обладают способностью вырабатывать реакцию на предвестник не только на основе *видового* опыта, но и *опыта индивидуального*.

В справедливости сказанного можно удостовериться, наблюдая животных в природе. Но особенно убедительны результаты простых экспериментов, специально поставленных для выяснения этого вопроса.

Ни одно животное не проявляет оборонительной реакции при звуке музыкального аккорда. Но звучание любого аккорда можно сделать раздражителем, вызывающим оборонную реакцию: для этого необходимо несколько раз непосредственно после звучания аккорда подвергнуть животное действию вредоносного агента. Но с тем же успехом мы можем заменить звучание музыкального аккорда миганием электрической лампочки. Таким образом, на два разных явления животное будет реагировать оборонительной реакцией. Но в чем состоит то *общее* в двух столь разных явлениях (звучание аккорда и мигание лампочки), что заставляет животное реагировать одинаково? Ответ совершенно ясен. Общее состоит только в том, что оба явления содержат одну и ту же *информацию* о предстоящем действии вредоносного агента. Следовательно, животное действительно может реагировать на *информацию*, содержащуюся в явлениях. Мы могли бы при тех же условиях добиться проявления пищевой реакции (облизывание, подбегание к месту, где дается еда).

Еще пример. Если свист каждый раз предшествует действию на глаз пучка света, то зрачковый рефлекс (сужение зрачка) будет наступать и при звуке свистка.

Мы можем еще одним независимым способом убедиться, что в описанных выше опытах животное реаги-

ровало не на явления как таковые, а на содержащуюся в них информацию. Для этого надо немного изменить условия опыта, а именно воспользоваться прежними явлениями, но в таких условиях, когда они не содержат прогностической информации. Этого можно достичь в том случае, если звучание музыкального аккорда будет не предшествовать действию агента, требующего оборонительной реакции, а начинаться одновременно с ним или присоединяться к нему во время его действия. Опыты показали, что в этих случаях оборонительная реакция не вырабатывается или возникает в очень слабой форме, оказывается непрочной и быстро исчезает.

2. Все, о чем мы говорили до сих пор, представляет собой лабораторное доказательство того, что животное способно реагировать на информацию, которую содержат в себе те или другие явления. Но если от животного в лабораторной обстановке мы обратимся к животному в природных условиях, то увидим, что оно вынуждено постоянно использовать свою способность реагировать на информацию.

Представим себе какое-либо высшее животное, например оленя, в условиях дневного отдыха, в спокойном состоянии где-нибудь в чаще леса. Раздается шорох, и животное приходит в напряженное состояние, оно прислушивается. Проходит некоторое время, и, если ничто не нарушает покоя леса, животное возвращается к спокойному состоянию. Но вот проходит еще некоторое время; раздается новый шорох, и животное снова приходит в напряженное состояние. Шорох повторяется, и возбуждение животного растет. Наконец, слабые струи ветра приносят запах хищника, запах опасного врага. Олень срывается с места и мгновенно исчезает в глубинах леса.

Явления, на которые реагировало животное, сами по себе не могли оказать на него существенного влияния. В то же время нам вполне понятна реакция животного. В самом деле, описанные явления — шорохи и запах — были сигналами грозившей животному опасности; это были явления, содержащие крайне важную для животного информацию. Животное реагировало на эту информацию.

Для вышедшего на охоту хищника шорохи и запахи будут сигналами, указывающими на близость жертвы.

Хищник начнет подкрадываться к ней и в случае удачи совершит нападение. Таким образом, поведение хищника будет иным, но и оно представляет собой реакцию на поступившую к нему информацию.

Присматриваясь к жизни всех высших животных, мы неизбежно приходим к выводу, что сигнальные явления во внешней среде, явления, несущие животному ту или иную информацию, имеют огромное значение в их жизни. Животное постоянно реагирует на притекающую к нему информацию, которая ему совершенно необходима и для сохранения жизни, и для поисков пищи. Сложный и своеобразный мир сигналов, постоянно возникающих и затухающих во внешней среде и несущих животному информацию о состоянии этой среды, есть важнейшая часть окружающей его реальности. Анализ взаимоотношений животного с потоком притекающей к нему из внешней среды информации, по нашему мнению, составляет одну из важнейших проблем биофизики и экологии животных.

3. Итак, мы располагаем бесспорными доказательствами того, что животные способны реагировать на информацию. Однако животные реагируют далеко не на все явления, несущие информацию, а только на некоторые из них. Поэтому способность животных реагировать на информацию требует более детального рассмотрения.

Воспринимаемые животными явления внешней среды, будучи всегда ему полезными в том или ином отношении, предъявляют к нему разные требования. Одна группа явлений — назовем их *нейтральными* — не требует от животного активных действий. В основном это те зрительные, звуковые и другие восприятия окружающих предметов (деревьев, скал, рек, ручьев, болот, других живых существ и т. п.), которые позволяют животному ориентироваться во внешней среде. Другая группа явлений — назовем их *эффективными* — требует от животного действительного и инициативного поведения, которое осуществляется в *специальном*, в той или иной степени *возбужденном* состоянии. Обычно это действия животного, направленные на объекты внешней физической или биотической среды. Они приводят либо к столкновению животных с объектами внешней среды, либо к использованию этих объектов, или же к инициативному уклонению от взаимодействия с ними. Более конкретно — это нападающая или оборонительная деятельность,

уклонение от встречи с врагом, убежание от него, защита потомства, сооружение нор, гнезд, берлог и т. п.

Всякое высшее животное имеет определенный запас *безусловных рефлексов* (т. е. реакций, ответов на воздействия внешней среды). Эти рефлексы присущи организму от природы; они одинаковы у всех особей данного вида и зависят только от того, на какие рецепторы и с какой силой действует внешний раздражитель. Безусловные рефлексы можно подразделить на две группы: *нейтральные* рефлексы, представляющие собой ответы организма на нейтральные явления среды, и *активные* рефлексы, представляющие собой ответы на эффективные явления.

Пусть теперь A и B — два явления, причем

$$A = \inf B;$$

мы будем говорить, что информация, содержащаяся в предвестнике A , *существенна*, если явление A — нейтральное, а явление B — эффективное. Ясно, что понятие о существенной информации — понятие относительное. Информация, существенная для животных одного какого-либо вида, может не быть существенной для другого вида.

Как это вытекает из лабораторных опытов и из наблюдений животных в природе, животные реагируют путем выработки так называемого условного рефлекса только на существенную информацию.

Наш вывод более точно мы можем формулировать следующим образом.

Если какое-либо явление C представляет собой раздражитель, вызывающий рефлекс (реакцию) γ , то мы будем это символически записывать следующим образом:

$$C \rightarrow \gamma.$$

Пусть теперь

$$A \rightarrow \alpha,$$

$$B \rightarrow \beta,$$

где A — нейтральный, B — эффективный раздражитель, α и β — отвечающие им безусловные рефлексы и, кроме того,

$$A = \inf B;$$

тогда возникает связь

$$A \rightarrow \beta.$$

Вновь возникшая связь $A \rightarrow \beta$ означает, что на явление A животное отвечает реакцией β ; она называется *условным* рефлексом, образовавшимся на основе безусловного рефлекса $B \rightarrow \beta$. Рефлекс $A \rightarrow \beta$ реализует ответ животного на информацию, содержащуюся в явлении A как предвестнике B .

Итак, *объективно существующая в природе или созданная в лаборатории связь предвестника A с явлением B получает свое отображение в центральной нервной системе животного в виде рефлекса $A \rightarrow \beta$. Иначе говоря, явлению — предвестнику во внешней среде — соответствует рефлекс — сигнал в центральной нервной системе животного. Это позволяет животному в момент осуществления явления A включить все ответные реакции на явление B и тем самым поступить в соответствии с информацией, содержащейся в явлении A .*

4. Все сказанное выше заставляет нас признать, что *система условных рефлексов животного, управляющих его поведением во внешней среде, формируется под воздействием этой среды и отображает порядковые и статистические закономерности тех внешних явлений, которые имеют существенное значение для сохранения животного и успеха его жизнедеятельности.* Но это отображение зависит не только от объективных статистических закономерностей внешней среды, но также и от того, каким образом реагирует животное на поступающую к нему информацию.

Реакция разных животных на один и тот же сигнал в зависимости от биологических особенностей может быть разной. Например, часто бывает так, что хищник, воспринявший определенный сигнал, способствует своим поведением осуществлению того явления, о возможности которого его информировал сигнал. Услышав шорох, вызванный другим животным, а тем более почуяв его запах, хищник стремится к столкновению с этим животным. Нехищное животное в подобных случаях нередко поступает иначе; оно стремится уклониться от встречи с другим животным (если это его враг), спастись бегством или спрятаться в укрытии.

Таким образом, поведение хищного животного

способствует увеличению частоты тех случаев, когда условный рефлекс подкрепляется безусловным, т. е. способствует закреплению и усилению рефлекса. Поведение нехищного животного нередко уменьшает частоту подкрепления условного раздражителя безусловным и несколько ослабляет и тормозит выработку условного рефлекса. Вероятно, этим можно объяснить тот известный факт, что хищники отличаются более высоко развитой нервной системой.

Кроме того, на многие сигналы реакция животных не бывает однозначной. Реакция зависит не только от природы явления, но и от состояния самого животного. Например, голодный хищник будет активно стремиться к поиску жертвы и нападению на нее; сытый же может оставить жертву без внимания. Подобных примеров можно привести сколько угодно.

Наконец, еще одна сторона обсуждаемого вопроса заключается в следующем. Окружение животного не остается неизменным, и никогда не исключено, что связь явлений несколько изменится. Комплекс явлений, несущих существенную информацию, с течением времени может стать иным; одни явления выпадут из него, а другие в него войдут, хотя бы раньше они и не были в его составе. Не могут ли в этом случае возникнуть непреодолимые противоречия между изменившейся средой и сложившейся системой рефлексов животного? Нам представляется, что ответ на этот вопрос может быть таким: если изменения среды таковы, что не требуют изменения безусловных рефлексов, то возникшее противоречие информационных свойств внешней среды и сложившегося у животного комплекса условных рефлексов быстро устранится.

В самом деле, если животное обладает безусловным рефлексом $B \rightarrow \beta$ и если явление A перестало быть носителем информации о наступлении явления B , а явление A_1 стало таковым, то в этих условиях, как показывают наблюдения животных в природе и лабораторные опыты, произойдет следующее: условный рефлекс

$$A \rightarrow \beta$$

исчезнет (отомрет, забудется), а условный рефлекс

$$A_1 \rightarrow \beta$$

вырабатывается.

Из сказанного следует, что с некоторым запаздыванием (на время формирования новых рефлексов) система условных рефлексов высшего животного способна отображать порядковые и статистические закономерности не только в стабильной среде, но и в среде, изменяющейся с течением времени.

5. Для собирания информации животные используют явления природы, которые могут быть носителями или транспортерами информации. Однако не всякое явление пригодно для этой цели. Каковы те свойства, которыми должны обладать явления, наилучшим образом пригодные для передачи информации? Очевидно, что основными будут два следующих свойства:

1) носителем информации может быть явление, способное передавать информацию на достаточно большое расстояние и с достаточно большой скоростью;

2) носителем информации может быть явление, способное сохранять информацию в течение достаточно длительного промежутка времени.

Распространение света в очень высокой степени удовлетворяет первому из этих требований. Свет распространяется на большие расстояния и с очень большой скоростью. Звук также может распространяться на значительные расстояния, однако скорость его распространения сравнительно невелика. В то же время свет и звук не удовлетворяют второму из указанных требований. Конечно, это не исключает света и звука в качестве явлений — носителей информации, однако все же несколько ограничивает их значение. Тем не менее свет и звук — важнейшие носители информации. Огромное количество животных пользуется ими как носителями информации и имеет специальные органы, воспринимающие свет и звук.

В отличие от явлений распространения света и звука, распространение запаха удовлетворяет обоим указанным выше требованиям, предъявляемым к носителям информации. Правда, запах не может распространяться на такие расстояния и с такой скоростью, как свет и звук (что ограничивает его значение как носителя информации), но зато он может сохраняться достаточно длительное время. Таким образом, качественно, по совокупности своих свойств, запах — наилучший носитель информации. Поэтому неудивительно, что для многих животных запах

является основным источником информации, а обоняние — основным чувством. Особенно большую роль запах играет в отношениях хищника и жертвы. Способность запаха сохраняться довольно длительное время помогает хищнику отыскивать пищу, а жертве указывает на близость врага.

Все сказанное выше справедливо лишь в основных чертах и требует детализации. Прежде всего свет, звук и запах — главные, но не единственные носители информации. Кроме того, значение каждого из этих явлений для разных животных будет разным в зависимости от его образа жизни и характера той среды, в которой оно обитает.

Для хищных птиц, высоко парящих в небе и оттуда высматривающих свою добычу (соколы, ястребы и др.), а также для тех птиц, которые ловят и едят насекомых на лету (ласточки, стрижи, мухоловки, козодои), перво-степенное значение зрения как основного источника информации очевидно. Но значение зрения велико и для тех птиц, которые собирают мелких насекомых на земле или на поверхности растений (трясогузки, коньки, розовые скворцы, стрепеты, синицы, славки, пеночки, камышевки).

У большинства птиц глаза расположены по сторонам головы (только у сов оба глаза обращены вперед, как у человека). При таком расположении глаз получается большое поле зрения. Оно составляет у птиц 300° , тогда как у человека менее 200° . Птица, не поворачивая головы, может обозревать каждым глазом пространство в 150° . Шея птиц очень подвижна, она может вращаться у большинства видов на 180° , а у сов даже на 270° . Орган, воспринимающий впечатления (сетчатая оболочка), чрезвычайно богат чувствительными элементами.

Кроме того, у птиц хороший слух.

Особенно хорошо слышат ночные птицы, в частности совы, для которых слух является основным источником информации во время охоты. По слабому шороху ночные птицы определяют место, где находится в траве полевка. Сова бросается на этот шорох и через несколько мгновений улетает с пойманным зверьком в когтях. Для дневных птиц звуки и шорохи обычно служат сигналами опасности, а не источниками информации при добывании пищи.

Обоняние у птиц имеется, но развито слабо.

В густом тенистом лесу световое излучение не может распространяться на далекие расстояния. В этих условиях свет как носитель информации очень сильно уступает звуку. Уступает свет и запаху, который даже в условиях леса переносится воздушными струями на заметные расстояния. Поэтому для крупных лесных животных звук и запах являются основными носителями информации.

Изумительный слух лося, вероятно, более тонкий, чем слух какого бы то ни было другого животного, оказывает ему незаменимую услугу как источник информации. Человека, идущего осторожно в валенках по мягкому снегу в теплую и тихую погоду, лось слышит по меньшей мере за километр.

У марала очень хорошо развито обоняние и слух, хуже зрение, на которое он обычно и не полагается. «Глазу плохо верит», — говорят алтайские охотники.

То же самое можно сказать и о диких кабанах. Своими маленькими глазками кабан видит довольно плохо, основными источниками информации для него являются обоняние и слух. Не случайно первое движение кабана, заподозрившего опасность, — поднять нос кверху и с силой втянуть воздух, насторожив одновременно уши.

У медведя лучше всего развито обоняние. Человека, идущего с подветренной стороны, он чувствует почти за километр и убегает, даже не видя врага. По мнению многих натуралистов и охотников, медведь не руководствуется зрением и слухом, всецело полагаясь на обоняние.

Те немногие примеры, которые мы рассмотрели, достаточны для следующего вывода: в качестве источника информации животные используют те явления природы, которые в условиях среды их обитания и при их образе жизни являются наиболее эффективными носителями информации.

6. Мы знаем, что животные реагируют активно не на всякую информацию, а только на такую, которая выше была названа существенной информацией. Но, кроме того, реакция животного на информацию связана не только с ее содержанием или значением, но и со степенью ее определенности (см. главу 2). Например,

реакция оленя на шорох, особенно слабый, в достаточной мере неопределенна. В таких случаях олень обычно начинает прислушиваться, т. е. собирать дополнительную информацию. Такая реакция животного кажется естественной. В самом деле, шорох может возникнуть от многих причин и далеко не всегда и не обязательно служит сигналом опасности. Шорох представляет собой явление, несущее довольно неопределенную информацию. Наоборот, запах хищника есть сигнал, содержащий более определенную информацию, на которую олень отвечает более активным поведением.

Другим примером животного с таким же поведением является марал. Внезапно встревоженный марал, даже если он почуял запах приближающегося врага, отбегает до ближайшего укрытия, останавливается и выясняет, заметил его хищник или нет. Если хищник не заметил марала и не преследует его, то он остается на месте или направляется куда-нибудь спокойным шагом, а иногда возвращается назад. В противном случае марал спасается бегством.

Повадки марала дали основание некоторым натуралистам и охотникам говорить, что наряду с осторожностью он проявляет любопытство. Однако суть вопроса здесь не в любопытстве марала, а в определенных объективных закономерностях. Подобное поведение характерно для тех крупных лесных животных, у которых быстрое бегство есть основной способ защиты от врагов. Кроме того, оно обусловлено некоторыми свойствами информации.

В самом деле, крупное убегающее животное вызывает шум в лесу. Этот шум представляет собой источник информации, указывающей на местонахождение бегущего животного. Следовательно, животное, начавшее убежать, привлекает к себе внимание врага, выдает ему информацию о своем присутствии. Отсюда ясно, что наиболее целесообразно животному начинать спасаться бегством с того момента, когда хищник (его враг) уже располагает информацией о его присутствии или местонахождении.

Итак, для нехищных животных, спасающихся бегством от своих врагов, выгодна задержка реакции до получения достаточно определенной информации о поведении или намерениях врага. А если это так, то способ-

ность к задержке реакции закрепится естественным отбором.

7. Совокупность условных рефлексов животного, управляющих его образом жизни и поведением, обеспечивает удивительное соответствие между действиями животного и информационными свойствами явлений природы.

Наиболее обычны следующие проявления этого соответствия:

1) использование животными информации, притекающей к ним из окружающей физической и биотической среды;

2) стремление скрыть информацию о себе, а если это невозможно, то выдавать информацию, обладающую наибольшей неопределенностью;

3) обмен сигналами, предупреждающими об опасности.

Хорошим примером согласия действий животного с той информацией, которая содержится в окружающих его явлениях природы, может служить следующее описание охотничьих повадок росомахи: «Целыми часами она сидит неподвижно на дереве или на камне вблизи кабаржьей тропы, выжидая добычу. Она отлично изучила нрав своей жертвы, знает излюбленные пути ее и повадки; например, она хорошо знает, что по глубокому снегу кабарга бежит все по одному и тому же кругу, чтобы не протаптывать новой дороги. Поэтому, спугнув добычу, она гонится за ней до тех пор, пока последняя не замкнет круг. Тогда росомаха влезает на дерево и ждет, когда кабарга пройдет мимо. Если это не удастся, она берет ее измором, для чего преследует ее до тех пор, пока та от усталости не упадет; при этом если по пути она увидит другую кабаргу, то не бросится за ней, а будет продолжать преследовать первую, хотя бы она не находилась у нее в поле зрения» (Арсеньев, 1950, стр. 474).

Скрытное поведение хищных животных на охоте, при котором жертва получает минимум информации о готовящемся нападении,— обычное явление в природе. Например, медведь, ловко используя в качестве прикрытия большие камни, кусты, канавы и т. п., незаметно и очень тихо подкрадывается к жертве на самое близкое расстояние, а затем стремительно, с ревом нападает на нее.

Многие животные в тех случаях, когда они не могут скрыть информации о себе (например, следы на снегу), стремятся своим поведением сделать эту информацию неэффективной, в высшей степени неопределенной и дезориентирующей его врага.

Примером животного с таким поведением может служить соболь. В. К. Арсеньев так описывает его уловки: «Соболь часто делает петли, причем старается идти по валежникам, где ветром сдуло снег или где на нем образовался наст. Иногда он влезает на дерево с наветренной стороны там, где есть снег, так, чтобы следы его были ясно видны. Поднявшись до самой вершины, соболь спускается вниз по другой стороне — голой, затем прыгает на свой прежний след и возвращается назад, стремясь при этом не протапывать нового следа. Он осторожно ставит свои лапки в ямки старых следов, чтобы не испортить их и не засыпать снегом. Найдя поблизости какой-нибудь пенек, соболь прыгает на него, затем зарывается в снег, проходит под ним 20—30 шагов и благополучно уходит в сторону» (цит. по Шнитникову, 1957, стр. 37).

Обмен сигналами об опасности — явление, широко распространенное в животном мире. Примеров можно привести сколько угодно. Серый сурок — один из самых интересных примеров в этом отношении. «Там, где сурки не истреблены беспощадным преследованием, они селятся колониями, иногда очень большими. Поэтому крайне трудно, почти невозможно обмануть бдительность этих любопытных и вместе с тем осторожных зверьков. Сурки любят лежать или стоять столбиками у входа в свою норку и внимательно осматривать окрестности. Как только сурок заметит что-нибудь подозрительное, он издает свой тревожный свист и мгновенно исчезает в норе. Его сигнал заставляет насторожиться других сурков, находящихся в этот момент на поверхности земли, и по мере приближения врага они, по очереди издавая свой свист, тоже ныряют под землю, пока вся колония не опустеет как вымершая. Нового появления спрятавшегося сурка иногда приходится ждать часами» (Шнитников, 1957, стр. 89).

Любопытно, что предупредительными сигналами сурков пользуются горные козлы. «Охотник, соблюдая всевозможные предосторожности, то прячась за скалами,

то ползком между камнями осыпи, подкрадывается к стаду. Вот он, наконец, подобрался довольно близко... Скоро можно будет стрелять... И вдруг где-то поблизости раздается свист, ему отвечает другой, третий... Охотник даже не оборачивается на это неожиданное нарушение тишины. Он знает, кто это свистит, и со страхом смотрит на козлов, которых уже считал своей добычей. И действительно, по первому же сигналу все стадо насторожилось, перестало пастись и направилось кверху, в скалы. Горные козлы не хуже охотника знают свист своего исконного сторожа — сурка. Для них этот свист — сигнал спастись, для охотника — прекращать охоту, так как преследовать вспугнутых животных бесполезно. Недаром охотники на крупного зверя так не любят сурков» (Шнитников, 1957, стр. 89).

Пугливые и всегда настороженные горные козлы беспечно и спокойно спят в местах расположения колоний сурков. Для них сурок — надежный часовой, который в случае опасности подаст сигнал тревоги.

Мы привели примеры обычных и широко распространенных случаев согласия поведения животных с информационными свойствами явлений окружающей среды. Теперь рассмотрим несколько более сложные случаи, когда одни животные используют способности других животных реагировать на информацию.

Обыкновенная полевка выдает информацию в целях разведки. А. Н. Формозов следующим образом описывает выход зверьков из норок: «Полевка покажет вам свои уловки при выходе на вечернюю кормежку. Вот шевельнулся и зашуршал листок, потом затих, снова шевельнулся через минуту и угомонился надолго. Не думайте, что «невидимка» напугана и ушла, она просто сидит у скрытого хода и слушает, не шевельнулся ли кто в ответ на ее шорох, не выдал ли себя какой-нибудь нетерпеливый охотник. Ободрившись, полевка показывает из-под листочка: вот высунулась мордочка, сверкнули бусинки глаз, вот показалась рыжеватая спинка, но вдруг мелькает коротышка хвост — полевка пропала. Проходит несколько минут, она снова показывается, стремительно пробегает от норки туда и обратно раз пять. Шуршит листьями; в тишине вечера кажется, что это скачет белка. И снова пропала, как будто надолго, но неожиданно легкий шорох выдает ее при выходе на

небольшую лужайку. Полевка как будто спокойна, она умывается, подгрызает травинки и вдруг, как и прежде, стремглав, исчезает в норке. Так проделывает несколько раз, пока, наконец, уверенно и бесстрашно она не приступает к своим обычным делам. Не каждый хищник сумеет выдерживать такое испытание. Он кинется в момент, когда грызун еще весь начеку, и без толку выдаст себя с головой. В этом, видимо, смысл всего «лишнего шума» и «напрасной суеты» маленькой глупой полевки, по инстинкту дерзко вызывающей своих бесчисленных врагов...» (цит. по Шнитникову, 1957, стр. 109 и 110).

В заключение мы рассмотрим сравнительно более редкие случаи, когда путем выдачи ложной информации хищник обманывает жертву и тем самым обеспечивает успех охоты.

«У боязливой соны очень большие уши, которыми она может произвольно шевелить, расправляя их наподобие рупора. Выходя на вечернюю охоту, зверьки расправляют уши, поворачивая голову, прислушиваются. Услышав треск кузнечика, соня вприпрыжку подбегает к кусту и издает звук, очень похожий на тревожный сигнал насекомого. Услышав сигнал, кузнечик отрывается от ветки, на которой сидел, и падает вниз, где соня мгновенно схватывает его передними лапками и прокусывает ему голову. Затем зверек садится на задние лапки и начинает есть добычу, отбрасывая все жесткие хитиновые части» (Шнитников, 1957, стр. 104).

Особенно интересный случай описал В. К. Арсеньев, выдающийся путешественник, натуралист, известный исследователь Уссурийского края.

«Мы переправились через реку и вступили в лес, полный таинственного сумрака. Отойдя от бивака километра полтора, мы остановились около тихого ручья и стали слушать. Когда солнце скрылось за горизонтом, на землю опустились сумерки, и чем темнее становилось в тайге, тем больше ревели изюбры. Эта волшебная музыка наполняла весь лес. Мы пробовали было подходить к оленям, но неудачно. Раза два видели животных, но как-то плохо: или была видна одна голова с рогами, или задняя часть тела и ноги. В одном месте мы заметили красивого самца. Около него уже табунились три матки. Олени не стояли на месте, а тихонько шли. Мы следо-

вали за ними по пятам. Если бы не Дерсу¹, я давно потерял бы их из вида. Самец шел впереди. Он чувствовал, что он сильнее других самцов, и потому отвечал на каждый брошенный ему вызов. Вдруг Дерсу остановился и стал прислушиваться. Он повернул назад и замер в неподвижной позе. Оттуда слышался рев старого быка, но только ноты его голоса были расположены не в том порядке, как обыкновенно у изюбров.

— Гм, тебе понимай, какой это люди? — спросил меня Дерсу. Я ответил, что думаю, что это изюбр, но толькой старый.

— Это Амба², — ответил он мне шопотом, — его шибко хитрый. Его постоянно так изюбра обмани. Изюбр теперь понимай нету, какой люди кричи, Амба скоро matka поймай есть.

Как бы в подтверждение его слов, в ответ на рев тигра изюбр ответил громким голосом. Тотчас ответил и тигр. Он довольно ловко подражал оленю, но только под конец его рев закончился коротким мурлыканьем.

Тигр приближался и, вероятно, должен был пройти близко от нас. Дерсу казался взволнованным. Сердце мое усиленно забилося. Я поймал себя на том, что чувство страха начало овладевать мной. Вдруг Дерсу принялся кричать:

— А — та-та, та-та-та, та-та-та!...

После этого он выстрелил из ружья в воздух, затем бросился к березе, спешно сорвал с нее кору и зажег спичкой. Ярким пламенем вспыхнула сухая береста, и в то же мгновение вокруг нас стало вдвое темнее. Испуганные выстрелом изюбры шарахнулись в сторону, а затем все стихло. Дерсу взял палку и накрутил на нее горящую бересту. Через минуту мы шли назад, освещая дорогу факелом. Перейдя реку, мы вошли на тропинку и по ней возвратились на бивак» (Арсеньев, 1950, стр. 227—228).

¹ Дерсу Узала — гольд, охотник, сопровождавший В. К. Арсеньева во время его путешествий по Уссурийскому краю. Арсеньев посвятил специальную книгу выдающейся личности Дерсу Узала (см. В. К. Арсеньев. Дерсу Узала, из воспоминаний о путешествии по Уссурийскому краю в 1907 г.).

² Амба — тигр. — Г. Х.

Строение
и саморегулирование
биосферы

1. В биосфере каждый вид организмов связан с другими видами трофическими отношениями.

Обозначим через $T(x, y)$ предикат, означающий следующее: «для организмов вида x организмы вида y служат источником превратимой энергии».

Обычная форма перехода превратимой энергии от вида y к виду x состоит в следующем: организмы вида x пожирают организмы вида y или какие-либо их отдельные органы и части.

Неполное похищение животным растения или другого животного встречается в природе довольно часто.

Растительноядные насекомые нередко питаются отдельными частями растений: корой, древесиной, корнями, корневищами, стеблями, листьями, соцветиями и пыльцой, мякотью плодов и т. п. Нередко, кроме того, вид y только на некоторых стадиях развития может быть источником превратимой энергии для вида x . Так, например, если какое-либо животное питается насекомыми, то нередко оно поедает их только в одной из стадий (яйцо, личинка, куколка или имаго).

В большинстве случаев формулировка предиката $T(x, y)$ может быть упрощена следующим образом: «организм вида x питается организмами вида y ». Однако

для животных-разрушителей, питающихся трупами животных или выделяемыми ими во внешнюю среду в качестве отбросов отработанных продуктов жизнедеятельности, упрощенная формулировка неприменима. Хотя для животных-разрушителей другие организмы являются источниками превратимой энергии, но вряд ли уместно говорить, что организмы-разрушители пожирают другие организмы или какие-либо их части. Принимая во внимание сказанное, мы будем энергетическую формулировку предиката $T(x, y)$ считать основной.

Предикат $T(x, y)$ определяет некоторые отношения между различными видами организмов. Посмотрим, что можно сказать об этих отношениях на основании эмпирических знаний.

Прежде всего органический мир устроен так, что если для организмов вида a организмы вида b являются источником превратимой энергии, то для b организмы вида a не являются источниками энергии, и в частности если организмы вида a пожирают организмы вида b , то b никогда не пожирают организмов вида a . Это означает, что предикат $T(x, y)$ определяет *направленные отношения* между различными видами организмов.

Далее нетрудно убедиться, что для биосферы в целом или для любого конкретного биоценоза система направленных отношений, определяемая предикатом $T(x, y)$, представляет собой *полную* систему направленных отношений, т. е. для любого вида a всегда найдется другой вид b , такой, что будет выполняться одно из условий:

$$a \xrightarrow{T} b,$$

$$a \xleftarrow{T} b.$$

В самом деле, каждое животное поедает либо растения, либо других животных, а нередко одновременно питается растительной и животной пищей и, за исключением самых крупных хищников, само в свою очередь является пищей для других, более сильных животных.

С другой стороны, нет ни одного вида наземных растений, за счет которого не жили бы те или иные виды насекомых; любая часть растения поедается теми или другими насекомыми. Но, кроме насекомых, существуют многие другие животные, которые питаются растительной пищей: птицы, грызуны, копытные и др. Растения,

населяющие водоемы, также служат пищей для рыб и других животных — обитателей водной среды. Непоедаемых растений в природе нет.

Наконец, остается вспомнить об организмах-разрушителях, питающихся мертвыми остатками и выделениями других организмов.

В итоге мы можем сказать, что любой организм в биосфере связан с другими организмами либо как источник превратимой энергии для других организмов, либо как потребитель превратимой энергии, накопленной

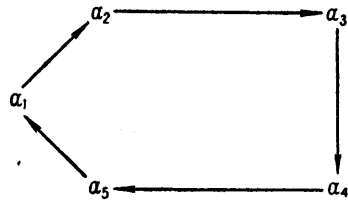


Рис. 7.

другими организмами. А это означает, что система энергетических и трофических отношений между видами, определяемая предикатом $T(x, y)$, есть *полная* система отношений.

Продолжая анализ этих отношений, рассмотрим вопрос о возможности циклических связей.

Предположим, что n видов

$$a_1, a_2, \dots, a_n$$

связаны следующими отношениями: вид a_2 питается только видом a_1 , вид a_3 питается только видом a_2 и т. д. и, наконец, вид a_n питается только видом a_{n-1} и допустим, кроме того, что вид a_n питается только видом a_1 . Если предположить, что этот цикл не имеет внешних связей, то его можно изобразить схемой, данной на рис. 7.

Нетрудно убедиться на основе общих энергетических соображений, что подобные циклы в биосфере невозможны. В самом деле, совокупность видов a_1, a_2, \dots, a_n образует энергетически изолированную систему, лишенную внешнего притока энергии. Согласно второму закону термодинамики, вся свободная энергия такой системы перейдет в непревратимые формы, и, следовательно, устойчивое существование системы невозможно.

Обратимся теперь к рис. 8. На этом рисунке мы видим рассмотренный выше цикл (рис. 7), но только дополненный внешней связью, состоящей из видов b_1 и b_2 ; причем a_1 питается видом b_2 , вид b_2 питается видом b_1 , который, по предположению, способен накапливать превратимую энергию непосредственно из внешней среды, т. е. b_1 — растение.

Существование в биосфере такого цикла мы также должны признать невозможным, однако не на основании энергетических ограничений, а в силу того свойства, которое можно назвать необратимостью отношений хищника и жертвы.

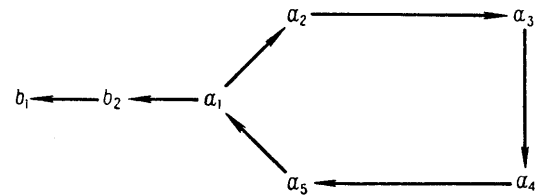


Рис. 8.

Это свойство заключается в следующем.

Если вид a_1 — хищник, пожирающий жертву a_2 , то a_2 не может питаться видом a_1 . В свою очередь если a_2 хищник, пожирающий жертву a_3 , то a_3 не может пожирать не только a_2 , но и a_1 . Иначе говоря, если a_3 есть жертва жертвы a_1 , то a_3 не может питаться видом a_1 . Очевидно, что изложенные соображения сохраняют свою силу для последовательности любого числа видов. Существование такой закономерности обусловлено неравноправностью свойств хищника и жертвы — хищник в том или ином смысле должен быть сильнее жертвы, его нападение должно быть более эффективным, чем обратная реакция жертвы; это свойство быть сильнее — транзитивно.

Подводя итоги всему сказанному, мы приходим к выводу, что как в биосфере в целом, так и в любом локальном биоценозе предикат $T(x, y)$ определяет такую систему отношений, которая будет полной и *не имеющей циклов*.

Опираясь на этот вывод, мы можем с помощью теорем формально-логической теории отношений, изложенной в главе 4, продвинуться дальше. Во-первых, согласно теореме 6, отношения видов, определяемые предикатом $T(x, y)$, образуют систему *открытых* отношений. А тогда в силу теоремы 7 биосфера и биоценозы имеют *ярусную структуру*, которая выражается в том, что множество всех видов, входящих в биологическую систему, можно разбить на части

$$A_1, A_2, \dots, A_q,$$

попарно не имеющие в своем составе общих видов и такие, что для всякого $k=2, 3, \dots, q$ выполняются условия:

$$A_k \supset \bigcup_{i=1}^{k-1} A_i,$$

$$A_k \supseteq \bigcup_{i=k+1}^q A_i.$$

Эти формулы означают, что любой вид, входящий в ярус A_k , имеет источником питания виды нижележащих ярусов и не питается видами, входящими в ярусы, расположенные выше A_k . Виды, образующие ярус A_1 , не имеют подчиненных видов, т. е. организмы яруса A_1 питаются другими организмами — источником нужной им энергии и необходимых веществ служит геофизическая среда.

В современных сочинениях по биогеографии и экологии животных нередко приводятся схемы, отображающие пищевые зависимости и связи организмов, входящих в состав той или иной биологической системы. Эти схемы беспорядочны и слишком сложны. В то же время им не трудно придать простой и ясный смысл, если при составлении схем руководствоваться доказанной нами теоремой о ярусной структуре биологических систем.

Мы позволим себе привести схемы, отображающие цепи питания в тундре, тайге и в зоне широколиственных и смешанных лесов в том виде, в каком они приведены в книге Н. А. Бобринского «География животных», и в переработанном виде в соответствии с теоремой о ярусном строении биологических систем (рис. 9—14).

2. Установленное нами ярусное строение природных

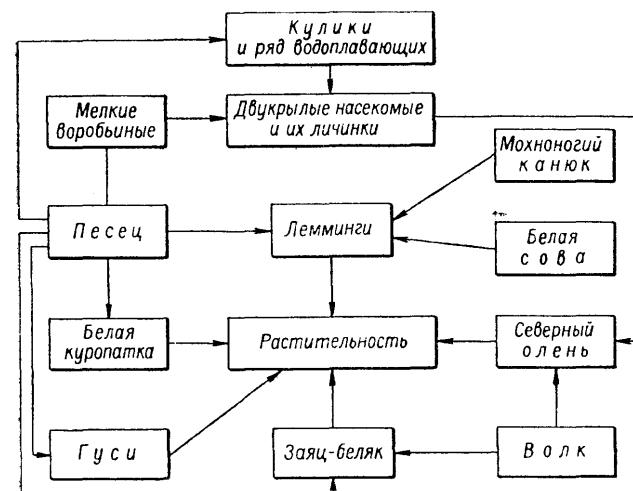


Рис. 9. Биоценоз тундры (схема Н. А. Бобринского).

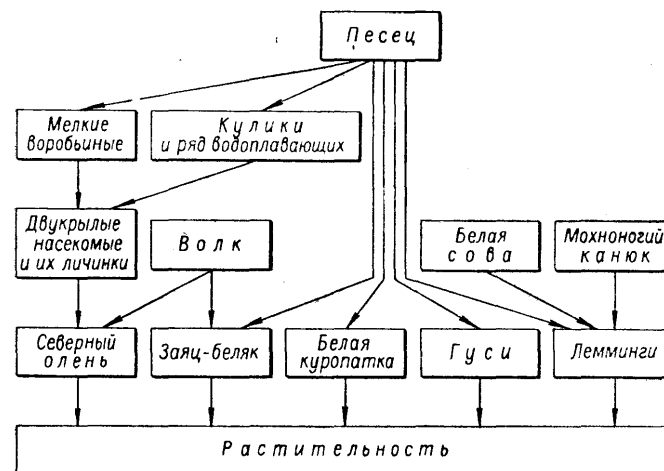


Рис. 10. Биоценоз тундры (ярусная схема).

биологических систем позволяет выяснить основные закономерности тех движений и превращений энергии, которые происходят в этих системах.

Входным каналом, по которому энергия внешней геофизической среды поступает в природные биосистемы, является первый ярус этих систем, состоящий из растений. Дальнейшее движение энергии происходит следующим образом. Организмы каждого яруса, кроме первого,

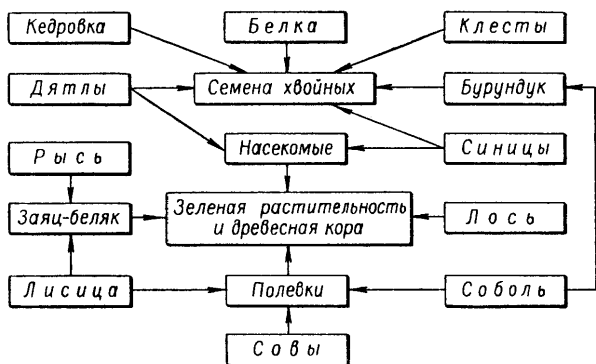


Рис. 11. Биоценоз таежной полосы (схема Н. А. Бобринского).

через питание захватывают из нижележащих ярусов биомассу и содержащуюся в ней химическую энергию, а затем захваченная энергия и биомасса через ассимиляцию и размножение превращаются в биомассу и энергию данного яруса. Таким образом, движение энергии и веществ по ярусам биологической системы представляет собой не передачу, а превращение энергии и веществ нижних ярусов в энергию и вещества верхнего, над ним расположенного яруса.

Мы отмечали в главе 12, что поступление энергии в животное через питание обязательно сопровождается ее предварительным расходом из внутренних запасов животного-пожирателя. Это дает нам основание ввести понятие об энергетической рентабельности питания (о коэффициенте полезного действия питания). Под рентабельностью питания мы будем понимать отношение

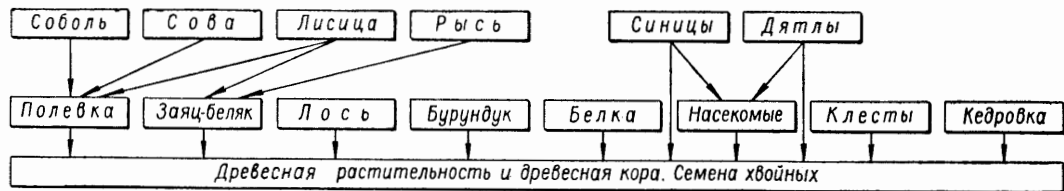


Рис. 12. Биоценоз таежной полосы (ярусная схема).

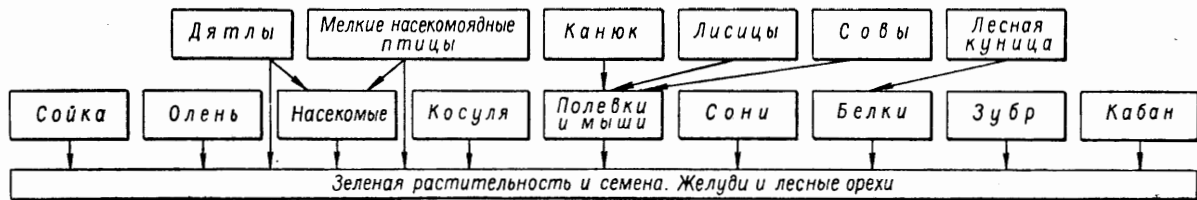


Рис. 13. Биоценоз широколиственных и смешанных лесов (ярусная схема).

количества приобретаемой энергии к количеству энергии, предварительно затраченной на ее приобретение.

Пользуясь коэффициентом рентабельности, очень важно иметь в виду, что в одних случаях он не зависит, а в других зависит от обилия пищи во внешней среде. Однако самый факт существования зависимости и ее характер тесно связаны со способом добывания пищи.

У крупных хищных птиц и наземных хищников, добывающих пищу охотой, рентабельность питания очень

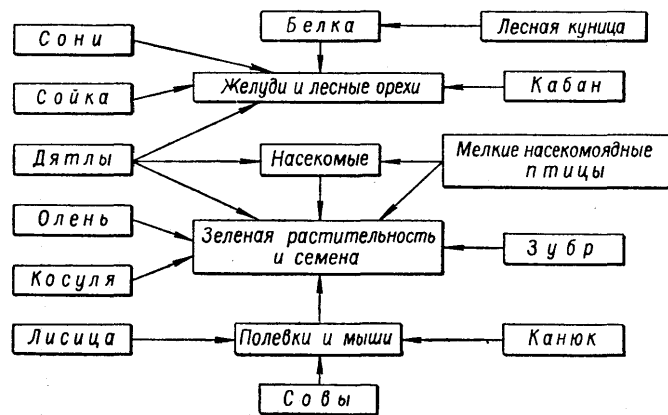


Рис. 14. Биоценоз широколиственных и смешанных лесов (схема Н. А. Бобринского).

сильно зависит от плотности населения поживаемых животных (от числа организмов на единице площади). В поисках жертвы хищники обследуют значительные территории. Если плотность популяции жертвы по тем или иным причинам убывает, то размеры территории, обследуемой хищником, неизбежно увеличиваются. Соответственно увеличивается расход энергии на охоту, и рентабельность питания уменьшается. Вообще для хищников рентабельность питания сильно зависит от обилия пищевых ресурсов в среде.

У насекомоядных птиц, занятых собиранием личинок и гусениц или ловлей насекомых, рентабельность питания также зависит от обилия пищевых ресурсов во внешней среде.

У растительноядных животных (например, лось, белка), питающихся избирательно, т. е. поедающих отдельные, сравнительно немногие виды растений, и поэтому вынужденных заниматься их поиском, рентабельность питания заметно зависит от запаса кормовых растений в ареале их обитания. В самом деле, чем реже встречаются кормовые растения, тем большей будет энергия, затраченная животным на поиск, и тем меньшей будет рентабельность его питания.

Многие грызуны (полевки, лемминги) питаются широко распространенными и легко доступными растениями, не требующими поиска; поэтому у них рентабельность питания начинает убывать только перед почти полным исчерпанием источников питания во внешней среде.

Для личинок и гусениц насекомых, обитающих на поживаемых ими растениях, рентабельность питания остается практически неизменной до полного исчерпания пищевых ресурсов, т. е. тех частей и органов растений, которыми они питаются.

Для каждого животного рентабельность питания и ее изменения имеют очень большое значение: рентабельностью питания определяется энергетический баланс организма. От рентабельности питания зависит скорость размножения популяции. При высоких значениях рентабельности питания численность вида и его биомасса будут возрастать. При недостаточной рентабельности питания вид будет вымирать. Наконец, существует такое значение рентабельности питания, при котором обычная убыль животных компенсируется их размножением; тогда численность и биомасса вида остаются неизменными.

3. Мы можем теперь приступить к описанию общей схемы происходящих в биосфере явлений саморегулирования.

Рассматривая энергетику и строение растительного покрова, мы отмечали в главе 9, что, с одной стороны, растительный покров зависит от геофизических условий на месте своего обитания, а с другой — оказывает на эту среду очень существенное влияние. Иначе говоря, в системе физическая среда — растительный покров имеются замкнутые контуры связи:

физическая среда \rightleftharpoons растительный покров.

Этими контурами связи обусловлено саморегулирование растительного покрова, в результате чего он оказывается достаточно устойчивым, а его биомасса и запас превратимой энергии сохраняют относительно постоянное значение или колеблются в допустимых пределах, позволяющих видам сохранить свое место в природе.

Обратимся теперь к следующим ярусам биосферы, расположенным над растительным покровом. Хорошо известна потенциальная способность каждого вида животных беспредельно размножаться, неограниченно увеличивать свою биомассу и накопленную в ней свободную энергию. Тем не менее в природе не происходит неограниченного размножения; это невозможно хотя бы потому, что источники энергии, доступные любому виду, ограничены. Однако на самом деле возрастание численности и биомассы любого вида животных прекращается задолго до полного исчерпания доступных ему источников энергии. Любой вид животных, полностью исчерпавший свои источники энергии, обречен на гибель и не может сохраниться в природе. Отсюда следует, что должны существовать какие-то управляющие связи, регулирующие существование всех ярусов биосферы.

Замкнутые контуры связи, регулирующие отношения между хищником и его жертвами, просматриваются довольно хорошо.

Хищник, пожирая свои жертвы, оказывает на их популяцию очевидное воздействие, ограничивая и контролируя их численность и размножение. С другой стороны, жертвы своей численностью через рентабельность питания хищников оказывают влияние на размножение хищников и тем самым на численность их популяции. Таким образом, возникают замкнутые контуры воздействий, связывающие популяцию хищника с популяцией жертв. Нетрудно убедиться, что такая совокупность воздействий регулирует систему хищник—жертвы и поддерживает определенное отношение между численностями (плотностями) популяций.

В самом деле, если численность хищников будет непомерно велика по сравнению с численностью жертв, то рентабельность питания хищников будет очень низкой, популяция хищников будет вымирать и диспропорция будет автоматически устраняться. Если же, наоборот, численность жертв будет непомерно велика, то высокий

уровень рентабельности питания хищников вызовет их интенсивное размножение, пожирание ими жертв возрастет, и начнется убыль численности жертв, т. е. и в этом случае диспропорция автоматически будет ослабляться. Таким образом, любая диспропорция как в пользу хищников, так и в пользу жертв будет неустойчива и будет устраняться сама собой.

Итальянский математик В. Вольтерра изучил следующий упрощенный вариант системы хищник—жертва, поддающийся математическому анализу.

Рассматривается сосуществование двух видов животных. Первый вид питается продуктами среды, которые, по предположению, имеются в неограниченном количестве. Второй вид питается только особями первого вида. Обозначим число особей первого вида через N_1 , второго — через N_2 . Если бы первый вид жил один и не пожирался животными второго вида, то при неограниченности ресурсов среды его численность все время увеличивалась бы. Предположим, что скорость нарастания его численности пропорциональна числу особей, имеющих в популяции; тогда

$$\frac{dN_1}{dt} = \epsilon_1 N_1,$$

где $\epsilon_1 > 0$ — коэффициент увеличения, зависящий от смертности и рождаемости. Если бы второй вид жил один, то он стал бы вымирать из-за отсутствия питания; поэтому для этого вида мы можем написать

$$\frac{dN_2}{dt} = -\epsilon_2 N_2,$$

где $\epsilon_2 > 0$ — коэффициент вымирания.

Предположим теперь, что оба вида живут совместно. Тогда в результате пожирания первого вида вторым коэффициент увеличения первого вида будет тем меньше, чем больше N_2 ; в грубом приближении можно принять, что уменьшение ϵ_1 прямо пропорционально N_2 . Аналогичным образом предположим, что наличие пищи для второго вида уменьшает коэффициент ϵ_2 на величину, пропорциональную N_1 . При этих предположениях мы получим следующие дифференциальные уравнения:

$$\frac{dN_1}{dt} = N_1 (\epsilon_1 - \gamma_1 N_2), \quad (70)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = -N_2(\varepsilon_2 - \gamma_2 N_1), \quad (70)$$

где ε_1 , ε_2 , γ_1 и γ_2 больше нуля.

Умножая первое уравнение на γ_1 , второе на γ_1 и складывая, получим

$$\gamma_2 \frac{dN_1}{dt} + \gamma_1 \frac{dN_2}{dt} = \varepsilon_1 \gamma_2 N_1 - \varepsilon_2 \gamma_1 N_2; \quad (\alpha)$$

умножая же первое на $\frac{\varepsilon_2}{N_1}$ и второе на $\frac{\varepsilon_1}{N_2}$ и складывая, получим

$$\varepsilon_2 \frac{1}{N_1} \frac{dN_1}{dt} + \varepsilon_1 \frac{1}{N_2} \frac{dN_2}{dt} = -\varepsilon_2 \gamma_1 N_2 + \varepsilon_1 \gamma_2 N_1$$

или же

$$\varepsilon_2 \frac{d \ln N_1}{dt} + \varepsilon_1 \frac{d \ln N_2}{dt} = -\varepsilon_2 \gamma_1 N_2 + \varepsilon_1 \gamma_2 N_1. \quad (\beta)$$

Сопоставляя (α) и (β), получим

$$\gamma_2 \frac{dN_1}{dt} + \gamma_1 \frac{dN_2}{dt} - \varepsilon_2 \frac{d \ln N_1}{dt} - \varepsilon_1 \frac{d \ln N_2}{dt} = 0. \quad (71)$$

Интегрируя это уравнение, найдем

$$\gamma_2 N_1 + \gamma_1 N_2 - \varepsilon_2 \ln N_1 - \varepsilon_1 \ln N_2 = \text{const}$$

или же

$$e^{-\gamma_2 N_1} e^{-\gamma_1 N_2} N_1^{\varepsilon_2} N_2^{\varepsilon_1} = \text{const}$$

и, наконец,

$$N_1^{-\varepsilon_2} e^{\gamma_2 N_1} = C N_2^{\varepsilon_1} e^{-\gamma_1 N_2}. \quad (72)$$

Интегральное соотношение (72) позволит нам определить форму интегральных кривых уравнений (70) на двумерной фазовой плоскости с координатами N_1 и N_2 .

Введем вспомогательные функции:

$$\begin{aligned} Y &= N_1^{-\varepsilon_2} e^{\gamma_2 N_1}, \\ X &= N_2^{\varepsilon_1} e^{-\gamma_1 N_2}, \end{aligned} \quad (73)$$

дифференцируя которые, получим:

$$\begin{aligned} \frac{dY}{dN_1} &= Y \left(-\frac{\varepsilon_2}{N_1} + \gamma_2 \right), \\ \frac{dX}{dN_2} &= X \left(\frac{\varepsilon_1}{N_2} - \gamma_1 \right). \end{aligned} \quad (74)$$

Уравнения (73) и (74) позволяют составить следующую таблицу, дающую представление о зависимости Y и $\frac{dY}{dN_1}$ от N_1 и о зависимости X и $\frac{dX}{dN_2}$ от N_2 :

N_1	0	$\frac{\varepsilon_2}{\gamma_2}$	$+\infty$	N_2	0	$\frac{\varepsilon_1}{\gamma_1}$	$+\infty$
$\frac{dY}{dN_1}$	-	0	+	$\frac{dX}{dN_2}$	+	0	-
Y	$+\infty$	min	$+\infty$	X	0	max	0

Пользуясь уравнением (73), мы можем соотношение (72), определяющее форму интегральных кривых на фазовой плоскости, записать в виде

$$Y = CX.$$

Теперь обратимся к непосредственному исследованию интегральных кривых. Возьмем две взаимно перпендикулярные прямые и отложим на них оси OX , ON_1 , OY , ON_2 , как это показано на рис. 15. Во втором и четвертом квадрантах нанесем соответственно кривые (73). Форму этих кривых легко определить из только что построенной таблицы. В первом квадранте проведем прямую $Y = CX$. Возьмем какую-нибудь точку на прямой OK , например D . Проведем через нее две прямые — одну, параллельную оси OY , другую, параллельную оси OX . Пусть E , F , G , H будут точки пересечения этих прямых с кривыми X и Y ; из точек E и F проведем две прямые, параллельные оси OX , и через точки H и G — две прямые, параллельные оси OY . Точки пересечения этих прямых и принадлежат интегральной кривой $Y = CX$. Геометрическое место таких точек, когда точка D скользит по прямой OK , и будет искомой интегральной кривой. Нетрудно увидеть, что все интегральные кривые замкнуты, кроме одной точки с координатами

$$N_1 = \frac{\varepsilon_2}{\gamma_2}, \quad N_2 = \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1},$$

представляющей собой неподвижную (равновесную) точку на фазовой плоскости. Замкнутость интегральных

кривых означает, что изменение численности обоих видов происходит по периодическому закону. На рис. 16 приведены зависимости N_1 и N_2 от времени. Мы видим,

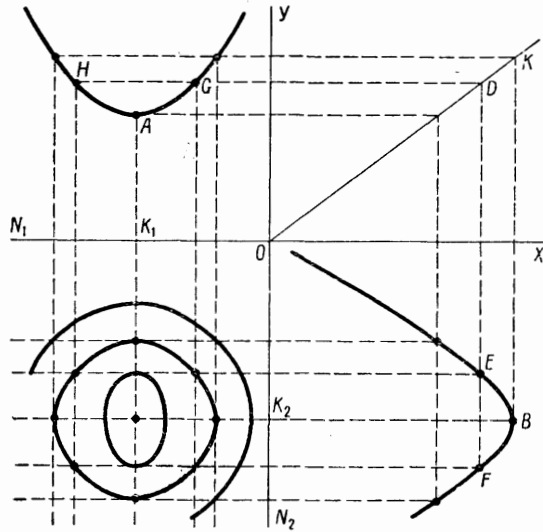


Рис. 15. Анализ дифференциальных уравнений системы хищник — жертва.

что максимумы и минимумы численности жертвы во времени несколько опережают максимумы и минимумы

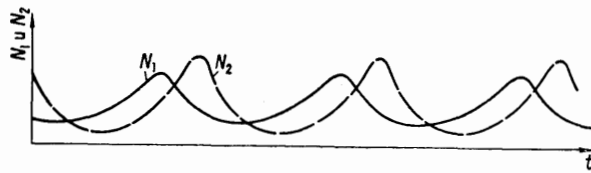


Рис. 16. Кривые численности в системе хищник — жертва.

хищника. Этого, конечно, и следует ожидать, поскольку изменение численности хищника обусловлено ростом или убылью численности жертв и проявляется это влияние не сразу, а по истечении некоторого времени.

Рассмотренная В. Вольтерра схема хищник — жертва очень сильно идеализирована и в чистом виде в природе

не встречается. Однако в некоторых крайних случаях возможно столь резкое преобладание одного вида в питании хищника, что остальные виды имеют относительно

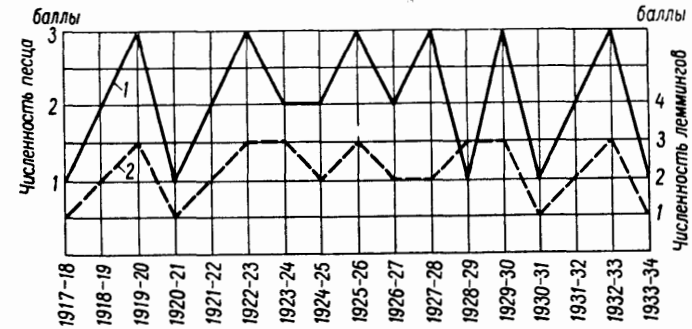


Рис. 17. Кривые численности песцов (1) и леммингов (2).

малое значение и в грубом приближении ими можно пренебречь. Частными примерами таких случаев являются: в тундре — песец, который питается главным обра-

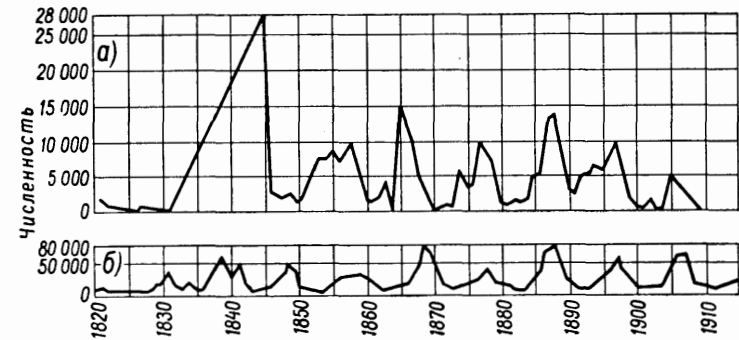


Рис. 18. Кривые численности рыси (а) и зайца-беляка (б).

зом леммингами, а в тайге — рысь, пожирающая главным образом зайца-беляка. Рисунки 17 и 18, заимствованные нами из книги Н. А. Бобринского, убеждают нас в том, что в этих случаях на самом деле имеются согласованные периодически колебания численности хищника и жертвы.

В общем случае, когда хищник питается многими видами, взаимно заменяющими друг друга, и когда, кроме того, одна и та же жертва служит пищей для нескольких видов хищников, регулярные и столь сильные колебания численности невозможны. Но во всех случаях взаимоотношения хищников и жертв сохраняются отчетливо выраженные замкнутые контуры воздействий, благодаря которым происходит саморегулирование численности хищников и жертв, ограничение колебаний численности определенными верхними и нижними пределами. Никакой хищник не может популяцию жертв уничтожить до конца, а случайно происходящие чрезмерные уничтожения жертв в конце концов ослабят популяцию хищников и позволят жертвам путем размножения восстановить численность своей популяции.

Мы рассмотрели трофические контуры связи между хищником и жертвой в том случае, когда свою пищу хищник добывает *охотой*. Но сказанное нами остается в силе и в том случае, когда хищник добывает пищу не охотой, а *собираем* поедаемых животных, например когда птицы собирают личинки и гусеницы насекомых.

В определенной степени сказанное нами распространяется и на тех растительноядных животных, которые избирательно питаются отдельными видами растений, хотя и имеющимися в среде в необходимом количестве, но все же требующими поиска. Возможно, что в этом случае обратная связь будет не столь сильной, как у хищников.

Во всяком случае, во всех перечисленных нами вариантах добывания пищи обратное воздействие пожираемых организмов (через рентабельность питания пожирателя) будет оказывать регулирующее воздействие на численность пожирателя.

Существенно иной будет картина для тех видов грызунов, которые питаются легко доступными и широко распространенными растениями. При таком способе добывания пищи рентабельность питания не изменится почти до полного исчерпания пищевых ресурсов среды. Поэтому обратная связь в высшей степени ослаблена, практически отсутствует, и нет надлежащего регулирующего воздействия кормового запаса на численность грызунов.

Такую же, но выраженную в более сильных формах

картину отношений животных с кормовыми растениями мы наблюдаем у насекомых, личинки которых обитают на поедаемых ими растениях или же в непосредственной близости к ним. И в этом случае рентабельность питания пожирателя остается неизменной до момента исчерпания кормовых ресурсов и поэтому практически отсутствует регулирующее воздействие кормового запаса на потребителя.

Изложенный нами анализ трофических связей и взаимодействий отдельных ярусов биосферы мы попытаемся объединить в общую картину ее саморегулирования.

Растительный покров и физическая среда связаны системой замкнутых контуров воздействий, которые превращают эту часть биосферы в подсистему с надежным и устойчивым саморегулированием, определяющим видовой состав растительного покрова, биомассу отдельных видов и способность восстанавливаться при нарушениях. То же самое можно сказать о хищных животных и их жертвах, достаточно прочно связанных замкнутыми контурами воздействий, которые регулируют их численность и биомассу или же надежно ограничивают пределы их колебаний. Отношения растительноядных животных с растительным покровом будут несколько иными. Животные, питающиеся избирательно, т. е. растениями, требующими поиска и затраты энергии на их поиск, связаны с растительным покровом не очень жесткими замкнутыми контурами воздействий. Но для большинства растительноядных животных, главным образом для многих видов насекомых и грызунов, воздействия не образуют замкнутого контура. Эти животные не испытывают со стороны растительного покрова обратного воздействия, контролирующего их размножение и предотвращающего чрезмерно высокий уровень численности.

Таким образом, в биосфере можно выделить две подсистемы: подсистему *A*, состоящую из физической среды и растительного покрова, которая хорошо регулируется существующими в ней замкнутыми контурами воздействий, и многоярусную систему *B*, состоящую из животных, которая также хорошо регулируется существующими в ней замкнутыми контурами воздействий. Подсистемы *A* и *B*, вместе взятые, образуют единую систему — биосферу, в которой воздействие *B* на *A* гораздо сильнее обратного воздействия *A* на *B*.

Основной вопрос, который вызывает рассмотренная схема, заключается в следующем: каким образом в природе достигается относительно устойчивое сосуществование подсистем *A* и *B* в условиях почти одностороннего воздействия *B* на *A*. Фактические знания о природе подсистем дают такой ответ: устойчивость сосуществования растительноядных животных, в частности насекомых и грызунов, с растительным покровом обусловлена тем, что численность насекомых и грызунов (в силу ее регулирования замкнутыми контурами воздействия между ними и пожирающими их животными) не может достигать такого уровня, при котором возможно необратимое уничтожение растительного покрова. Хищники являются косвенным фактором биосферы, нейтрализующим ту опасность, которую представляют собой для растительного покрова жертвы этих хищников, питающиеся растениями.

Таким образом, устойчивость сосуществования подсистем *A* и *B* является вторичным или даже побочным эффектом отношений между хищниками и их растительноядными жертвами.

Развиваемые нами представления хорошо согласуются с эмпирическими данными.

Прежде всего необходимо указать на ту роль, которую в контроле над размножением грызунов выполняют хищные птицы и мелкие хищники из млекопитающих. Эта роль изучалась целым рядом исследователей, и в настоящее время можно считать установленным, что пернатые и непернатые хищники, главным образом мелкие, являются одним из главнейших, если не самым основным фактором, сдерживающим массовое размножение грызунов. Истребление лис и хорьков вызывает увеличение грызунов в масштабах, опасных для хозяйства.

В биологической литературе много раз отмечалась роль птиц и хищных насекомых как факторов, сдерживающих массовое опасное размножение насекомых—вредителей растений, особенно вредителей леса. Вот, например, что пишет по этому поводу Д. Н. Кашкаров: «Недаром сказано, что „птицы в лесу — все равно, что лейкоциты в крови” (имея в виду защитные свойства последних). Целый ряд лесных птиц являются исключительно насекомоядными: поползень (*Sitta*), пищуха (*Certhia*), козодой (*Carpimulgus*); множество птиц яв-

ляется преимущественно насекомоядными: славки (*Sylvia*), пеночки (*Phylloscopus*), синицы (*Parus, Periaparus, Regulus Cyanistes, Poecile*), крапивник (*Troglodites*), дрозды (*Turdus, Merula*), мухоловки (*Muscicapa*), кукушки (*Cuculus*), иволги (*Oriolus*) и многие другие. Зерноядные птицы, например зяблики (*Fringilla coelebs*), овсянки (*Emberiza*) и многие другие, или всеядные, как галки (*Coloens monedula*), грачи (*Corvus frugilegus*), кормят птенцов насекомыми. Куриные (*Galli*) едят и растительную пищу, и насекомых. Из млекопитающих барсуки, куницы, ежи, кроты, землеройки также поедают насекомых в лесу. И среди насекомых хищники и паразиты играют огромную санитарную роль в лесу. Например, муравьи одной большой колонии в один день могут уничтожить по меньшей мере 100 000 насекомых, а за лето 10 миллионов. Имеются наблюдения, что при трехкратном сильном размножении монашенки, один раз сопровождавшемся сильным нападением совки «в тех участках, где находились муравьиные кучки, по одной на 1 га, хвоя деревьев ни разу не была объедена вредителями». В Западной Европе рекомендуют даже разводить муравьев искусственно» (Кашкаров, 1945, стр. 127).

Высказываемая нами точка зрения подтверждается также и некоторыми, случайно выполненными экспериментами. Вот, например, один из таких случаев. В 1903 г. был заповедан лес Каибаб. Было предпринято уничтожение хищных животных, койотов, пум и др. При этом чрезвычайно увеличилось число косуль, что вызвало уменьшение кустарников и малых деревьев на зимних лесных пастбищах. А это в свою очередь повлекло за собой гибель многих косуль от истощения в течение ближайшей волны изобилия этих животных.

Из этого примера очень наглядно видно, что косвенное регулирование хищниками отношений растительноядных животных с растительным покровом распространяется не только на насекомых и грызунов, но и на некоторых копытных.

Мы видим, таким образом, что взаимодействие растительного покрова и растительноядных животных является в организационном отношении слабым звеном биосферы. Компоненты этого звена связаны почти что односторонними воздействиями и поэтому звено в целом неспособно к самостоятельному саморегулированию.

Относительная устойчивость, которой оно все же обладает, обусловлена не его внутренними регулирующими связями, а соответствием друг другу основных подсистем биосферы *A* и *B*. Однако стабильность отношений *A* и *B* обусловлена их внутренним и не зависящим друг от друга саморегулированием.

Ясно, что такое косвенное регулирование сосуществования растительного покрова и растительных животных не обладает высокой надежностью, и именно в этой области биосферы наиболее вероятны нарушения природного равновесия. Это теоретическое ожидание подтверждено много раз наблюдавшимися случаями катастрофического размножения грызунов и насекомых.

Уже в средние века в ряде европейских стран обратили на себя внимание случаи массового размножения грызунов, носившие характер стихийного бедствия. При чрезмерном размножении мышевидных грызунов масштаб их воздействия на дикую растительность может быть огромным; иногда растительность оказывается полностью уничтоженной на пространстве многих сотен и тысяч квадратных километров. Лесные мышевидные грызуны могут влиять на возобновление леса путем самосева и на соотношение отдельных компонентов леса.

Известно, что размножение насекомых может достигать такого масштаба, при котором изменяется растительный ландшафт и состав фауны. Насекомые — главные вредители сельского и лесного хозяйства.

Вот несколько фактов, дающих представление о возможных масштабах нарушения природного равновесия, вызываемого насекомыми.

Вспышки численности монашенки могут вызвать разрушение леса на огромных площадях. В 1922 г. волна размножения монашенки вызвала усыхание лесов в Германии на площади 100 тыс. га. Подобные опустошения леса монашкой неоднократно бывали в СССР. Наибольшее известное у нас размножение монашенки происходило в 90-х годах прошлого столетия; оно сопровождалось гибелью леса на площади, превышающей 1 млн. га.

Не меньший ущерб приносит сосновая совка, которая в 1922—1924 гг. распространилась в Северной Германии на площади в 500 тыс. га, из которых на 170 тыс. га лес был объеден гусеницей этой бабочки догола. Общий

запас поврежденных и погибших сосняков выражается огромной цифрой — 12 млн. плотных кубометров деловой древесины и 8 млн. прислужного леса. Гибель лесов от этой гусеницы известна в России еще с 40-х годов прошлого столетия (в Польше, Киевской и Тверской губ.). Она сопровождается обыкновенно отмиранием древостоя от последующего нападения короедов. В 1924—1930 гг. подобные же опустошения произвела сосновая пяденица.

Кедровый шелкопряд в конце прошлого столетия (1896—1900 гг.) уничтожил в Иркутской тайге 268 тыс. га хвойных лесов, а в Тулунском округе (Восточно-Сибирского края) распространение этого вредителя оказалось еще большим — на площади 565 тыс. га. Такие же внушительные повреждения причинил кедровый шелкопряд в 1922—1926 гг. в Бурят-Монгольской республике.

Ненадежность саморегулирования отношений насекомых и растительного покрова является, конечно, основной причиной массового размножения насекомых, нарушающих равновесие ценозов. Но, кроме того, возможность нарушений равновесия усиливается огромной зависимостью насекомых от метеорологических условий, которая для них значительно более существенна, чем для многих других видов организмов. Метеорологические условия, прежде всего температура и влажность среды обитания, влияют на плодовитость насекомых. Высокие температуры и большая влажность усиливают их размножение. С другой стороны, засуха может повлечь полное бесплодие самок и вызвать резкое снижение численности насекомых.

Биосфера в целом

1. После более или менее детального рассмотрения отдельных сторон жизни биосферы мы попытаемся в самой общей форме представить себе основные черты современной биосферы в целом, оставляя до следующей главы размышления о возможном ее развитии в будущем.

В. И. Вернадскому обязана современная наука самой глубокой картиной биосферы в целом. Несмотря на то что в настоящее время обобщения, предложенные Вернадским, должны быть дополнены новыми и очень глубокими представлениями, полученные им результаты сохраняют свое значение и входят в науку как ее классические и фундаментальные достижения.

2. Живое вещество биосферы в одинаковой мере обусловлено процессами Земли и космическим излучением Солнца.

Присутствие живого вещества в биосфере придает своеобразный облик энергетическим явлениям на поверхности Земли и обогащает ее запасом энергии, способной к дальнейшим превращениям. Прежде всего живое вещество накапливает и сохраняет в своей биомассе энергию солнечного излучения, преобразованную в энергию органических соединений. Количество этой энергии, по оценке Вернадского, составляет примерно 10^{18} ккал.

Способность всех живых существ размножаться превращает накопление свободной энергии в биосфере в саморасширяющийся и самовосстанавливающийся процесс. Мы можем иногда, хотя и сравнительно редко, наблюдать непосредственные проявления этого свойства биосферы. «Временами на небольших относительно пространствах мы видим прекращение жизни, высшей растительности. Лесной пожар, степные палы, взрыхленные, распаханые, запущенные поля, вновь образовавшиеся острова, застывшие потоки лавы, покрытые вулканическим пеплом пространства суши, освобожденные от ледников или водных бассейнов ее пространства, новые почвы, образованные на безжизненных скалах лишайниками и мхами,— эти и другие формы бесконечных проявлений жизни на планете на некоторое время образуют лишенные трав и деревьев пятна на зеленом покрове суши. Они образуют их на короткое время. Жизнь быстро входит в свои права. И зеленые травы, а затем и древесная растительность занимают утерянные или новые места. Отчасти они занимают их проникновением извне, приносом семян подвижными организмами или еще более ветром, отчасти возникают от всюду в почве находящихся их запасов, лежащих на ней в латентном состоянии и сохраняющихся в этой форме иногда, по крайней мере, столетия. Но это проникновение семян извне есть необходимое условие заселения, но не оно его производит. Заселение осуществляется благодаря размножению организмов, зависит от специфичной для их размножения геохимической энергии; оно идет годами, пока не будет восстановлено нарушенное равновесие» (Вернадский, 1960, стр. 25—26).

Обогащение биосферы свободной энергией происходит не только в результате накопления этой энергии в живом веществе. Кроме того, при взаимодействии живого вещества с физическими средами (почвами, природными водами, атмосферой) происходит постоянное обогащение и насыщение физических сред превратимой энергией. Таким образом, благодаря живому веществу энергия солнечного излучения не просто воздействует на поверхность Земли, а становится энергией самой Земли и ее процессов. «В смысле создания свободной энергии, действенной энергии планеты основным является перевод лучистой энергии Солнца через живое

вещество в свободный кислород, охватывающий всю поверхность планеты, дающий ей совсем особые, нигде вне ее не наблюдаемые свойства» (Вернадский, 1954, стр. 180).

Сама атмосфера в ее главных газах — кислороде, азоте и углероде — есть создание жизни. Постоянство запаса кислорода в современной атмосфере также является результатом жизнедеятельности растений. Организмы для поддержания своего существования перемещают в течение года массы газов, которые в несколько раз превышают вес атмосферы, составляющий $6 \cdot 10^{13}$ т.

Мы говорили в главе II о том, что растительный покров, в частности лесные насаждения, обогащают почву свободной энергией. Это обогащение происходит при создании растениями подземного органического вещества, при разрыхлении почвы корневой системой растений и водными токами, возникающими в почве в результате жизнедеятельности корней, при выделении корнями в почву химических веществ и т. п. Однако влияние живого вещества не ограничивается тонкой пленкой, образуемой почвой, а проникает в земную кору много глубже. В масштабе геологического времени живое вещество меняет земную кору, обогащая ее свободной энергией. «Оно непрерывно оставляет в ней часть прошедших через него химических элементов, создавая огромные толщи неведомых помимо него вадозных минералов или пронизывая тончайшей пылью своих остатков косную материю биосферы. Оно, с другой стороны, своей космической энергией нарушает формы тех соединений, которые образовались помимо непосредственного его влияния. Вся земная кора целиком, на всю доступную нашему наблюдению глубину, изменена этим путем. Все глубже и глубже в течение геологического времени благодаря этому воздействию живого вещества проникает внутрь планеты измененная лучистая космическая энергия. Вадозные минералы, изменяясь во фреатические формы молекулярных систем, являются орудием этого переноса» (Вернадский, 1960, стр. 49—50).

«Несомненно, что все химические соединения, связанные с жизнью, являются собирателями солнечной энергии. Если даже энергия проявляется в них в виде молекулярной или химической энергии, ее существование

стало возможным только благодаря лучистой энергии Солнца, захваченной живым организмом, превратившим ее в химическую энергию» (Вернадский, 1954, стр. 216).

3. Накопление свободной энергии живым веществом биосферы, а также переход энергии от живого вещества в окружающую физическую среду тесно связаны с сезонными вариациями притока солнечной энергии к поверхности Земли и поэтому подвержены значительным колебаниям.

Одно из самых удивительных явлений в биосфере — это согласованное во времени развитие сезонных явлений в тех трофических ярусах биосферы, которые энергетически связаны между собой. Рассмотрим интересные примеры этой согласованности, отмеченные Д. Лэком. В отличие от других авторов, Лэк не ограничивается описанием явлений, а предлагает также их теоретическую интерпретацию, заслуживающую серьезного внимания.

Прежде всего Лэк отмечает следующее: «В общем, если весна наступает рано, то есть при раннем появлении насекомых и растений, птицы также размножаются раньше, тогда как при поздней весне развитие растений, насекомых и птиц задерживается. Независимо от того, является ли сезон размножения ранним или поздним, разные виды птиц обычно размножаются в одном и том же порядке» (Лэк, 1957, стр. 80—81). Частный случай такой закономерности отображен на рис. 19, который мы взяли из книги Лэка (у Лэка рис. 14). Этот рисунок показывает, что как при необычно раннем сезоне размножения в 1926 г., так и при необычно позднем в 1929 г. хохлатая синица гнездилась раньше синицы московки, а большая синица — позже обоих предыдущих видов.

Однако этот пример указывает только на упорядоченность временного чередования сезонных явлений в биосфере, но не освещает возможные причины явления. С этой точки зрения очень полезен другой пример, также описанный Лэком. Он пишет: «Значение ограниченности и приуроченности сезона размножения к определенному времени года можно понять, точно сопоставив время размножения с периодом, в течение которого пища данной птицы имеется в изобилии. Показательный пример размножения большой синицы и лазоревки в лесу около

Оксфорда, где они кормят птенцов главным образом гусеницами бабочек сем. Geometridae (пяденицы) и Tortricidae (листовертки), питающимися листьями, приведен на рис. 13 (у нас рис. 20.—Г. Х.). Обилие гусениц определяли, измеряя количество помета, падающего в лесу на стандартного размера лотки, помещенные на землю. Как показывает рис. 13, наблюдается не только общее

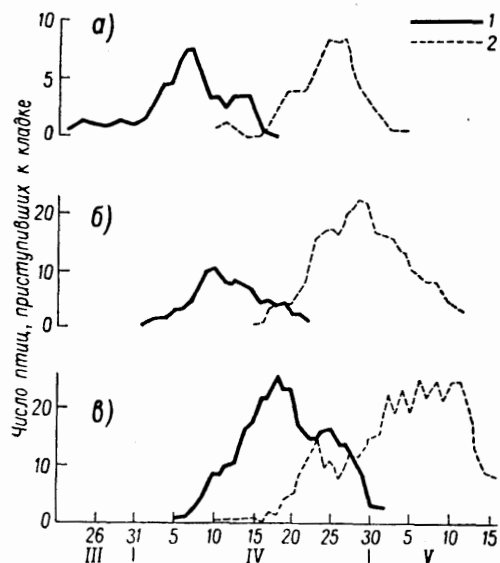


Рис. 19. Время откладки яиц тремя видами синиц в Голландии в 1926 г. (1) и в 1929 г. (2).

а — хохлатая синица (*Parus cristatus*); б — синица московка (*Parus ater*); в — большая синица (*Parus major*).

совпадение периода обилия гусениц, но и параллелизм между изменчивостью сроков появления гусениц и началом сезона размножения синиц по годам. По обоим показателям 1948 г. был ранним, 1951 г. — поздним, а два других года — промежуточными. В течение всех четырех лет большинство синиц откладывало свои яйца в такое время, что наступающий через месяц период кормления птенцов приходился на время наибольшего обилия гусениц. Значение такого совпадения для выживания птенцов очевидно, однако механизм, при помощи которого оно устанавливается, в настоящее время неясен; возможно, что температура воздуха является важным сигнальным (вторичным) фактором» (Лэк, 1957, стр. 79—80).

Из других примеров, приводимых Лэком, интересны следующие: «В северной Европе, например, большинство травоядных млекопитающих рождает своих детенышей весной, когда появляется свежая зеленая растительность. Большинство рыб Северного моря мечет икру в январе и феврале, в результате чего основной период роста молоди совпадает со временем наибольшего обилия планктона, т. е. с ранней весной. Большинство листоядных гусениц и листоверток выводится в апреле или

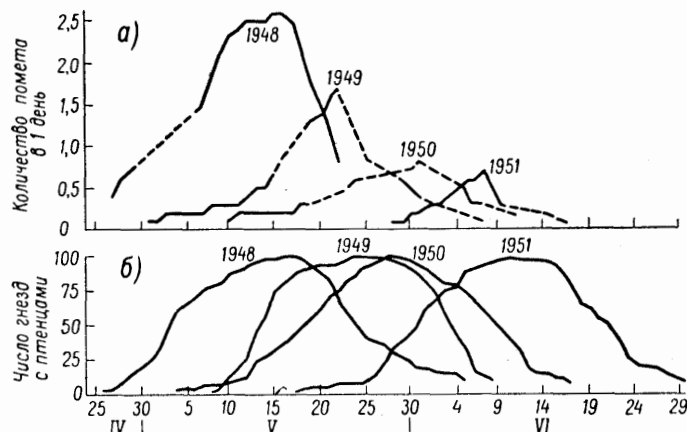


Рис. 20. Зависимость между обилием гусениц и выводением птенцов у большой синицы и синицы-лазоревки в Оксфорде. а — количество гусениц, определяемое по количеству помета за 1 день (в относительных единицах); б — число гнезд (приведено для каждого года в отношении к 100).

мае, в период интенсивного роста листьев, которыми они питаются, тогда как наездники и другие их паразиты вылетают, когда наиболее обильны личинки. Бескрылые мухи *Crataerina* из сем. Hippoboscidae (кровососки), сосущие кровь птенцов стрижей, выводятся из куколок в июне примерно в то время, когда вылупляются птенцы» (Лэк, 1957, стр. 85).

Можно привести сколько угодно примеров в подтверждение того, что активная жизнедеятельность организмов любого трофического яруса биосферы протекает в такое время, когда состояние подчиненных ему ярусов

наилучшим образом обеспечивает поступление необходимой для этого энергии.

Согласованность сезонного развития ярусов биосферы представляет собой далеко не тривиальное явление и осуществляется путем предварительной подготовки данного яруса к будущим состояниям подчиненных ярусов. Мы видели, например, что откладывание яиц синицами в разные годы происходит в разное время, но всегда за месяц до момента наибольшего количества гусениц, служащих пищей для птенцов. С другой стороны, сроки появления гусениц согласованы с развитием кормовых растений.

4. Захват биосферой энергии солнечного излучения, преобразование этой энергии в свободную энергию живого вещества, а также обогащение живым веществом окружающей физической среды действенной энергией подчиняется обычным физическим законам, действующим в области энергетических явлений. Тем не менее этих законов недостаточно для научного понимания и описания энергетических явлений, происходящих в биосфере. Это обусловлено специфическими свойствами живого вещества.

В самом деле, мы видели, что захват солнечной энергии зелеными растениями и ее консервация в виде химической энергии органических соединений контролируются сигналами геофизической среды, несущими информацию о будущих состояниях этой среды.

Но не только в явлениях первичного поглощения и накопления энергии зелеными растениями существенны сигналы геофизической среды. Не менее важная роль принадлежит сигналам геофизической среды и во вторичных превращениях энергии в биосфере. В самом деле, нетрудно убедиться, что только способность животных реагировать на сигналы геофизической среды может обеспечить ту согласованность сезонного развития разных ярусов биосферы, которую мы наблюдаем в природе.

Наиболее отчетливо явления согласованности сезонного развития проявляются в весеннюю часть года. Поэтому на примере весенних явлений легче всего вскрыть существо этих явлений.

Рассмотрим прежде всего весеннее развитие яруса зеленых растений, от которого непосредственно или косвенно зависят все остальные ярусы биосферы. Мы знаем,

что для сроков наступления весенних фаз растений не существует строгого расписания и в зависимости от погодных условий данного года они варьируют в значительных пределах. Однако если обычное время t заменить абстрактным временем Σ , зависящим от температурного режима весны и определенным формулой

$$\Sigma = \int_{t_0}^t \theta(t) dt,$$

в которой θ задано равенством

$$\theta(t) = \begin{cases} \vartheta - 5, & \text{если } \vartheta(t) \geq 5 \\ 0, & \text{если } \vartheta(t) \leq 5 \end{cases}$$

где через $\vartheta(t)$ обозначена температура воздуха как функция времени t , то (в силу принципа эффективных температур) весеннее развитие растений в этом абстрактном времени происходит по определенному и постоянному расписанию, которое для каждого года остается одним и тем же.

После этих замечаний нетрудно понять, что для согласования весеннего развития насекомых с развитием кормовых растений необходимо, чтобы и развитие насекомых в нашем абстрактном времени происходило по определенному расписанию. То же самое необходимо и для согласования весенней жизнедеятельности птиц с развитием насекомых. Все сказанное означает, что надлежащая согласованность ярусов биосферы может быть достигнута должными реакциями организмов разных ярусов на одни и те же события в геофизической среде, являющиеся предвестниками ее предстоящих состояний; в условиях весны — это прежде всего наступление определенного значения интеграла от эффективной температуры.

Конечно, температурный сигнал — не единственный сигнал геофизической среды; наряду с ним существенное значение имеет и световой сигнал, который, по-видимому, становится главным для развития осенних явлений.

Указания на экологическое значение сигналов геофизической среды иногда встречаются в биологической литературе, однако в самой общей форме. По-видимому, только Д. Лэк пытался дать теоретическую интерпретацию этим явлениям. «Количество пищи, — пишет Лэк, — необходимое для птенцов, является, вероятно, главным

первичным фактором, исторически обуславливающим сезоны размножения, однако наличие пищи не оказывает влияния на половые органы взрослых птиц. Через естественный отбор сезонное созревание половых желез становится связанным с факторами, которые служат наиболее надежным показателем (сигналом) того, что размножение вскоре будет возможным. Следовательно, вторичные (сигнальные) факторы могут различаться у разных видов птиц. При этом каждый вид птиц может использовать несколько сигнальных факторов. Такие факторы, как длина дня, считаются постоянными из года в год, и их стимулирующее воздействие носит устойчивый характер, тогда как температура, например, обеспечивает более точное приспособление к конкретным условиям данного года» (Лэк, стр. 83).

Отметим в дополнение ко всему сказанному выше, что при вторичных превращениях энергии роль информации возрастает и становится еще более существенной. Это обусловлено тем, что в процессах жизнедеятельности и особенно при добывании пищи животные широко пользуются не только сигналами геофизической среды, но и многими другими источниками информации и прежде всего реагируют на информацию, содержащуюся в явлениях и событиях окружающей их биотической среды. Значение такой информации особенно велико в таких явлениях, как нападение хищника на жертву, активное сопротивление жертвы хищнику или уклонение жертвы от встречи с хищником.

В этой связи интересно отметить следующую важную закономерность. Для каждого трофического яруса биосферы нижерасположенные ярусы представляют собой не только источники превратимой энергии (источники питания), но и источники информации, необходимой для добывания этой энергии. Такая информация, необходимая для устойчивого существования каждого верхнего яруса, представляет собой существенную предпосылку для возникновения этого яруса в историческом процессе формирования биосферы. Однако сказанное справедливо только до тех пор, пока организмы данного яруса неспособны использовать информацию, содержащуюся в проявлениях жизнедеятельности и поведении обитателей более высоких ярусов (например, ярусов растений и насекомых), или используют эту информацию в слабой

степени. Высокоорганизованные животные способны воспринимать информацию, содержащуюся не только в явлениях подчиненных им ярусов, но и в явлениях ярусов, расположенных над ними, и использовать эту информацию для защиты от нападения и тем самым в большей или меньшей степени препятствовать возникновению и существованию верхних, над ними расположенных ярусов. Вероятно, по этой причине в биосфере невозможна неограниченная иерархия ярусов и существует принципиальная граница возможного их числа.

В ряде предыдущих глав мы убедились, что реакции растений на сигналы геофизической среды (весной главным образом на температурные, а осенью — на световые) регулируют запас их внутренней энергии в согласии с притоком энергии во внешнюю среду. Таким образом, в отличие от чисто физических систем (не содержащих живого вещества), превращения энергии в фитосфере тесно связаны с информацией или, говоря иначе, в фитосфере осуществляется взаимодействие энергии и информации. Благодаря этим явлениям фитосфера в целом обладает в высшей степени целесообразным способом функционирования; она захватывает энергию в периоды ее интенсивного притока во внешнюю среду и максимально сокращает ее расходование в периоды ослабленного притока энергии. Таким образом, фитосфера способна захватывать и длительно хранить в неподвижном состоянии (без существенной потери превратимости) захваченную ею энергию солнечного излучения в форме химической энергии органических соединений. Это обстоятельство коренным образом воздействует на облик всей земной природы. Если бы не было фитосферы, консервирующей солнечную энергию в превратимых формах, то энергия, поступающая на поверхность Земли, рассеивалась бы много быстрее, переходя в непревратимые формы в чисто физических процессах.

Не менее важная роль принадлежит сигналам геофизической среды и во вторичных превращениях энергии в биосфере, главным образом как фактору, согласующему развитие сезонных явлений в энергетически связанных ярусах биосферы. При неполной регулярности физических процессов в геофизических средах значение временной согласованности ярусов для устойчивости биосферы очевидно.

Кроме того, животные широко используют информацию, содержащуюся в явлениях биотической среды. В конечном итоге через живое вещество информация, содержащаяся в явлениях геофизической и биотической среды, становится фактором, влияющим на превращения энергии в природе, и, следовательно, *биосфера представляет собой среду, в которой в грандиозном масштабе осуществляется взаимодействие между энергией и информацией.*

Именно этой, а не какой-нибудь другой особенностью биосферы обусловлена недостаточность законов термодинамики для исчерпывающего объяснения энергетических явлений в биосфере. Нет сомнений, что и в этом случае законы термодинамики сохраняют свою силу, но благодаря влиянию информации на энергетические явления они недостаточны для полного понимания существа происходящих в биосфере превращений энергии.

Влияние воспринимаемой организмами информации на превращения энергии на поверхности Земли придает биосфере специфические черты. Дело не только в том, что способность организмов реагировать на информацию позволяет живому веществу накапливать в своей биомассе превратимую энергию и обогащать этой энергией окружающую физическую среду, а в том, что в ходе времени по мере усложнения биосферы эти явления все время усиливаются. *С энергетической точки зрения появление и развитие биосферы на Земле — с ее живым веществом, атмосферой и почвами — следует рассматривать как возникновение грандиозного процесса постепенного накопления запаса превратимой энергии в поверхностном слое планеты и тем самым направленного процесса уменьшения «производства» непревратимых форм энергии в земной природе.*

В этом смысле и следует понимать негэнтропическую роль биосферы.

Жизнь, энтропия и организация природы

1. Жизнь не может быть сведена к превращениям энергии, но обязательно ими сопровождается. Если в организме приостановить происходящие в нем превращения энергии, то он перестанет быть живым.

Сопоставление этого факта со вторым законом термодинамики сразу же позволяет сделать несколько важных выводов.

Организм не может быть системой, замкнутой для входа энергии из внешней среды. В этом случае в силу второго закона термодинамики внутренний запас его энергии перейдет в непревратимые формы и его жизнедеятельность прекратится. Чтобы этого не случилось, организм должен быть системой, открытой для входа энергии, и пополнять свой запас превратимой энергии из внешних источников. Это и наблюдается в действительности. Всякий организм захватывает превратимую энергию либо непосредственно из физической среды (растения), либо при питании другими организмами (животные) и консервирует эту энергию в своей биомассе. Накопление и расходование превратимой энергии происходит в соответствии с притоком этой энергии во внешнюю среду на месте обитания организмов. Такое соответствие обеспечено способностью живых существ реагировать

на сигналы внешней среды, несущие информацию о предстоящих состояниях этой среды. В целом организмы регулируют свою энергетику и поддерживают запас свободной энергии на необходимом, достаточно высоком уровне.

В конечном итоге живым существам удается преодолеть то огромное сопротивление внешней среды, которое вызывается деградацией энергии и нерегулярностью поступления во внешнюю среду свободной, способной к превращениям энергии. Однако это происходит не само собой, а достигается надлежащим уровнем организации живых существ и определенным целенаправленным способом их функционирования.

Но именно с этой стороны жизнь подстерегают самые большие трудности.

Кроме деградации энергии, всеобщее значение имеет явление, которое можно назвать деградацией организационной структуры материальных систем, или коротко — организационной деградацией. Суть этого явления заключается в следующем: *если уровень организации индивидуальной, отдельно взятой системы превосходит организационный уровень среды, то происходящие в системе превращения энергии постепенно разрушают структуру системы и в конце концов наступает распад системы.* Позволяя себе некоторую образность языка, эту же мысль можно выразить еще и так: *индивидуальная система, работающая в хаотической среде или в среде с уровнем организации более низким, чем уровень самой системы, обречена: постепенно теряя свою структуру, система через некоторое время растворится в окружающей более хаотической среде.*

Закон организационной деградации относится не к явлениям возникновения организованных систем в хаотической среде, а к последующей судьбе индивидуальных систем, так или иначе возникших в этой среде. Мы повсеместно наблюдаем возникновение систем с организационным уровнем, превышающим уровень среды: образование сложных молекул, формирование кристаллов или рождение живых существ. Организованные системы, возникая независимо от закона организационной деградации, в дальнейшем подчиняются этому закону.

Следовательно, в отличие от второго закона термодинамики, закон организационной деградации не вносит

в развитие мира элементов необратимости и не обуславливает необратимого исчезновения организованных систем вообще, хотя каждая индивидуально взятая организованная система в конце концов растворяется в окружающей хаотической среде. В силу одного только закона организационной деградации окружающий нас мир не способен превратиться в хаотическую и однородную в организационном отношении среду.

Итак, в окружающем нас мире происходит повсеместное возникновение организованных систем и общее явление выравнивания их организационного уровня. С внешней стороны выравнивание организационного уровня напоминает выравнивание температур, обусловленное вторым законом термодинамики. В некоторых частных и довольно примитивных случаях эти разные явления оказываются связанными. Это давало повод ошибочно принимать явления организационной деградации за следствие второго закона термодинамики.

Закон организационной деградации применим к живым системам, и в этом смысле смерть организма является следствием его жизнедеятельности.

Потери организма, вызванные разрушением его структуры внешней хаотической средой, в отличие от потерь, обусловленных деградацией энергии, невозможны из внешней среды. Из хаотической среды можно извлечь только необходимые компоненты для создания новых структурных образований, но она не может содержать и не содержит в готовом виде такие образования. И мы знаем, что каждый организм восстанавливает свои ткани из веществ, захватываемых им во внешней среде. Однако полное восстановление невозможно, и по мере изнашивания организма способность восстановления постепенно затухает и в конце концов происходит организационная деградация.

Для индивидуального, отдельно взятого организма преодоление организационной деградации представляет собой неустранимое препятствие, и каждое живое существо в конце концов умирает. Однако для жизни в целом, как процесса, развертывающегося во времени, это препятствие преодолимо. Размножение — способ преодоления жизнью организационной деградации. В результате своей жизнедеятельности организмы каждого вида раньше, чем произойдет их деградация, создают новые,

себе подобные организмы, способные жить и воспроизводиться после смерти породивших их особей. При этом не только передается потомству и сохраняется в нем организационный уровень данного вида, но в последовательной смене поколений возможна прогрессивная эволюция организационного уровня. Мы позволим себе в общей форме остановиться на некоторых сторонах этого вопроса.

2. Из сделанного нами обзора видно, что главными источниками сопротивления среды организмам оказались следующие явления:

- 1) деградация энергии;
- 2) деградация организационной структуры и
- 3) непостоянство притока свободной энергии.

Условимся, для краткости языка, среду, в которой происходят перечисленные нами явления, называть *хаосогенной* средой.

Способность организмов преодолевать сопротивление хаосогенной среды возникла в историческом процессе путем естественного отбора и по мере эволюции живых существ приобретала все более совершенные формы.

Для захвата превратимой энергии и саморегулирования ее запаса в своем теле, а также для воспроизведения себе подобных каждый организм должен обладать определенным устройством и поведением. Устройство и поведение организма столь тесно связаны друг с другом, что представляют собой только отдельные стороны единого организма. Поэтому и приспособительная эволюция организмов путем естественного отбора на всех этапах развития происходит одновременно в двух направлениях: во-первых, усовершенствуется устройство организмов для все более успешного осуществления свойственного им поведения и, во-вторых, усовершенствуется само поведение, способ действия организмов в среде обитания.

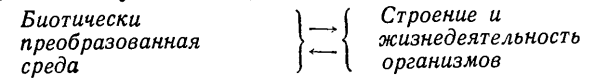
Все сказанное нами — давно установленные и хорошо известные положения биологии. Но имеется еще одна сторона организационной эволюции, значительно меньше подвергавшаяся научному анализу, — это воздействие естественного отбора на влияние, оказываемое организмами на внешнюю среду.

Прежде всего необходимо отдать себе ясный отчет о природе среды, в которой обитают организмы. Это не

просто физическая среда, а физическая среда, в той или иной мере видоизмененная и преобразованная жизнедеятельностью обитающих в ней организмов. Всякий организм, окруженный другими организмами, живет в биотически измененной среде.

С другой стороны, естественный отбор, вырабатывая строение и поведение организмов, приспособливает их не к первичной среде, а к среде, измененной организмами, т. е. так или иначе биотически преобразованной.

Таким образом, с одной стороны, структура организмов и присущие им способы жизнедеятельности зависят от биотически преобразованной среды, а с другой — результаты биотического преобразования среды зависят от населяющих ее организмов и характера их жизнедеятельности. В конечном итоге в природе осуществляются следующие замкнутые контуры связи:



Эти замкнутые контуры воздействий имеют большое значение и требуют внимательного анализа. Допустим, что какой-либо организм G обитает в определенной среде S и в результате естественного отбора произошли некоторые адаптивные изменения его строения и формы жизнедеятельности; пусть G' обозначает измененный вариант G . Согласно обычным представлениям, считается, что разновидность G' более приспособлена к обитанию в среде S , чем предыдущая разновидность G . Однако с возникновением G' исчезнет среда S , поскольку теперь при биотическом преобразовании среды в качестве преобразующего организма вместо G действует G' , и поэтому возникает новая среда S' , хотя и близкая к S , но все же от нее отличная. Поэтому приспособительное изменение G будет полезным и закрепится отбором, если разновидность G' , обитая в среде S' , будет иметь преимущество перед разновидностью G , обитающей в среде S .

Таким образом, естественный отбор закрепляет только такие изменения организма, в результате которых возникнут наиболее благоприятные отношения между изменившимся организмом и новой, созданной изменившимся организмом средой.

Мы рассмотрели несколько схематический случай, когда в среде обитает только один вид организмов.

Однако легко убедиться, что с небольшими и непринципиальными изменениями этот вывод обобщается и на общий случай многовидового ценоза.

Предварительно необходимо сделать следующие замечания.

Между изменениями организма и изменениями среды обитания существуют принципиальные различия. Возникающие в результате естественного отбора изменения структуры организмов и их поведения реализуются в самом организме, являются его собственным достоянием и в этом смысле представляют собой нечто *индивидуальное*. Совершенно иначе обстоит дело с воздействием организмов на внешнюю среду и с преобразованием этой среды. Если организмы сосуществуют в той или иной среде, то она для них совместна; пользоваться ею и тем более ее изменить организмы могут только коллективно. Так будет даже в том случае, если организмы обитают в разных, но взаимодействующих между собой частях одной и той же среды. Хотя роль отдельных видов будет в различных частях среды разной, но все же окончательное воздействие на среду будет *совместное, коллективное*.

Сошлемся в этой связи на главу 9, в которой мы указывали, что растительный покров оказывает преобразующее влияние на внешнюю среду как нечто целое и что участие любого отдельного растения и даже целого вида невыделимо. Это положение остается в силе и для совместного существования растений и животных. Вообще оно справедливо для любых ценозов.

Существенное воздействие, которое оказывают организмы на внешнюю среду, в преобладающей части представляет собой не целенаправленное действие, а вторичный результат их жизнедеятельности. Растения, поглощая энергию и вещества из внешней среды, передавая в процессах транспирации большое количество влаги из почвы в атмосферу и вступая в другие взаимодействия с внешней средой, существенно меняют ее физические свойства. Животные также могут оказывать сильное воздействие на физическую среду. Грызуны, разрывая растительный покров, а иногда полностью его уничтожая, увеличивают проникновение тепла и влаги в почву. Дождевые черви, разрыхляя почву, влияют на ее физико-химические свойства и протекающие в ней биологические процессы.

Однако у животных, помимо воздействий в форме вторичного эффекта жизнедеятельности, заметное место занимают и целенаправленные стремления приспособить среду к своим нуждам. Сооружение птицами гнезд, а также сооружение многими животными нор и берлог представляют собой примеры такого целенаправленного воздействия на среду. Наконец, сооружение бобрами плотин и искусственных водоемов представляет собой очень яркий пример целенаправленного преобразования животными внешней среды.

Примеров как вторичного, так и целенаправленного влияния организмов на внешнюю среду можно привести сколько угодно, и мы не будем останавливаться подробнее на этих хорошо известных явлениях.

Теперь вернемся к многовидовому ценозу и ответим на вопрос, каким образом в условиях такого ценоза естественный отбор воздействует на влияние, оказываемое организмами на внешнюю среду. При этом необходимо учесть, что в условиях многовидового ценоза естественный отбор работает одновременно над всей совокупностью организмов, входящих в биоценоз. Ответ будет таким: *естественный отбор будет закреплять такую совокупность изменений всех организмов ценоза, в результате которой возникнут наиболее благоприятные отношения между изменившимися организмами и новой, созданной изменившимися организмами средой биоценозов*.

Эту же мысль можно выразить и несколько иначе.

При эволюции, обусловленной естественным отбором, одновременно и неразделимо происходят два процесса: индивидуальное изменение организмов и коллективное преобразование организмами среды обитания, в результате чего и возникают наиболее благоприятные для организмов условия существования.

Нам остается сделать еще одно замечание. В процессе эволюции, по мере возрастания организационного уровня живых существ и биосферы в целом роль индивидуального приспособительного изменения организмов убывает и возрастает роль коллективного приспособления к себе внешней, ими преобразованной среды. Для животных все еще преобладают приспособительные изменения самого организма. Но человек резко обогнал животных и уже вырвался из жестокой и безразличной

к страданиям живого существа стихии естественного отбора. Это говорит о том, что развитие посредством отбора приводит в конце концов к его отрицанию. Естественный отбор создает столь совершенные существа, что они выходят из подчинения среде и подчиняют ее себе, преобразуя ее в нужном для себя направлении.

Выход человека из естественного отбора — огромное событие, которое оказывает и будет в дальнейшем оказывать огромное влияние на развитие биосферы. Мы еще вернемся к этому вопросу и рассмотрим его достаточно подробно.

3. Устройство организмов, способ их воздействия на внешнюю среду и приспособительная эволюция в основном направлены на преодоление того сопротивления хаотической среды, которое обусловлено нерегулярным притоком превратимой энергии, законом деградации энергии и законом растворения организованных систем. Можно думать, что *только на уровне биологической формы движения материи возможны системы, способные существовать с устойчивостью, обеспечивающей самовоспроизведение в условиях хаотической среды.*

Сказанное нами дает представление только об одной стороне того влияния, которое оказывает на жизнь хаотичность среды. Имеется еще и другая, очень глубокая сторона этого вопроса, которая, насколько нам известно, не была предметом философского или научного рассмотрения.

Устойчивое существование и функционирование всякой системы возможно лишь при соответствии уровня организации системы условиям среды; этот уровень должен быть достаточно высоким, но не должен быть избыточным. Не следует думать, что, чем выше уровень организации системы, тем более она приспособлена к среде. Чрезмерно высокий уровень организации, не оправданный условиями среды, лишает систему целесообразного соответствия среде и приспособленности к ней. Это в одинаковой мере относится к техническим устройствам и к живым существам.

Так, например, можно представить и фактически осуществить машину, которая способна одновременно выполнять функции экскаватора и междугороднего автобуса. Такая машина будет обладать более высоким уровнем организации, чем экскаватор и автобус, взятые

в отдельности. В то же время, очевидно, что такой технический гибрид будет в меньшей степени приспособлен к осуществлению своих функций в области своего двойного назначения, чем обычный экскаватор на земляных работах и обычный автобус на междугородном шоссе. В самом деле, когда воображаемый нами гибрид будет работать как экскаватор, он будет бесплодно обременен своей способностью быть автобусом и, пожалуй, положение будет более нелепым, когда он будет работать в качестве автобуса. Поскольку нет такой среды или области применения, в которой было бы необходимо или полезно реализовать одновременно свойства экскаватора или автобуса, то описанный нами гибрид, несмотря на высокий уровень организации, будет машиной мало приспособленной и на земляных работах, и на междугородном шоссе.

В качестве второго примера представим себе воображаемый, реально несуществующий организм, в котором объединены свойства дерева и перелетной птицы. С наступлением весны дерево-птица прилетает в наши широты из теплых стран, укореняется в подходящем месте и живет как растение. Рассеяв семена, способные перезимовывать под снегом, дерево-птица улетает осенью в теплые страны, где, укоренившись, произрастает до наступления весны в умеренных широтах. Во время же перелета дерево-птица ведет хищный образ жизни. Уровень организации дерево-птицы выше, чем уровень организации обычных, существующих в природе деревьев и птиц. Но вряд ли можно сомневаться в нелепости такого существа. В реальных условиях нашей планеты дерево-птица не выдержит конкуренции с фактически существующими деревьями и птицами.

Общий принцип, для пояснения которого мы рассмотрели описанные нами фантастические примеры, заключается в следующем: *приспособленность системы к устойчивому существованию в условиях всякой конкретно заданной среды достигается при определенном, обусловленном свойствами среды уровне организации этой системы; превышение этого уровня уменьшает приспособленность системы, а чрезмерно большая избыточность организации делает невозможным ее существование в данной среде.*

Применяя это общее положение к живой природе, мы

должны еще раз вспомнить необычайно сложную и многостороннюю приспособленность живых существ к хаосогенной среде. Высокий уровень организации, нашедший свое выражение в устройстве организмов и способе их функционирования, буквально вылеплен этой средой. Во всякой менее сложной среде столь высокий уровень организации будет избыточным. Поэтому организмы не могут возникнуть и жить в среде, свободной от деградации энергии и не подчиненной закону растворения организованных систем в хаотической среде; если их поместить в такую среду, то они потеряют свою жизнеспособность, обремененные избыточностью организации. В этом случае сложность устройства и совершенство поведения станут излишними и бесполезными свойствами. Жизнь, освобожденная от давления хаосогенной среды, погибнет, как глубоководная рыба, выброшенная на поверхность моря и разорванная своим внутренним давлением, которое представляет собой ее приспособление для уравновешивания внешнего давления огромных толщ воды.

Итоги анализа живых существ как энергокибернетических систем, совмещенные с анализом отношений живых существ с внешней средой, можно формулировать следующим образом: *сопротивление среды, обусловленное вторым законом термодинамики, законом растворения организованных систем в хаотической среде и нерегулярностью притока свободной энергии, представляет собой одновременно и препятствие, преодолеваемое живыми существами, и обязательное условие для возникновения и существования организмов.*

Такова диалектика отношений явлений жизни с законами деградации. Жизнь — это отрицание (в диалектическом смысле) второго закона термодинамики и закона растворения организованных систем в хаотической среде, и в то же время существование среды, подчиненной этим законам, представляет собой предпосылку для возникновения жизни и ее прогрессивного развития.

4. История органического мира показывает, что естественный отбор, протекающий в хаосогенной среде, обладает огромными возможностями и создает организмы, в высшей степени приспособленные к ней. Заселение организмами физической среды резко изменяет ее энергетические свойства — среда обогащается свободной

энергией. Это происходит не только потому, что живое вещество накапливает в своей биомассе превратимую энергию, но и потому, что сама физическая среда в результате жизнедеятельности организмов изменяется в сторону большего содержания свободной энергии.

Все сказанное нами показывает, как велика роль естественного отбора в формировании сил, противостоящих энергетической и организационной деградации природы. Однако в конечном итоге естественный отбор все же завершается самоотрицанием; он создает организмы, обладающие столь высоким уровнем организации, что они выходят из подчинения естественному отбору. Вышедшие из отбора организмы не столько приспособляют свою структуру к требованиям среды, сколько, воздействуя своей деятельностью на среду, изменяют ее в благоприятную для себя сторону. Обогнав в своем развитии все организмы на Земле, человек достиг этой стадии развития.

Выход человека из-под власти естественного отбора порождает новые явления, изучение которых выходит за пределы только биологического знания. Биологический коллективизм организмов перерастает в качественно новое явление — общественный способ существования человека, а способность организмов участвовать в коллективном воздействии на внешнюю среду перерастает у человека в общественно организованный труд, направленный на использование природы и ее преобразование. Возникновение человеческого общества и его специфических законов следует рассматривать как продолжение процессов, которые в начальных и качественно отличных формах зарождаются и вызревают еще в недрах биологической стадии развития. С этой точки зрения возникновение на нашей планете человеческого общества столь же закономерно, как и возникновение биосферы.

Но особенно важно отметить, что выход человека из естественного отбора имеет огромные последствия не только для самого человека, но и для окружающей его природы. Биосфера, став объектом общественно организованного труда человека, будет развиваться уже не столько под воздействием стихийного отбора, сколько в результате разумной и целенаправленной деятельности человеческого общества. При этом, естественно, ожидать столь значительных изменений области жизни на нашей

планете, что следует говорить о превращении биосферы в качественно новую оболочку Земли.

Естественно, возникает вопрос, как отразятся подобные изменения на роли живого вещества как накопителя и регулятора свободной энергии на поверхности Земли, как фактора, сдерживающего рост энтропии путем ослабления перехода свободной энергии в непревратимые формы. Чтобы ответить на эти вопросы, необходимо рассмотреть уже сложившиеся отношения человеческого общества как определенной части природы с остальной природой и дать научный прогноз дальнейшего развития этих отношений.

5. Общественно существующий человек, вырвавшийся из стихии естественного отбора, в короткие исторические сроки превратился в новую мощную силу природы. Человек берет у природы нужные ему ресурсы: энергию, материалы, продукты питания. Осуществляемое человеком перераспределение энергии и вещества (из биосферы в общество) вначале сопровождается значительными потерями и обедняет природу. Однако это временное явление. Власть человека над природой неизбежно перерастает в опасность для него самого и заставит его разумно относиться к ней и контролировать последствия своей хозяйственной деятельности.

Современное общество уже вступило в такую фазу своего развития, когда вопрос об отношении общества и природы становится одной из центральных проблем человечества.

При современном уровне технических возможностей и современном масштабе хозяйственной деятельности допустимы лишь такие способы использования природы, при которых ее богатства возобновляются. Дальнейшее развитие общества и расширение его деятельности возможно лишь в условиях повышения производительности природы. Природа из среды существования и кладовой богатств должна превратиться в объект научно обоснованной хозяйственной деятельности человеческого общества. Поэтому проблема преобразования природы и повышение ее производительности становится важнейшей практической задачей и одной из центральных проблем науки.

Проблема преобразования природы прежде всего связана с потребностями человечества в энергии. Человек,

как и всякий другой организм, должен извлекать из окружающей среды необходимую ему превратимую энергию. Однако далеко не всякая форма энергии непосредственно доступна человеку. Только энергия, накопленная и переработанная живым веществом биосферы, непосредственно воспринимается организмом человека. Таким образом, биосфера — единственный канал, через который превратимая энергия внешней среды поступает в организм человека.

Извлекая энергию из биосферы путем непосредственной биологической деятельности, человек облегчает и усиливает приток этой энергии посредством общественно организованной хозяйственной деятельности. При этом широко используются технические средства и технические источники энергии. Своей хозяйственной деятельностью человек может воздействовать на природу, увеличивать накопление превратимой энергии в живом веществе биосферы, ускорять и облегчать переход биотической энергии из природы в общество. При дальнейшем развитии мощности технических источников энергии человечество вынуждено будет все более и более широко использовать биосферу как преобразователь энергии технического происхождения в энергию биотическую, т. е. в химическую энергию органических соединений, воспринимаемую организмом человека. Таким образом, технические источники энергии помогают человеку увеличивать выход превратимой энергии из биосферы, но не устраняют потребности человека в энергии биотического происхождения и не ликвидируют зависимости человека от биосферы.

С ростом потребления и при дальнейшем возрастании численности населения потребуются все возрастающие количества энергии, накопленной биосферой. В ближайшие десятилетия изыскание новых источников этой энергии станет одной из самых актуальных задач науки и практической деятельности. Для некоторых областей биосферы эта задача актуальна уже и сейчас. Основной путь ее решения — преобразование природы, направленное на повышение энергетической производительности биосферы, на увеличение содержания в биосфере запаса нужных человеку видов энергии. Это потребует вмешательства человека в процесс развития живого вещества на Земле путем создания новых видов организмов

с запланированными свойствами и заселения этими организмами поверхности планеты. Создание новой биосферы не может быть достигнуто только воздействием на состав и свойства живого вещества. Новые организмы или новые сочетания организмов потребуют для себя и новых условий существования. Эти условия в значительной степени будут создаваться и поддерживаться посредством *технического преобразования физико-географической среды* и путем постоянного или периодического *технического воздействия* на физические и химические процессы, протекающие в ней.

Изменение параметров физико-географической среды будет достигаться несколькими путями. Прежде всего — непосредственная реорганизация этой среды. Она будет осуществляться путем создания искусственных водоемов, обводнения пустынь, осушения обширных заболоченных территорий, устранения или ослабления вечной мерзлоты, укрепления почв и изменения их химического состава, изменения направления течения рек и т. п. Но, кроме того, физико-географическая среда будет дополняться искусственными объектами путем включения в ее состав принципиально новых элементов (технических устройств), например плотин, каналов, мощных станций по перекачке воды, подземных отопительных устройств для обогрева почвы (возможно, путем использования подземного тепла), искусственных источников света для воздействия на леса и другие типы растительного покрова и т. п. Наконец, большое место займут техническое регулирование и контроль процессов, протекающих в физико-географической среде: регулирование выпадающих на почву из атмосферы осадков, регулирование облачности, перераспределение притока солнечной энергии в биосферу, регулирование снегоотложения и снеготаяния, управление гидрологическим режимом рек.

Наступит время, когда созданная человеком природа и технические устройства, воздействующие на нее, сольются в единую цельную систему. Начав с преобразования природы, человек перейдет к ее *организации* и в конце концов будет вынужден создать принципиально новую биосферу, состоящую из физической среды, населяющих ее организмов и включенных в природу технических устройств, контролирующих физическую среду и в значительной мере ее создающих.

Конечно, логически мыслим и другой путь решения задачи — создание на поверхности Земли системы технических установок, полностью заменяющих биосферу, т. е. установок, получающих энергию из физических источников и перерабатывающих ее в виды, доступные человеческому организму. Однако неясны практические преимущества такого пути и, кроме того, его принципиальная возможность очень сомнительна и требует серьезных доказательств. В самом деле, технические установки, заменяющие биосферу, вероятно, окажутся системой более сложной и менее практичной, нежели биосфера, хотя и преобразованная человеком, но все же отработанная природой в процессе длительного развития.

Однако если этот путь принципиально возможен и на каком-то очень высоком уровне техники практически осуществим, то все же задолго до его реализации жизнь заставит предварительно осуществить первый путь — создание новой биосферы путем преобразования существующей. В ничтожных масштабах человечество вступило на этот путь много веков тому назад, начав заниматься обработкой почв и посевом растений, а также разведением домашних животных. Можно думать, что в ближайшие десятилетия будут найдены весьма эффективные способы преобразования биосферы и к концу нашего столетия человечество в заметной мере будет управлять биосферой, если не в планетарном масштабе, то в масштабе континентов.

В предвидимом будущем поверхность Земли, атмосфера, гидросфера и биосфера будут настолько насыщены крупномасштабными техническими сооружениями, созданными волей человека, что внешние оболочки Земли станут новым объектом действительности — биотехносферой — и будут развиваться по своеобразным, еще не известным нам законам.

Но, какими бы не оказались законы развития биотехносферы, ясно одно — процесс обогащения поверхности планеты свободной энергией не только сохранит свою интенсивность, но будет прогрессивно возрастать. Энергетическая роль биосферы перейдет к биотехносфере. Грандиозный процесс преодоления жизнью хаосогенности среды ее обитания получит с возникновением биотехносферы свое дальнейшее развитие и будет осуществляться в еще более совершенных формах. Превращение

биосферы в биотехносферу есть результат закономерного развития жизни на Земле и ее роли в преодолении хаосогенности среды обитания; при этом происходит замена стихийного отбора как движущего фактора развития разумным преобразованием природы и целенаправленной организацией ее процессов высшими формами жизни.

6. Становление человеческого общества организатором природы потребует прежде всего надлежащего развития науки. Предвидение, хотя бы в генеральных чертах, закономерностей возникающей биотехносферы составляет новую и очень важную задачу наук о Земле и природе. Поэтому наукам, изучающим явления, происходящие в наружных оболочках Земли, и в особенности в биосфере, т. е. геофизике, геохимии, географии, экологии растений и животных, лесоводству и др., предстоит в недалеком будущем превратиться в комплекс наук, направленных на преобразование природы в соответствии с интересами человеческого общества. Это потребует осознания новых путей в науках о Земле и природе и философского анализа задач, характеризующихся новой, до сих пор не встречавшейся спецификой.

Задумываясь о возможной новой специфике наук о внешних оболочках Земли, необходимо прежде всего отметить следующее: от изучения природы такой, как она есть, предстоит перейти к проектированию новой, необходимой человеку более совершенной природы. Не располагая средствами решения такой задачи, нельзя приступить к сколько-нибудь существенному преобразованию природы. В то же время накопленных знаний в области наук о внешних оболочках Земли недостаточно для решения такой задачи. Направление, в котором развивались эти науки в прошлом, преследовало иные цели. Для решения же задач, встающих перед этими науками в настоящее время, совершенно необходимо осуществить предварительное развитие наук о Земле в новых направлениях.

Мы позволим себе высказать некоторые соображения по этому поводу.

Многие физические и химические закономерности и связи являются универсальными или инвариантными в том смысле, что их осуществление не зависит от того, в какой материальной системе они происходят. Такие связи характеризуют природу явления как такового.

Общие законы физики и химии как раз и отображают или выражают подобные инвариантные связи. Где бы ни происходило образование воды из кислорода и водорода, всегда на один атом кислорода приходится два атома водорода; где бы ни происходило превращение механической энергии в тепловую, выполняется закон Джоуля.

Однако отмеченные связи не исчерпывают всех связей, существующих в материальном мире. Многие из них обусловлены не столько природой явления, сколько устройством и взаимодействием частей той материальной системы, в которой эти явления происходят. Так, например, легко построить прибор (сигнализатор температуры), в котором вспыхивает красная лампочка всякий раз, когда температура среды превышает 20°C . В этом случае осуществляется связь между температурой среды и генерацией красного света; однако эта связь не является законом физики, а обусловлена устройством прибора.

Подобные связи уместно назвать *конструктивными* или *организационными* связями. Наряду с механическими, физическими и химическими связями в машинах и объектах природы часто встречаются такие специфические связи (например, прямая и обратная связь в динамических системах). Изучению организационных и конструктивных связей в настоящее время в связи с развитием кибернетики уделяется очень большое внимание.

Общие законы природы едины, а конкретные материальные системы обладают индивидуальными свойствами, которые и составляют их специфику. Некоторая часть явлений, протекающих в любой материальной системе подчинена этой специфике, обусловлена устройством системы и взаимодействием ее частей. Поэтому всякая материальная система своим устройством и внутренними связями накладывает определенные ограничения на проявления законов природы и порождает дополнительные связи между явлениями, которые не вытекают из общих законов природы, но и не противоречат этим законам. Специфика науки о любом конкретном объекте как раз и определяется осуществленными в этом объекте конструктивными и организационными связями.

Обращаясь, например, к геофизике, мы должны

сказать, что главное в этой науке заключается не в том, что в ней физика и ее общие законы применяются к изучению явлений на поверхности Земли и в ее недрах, а в изучении конструктивных и организационных связей между геофизическими явлениями. Это одинаково применимо и к относительно автономным частям физико-географической оболочки, и к земному шару в целом.

Мы знаем, что если мы изменим устройство природы на какой-либо территории, например посадим лес, осушим болота, создадим искусственные водоемы или горные сооружения, изменим облачность или количество выпадающих из атмосферы осадков, изменим снегоотложение или ускорим весеннее таяние снега и т. п., то ход геофизических процессов и состояние физико-географической среды существенно изменятся. Однако эти изменения никак нельзя объяснить изменением физических, химических, биологических и других законов природы. Эти законы и после описанных выше предполагаемых вмешательств в природу останутся прежними. Тем не менее изменения произойдут; они обусловлены тем, что иными станут организационные связи явлений, зависящие от устройства материальной среды, в которой происходят эти явления.

Точно так же, если существенно изменить распределение океанов и суши на Земле, то физические законы, управляющие геофизическими явлениями на поверхности Земли, останутся прежними. В то же время циркуляция атмосферы, ледовитость полярных океанов, морские течения, распределение и циркуляция тепла в атмосфере, планетарный влагооборот и т. п. значительно изменятся. Возникнут новые связи, обусловленные новым устройством поверхности Земли, а не изменением физических законов.

Для планеты в целом также существуют определенные конструктивные и организационные связи, обусловленные ее расчлененностью на концентрические геосферы, состоящие из твердых веществ, воды и атмосферных газов. В изучении организационных и конструктивных связей между физическими процессами в оболочках Земли и заключается специфика геофизики и ее несводимость к одной только физике и ее законам.

В то же время необходимо подчеркнуть, что изучение организационных и конструктивных связей является сла-

бым местом в современной геофизике. Недостаточность знаний в этой области лишает нас способности предвидеть возможные изменения климата и хода геофизических явлений при сколько-нибудь значительных искусственных воздействиях на гидрометеорологические процессы или же при искусственном преобразовании физико-географической среды.

Усиление исследовательской работы в этом направлении совершенно необходимо для решения задачи преобразования природы. В самом деле, стремясь к преобразованию природы, мы не можем рассчитывать на изменение физических и других законов, так как это невозможно. Единственный путь преобразования состоит в таком изменении устройства природы, при котором возникнут новые, нужные нам связи между явлениями, происходящими в ней. Сознательный выбор путей преобразования природы потребует создания теории ее преобразования и, вероятно, опытного моделирования в природных условиях на специальных крупных полигонах.

Затронем теперь другую сторону обсуждаемых нами вопросов.

В явлениях природы существенна не столько форма движения материи, взятая сама по себе (определенный вид движения редко встречается в чистом виде), сколько законы взаимодействия и взаимоотношения разных форм движения (в биологии, например, взаимодействие среды и организма). Эта общая мысль имеет прямое отношение к проблеме преобразования природы.

Мы говорили выше о том, что основная цель преобразования природы состоит в усовершенствовании и даже создании новой биосферы, обеспечивающей усиленный приток превратимой энергии биогенного происхождения из природы в общество. Но мы знаем, что биосфера представляет собой сложный комплексный объект, в котором неразделимо сплетены в единую систему физическая среда и живое вещество. Развитие явлений в биосфере не определяется ни физическими законами явлений, ни свойствами биологической формы движения материи, если их брать независимо, изолированно друг от друга. Основная специфика биосферы заключается в том, что она управляется законами взаимодействия физических и биологических форм движения материи.

Многочисленные факты, рассмотренные в предыдущих главах, убедительно говорили об этом. С одной стороны, живое вещество в существенной степени определяет микроклимат и геофизические условия на месте обитания организмов, а с другой стороны, отчетливо выражена зависимость жизнедеятельности организмов и строения биоценозов от физических условий. Именно этими взаимоотношениями обусловлена основная черта биосферы, состоящая в том, что она является саморегулирующейся системой. Замкнутые контуры связи между физической средой и живым веществом — истоки саморегулирования биосферы.

Поэтому объединение некоторых ветвей геофизики с биогеографией и биоценологией на основе определенных кибернетических идей представляет собой важное поле исследовательской работы, необходимое для разработки теории саморегулирования биосферы и для научного обоснования практической деятельности по преобразованию природы.

Превращения энергии в биосфере издавна привлекают внимание ученых. Вхождение в состав биосферы живого вещества придает энергетическим явлениям в ней особые черты, требующие внимательного изучения. Мы видели, что с энергетической точки зрения появление и развитие биосферы на Земле — с ее живым веществом, атмосферой и почвами — следует рассматривать как возникновение грандиозного процесса постепенного накопления запаса превратимой энергии в поверхностных оболочках Земли.

Конечно, все энергетические процессы в биосфере, происходящие сейчас и протекавшие в течение геологического времени, подчиняются законам термодинамики. Однако одних только обычных законов термодинамики недостаточно для научного анализа этих процессов. Логические средства, необходимые для построения теории энергетических явлений, протекающих в материальных системах, содержащих живое вещество, в частности в биосфере, можно получить, дополняя представления термодинамики понятиями теории информации. Это одна из самых важных теоретических задач, которую нельзя обойти при построении науки о преобразовании и организации природы.

Мы рассмотрели преимущественно только теорети-

ческие задачи, возникающие в связи с проблемой преобразования и организации природы. Это не случайно и обусловлено существом вопроса.

Науки, имеющие отношение к использованию природных ресурсов, должны от описания природы и учета ее богатств перейти к проектированию природы. До сих пор такая задача была почти полностью вне поля зрения наук о Земле и природе; развитие этих наук в слабой степени определялось этой целью. Нам представляется, что в связи с проблемой преобразования природы резко возрастает роль теории, к которой предъявляются принципиально новые требования — не только объяснять явления, а обязательно их предвидеть с высокой степенью надежности в новых, эмпирически не наблюдавшихся условиях. Право науки на риск в этих вопросах резко уменьшается: нельзя пробовать преобразовывать природу сначала одним способом, а затем, если это окажется неудачным, переходить к испытаниям другого способа. Поэтому необходима такая теория природных процессов, которая способна предвидеть ход явлений, в природных условиях никогда ранее не существовавших, а только запроецированных. Для этого потребуется принципиально новый уровень теоретических знаний, которым пока не располагают науки о Земле и природе и достижение которого нужно немедленно и энергично стимулировать. Состояние теоретических знаний, по нашему мнению, является самым узким местом в проблеме преобразования природы. Мы не хотим этим сказать, что описание, учет ресурсов и изучение отдельных элементов природы надо ослабить. Все это нужно делать. Но эта работа не будет эффективной и повиснет в воздухе, если ее не сопровождать развитием теоретических знаний на принципиально новых основах.

Жизнь и вселенная

В качестве интеллектуальной награды за написание этой книги автору хочется изложить свое, быть может, несколько субъективное понимание связи жизни и вселенной. Обсуждение такого вопроса трудно вести в терминах науки, и возможно, что в этом случае образный язык поэзии открывает большие возможности.

Известный английский астрофизик Джемс Джинс в книге «Вселенная вокруг нас», написанной в самом конце первой трети нашего века, затрагивая вопрос о связи жизни и вселенной, писал: «Три столетия, протекавшие с тех пор, как Джордано Бруно был сожжен на костре за его веру во множественность обитаемых миров, принесли с собой почти не поддающуюся описанию перемену в нашем познании мира, но они не приблизили нас сколько-нибудь заметно к пониманию связи между жизнью и вселенной. Мы можем только строить догадки о значении жизни, которая, по всей видимости, является в ней столь редким явлением. Представляет ли она собой то высшее достижение, к которому идет мироздание и для которого миллиарды лет превращений материи в ненаселенных туманностях и звездах и рассеяние излучения в пустынных пространствах были только невероятно странной и удивительной подготовкой? Или не

есть ли она простая случайность и незначительный побочный продукт естественных процессов, текущих в мировой материи? Или, становясь на еще более скромную точку зрения, не должны ли мы смотреть на нее как на болезнь, которой начинает страдать материя на старости ее лет, когда она теряет высокую температуру и способность к генерации того высокочастотного излучения, которым более молодая материя могла бы сразу уничтожить жизнь?» (Джинс, стр. 392—393).

Связь жизни и вселенной Дж. Джинс обсуждает только в форме вопросов. Однако вопросы поставлены так, что выражают определенную точку зрения, согласно которой жизнь во вселенной — невероятно странное и удивительное явление, может быть, случайный и незначительный продукт развития естественных процессов или даже болезнь стареющей материи.

Выводы Джинса основаны на сопоставлении физических условий, встречающихся во вселенной, с условиями, в которых возможно существование живых существ. Это сопоставление показывает, что условия, благоприятные для живых существ, встречаются во вселенной редко и связаны с остывающей материей. Однако Джинс использовал только астрономические данные и не мог привлечь необходимые сведения о самой жизни; биофизические свойства жизни еще не были достаточно известны в его время. Но именно биофизические знания заставляют нас совершенно иначе смотреть на связь вселенной и жизни.

Мы не можем сомневаться в том, что во вселенной существуют хаосогенные условия; мы сами в них живем. Но мы не в состоянии ответить на вопрос, является ли хаосогенной вся вселенная или только ее некоторые области.

Попытка представить всю вселенную хаосогенной дает нам одностороннюю, незавершенную и логически незамкнутую картину мира, в которой все превращения энергии ведут к ее вырождению, к необратимому переходу свободной энергии в непревратимую форму, рассеянную в пространстве. С другой стороны, у нас нет эмпирических оснований для гипотезы о существовании во вселенной таких антихаосогенных областей, в которых протекали бы обратные процессы: конденсация рассеянной деградированной энергии и преобразование ее в

свободную энергию. Принципы физики также не дают представлений о возможной природе таких областей или хотя бы указаний на их существование.

Вряд ли это затруднение случайно. Можно высказать следующее соображение о гносеологической основе этого затруднения. Допустим, что вселенная представляет собой сочетание хаосогенных и антихаосогенных областей. В то же время возникновение и развитие жизни, в том числе и мыслящих существ, возможно только в хаосогенной среде. Поэтому весь опыт живых существ, а следовательно, и опыт человеческого восприятия внешнего мира, а возможно, и логика нашего мышления о нем, несут на себе печать ограниченности, которая обусловлена тем, что живому доступны взаимодействия только с хаосогенной средой. Мы не хотим этим сказать, что антихаосогенные области непознаваемы. Хотя для живых существ антихаосогенные области вселенной не могут быть предметом непосредственного восприятия, но если эти области существуют, то неизбежно они как-то взаимодействуют с хаосогенными областями и косвенно по эффектам этих взаимодействий возможно получение информации о них. Однако это принципиально другой путь познания, основанный на интерпретации одних только вторичных явлений и, по-видимому, связанный с определенными неустранимыми препятствиями. Возможно, что именно этими обстоятельствами объясняется укоренившееся представление о хаосогенности всей вселенной.

Однако, какое бы место ни занимала хаосогенность во вселенной, появление жизни в ее хаосогенных областях представляет собой не случайное явление, а закономерный результат развития материи. Простейшие начальные формы организации материи возникают еще на физической стадии развития. Ядерные и молекулярные силы являются главными организующими факторами в микрокосмосе и тяготение — в макрокосмосе. Затем в недрах хаосогенных частей макрокосмоса возникают организованные системы, обладающие кибернетическими свойствами, способные сохранять устойчивость путем уравнивания воздействий внешней среды и приспособлением к ней. Из них путем отбора и эволюции вырастает и совершенствуется жизнь. Хаосогенная среда закономерно порождает свое диалектическое

отрицание — живые системы, преодолевающие хаосогенность вселенной.

Может быть, современному научному мышлению, строго сохраняя традиции осторожности, все же следует стать более смелым при оценке места жизни во вселенной. И так ли уж безумна мысль, что возникновение жизни в хаосогенных областях вселенной означает рождение нового этапа развития вселенной. Быть может, высшим формам жизни суждено, активно расширяя и закрепляя область своего распространения, стать организатором вселенной. Быть может, эта мысль нам кажется чрезмерной только по той причине, по которой нашим предкам, жившим всего лишь одну или две тысячи лет тому назад, показалась бы чрезмерной пророческая мысль о том, что человек будет организатором природы в масштабе всей планеты.

Но если оставить в стороне предположения о возможном значении жизни при дальнейшем развитии вселенной и оставаться на почве достоверных знаний, то все же глубоко ошибочно говорить о явлениях жизни, как о болезни стареющей материи. То, что Джинс называет старением материи, т. е. потерю высокой температуры и способности генерировать высокочастотное излучение, представляет собой результат накопления эффектов второго закона термодинамики. Мы знаем, что именно в условиях, создаваемых этим законом, возникает и развивается жизнь. Однако если бы жизнь была болезнью стареющей материи, то она, как всякая связанная со старостью болезнь, должна была бы усиливать распад и старение, т. е. углублять проявления второго закона термодинамики, ускорять процесс перехода свободной энергии в непревратимые формы. Но все, что в настоящее время мы знаем о жизни, говорит нам об обратном. Жизнь, закономерно возникая в хаосогенных областях вселенной, преодолевая огромное сопротивление хаотической среды, тормозит и ослабляет переход свободной энергии в непревратимую энергию. Поэтому если искать образное выражение функции, выполняемой жизнью, картинное описание ее объективной роли во вселенной, то о жизни нужно говорить не как о *болезни стареющей материи*, а как о *мужестве материи*.

Мы позволили себе употребление таких выражений, как «болезнь стареющей материи» и «мужество

материи», хотя это не научные термины, а скорее поэтические образы. Однако не только знаки и символы науки и абстрактные понятия, но также поэтические образы могут быть носителями познавательной информации. Поэзия — тоже мышление и притом способное дополнять науку в ее наиболее трудных и глубоких вопросах.

Такой образной характеристики, как «мужество материи» или «мужество природы», жизнь заслуживает не только за сопротивление живых существ хаотическим явлениям в окружающей их среде, но также и за свои внутренние свойства. Несмотря на то что существование — высшая субъективная ценность всех живых существ, в них заложена способность заботиться о поддержании жизни в целом и сохранении ее места в природе с большей силой, чем за сохранение индивидуального существования. Это достигается отображением объективной целесообразности в субъективных свойствах, желаниях и поведении живых существ. Подтверждением сказанного может служить хорошо известная способность человека и животных жертвовать собой при защите потомства. В тех случаях, когда потомство данного вида не нуждается в заботе породивших их организмов, возможна немедленная закономерная смерть живого существа после того, как им обеспечено воспроизводство вида. Например, многие насекомые погибают после откладывания яиц, и некоторые породы рыб — после икрометания. Это указывает на то, что смерть запрограммирована в организме.

Смерть, сопровождающаяся передачей потомству полезных свойств и надлежащим образом закодированной информации, полезна для жизни в целом как для явления, развертывающегося во времени, так как открывает широкие возможности ее усовершенствования в процессе развития.

И, наконец, последняя мысль нашего заключения.

Если законами природы назначено жизни преодолевать последствия хаотических явлений действительности, то всякое возникшее в недрах самой жизни препятствие этому процессу мы должны рассматривать как ненормальность, как паталогическое несоответствие происходящего назначению и смыслу жизни. Недостойны жизни мыслящие существа, осознавшие космическое назначе-

ние жизни и не стремящиеся его выполнять, не ослабляющие своим существованием и своей деятельностью хаотичности действительности, а тем более ее усиливающие. Всякое ослабление жизни: развязывание войн, угнетение человечества голодом и нищетой, нежелание усовершенствовать природу и человеческое общество — подлежит самому суровому осуждению не только с общественно-политической точки зрения, но и с точки зрения естественно-научной.

ИСПОЛЬЗОВАННАЯ И ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- Александров П. С. 1948. Введение в общую теорию множеств и функций. Гостехиздат.
- Алехин В. В. 1944. География растений. Изд. «Советская наука».
- Арсеньев В. К. 1950. В дебрях Уссурийского края. Географиз.
- Беркли Э. 1961. Символическая логика и разумные машины. ИЛ.
- Бобринский Н. А. 1951. География растений. Учпедгиз.
- Вернадский В. И. 1954. Избранные сочинения, т. I. Изд. АН СССР.
- Вернадский В. И. 1960. Избранные сочинения, т. V. Изд. АН СССР.
- Джинс Дж. 1932. Вселенная вокруг нас. Гостехиздат.
- Иванов Л. И. 1946. Свет и влага в жизни наших древесных пород. Изд. АН СССР.
- Кашкаров Д. Н. 1945. Экология животных. Учпедгиз.
- Леонтович М. А. 1951. Введение в термодинамику. Гостехиздат.
- Лэк Д. 1957. Численность животных и ее регуляция в природе. ИЛ.
- Максимов Н. А. 1948. Краткий курс физиологии растений. Сельхозгиз.
- Млодзеевский А. Б. 1948. Термодинамика. Учпедгиз.
- Морозов Г. Ф. 1949. Учение о лесе. Гослесбумиздат.
- Наумов Н. П. 1955. Экология животных. Изд. «Советская наука».
- Новик И. Б. 1963. Кибернетика и проблемы познания взаимосвязи природных явлений и преобразования природы. Сб. «Взаимодействие наук при изучении Земли». Изд. АН СССР.
- Новиков П. С. 1959. Элементы математической логики. Физматгиз.
- Римский-Корсаков М. Н. 1935. Лесная энтомология. Гослесиздат.

Рубин Б. А. 1959. Лекции по физиологии растений. Изд. «Высшая школа».

Ткаченко М. Е. 1952. Общее лесоводство. Гослесбумиздат.

Третьяков Н. В., Горский П. В., Самойлович Г. Г. 1952. Справочник таксатора. Гослесбумиздат.

Тринчер К. С. 1964. Биология и информация. Изд. АН СССР.

Тюрин А. В. 1930. Нормальная производительность насаждений. Сельхозгиз.

Хильми Г. Ф. 1957. Теория информации и экология животных. Вопросы философии, № 4.

Хильми Г. Ф. 1957. Теоретическая биогеофизика леса. Изд. АН СССР.

Хильми Г. Ф. 1962. Философские вопросы преобразования природы. Вопросы философии, № 12.

Чайлахян М. Х. 1958. Основные закономерности онтогенеза высших растений. Изд. АН СССР.

Шиголев А. А. и Шиманюк А. П. 1949. Сезонное развитие природы. Географиз.

Шиголев А. А. 1957. Температура как количественный агрометеорологический показатель скорости развития растений и некоторых элементов их продуктивности. Труды ЦИП, вып. 53.

Шнитников В. Н. 1957. Звери и птицы нашей страны. Изд. «Молодая гвардия».

Эшб и У. Р. 1959. Введение в кибернетику. ИЛ.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
Глава 1. Множества и алгебра подмножеств	9
Глава 2. Сигналы и предвестники явлений	21
Глава 3. Обобщенные схемы саморегулирования	30
Глава 4. Абстрактная теория отношений	40
Глава 5. Начала термодинамики	51
Глава 6. Энергетика зеленых растений и внешняя среда	68
Глава 7. Приспособительные реакции растений на пред- вестники и сигналы геофизической среды	75
Глава 8. Энергетическое саморегулирование растений	92
Глава 9. Энергетика, строение и самоорганизация расти- тельного покрова	101
Глава 10. Самоизреживание леса	124
Глава 11. Динамика биомассы и энергетика отношений леса и внешней среды	162
Глава 12. Энергетика животных и внешняя среда	198
Глава 13. Реакция животных на сигналы геофизической и биотической среды	211
Глава 14. Информация и поведение животных	222
Глава 15. Строение и саморегулирование биосферы	238
Глава 16. Биосфера в целом	260
Глава 17. Жизнь, энтропия и организация природы	271
Заключение. Жизнь и вселенная	292
Использованная и цитированная литература	298

Хильми Генрих Францевич

ОСНОВЫ ФИЗИКИ БИОСФЕРЫ

Редактор Л. Л. Беленькая Техн. редактор И. К. Грейвер
Корректор В. С. Игнатова

Сдано в набор 22/XI 1965 г. Подписано к печати 26/IV 1966 г. Бумага 84×108¹/₃₂.
Бум. л. 4,69. Печ. л. 15,75. Уч.-изд. л. 14,36. Тираж 2000 экз. М-11179.
Индекс МЛ-147. Гидрометеорологическое издательство. Ленинград, В-53,
2-я линия, д. № 23. Заказ № 603. Цена 1 р. 10 к.

Ленинградская типография № 8 Главполиграфпрома Комитета по печати
при Совете Министров СССР. Ленинград, Прачечный пер., д. 6