

К ВОПРОСУ ОБ ОПТИМАЛЬНОСТИ СТРУКТУРНЫХ И ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ЗООБЕНТОСНЫХ СООБЩЕСТВ ПРОТОЧНЫХ ВОДОЕМОВ

Киселева Г. А., кандидат биологических наук, доцент

Лобкова М. Н., аспирант

Концепция оптимальности лежит в основе широкого класса построений теоретической физики [1, 2]. Наиболее известными из них являются принципы времени Ферма, наименьшего действия Мопертьюи, принцип Гамильтона.

Поскольку биологические объекты подчиняются физическим законам в степени не меньшей, чем объекты неживой природы, и, что немаловажно, являются результатом длительной эволюции, применение к ним критериев оптимальности является более чем желательным. Между тем, использование принципа оптимальности в биологии до сих пор носит острый дискуссионный характер [3]. Основные трудности, которые встречает применение этого принципа в биологии связаны с выбором функционала, обуславливающего направленное развитие или эволюцию живых систем [4]. Отсутствие в явном виде обобщенного функционала вынуждает ряд авторов в качестве критерия оптимальности биосистем выдвигать расплывчато-универсальный принцип целесообразности приспособления [5]. Либо принимать основным показателем нормальной деятельности устойчивость функционирования живых объектов [3]. Учитывая отсутствие у популяции и биоценозов систем, хранящих информацию, сторонники этих представлений склонны полагать, что если принцип оптимальности и существует в биологии, то он распространяется лишь на уровень отдельных организмов [3, 5].

Другая группа исследователей допускает возможность существования обобщенного критерия оптимальности, к которому в своем развитии стремятся биосистемы [1, 6, 7, 8].

Однако, если вспомнить, что критерием истинности естественнонаучного познания должен служить эксперимент, то необходимость в подобной дискуссии сразу же отпадает, поскольку существует ряд закономерностей в структуре и функционировании надорганизменных систем, являющихся всеобщими. К числу последних относится ранговое распределение видов в сообществах животных с различной степенью перекрытия экологических ниш [9]. А. П. Левич [9], Д. Лурье и Х. Вагенсберг [10] находят возможным объяснение подобной закономерности экстремизацией информационных показателей инварианта структуры и информационной энтропии соответственно.

Ф. Шлеглем [11] было обосновано применение информационных показателей в качестве критериев равновесности и стационарности макроскопических систем. Но, с точки зрения термодинамической феноменологии, равновесные и стационарные состояния как раз и являются оптимальными! [12]

В системе имеет место процесс, когда $\frac{d^2S}{dt^2} \neq 0$ (S - энтропия системы). С другой стороны, состояние характеризуется равенством этой величины нулю. Признаком стационарности при этом яв-

ляется равенство $\frac{dS}{dt}$ положительной (и минимальной) величине, а признаком равновесия $\frac{dS}{dt} = 0$. В последнем случае S постоянна и максимальна [12].

Информационная энтропия

$$H = -\sum_{i=1}^2 P_i \log_2 P_i, \quad P_i = \frac{n_i}{N} \quad (1)$$

где n_i – число особей i -го вида в сообществе;

N – общая численность сообщества, [13] является показателем, величина которого в экологических исследованиях определяется довольно часто.

Исходя из вышеизложенного, величина $H_{\max} = \log_2 N$ [14] (2) характеризует состояние равновесия, а

$$H_{CT} = -\sum_{i=1}^2 \frac{\exp\left(-\frac{w_i}{\bar{w}}\right)}{\sum_{i=1}^2 \exp\left(-\frac{w_i}{\bar{w}}\right)} \log_2 \frac{\exp\left(-\frac{w_i}{\bar{w}}\right)}{\sum_{i=1}^2 \exp\left(-\frac{w_i}{\bar{w}}\right)} \quad (3)$$

где w_i – средний вес организмов i -го вида;

\bar{w} – средний вес особи в сообществе [10] – стационарное состояние сообщества. Удаленность же стационарного состояния от равновесия можно охарактеризовать с помощью величин $H_{\max} - H_{CT}$.

Однако, чем дальше система равновесия, тем больше ее функция внешней диссипации ψ_d [15]. Величина функций внешней диссипации в условиях значительного дефицита сведений об интенсивности теплопродукции различных животных считается приблизительно равной интенсивности дыхания организмов [15]. Вследствие этого, в качестве величины ψ_d сообщества организмов можно принять величину $\frac{R}{\bar{B}}$, где R – траты на обмен; \bar{B} – средняя биомасса сообщества. Поскольку биологические системы далеки от равновесия, функция внешней диссипации в стационарном состоянии совершает колебания вокруг некоего среднего значения. Поэтому в стационарном состоянии минимальной является средняя величина функции внешней диссипации [16]. Энтропия же сообщества (\bar{H} в первом приближении) при этом максимальна. Подобные рассуждения позволяют объяснить факт уменьшения доли энергии, заключенной в продукции сообществ по отношению к рассеиваемой с ростом H [17].

Наличие обратной связи между H и $\frac{R}{\bar{B}}$ для первичной продукции в водных и наземных экосистемах было показано Маргалефом [7].

Что же является связующим звеном между термодинамическими и информационными (структурными и функциональными) показателями биологических сообществ?

У А. Ф. Алимова [17] находим: "Было установлено, что в популяциях животных различных видов значения R/B коэффициентов находятся в обратной зависимости от веса животных по достижению ими половозрелости."

Согласно Д. Лурье и Х. Вагенсбергу [10], в стационарном состоянии величина H зависит от отношения средних весов организмов в популяциях к среднему весу особей в сообществе. Экспериментальные исследования Л. Н. Зимбалевской [18] также свидетельствуют о положительной корреляции индекса видового разнообразия Шеннона с величиной среднего веса особи и в бентосном сообществе ($r = 0,79$).

Смысл подобных результатов исследований становится понятным, если вспомнить, что интенсивность дыхания и траты на обмен являются функциями от веса: $q_{O_2} = \alpha w^{\beta-1}$ и $Q = \alpha w^{\beta}$ соответственно, где α и β – коэффициенты, величины которых находятся в пределах от 0 до 1 [19].

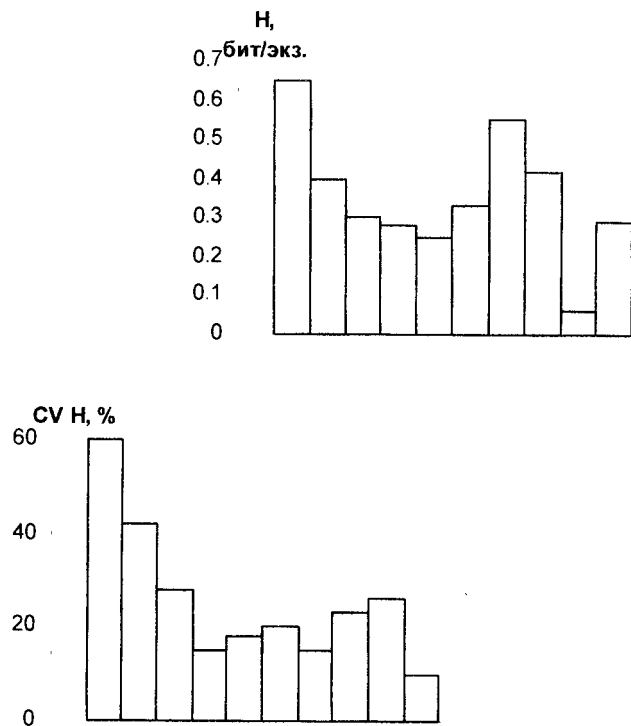
Все вышеизложенное касается сообществ, находящихся в более или менее стабильной среде обитания. Что же происходит в сообществах, подверженных значительным колебаниям окружающей среды?

Механизм адаптации сообществ животных к нестационарным условиям обитания становится ясен из результатов исследований, проводимых нами на зообентосных сообществах реки Салгир в 1993, 1995 годах. Гидробиологический материал собирали по 10-ти створам ежемесячно в течение вегетационного сезона. Протяженность района, охваченного исследованиями составила 70 км. Среди прочего, выяснялась динамика таких характеристик бентосных сообществ, как средний вес особи беспозвоночных в сообществе (\bar{w}), общая численность и биомасса (N , B), индекс видового разнообразия Шеннона (H). Амплитуда колебаний исследуемых характеристик измерялась с помощью коэффициента вариации (CV). Значения коэффициентов вариации показателей бентосных сообществ сравнивались между собой и со значением индекса видового разнообразия и амплитудой колебаний обобщенного ресурса питания ($СVM$). Поскольку, за редким исключением, изучаемые сообщества были представлены только нехищным бентосом, в качестве обобщенного ресурса питания на первых 6-ти створах принимался сестон, а на 4-х последних, находящихся ниже сброса сточных вод Симферопольскими канализационными сооружениями – активный ил. Амплитуда колебаний биомассы активного ила вычислялась по коэффициенту вариации значений биохимического потребления кислорода ($БПК_5$), а неустойчивость биомассы сестона – непосредственно по коэффициенту вариации его биомассы.

Исследования показали, что при увеличении амплитуды колебаний биомассы обобщенного ресурса питания увеличилась амплитуда колебаний среднего веса животных в сообществе (коэффициент корреляции $r = 0,73$). Незначительные колебания биомассы ресурса питания не вызывали такие отклонения в среднем весе организмов, которые могли бы быть сопряжены со значительным смещением скорости роста отдельных популяций, а, значит, и с более или менее серьезным изменением соотношения видов (CVH). При увеличении (уменьшении) биомассы ресурса питания увеличивается или уменьшается лишь общая численность животных в сообществе при сохранении структурных соотношений [20]. Значительные колебания биомассы ресурса питания сопровождаются резким изменением среднего веса организмов в бентосном сообществе и увеличением изменчивости структурных характеристик (CVH). Последнее приводит к снижению самой величины индекса видового разнообразия, вследствие удаления от стационарного состояния (рисунок).

Результаты исследований, проведенных нами по реке Салгир, позволяют понять, почему в сообществах, находящихся на стадии сукцессии, устойчивость как бы зависит от величины индекса Шеннона. И, напротив, не наблюдается в длительно существующих [21].

Но, как в стационарной, так и в нестационарной среде взаимосвязь между структурными и функциональными показателями сообществ остается однозначно определенной. И связующим звеном между ними является средний вес особи. Но именно вес организма и определяет величину дисбаланса между активным и основным обменом, максимум которого Ханин и Дорфман [8] выдвигают в качестве основного критерия оптимальности биологических систем.



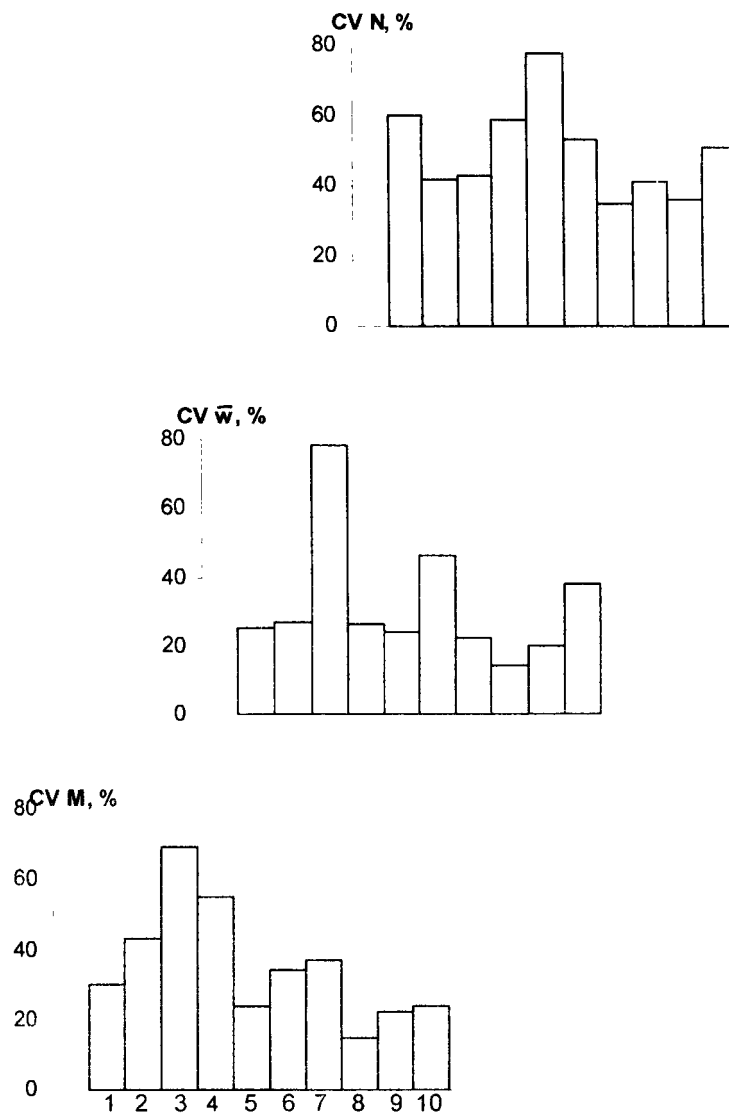


Рисунок. Коэффициенты вариации:

- | | |
|------------------|---|
| H, бит/экз. | – величина индекса видового разнообразия Шеннона; |
| CV M, % | – биомассы обобщенного ресурса питания; |
| CV \bar{w} , % | – среднего веса особи в сообществе; |
| CV N, % | – общей численности; |
| CV H, % | – индекса видового разнообразия Шеннона |
| 1-10 | – створы по реке Салгир. |

Литература.

1. Розен Р. Принцип оптимальности в биологии. М.: Мир, 1969. – 213 с.
2. Weyl H. Space, Time, Matter, Dover. New York, 1950. – 244 p.

3. Новосельцев В. Н. Теория управления и биосистемы: Анализ сохранительных свойств. М.: Наука, 1978. – 320 с.
4. Лапкин В. В. Принцип оптимальности и температурные условия существования животных: Термодинамика и регуляция биологических процессов. М.: Наука, 1984. – С. 164-173.
5. Инсаров Г. С., Семенов С. М. Математическое моделирование биоценозов на основе принципа Холдейна-Семевского: Термодинамика и кинетика биологических процессов. М.: Наука, 1980. – С. 240-247.
6. Lotka A. J. Contribution to the energetic of evolution: Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1922, v. 8, 6. – P. 147-151.
7. Margalef R. Perspectives in ecological theory. Chicago, 1968. – 112 p.
8. Ханин М. А., Дорфман Н. Л., Бухаров И. Б., Левадный В. Г. Экстремальные принципы в биологии и физиологии. М.: Наука, 1978. – 256 с.
9. Левич А. П. Экстремальный принцип в теории систем и видовая структура сообществ: Проблемы экологического мониторинга и моделирование экосистем, т. 1. Л.: Гидрометеиздат, 1978. – С. 164-183.
10. Лурье Д., Вагенсберг Х. Экстремальный принцип для разнообразия биомассы в экологии: Термодинамика и регуляция биологических процессов. М.: Наука, 1984. – С. 153-164.
11. Шлегль Ф. Статистическое обоснование критерия эволюции Гленсдорфа-Пригожина: Термодинамика и регуляция биологических процессов. М.: Наука, 1984. – С. 24-36.
12. Лейшнер Д. Информационные и кибернетические аспекты биологической термодинамики: Термодинамика и регуляция биологических процессов. М.: Наука, 1984. – С. 5-13.
13. Шеннон К. Математические работы по теории информации и кибернетике. М.: ИЛ, 1963. – 193 с.
14. Николис Дж. Динамика иерархических систем. М.: Мир, 1989. – 486 с.
15. Зотин А. И. Биоэнергетическая направленность эволюционного процесса организмов: Термодинамика и регуляция биологических процессов. М.: Наука, 1984. – С. 269-275.
16. Зотин И., Зотина Р. С. Экспериментальная и теоретическая основы качественной феноменологической теории развития: Термодинамика и регуляция биологических процессов. М.: Наука, 1976. – С. 47-65.
17. Алимов А. Ф. Введение в продукционную гидробиологию. Л.: Гидрометеиздат, 1989. – 150 с.
18. Зимбалева Л. Н. Фитофильные беспозвоночные равнинных рек и водохранилищ. Киев, Наукова думка, 1981. – 214 с.
19. Алимов А. Ф. Интенсивность обмена у водных пойкилотермных животных. Общие основы изучения водных экосистем. Л.: Наука, 1979. – С. 5-21.
20. Приц А. К., Фикс Б. В. Принципы стационарных состояний открытых систем и некоторые вопросы динамики многокомпонентного биоценоза: Теоретическая и экспериментальная биофизика. Вып. 6, Калининград, 1976. – С. 88-101.
21. Свирежев Ю. М., Логофет Д. О. Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука, 1978. – 352 с.