

**Ю.С. ЛАРИКОВА**

**СИСТЕМНЫЙ ПОДХОД  
В ЭКОФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ**

**УЧЕБНОЕ ПОСОБИЕ**

МОСКВА 2022

МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА  
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

РОССИЙСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ АГРАРНЫЙ  
УНИВЕРСИТЕТ – МСХА имени К.А. ТИМИРЯЗЕВА

**Ю.С. ЛАРИКОВА**

**СИСТЕМНЫЙ ПОДХОД  
В ЭКОФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ**

УЧЕБНОЕ ПОСОБИЕ

Москва  
Издательство  
РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева  
2022

УДК [581.1:581.5]:005  
ББК [28.573:28:581]в623

**Ларикова Ю.С. Системный подход в экофизиологии растений:**  
учебное пособие / Ю.С.Ларикова. – М.: Издательство РГАУ-МСХА имени  
К.А. Тимирязева, 2022, 130 с.

Издание дополненное и переработанное.

Настоящее учебное пособие предназначено для студентов РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева, обучающихся по направлениям: Агрономия, Агрохимия и агропочвоведение, Технология производства и переработки сельскохозяйственной продукции, Садоводство. Также может быть использовано студентами, обучающимися по биологическим направлениям в педагогических университетах.

Издание содержит материал по темам общих свойств систем, природных и биологических систем, иерархии структур живой и неживой природы с уточнением основных понятий и объяснением соответствующих процессов.

«Системный подход в экофизиологии растений» углубляет знания студентов в области изучения физиологических процессов в биологических системах на уровне целого растительного организма, в рамках ценопопуляций, одновидовых и смешанных фитоценозов, расширяет возможности физиологии растений в отношении творческих контактов с фитоценологами, геоботаниками, интродукторами, дендрологами, экологами и представителями других наук о растениях.

ISBN 978-5-9675-0395-5

Рецензент: доктор биологических наук, профессор Института физиологии растений имени К.А. Тимирязева РАН РФ Ю.В. Балнокин.

© Ларикова Ю.С., 2022

© ФГБОУ ВО РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева, 2022

© Издательство РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева, 2022

## ВВЕДЕНИЕ

Прогресс знаний к началу XXI века привел к открытию и накоплению множества новых фактов, сведений в различных областях науки, и тем самым поставил человечество перед необходимостью их систематизации, отыскания общего – в частном, постоянного – в изменяющемся.

Рост знания порождает трудности его освоения, обнаруживает неэффективность ряда методических подходов, используемых в науке и практике.

Процесс познания все в большей степени приобретает форму преобразующей деятельности, что обостряет вопрос о роли человека как субъекта в развитии природы, и в связи с этим, о выработке нового понимания (а в ряде случаев и прямого отрицания) законов развития природы и их действия.

В ряду исследований в области методологии познания особое место занимает *системный подход*, который к настоящему времени разделился на ряд направлений: *общую теорию систем, системный анализ, философское осмысление системности мира* и т.д.

Системный подход – универсальный инструмент познавательной деятельности человека. Как система может быть рассмотрено любое явление, любой предмет природы.

На современном этапе развития науки теоретические разработки системного подхода и использование его как метода уже настолько широки, что можно с уверенностью говорить о существовании общенаучного «системного движения», который представлен рядом направлений.

Одной из предпосылок, определивших современную роль системного подхода в биологии, является бурный рост количества информации («информационный взрыв») о биологических объектах, которая «добыта»

классическими биологическими дисциплинами – ботаникой, физиологией растений, генетикой, биохимией, молекулярной биологией и рядом других научных дисциплин.

Отсюда утверждается, что противоречие между ростом количества информации и ограниченными возможностями ее усвоения может быть преодолено лишь с помощью системной реорганизации знаний. Интеграция и систематизация аналитического материала – вот что может быть успешно сделано на основе системного подхода. Тяга современных ученых, представляющих самые различные отрасли науки, к системному подходу объясняется способностью этого метода моделировать целостности, а не сводить целое к механической сумме («слоеному пирогу») бесконечно умножающихся частных.

Принципы системного подхода при использовании в исследовательской работе могут способствовать более глубокому проникновению в сущность биологических процессов и выявлению таких особенностей живых организмов, которые иначе не могут быть обнаружены. Методология системного подхода включает следующие этапы:

- 1) *формализацию* – построение системы  $S$  и её конструктивного задания;
- 2) *дедукцию* – исследование свойств системы способом рассуждения, посредством которого из общих посылок с необходимостью следует заключение частного порядка;
- 3) *интерпретацию* – изучение смысла найденных дедуктивными методами свойств рассматриваемого явления (Рис. 1-1).



Рис. 1-1  
Методология системного подхода

При системном подходе можно получить концептуальный мост между разными уровнями организации живого, между биологическим явлением и его отображением в модели, между синтетическим подходом и аналитическим уровнем исследования объектов.

Рассматривая особенности применения системного подхода в физиологии растений, следует указать на очень важную возможность исследования физиологических систем. Предметом физиологии растений является изучение общих закономерностей жизнедеятельности растительных организмов, разнообразных процессов, протекающих в них, их динамики и взаимосвязи с факторами внешней среды. В этой связи существенно возрастают сложности построения и исследования систем.

Действительно, если в систему включены многие связанные между собой процессы, образующие определенное множество, то на выходе каждого из этих процессов, который можно рассматривать как подсистему или элемент системы, могут быть какие-то количественные характеристики. Однако любой из процессов на выходе может иметь другие количественные характеристики, которые непосредственно не связаны с другими подсистемами и элементами, но функции от них имеют существенное значение для всей функциональной системы.

Из этого следует, что необходимо анализировать не только конкретную выделенную систему, но и ее отображение, вторичную систему, в которой рассматриваются некие функции от процессов (элементов), составляющих первичную систему.

Подобный подход может способствовать более глубокому анализу физиологических явлений. Отображенные системы могут выявлять новые

связи между функциями от элементов первичной системы и существенно дополнять ее возможности в раскрытии биологических явлений.

## **1. ОБЩИЕ СВОЙСТВА СИСТЕМ**

### **1.1. Состав и структура систем. Системные характеристики**

*Состав системы* – это полная совокупность элементов системы, взятая вне ее структуры, то есть набор элементов. Под *структурой систем* понимают отношения между элементами ее составляющими, необходимыми и достаточными для того, чтобы система достигла цели.

Цель, к которой стремится система, достигается с помощью свойственных ей функций, основанных в свою очередь на целесообразных свойствах системы. И, наконец, цель, к достижению которой стремится каждая система, тесно связана с функциями каждого элемента системы в целом. В конечном итоге, именно она и определяет состав и структуру системы. Закономерное изменение структуры системы в соответствии с историческим изменением соотношений с внешней средой носит название *эволюции системы*.

С другой стороны, изменение структуры системы обеспечивает расширение жизненных условий, которое связано с усложнением организации и повышением жизнедеятельности, то есть, приобретением приспособлений более общего значения, позволяющих установить связи с новыми условиями внешней среды.

В общей теории систем важной проблемой является принцип их классификации. Существует много подходов к классификации систем, предложенных в разное время на основе тех или иных критериев (табл.1-1).

### **1.2. Организация и самоорганизация**

*Организация* системы – это совокупность консервативных, медленно изменяющихся (иногда постоянных, неизменных) характеристик объекта. Под организацией системы также понимают изменение структуры системы, которое обеспечивает согласованное поведение, или функционирование системы, определяемое внешними условиями.

Если под изменением организованности понимать изменение способов соединения (или связи) подсистем, образующих систему, то самоорганизация представляет собой такое неизбежное изменение системы и ее функций, которое может происходить вне каких-либо дополнительных влияний вследствие взаимодействия системы с условиями существования в результате чего она приближается к некоторому относительно устойчивому состоянию.

Таким образом, самоорганизация характеризуется посредством внутренне согласованного функционирования за счет внутренних связей и связей с внешней средой. Динамика развития систем приводит к последовательному изменению их структур.

Таблица 1-1

Классификация систем

| Принцип характеристики системы          | Системы   |
|---|---|
| По сложности                            | Простые, сложные, очень сложные   |
| По степени определения функционирования | Детерминированные, вероятностные  |
| По характеру связи с окружающей средой  | Открытые, закрытые, замкнутые   |
| По структурным характеристикам          | Однородные (гомогенные)<br>Неоднородные (гетерогенные)                              |
| По уровням организации                  | Однородные<br>Многоуровневые<br>Многоуровневые с иерархической организацией уровней |
| По полноте                              | Полные, блочные, частичные  |
| По характеристике функциональности      | Простые (нефункциональные)<br>Функциональные  |
| По степени дискретности                 | Непрерывные<br>Дискретные<br>Смешанные  |



Классификация может охватывать не только выделенные системы, но и их воплощение в концептуальных, математических, физических и других моделях. К сожалению, описанные системы по определенной классификации пока еще имеют интуитивный, качественный характер, а не строго рациональные количественные основания.

В практической работе часто возникает необходимость выделения конкретной системы, определяющей ход изучаемого явления из всего разнообразия структур и процессов живого организма или их совокупности. Для этого необходимы определенные критерии отделения системы от среды, которой по отношению к выделенной системе являются не только физические, химические и биологические факторы окружающего организм пространства, но также структуры и процессы в самом изучаемом организме, которые не входят в состав исследуемой системы.

Действительно, включив в систему элементы, которые ей не принадлежат, можно получить искаженное представление о ее свойствах. В случае же, если в систему не будет включен какой-либо из важных элементов, определяющих особенности ее функционирования, усилия, затраченные на исследование подобной системы, будут напрасными.

Особенно важен критерий отделения системы от среды в исследованиях по физиологии растений, где сложность явлений не всегда позволяет четко определить необходимость включения того или иного процесса в исследуемую систему.

Например, при составлении водного баланса агрофитоценоза (поля) должны быть учтены: популяционно-видовой состав, особенности водного обмена каждого вида (включая сорные растения), их требовательность к условиям увлажнения в онтогенезе, баланс воды в пахотном горизонте, количество выпадающих атмосферных осадков, интенсивность эвапотранспирации и т.д.

Для описания систем используют ряд формальных системных характеристик, основными из которых являются *целостность, суммативность, механизация, централизация и иерархическая организация* системы.

Под *целостностью* системы подразумевается такое взаимодействие между ее элементами, когда изменение любого из них ведет к изменению всей системы и, наоборот, изменение любого элемента зависит от всех других элементов системы.

При *суммативности* изменение любого элемента зависит только от него самого и изменение всей системы является суммой изменений ее элементов, взаимодействие которых равно нулю. Переход системы от состояния целостности к состоянию суммативности обозначается как *механизация* системы, которая сопровождается уменьшением коэффициентов взаимодействия каждого ее элемента.

При *централизации* системы у ее части или отдельного элемента увеличиваются коэффициенты взаимодействия, в результате чего любые незначительные изменения этой ведущей части приводят к существенным изменениям всей системы. В случае, когда отдельные элементы представляют собой системы низшего порядка или рассматриваемая система сама выступает в качестве элемента системы более высокого порядка, можно говорить о ее *иерархической организации*. В физиологии растений рассматриваемые системы обычно могут быть оценены как системы с иерархической организацией, исключая случаи, когда они сознательно упрощаются и система низшего порядка, входящая в нее, рассматривается как элементарная единица.

Любая система характеризуется определенными свойствами, которые необходимо иметь в виду при использовании системного подхода. К этим свойствам относятся *устойчивость, надежность и мутабельность*.

*Устойчивость* системы можно определить, как ее способность сохраняться в качестве целого и достигать цели при изменении параметров

входных переменных, несмотря на помехи, обусловленные средой или внутренними для системы причинами.

*Надежность* системы можно определить как вероятность того, что в ее функционировании не появятся помехи.

Под *мутабельностью* системы обычно понимают возможность ее изменения при изменении среды с сохранением функциональной специфики и результата, ожидаемого от ее функционирования, т.е. достижение цели при некоторых изменениях системы.

В качестве характеристики системы может быть выделено такое ее свойство как *жесткость*, которая характеризует стабильное сохранение внутренней структуры системы при помехах и возмущениях входных переменных, хотя при этом реализованная цель может резко отличаться от исходной. В отличие от устойчивости жесткость характеризует невозможность достижения исходной цели системой (или существенное отличие реализованной цели от исходной) при изменении параметров входных переменных.

Перечисленные выше свойства систем при их применении к конкретным биологическим явлениям, выделенным в систему, могут дать ценную информацию, однако более важные сведения могут быть получены при анализе систем и изучении их поведения.

### **1.3. Системообразующие факторы**

Важнейшими проблемами в определении системы является выяснение природы связей, которые объединяют множество (элементы, подсистемы) в одну систему, как образуются, существуют, функционируют, развиваются системы, как они сохраняют свою целостность, структуру, форму, т.е. те особенности, которые отличают одну систему от другой. Решение этих проблем осуществляется двумя основными путями:

1) естественнонаучным, когда исследуются особенности, специфика, характер образующих систему факторов в каждой анализируемой науке (физике, химии, биологии);

2) философски-обобщающим, когда делаются попытки выявить за спецификой, уникальностью, единичностью конкретных систему образующих факторов закономерность, присущую всем системам без исключения, но проявляющуюся неодинаково в разноуровневых системах.

Одним из подходов, определяющих природу образующих систему факторов, является их разделение на внешние, внутренние и искусственные. К первой группе относятся факторы среды, которые способствуют возникновению и развитию систем. Они подразделяются в свою очередь на механические, физические, химические, антропогенные и т.д. Указанные факторы действуют на всех уровнях организации материи. Другими словами, внешние факторы, приводящие к образованию системы, это такие силы, которые способствуют её формированию в определенных интервалах, являются чуждыми для ее элементов и не всегда обуславливаются и вызываются внутренней необходимостью к объединению.

Важным фактором, сопровождающим образование системы является *время*, его часть, называемая «будущим». Будущее может выступать как цель объединения. Будущее влияет на развитие систем еще и тем, что его «зачатки» существовали в прошлом. Понятие «ради будущего» применимо к процессам образования любых систем.

Однако следует иметь в виду определенную условность выделения пространства и времени в качестве внешнего образующего систему фактора, т.к. в мире все находится в пространстве и во времени. Пространственно-временные характеристики систем можно определить и как внутренние факторы, присущие конкретной системе, и которые отличаются по пространственно-временным характеристикам от других систем.

Внутренние факторы образования систем порождаются объединяющимися в комплекс отдельными элементами, группами элементов

или всем множеством. Так, общность природного качества элементов позволяет существовать многим естественным системам потому, что конкретные элементы имеют только им присущие особые связи (например, атомы одного элемента, мономеры в полимере, клетки в ткани, организмы в популяции и т.д.).

Категория *взаимодополнения* обеспечивает связь как однородных, так и разнородных элементов в системе, а категория *индукции* – отражает присущую всем системам живой и неживой природы способность «достраивать» систему до завершенности (например, корневой волосок – это лишь вариант клеток эпидермы корня, а устьице – вариант клеток эпидермы листа).

*Стабилизирующие* факторы образования систем включают постоянные жесткие связи, обеспечивающие единство системы (например, система клеточных стенок обеспечивает структуру органов и растения в целом). Внутренние факторы одновременно могут обуславливать сохранение системы (например, компартиментация обмена веществ в растительной клетке обеспечивает ее целостность и жизнеспособность). Этому способствуют функциональные связи, которые возникают в процессе специфического взаимодействия элементов систем. Такие функциональные связи существуют между элементами системы на различных уровнях ее организации (между компартаментами клетки, между клетками, тканями, органами и т.д.).

*Искусственные* факторы образования систем связаны с деятельностью человека и по своему характеру могут быть отнесены или к внешним (например, воздействие на условия роста и развития растений агротехническими приемами), или внутренним (селекция растений и животных, биотехнологические приемы).

#### **1.4. Свойства целостных систем**

Одним из основных признаков целостности системы является наличие в ней доминирующих противоположных подсистем, каждая из которых

объединяет элементы, обладающие функциональными качествами, противоположными функциональным качествам другой подсистемы (например, в растительной клетке как целостной системе функционируют хлоропласт и митохондрия с совершенно противоположными способами генерации энергии).

Система в период зрелости внутренне противоречива не только вследствие глубокой дифференциации элементов, но и вследствие двойственности своего состояния как системы, завершающей одну форму движения материи и, с другой стороны, являющейся элементарным носителем высшей формы движения (целостный растительный организм – завершенная форма движения, но растения лишь одна из форм проявления жизни вообще).

Из сказанного можно сделать заключение, что конкретная система как завершающая одну форму движения представляет собой целостность и стремится полностью раскрыть возможности этой высшей формы. С другой стороны, являясь лишь элементом системы более высокого уровня, она ограничена в своем существовании законами высшей системы (рост и развитие живых организмов находятся под контролем законов живой природы).

Естественно, это противоречие между возможностью и действительностью в развитии внешней системы в целом оказывает влияние на развитие систем более низкого порядка (внутренние системы). При этом наиболее перспективными в развитии оказываются те элементы (внутренней) системы, функции которых соответствуют потребностям внешней системы.

Иначе говоря, система, специализируясь, положительно воздействует на развитие преимущественно тех элементов, чьи функции отвечают специализации. А так как преобладающими в системе являются элементы, чьи функции соответствуют условиям внешней системы (или окружающей среде), то и система в целом становится специализированной. Она может существовать, функционировать только в той среде, в которой

сформировалась. Всякий переход зрелой системы в другую среду неизбежно вызывает ее преобразование.

Согласно *принципу Ле-Шателье - Брауна*, целостные системы, обладая устойчивостью на возмущающие, нарушающие режим их динамики воздействия, отвечают развитием процессов, направленных на компенсацию этих воздействий, их нейтрализацию (например, утрата части главного корня у двудольных неизбежно вызывает интенсификацию образования и роста боковых корней). Так возникают *преобразованные системы*, причем изменения внешней среды могут происходить как независимо от системы, так и под воздействием самой системы. Примером может служить деятельность человеческого общества, способствующая изменению природной среды не только в пользу, но и во вред естественным экосистемам.

### **1.5. Эволюция систем**

Целостные системы характеризуются устойчивостью развития, способностью к самовоспроизведению (повторению себя). Если при этом в системе возникают какие-либо новые, не существовавшие ранее свойства, то система, повторяя себя, сохраняя подобие по форме и содержанию, начинает изменяться, эволюционировать. Такое развитие принято называть *интенсивным эволюционным развитием*. И наоборот, если система меняется только по размерам, а структура ее не меняется, то такое развитие называется экстенсивным. В природе наблюдаются оба варианта развития. Известны организмы (системы-реликты), существующие практически в неизменном виде миллионы лет (результат экстенсивного развития).

Развитие (эволюция) системы – это ее способность неаддитивно изменять свои свойства (как целого) при изменении свойств составляющих ее элементов или при появлении в системе новых элементов, вследствие изменения упорядоченных внешних воздействий (условий среды);

способность сохранять инвариант структуры функциональных отношений и быть устойчивой.

Внутренними причинами, обуславливающими эволюцию систем, являются:

1) Непрерывный количественный рост дифференцированных элементов системы в ограниченном пространстве, в результате чего обостряются отношения между ними;

2) Накопление «ошибок» в воспроизведении себе подобных (мутации в живых организмах). Если элемент-«мутант» более соответствует изменяющейся среде, то он начинает размножаться. Это и есть возникновение нового, вступающего в противоречие со старым;

3) Прекращение роста и воспроизведения составляющих систему элементов, в результате система погибает.

Основными формами преобразования элементов структуры и функций этих элементов в составе системы являются:

А. Изменение состава элементов системы (например, удаление ядра из клетки);

Б. Функциональные изменения отдельных элементов и (или) подсистем в системе (например, переход млекопитающих от водного образа жизни к сухопутному);

В. Преобразование системы в качественно иное, но низшее по степени организованности состояние, которое происходит в следствие:

1) функциональных изменений элементов и (или) подсистем в системе (например, приспособление видов-популяций к новым условиям среды обитания);

2) структурного изменения (например, введение в состав экосистемы одного или нескольких агрофитоценозов).

Г. Преобразование системы в качественно иное, но высшее по степени организованности состояние (например, образование многоклеточности в ходе эволюции). Оно происходит как в рамках одной формы движения, так и



при переходе от одной формы к другой. Этот тип преобразования связан с прогрессивным, поступательным развитием системы.

Таким образом, преобразование есть период дезорганизации системы, когда старые связи между элементами рвутся, а новые еще только создаются. Преобразование может означать и реорганизацию системы, а также превращение системы как целого в элемент другой, высшей системы.

### **Вопросы и задания для самоконтроля:**

1. Дать определение понятия системы.
2. Что следует понимать под системным подходом?
3. Какие характеристики лежат в основе классификации систем?
4. Самоорганизация открытых систем – это .....
5. Назвать типичные черты целостных систем.
6. Чем отличается биологическая система от систем неживой природы?
7. В чём выражается принцип обратной связи в системном анализе?
8. Что следует понимать под надёжностью системы?
9. В чём преимущество многофункциональных систем?
10. Дать определение понятия синергетика.

## **2. ПРИРОДНЫЕ СИСТЕМЫ**

Прежде всего, необходимо остановиться на определении понятия природы. Можно дать, по крайней мере, три основных смысловых представления данного понятия:

- 1) природа – это все сущее, весь мир в многообразии его форм. В этом значении понятие природы можно сравнить с такими понятиями, как материя, Вселенная;
- 2) в более узком смысле природа – это объект науки, другими словами – комплексный (системный) объект естествознания (наук о природе). Современные естественные науки (физика, химия, биология, геология,

почвоведение, экология и др.) продолжают развивать научные представления о развитии природы, ее общих, особенных и частных законах, различных формах движения материи, о пространственно-временной организации и структурных уровнях ее систем;

3) наиболее часто употребляемое смысловое представление о природе – это совокупность естественных условий существования человеческого общества. Отсюда представляется важным нахождение места и выявление роли природы в процессе формирования отношения к ней человека.

*Природные системы* – это системы, составленные естественными структурами и образованиями (подсистемами), и которые на высших уровнях иерархической организации группируются в функциональные компоненты. Примерами природных систем могут служить экологические или средообразующие системы, популяции, группы популяций (синузии), биогеоценозы и т.д. Самой крупной природной системой на планете Земля является биосфера.

## **2.1. Общая характеристика природных систем**

Все многообразие материальных (природных) систем сводится к трем основным типам: *системам неживой природы, системам живой природы и общественным (социальным) системам*. Помимо названных систем выделяют *системы биокосные* – это природные системы, создаваемые динамическими взаимоотношениями организмов и окружающей их абиотической среды (например, биогеоценозы, экосистемы, агроэкосистемы) и *системы биологические* – это биологические образования различной сложности (например, видо-популяции, фитоценозы, зооценозы и т.д.).

По объему и числу составных частей природные системы делятся на простые и сложные. *Системы считаются простыми*, если в них входит небольшое число переменных (например, первичная сукцессия), и поэтому взаимоотношения между элементами системы поддаются математической обработке и выведению универсальных законов. *Сложные системы* состоят из большого числа переменных, а, следовательно, и большого количества связей между ними.

Трудности изучения таких систем обусловлены тем обстоятельством, что чем сложнее система, тем больше у нее так называемых *эмерджентных* свойств, то есть свойств, которых нет у ее частей, и которые являются следствием их взаимодействия и целостности системы. Такие сложные системы изучают, например, экология, ландшафтоведение, метеорология. В связи со сложностью систем, которые изучает метеорология, процессы образования погоды остаются малоизученными и, отсюда, проблематичность не только долгосрочных, но и подчас краткосрочных прогнозов метеообстановки.

К сложным системам относятся биологические системы, включая все структурные уровни их организации от клетки до популяции. Науками о сложных системах являются *кибернетика* и *синергетика*.

Таким образом, природными объектами в системном анализе являются как живые организмы и неживая среда, так и явления, процессы, сопровождающие взаимодействие тел и веществ: электрическое, электромагнитное, гравитационное поля, приливы, ветер, солнечная инсоляция и др.

В принципе к каждому отдельному объекту природы можно подойти с системной точки зрения, поскольку он представляет собой определенное целостное образование, способное к самостоятельному существованию. Весь окружающий нас мир, его предметы, явления и процессы оказываются совокупностью самых разнообразных по конкретной природе и уровню

организации систем. Каждая система в этом мире взаимодействует с другими системами.

В процессе исследования обычно выделяют те системы, с которыми данная система взаимодействует непосредственно, и которые называют окружением или «внешней средой» системы.

Все реальные системы в природе являются открытыми. В неорганической природе открытые системы могут обмениваться с окружением либо веществом, как это происходит в химических реакциях, либо энергией, когда система поглощает «свежую» энергию из окружения и рассеивает в ней «отработанную» энергию в виде тепла. В живой природе системы обмениваются с окружением, кроме вещества и энергии, также и информацией, посредством которой происходит управление, а также передача наследственных признаков от организмов к их потомкам.

## **2.2. Системность неживой природы**

Согласно современным физическим представлениям, неорганическая природа в общем виде делится на две системы – *поле* и *вещество*. Физическое поле как обобщающее понятие, включает в себя физический «вакуум», электронно-позитронное, мезонное, ядерное, электромагнитное, гравитационное и другие поля. То есть, представляет систему конкретных материальных полей.

Каждое конкретное поле имеет свои определенные уровни. Другими словами, оно как система развивается, например, от «вакуума» до четко выраженного квантового состояния. Сам же квант поля представляет собой элементарную частицу.

Идея о сложности элементарных частиц, о том, что каждая из них это система, состоящая из различного количества разнообразно взаимодействующих и по разному пространственно расположенных других

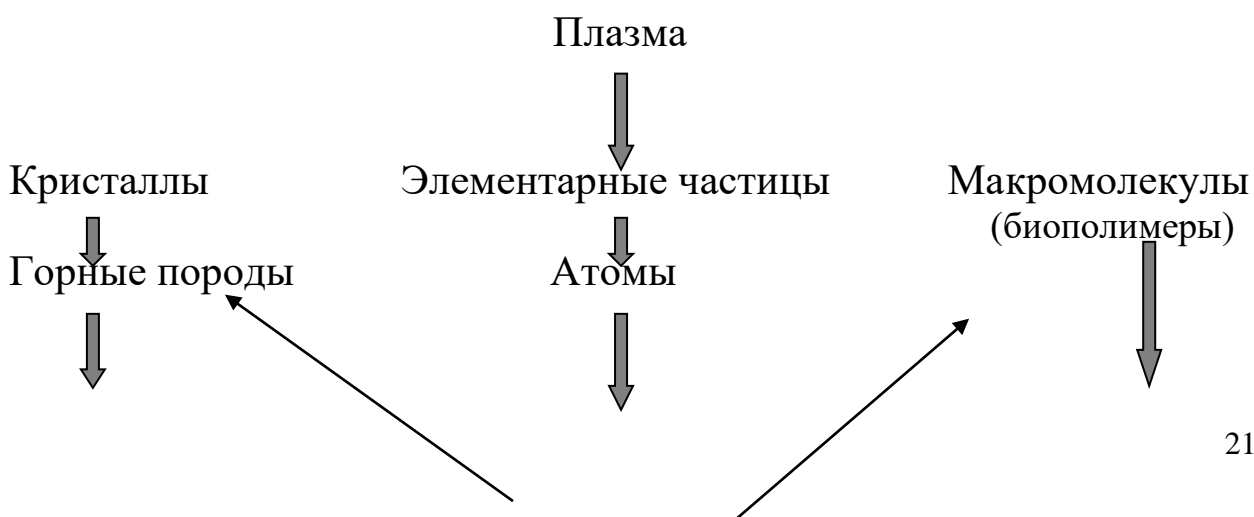
элементарных частиц, позволяет объяснить их взаимопревращаемость и открывает путь к проникновению вглубь материи.

Элементарная частица – это не только квант поля, но и то, что может лежать в основе качественно иной системы – вещества. Вещество – чрезвычайно сложная, глубоко дифференцированная многоуровневая система. Так, взаимодействие протона и электрона образует простейший атом легкого водорода, внутренне динамическую систему, элементы которой подчинены целому ряду параметров, и, вследствие этого, отличающиеся от свободных частиц.

Взаимодействующие атомы образуют различные системы: молекулы, макромолекулы, ионы, радикалы, кристаллы (Рис.1-2).

Молекула представляет собой материальную систему, состоящую из определенным образом расположенных в пространстве и взаимосвязанных атомов одного или нескольких химических элементов. Связь атомов в молекуле прочнее связи атомов со средой, что обеспечивает целостность системы. Молекула является качественно новым материальным образованием по отношению к составляющим ее атомам. Гигантские группы атомов образуют макромолекулы, качественно отличающиеся от других молекул.

Закон подобия части и целого совсем не означает их абсолютной идентичности. Об этом гласит *аксиома системной целостности*: целое – больше суммы его частей, или *аксиома эмерджентности*: целое всегда имеет особые свойства, отсутствующие у его частей (подсистем) и не равно сумме элементов, не объединенных системой связей.



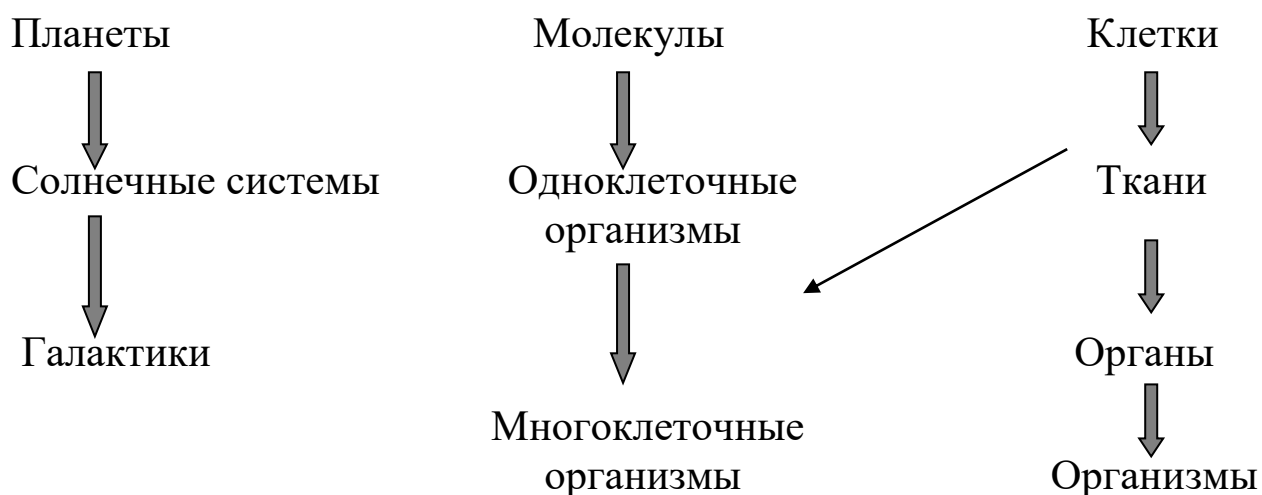


Рис. 1-2  
Эволюция систем неживой и живой природы

При сложении системного целого образующаяся интеграция подчиняется иным законам формирования, функционирования и эволюции. Другими словами, механическое сосредоточение химических элементов, молекул органических веществ не дает организма.

Взаимодействие атомов одного типа образует химический элемент. Из химических элементов слагаются минералы, из минералов – породы, из пород – геологические формации, из геологических формаций – ряды формаций – геосферы, из геосфер – планета Земля (Рис. 1-2). Каждая система, слагающая Землю, в свою очередь сложена из структур более низкого порядка. Например, атмосфера представляет собой систему, состоящую из пяти подсистем: тропосферы, стратосферы, мезосферы, термосферы и экзосферы. Земля как планета выступает наряду с другими планетами элементом Солнечной системы. При этом на каждом уровне развития неживой природы, наряду с общими, имеются и свои факторы, влияющие на образование системы, свои особые связи и взаимодействия. Вместе с тем, принцип организации множества в единство остается одним и тем же. Не меняется он и при переходе к системам живой природы.

### 2.3. Системность живой природы

Как и все в природе, живые организмы состоят из атомов и молекул, но где граница между неживым и живым? Существует предел, после которого теряют силу имеющиеся системообразующие факторы и неживое переходит в разряд живого. Так, например, молекула РНК, состоящая из пяти миллионов атомов, представляет собой вирус табачной мозаики – одно из самых малых известных образований, обладающих кардинальными свойствами живого: самоорганизацией и саморегулированием жизнедеятельности (существует в формах вириона, провируса, вегетативного вируса).

Основными системами живого, образующими различные уровни организации, в настоящее время признаются: *вирусы* – системы, состоящие в основном из двух взаимодействующих компонентов: молекул нуклеиновых кислот (РНК или ДНК) и молекул белка; *клетки* – системы, состоящие у растений: из клеточной стенки, протопласта (куда входят все клеточные структуры и частицы) и вакуоли; у животных: из оболочки и цитоплазмы, куда входят ядро и другие органеллы и частицы, а также эндоплазматический ретикулум; *многоклеточные системы* (организмы, популяции одноклеточных); *виды, популяции* – системы организмов одного типа; *биоценозы* – системы, объединяющие организмы разных видов; *биогеоценозы* – системы, объединяющие организмы на определенных участках суши Земли; *биосфера* – система живой материи на планете Земля. Некоторые из названных систем живого представлены на Рис.1-3.

Система каждого уровня отличается от других уровней и по структуре, и по степени организации, однако взаимодействие элементов системы не обязательно предполагает жесткую постоянную связь. Эта связь может носить временный, случайный, генетический, целевой характер.

В целом живая природа, также как и неживая, представляет собой систему систем, причем она дает впечатляющие примеры разнообразия систем (биоразнообразия), которые нередко оказываются объединением

элементов различных уровней. Например, экосистема может включать в себя (Рис. 1-3)

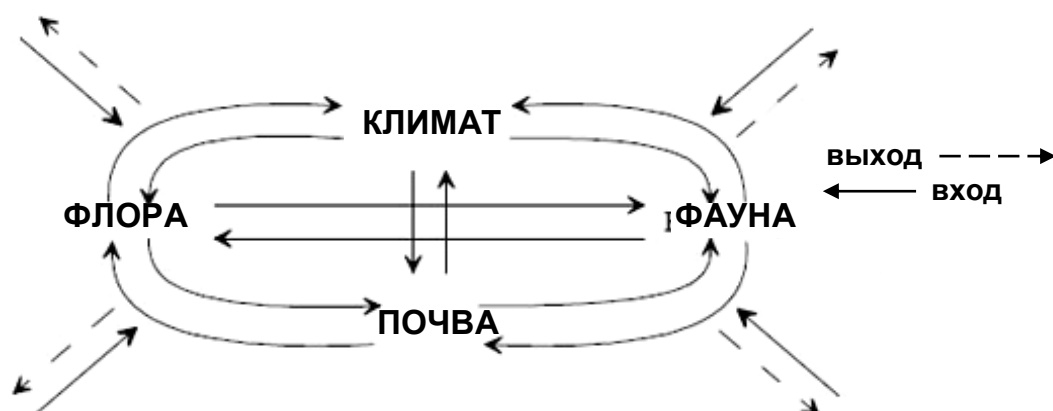


Рис. 1-3  
Взаимодействие основных компонентов экосистемы

- 1) *абиотическую* компоненту (атмосфера, гидросфера, климат);
- 2) *почвенную* компоненту;
- 3) *биоту* (флора, фауна, включая человека);

Все названные компоненты системы связаны между собой и воздействуют друг на друга, образуя единую саморегулирующуюся систему. Изменение любой составной части экосистемы ведет, в конечном счете, к изменению её в целом. Вместе с тем, каждая система живой природы, являясь ее элементом и определяясь ею, в то же время имеет достаточную самостоятельность саморазвития, чтобы выйти на другой уровень организации материи.

## 2.4. Типы систем в термодинамике

В термодинамике исследуются и описываются изменения состояний систем вследствие передачи энергии посредством теплоотдачи (теплого



излучения), а также преобразования энергии в тепловую и тепловой энергии в другие виды энергии.

*Термодинамическая система* – это некая система макроскопических тел, отделенная границей от окружающей среды, но находящаяся с ней во взаимодействии. Состояние термодинамической системы описывается величинами, характеризующими это состояние.

Термодинамика рассматривает три типа термодинамических систем:

- 1-й тип – *замкнутые*, это системы, которые ничем не обмениваются с внешней средой;
- 2-й тип – *закрытые*, которые могут обмениваться с внешней средой только теплотой и работой;
- 3-й тип – *открытые*, которые могут обмениваться с внешней средой энергией, веществом, а биологические системы – и информацией.

Все вышеперечисленное в качестве предметов обсуждения нашло свое обобщение и теоретическое объяснение в законах (началах) классической термодинамики.

*Первое начало* (его также называют законом сохранения и превращения энергии) гласит, что ни в каком процессе энергия не может вновь возникнуть или исчезнуть. Но энергия может в виде механической работы, теплоты или света передаваться от одного тела - другому и превращаться из одной формы энергии в другую. То есть, изменение внутренней энергии термодинамической системы равно сумме энергий, переданных за границу системы.

*Второе начало* говорит о направлении переноса теплоты. Теплота переходит самопроизвольно только от системы с более высокой температурой в систему с более низкой температурой. В самой системе разность температур никогда не возникает. Если направление переноса теплоты нужно изменить на обратное, то к системе необходимо подвести дополнительную энергию.

Все природные процессы необратимы. Природа стремится из менее вероятного состояния к наиболее вероятному.

## 2.5. Понятие энтропии в системном анализе

Впервые понятие *энтропии* было использовано немецким физиком Р.Клаузиусом для формулировки второго принципа термодинамики. Впоследствии австрийским физиком Л.Больцманом оно было интерпретировано в терминах изменения порядка в системе. *Энтропия* – это физическая величина, характеризующая степень неупорядоченности в замкнутой термодинамической системе. Чем больше порядок системы, тем меньше энтропия, и, наоборот, чем она больше, тем больше беспорядок. В таком случае второе начало термодинамики постулирует: энтропия замкнутой системы постоянно возрастает.

В открытой системе изменения энтропии могут происходить вследствие обмена веществом и энергией с окружающей средой. Это означает: упорядоченность системы растет, а упорядоченность окружающей среды – уменьшается.

Таким образом, в открытых системах (все реальные системы являются именно открытыми) также производится энтропия, поскольку в них происходят необратимые процессы, но она в этих системах не накапливается, как в закрытых, а выводится в окружающую среду. Поскольку энтропия характеризует степень беспорядка в системе, постольку можно сказать, что открытые системы живут за счет заимствования порядка из внешней среды.

В открытых системах, согласно *теореме сохранения упорядоченности* в них, сформулированной И. Пригожиным (1955), энтропия не возрастает – она в открытых системах падает до тех пор, пока не достигается минимальная постоянная величина, всегда большая нуля. При этом в системе вещество распределяется неравномерно и организуется таким образом, что местами энтропия возрастает, а в других местах резко снижается. В целом же, используя поток энергии, система не теряет упорядоченности.

Деятельность же живых систем всегда *негэнтропийна* до тех пор, пока сохраняется их свойство системности.

Гетеротрофные организмы для своего существования поглощают вещество с заключенной в нем энергией «высокого качества» (в виде пищи), перерабатывая которое они высвобождают вещество (экскременты) с энергией «низкого качества». В результате эта разность энергий идет на поддержание жизни и усложнение структуры организмов. И хотя в результате энтропия в живой системе уменьшается, общая энтропия живой системы, плюс окружающая среда, увеличивается (за счет выхода «беспорядочной» энергии), как и следует из второго начала термодинамики.

Из этого также следует (в соответствии с теоремой сохранения упорядоченности), что если в какой-то части системы происходят процессы, уменьшающие энтропию (увеличивается организованность), то в другой части системы обязательно протекают процессы ее увеличивающие, так что суммарное изменение энтропии всегда положительно. Иллюстрацией этого положения в растительном организме является сочетание во времени процессов распада в семени запасных веществ и синтеза новых соединений, использующихся для обеспечения роста зародышевых корней и побега.

Обобщающим выводом из серии отмеченных закономерностей энергетического ряда может служить *правило основного обмена*: любая большая динамическая система в стационарном состоянии использует приход энергии, вещества и информации главным образом для своего самоподдержания и саморазвития.

## **2.6. Самоорганизация в открытых системах**

*Самоорганизация* – это процесс, в ходе которого создается, воспроизводится и совершенствуется организация сложной динамической системы. Процессы самоорганизации могут иметь место только в системах, обладающих высоким уровнем сложности и большим количеством элементов, связь между которыми имеют не жесткий, а вероятностный характер.

Современная наука процесс самоорганизации систем объясняет следующим образом:

1. Система должна быть открытой, потому что закрытая, изолированная система в соответствии со вторым началом термодинамики в конечном итоге должна придти в состояние, характеризующееся максимальным беспорядком или дезорганизацией.
2. Открытая система должна находиться достаточно далеко от точки термодинамического равновесия. Если система находится в данной точке, то она обладает максимальной энтропией и поэтому не способна к какой-либо организации.
3. Если упорядывающим принципом для изолированных систем является эволюция в сторону увеличения их энтропии или усиления беспорядка (принцип Л. Больцмана), то фундаментальным принципом самоорганизации служит, напротив, возникновение и усиление порядка через *флуктуации*. Такие флуктуации, или случайные отклонения системы от некоторого среднего положения, в самом начале подавляются и ликвидируются системой. Однако в открытых системах, благодаря усилению неравновесности, эти отклонения со временем возрастают и, в конце концов, приводят к «расшатыванию» прежнего порядка и возникновению нового. Этот процесс обычно характеризуют как *принцип образования порядка через флуктуации*. Поскольку флуктуации носят случайный характер, то становится ясным, что появление нового в мире всегда связано с действием случайных факторов (например, роль мутаций в биологической эволюции).

4. В отличие от *принципа отрицательной обратной связи*, на котором основывается управление и сохранение динамического равновесия систем, возникновение самоорганизации опирается на диаметрально противоположный принцип – *положительную обратную связь*, согласно которому изменения, появляющиеся в системе, не устраняются, а, напротив, накапливаются и усиливаются, что и приводит, в конце концов, к возникновению нового порядка и структуры (в ходе биологической эволюции – рост численности популяций и возникновение новых видов).

5. Процессы самоорганизации, как и переход от одних структур к другим, сопровождается нарушением симметрии. В соответствии с *законом хиральной чистоты* (Л.Пастера): «живое вещество» состоит из хирально чистых структур. *Хиральная чистота* – это наличие объектов, не совместимых со своим зеркальным отображением (типа правой и левой руки, откуда и происхождение термина: с греческого «хира» - рука). Белки живого построены только из «левых» (поляризующих свет влево) аминокислот. В состав же нуклеиновых кислот входят моносахара, которые поляризуют свет вправо. Вещества небиогенного происхождения хирально симметричны: «левых» и «правых» молекул в них поровну. Хиральная чистота обуславливает специфику живого, несводимость его к неживому и практическую невозможность получения живого из неживого. Данное положение подтверждается принципом Реди: *живое происходит только от живого, между живым и неживым существует непроходимая граница, хотя и имеется постоянное взаимодействие.*

6. Самоорганизация может начаться лишь в системах, обладающих достаточным количеством взаимодействующих между собой элементов и, следовательно, имеющих некоторые критические размеры. В противном случае эффекты от синергетического взаимодействия будут недостаточны для появления кооперативного поведения элементов системы и, тем самым, возникновения самоорганизации (например, сдвиг во времени этапов онтогенеза растений при неблагоприятном воздействии факторов среды, или

отсутствие генеративных органов у длиннодневных растений на коротком дне).

### **Вопросы и задания для самоконтроля:**

1. Что следует понимать под природными системами?
2. Какие системы считаются открытыми?
3. В чём выражается системность неживой природы?
4. Назвать общие и отличительные черты систем неживой и живой природы.
5. В чём выражается системность живой природы?
6. Какие типы систем существуют в термодинамике?
7. Первое и второе начала термодинамики.
8. Что характеризует энтропию в термодинамических системах?
9. Назвать шесть условий самоорганизации открытых систем.

## **3. БИОЛОГИЧЕСКИЕ СИСТЕМЫ**

Биология явилась одной из первых наук, в которой объекты исследования начали рассматриваться как системы. Австрийский биолог Людвиг Берталанфи разработал теорию открытых биологических систем, обладающих свойством эквифинальности (т.е. способностью достигать конечного состояния независимо от нарушений в определённых пределах начальных условий системы). Для описания таких систем он использовал аппарат термодинамики и физической химии.



Л. Бергаланфи (1901-1972)

Системный подход в биологии предполагает иерархическое построение, где элементы – система (подсистема) взаимодействуют с другими системами в составе более крупной системы (надсистемы). При этом последовательность изменений большей системы основывается на закономерностях в иерархически соподчиненной структуре, где причинно-следственные связи «прокатываются» сверху – вниз, задавая существенные свойства нижестоящим.

Иными словами, исследуется все многообразие связей в живой природе, при этом на каждом уровне биологической организации выделяются все особые ведущие связи. Представление о биологических объектах как о системах позволяет по-новому подойти к некоторым проблемам, таким как развитие некоторых аспектов проблемы взаимоотношения особи с окружающей средой, а также дает толчок неodarвиновской концепции, обозначаемой в современной науке как *макроэволюция*.

### **3.1. Особенности биологического уровня организации материи**

С точки зрения физики *эволюционирующая биологическая система* – это диссипативная система с притоком энергии. *Диссипативные системы* обладают свойствами, которые определяются: 1) образующими их

молекулами (и/или химическими элементами); 2) притоком энергии; 3) факторами внешней среды (граничными условиями).

Биологические системы обладают исключительно высокой сложностью и огромным числом степеней свободы. В процессе развития биологических систем как поток энергии, так и граничные условия на Земле также эволюционируют. По крайней мере в геологическом масштабе времени (а на самом деле и быстрее).

Кроме того, у нелинейных диссипативных систем могут появляться новые (эмерджентные) свойства, которые нельзя предсказать в отсутствие потока энергии, исходя только из свойств составляющих их молекул. Например, система биологических полимеров (белков, нуклеиновых кислот и т.д.) может существовать только тогда, когда через систему мономеров (из которых они строятся) «течет» поток энергии фосфатных связей (синтез полипептидов из аминокислот, полинуклеотидов – из мононуклеотидов, полисахаридов – из моносахаров) (Рис. 1-4).

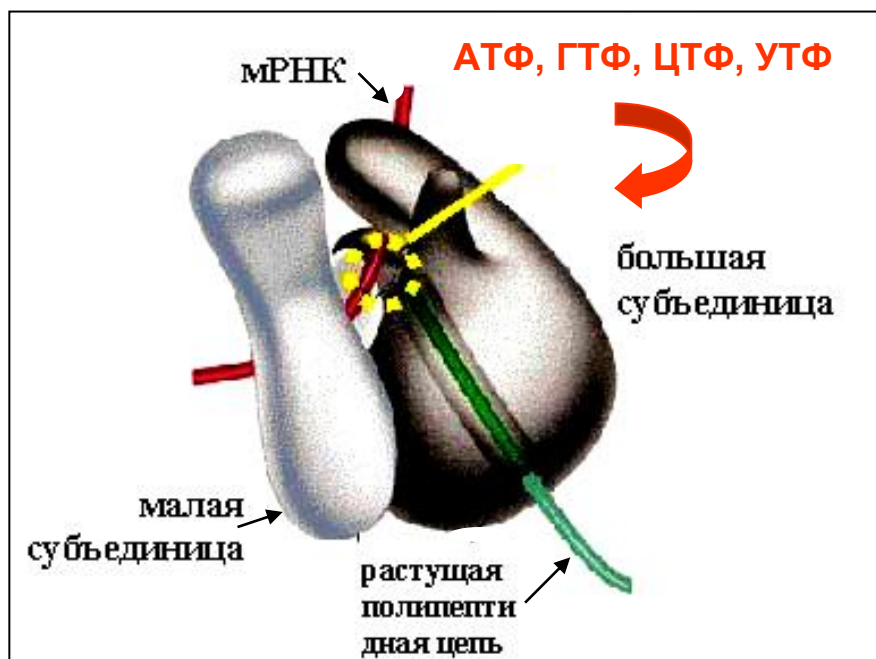


Рис. 1-4

Принципиальная схема синтеза полипептидной цепи



Приведенные реакции подчиняются второму началу термодинамики для закрытых систем, ибо они несут в себе определенные черты метастабильности. *Метастабильная молекула (или комплекс)* – это термодинамически неустойчивое образование с очень малой скоростью распада.

При наличии потока энергии через систему самособирающихся мембран или образующихся тканей можно наблюдать явление самоорганизации биологических систем.

Волновые пространственно-временные структуры в самособирающихся тканях (например, в культуре клеток) как правило проявляются под действием химических морфогенов (Р. Фокс, 1992), например, фитогормонов, которые инициируют морфологическое развитие будущих органов растения). В отсутствие морфогенов такое скопление клеток (каллус) оставался бы гомогенной статичной структурой. В основе же динамичности морфогенов лежит поток энергии, который приводит к автокаталитическим процессам с *отрицательной обратной связью*.

Таким образом, эмерджентные свойства биологических систем возникают, по крайней мере, тремя путями: 1 – за счет самосборки; 2 – вследствие автокатализа; 3 – за счет самоорганизации.

Каждый из них, в свою очередь, зависит от потока энергии. Однако одного лишь этого недостаточно, поскольку эмерджентные свойства порождаются в живых организмах энергией особого типа и с помощью особых веществ (триозофосфатов, сахарофосфатов, ацетил-КоА и др.).

Посредством изучения разнообразных типов поведения нелинейных диссипативных систем стало возможным понимание механизмов и путей реализации биологической эволюции. Рассмотрение организации живой материи чаще всего начинается с выяснения строения и свойств сложных органических молекул (макромолекул).

В процессе эволюции белковых систем доклеточный уровень организации живой материи сменяется новым, более высоким клеточным

уровнем ее организации, характеризующимся своими особыми специфическими чертами. То есть, сложно организованная система при переходе к более высокому уровню, становится элементарной составной его частью.

Под уровнем организации биологических систем понимают множество образований, сохраняющих целостность системы и обладающих способностью воспроизводства себе подобных.

Критерий прогресса биологических систем коренится в самой организации жизни на Земле, которая подчинена трем основным законам:

- 1) зональному принципу размещения биологических видов по ландшафтно-географическим зонам Земли (тундре, тайге, лесостепи, степи);
- 2) прерывистому иерархическому разнообразию живых организмов, которые сгруппированы в виды, роды, семейства, отряды, классы, царства;
- 3) иерархии уровней организации, членению биосферы на биологические системы в следующем нисходящем порядке:

*биоценозы – популяционные системы – системы организмов – системы органов – клеточные системы – субклеточные системы – молекулярные системы.*

Всем биологическим системам присущи следующие признаки:

- расчлененность;
- наличие взаимодействия между различными частями;
- соподчинение части целому;
- закономерное строение, позволяющее корректировать свойства системы;
- относительная автономность в отношении окружающей среды;
- целостный характер взаимодействия со средой;
- способность входить как целое в систему высшего уровня, образуя дискретную часть;
- активность в процессе взаимодействия со средой;

- способность к воспроизводству (самообновлению) и к саморегуляции.

Закон иерархии уровней организации биологических систем служит научной и методологической основой управления биологическими системами, понимания механизмов устойчивости и регуляции систем на разных уровнях, их взаимосвязи и взаимозависимости, начиная с генетических систем и кончая биосферой.

Генетические системы представляют собой структурные и функциональные основы наследственной информации всех биологических систем. Функции хранения, воспроизводства и передачи наследственной информации выполняют как известно нуклеиновые кислоты (ДНК, РНК). Во всех биологических системах существует немало общих черт в передаче генетической информации в соответствии со схемой ДНК – РНК – белок – фермент – биохимическая реакция – физиологический процесс.

### **3.2. Термодинамические особенности живых систем**

Концепция жизненно важных взаимосвязей между энергией и жизнью, между растениями, между растениями и животными возникла относительно недавно. Энергия нужна для того, чтобы осуществлять весь комплекс биохимических процессов, характеризующих живое. При этом может совершаться различного рода работа, например:

- химический синтез веществ, необходимых для роста и развития растений;
- активный транспорт веществ в клетку и из нее;
- движения (поднятие и опускание листьев у растений; тропизмы).

Хотя энергия существует во многих формах, для живых существ пригодны только две: световая и химическая. Те организмы, которые синтезируют все необходимые им органические соединения за счет энергии

квантов света, называют *фототрофами*, а те, которым для этого нужна химическая энергия – *хемотрофами*.

На основе двух форм использования энергии живые организмы делятся на группы: автотрофы и гетеротрофы. Автотрофы – синтезируют необходимые им органические вещества из простых неорганических и делают это, за исключением хемотрофных бактерий, с помощью фотосинтеза, используя свет как источник энергии.

Гетеротрофы – нуждаются в источнике органического вещества и (за исключением некоторых фотосинтезирующих бактерий) используют химическую энергию, содержащуюся в потребляемой пище (Табл.1-2).

Таким образом, живые организмы – это преобразователи, и каждый раз, когда происходит превращение энергии, часть ее теряется в виде тепла. При этом следует иметь в виду, что любой процесс, производящий тепло, требует больше энергии, чем может быть возвращено путем вторичного использования тепла.

Таблица 1-2

Классификация живых организмов в соответствии с основным источником углерода и энергии

| Источник энергии   | Источники углерода   |   |
|--|--|---|
|  | <i>Автотрофные</i><br>Используют CO <sub>2</sub><br>(неорганическое<br>соединение)                                   | <i>Гетеротрофные</i><br>Используют<br>органические источники<br>углерода                                |
| <i>Фототрофные</i><br>(фотосинтезирующие)<br>Используют энергию<br>света | <i>Фотоавтотрофные</i><br>Все зеленые растения,<br>сине-зеленые<br>водоросли, зеленые и<br>пурпурные<br>серобактерии | <i>Фотогетеротрофные</i><br>Немногие организмы,<br>например некоторые<br>пурпурные несерные<br>бактерии |

|   |  |   |
|---|--|---|
| <p><i>Хемотрофные</i><br/>Используют химическую энергию</p> | <p><i>Хемоавтотрофные</i><br/>(хемосинтезирующие)<br/>Немногие бактерии, например <i>Nitrosomonas</i> и<br/>Некоторые другие бактерии, участвующие в круговороте азота</p> | <p><i>Хемогетеротрофные</i><br/>Все животные и грибы, большинство бактерий, некоторые паразитирующие цветковые растения, например повилика (<i>Cuscuta</i>)</p> |
|---|--|---|

Живые организмы не используют тепло как источник энергии для совершения работы. Тепло для них является внешним фактором, обеспечивающим протекание процессов метаболизма. Данное положение подтверждается вторым началом термодинамики, согласно которому потери энергии в виде недоступного для использования тепла всегда приводят к невозможности стопроцентного перехода одного вида энергии (кинетической) в другую (потенциальную) и наоборот; результатом этого является невозможность создания вечного двигателя 2-го рода.

В термодинамических системах наблюдается два рода упорядоченности: одна возникает в результате уменьшения энтропии при низких температурах, другая - в результате усиления небольших флуктуаций и их стабилизации потоком энергии. Этот последний тип упорядоченности наиболее привлекателен для термодинамики биологических процессов, т.к. живые организмы являются открытыми системами, далекими от равновесия, и они существуют при относительно высоких температурах.

В этой связи важным является обстоятельство появления *диссипативных структур* (или структур сходных с диссипативными) в физиологических и биохимических системах. Такие системы могут проявляться на различных уровнях сложности живых организмов:

- 1) на молекулярном уровне – колебание концентраций субстратов при реакциях, катализируемых ферментами;
- 2) на клеточном уровне – колебания типа *индукции* и *репрессии* генома;
- 3) на надклеточном уровне – циркадные ритмы в организмах;

4) на популяционном уровне – колебание численности организмов в системе хищник – жертва.

### 3.3. Динамические открытые системы в биологии

После того как было установлено, что биологическая эволюция – это ничто иное как эволюция органической материи, а ее движущей силой является энергия, то вполне естественно, что для биологических систем стали применяться математические уравнения второго и большего порядков (нелинейные системы), которые по своей природе не имеют замкнутых решений и должны моделироваться на компьютерах.

Компьютерное моделирование показало, что даже простые биологические системы могут вести себя очень сложным образом, иногда хаотически. Начиная с 60-ых годов XX столетия, предпринимались попытки разработать математический подход к описанию, например, процессов формирования и *дифференцировки* тканей зародыша, процесса фотосинтеза, процессов роста и развития, продукционного процесса агрофитоценозов и т.д.

Наиболее приемлимыми для решения поставленных задач оказались *реакционно-диффузионные уравнения*, с помощью которых обычно описываются изменения концентрации химических соединений, диффундирующих в пространстве (в почвенном растворе, в клетке) и вступающих в реакции между собой во времени.

Специфика *реакционно-диффузионных уравнений* заключается в том, что они сами по себе представляют систему дифференциальных уравнений, у которых в качестве частного производного используется концентрация вещества. Каждая переменная этих уравнений является функцией трех пространственных ( $x, y, z$ ) и одной временной ( $t$ ) координат. Диффузионные члены в этих переменных – линейные, а реакционные – нет (они, по меньшей мере, квадратичны). Именно поэтому для решения таких систем

дифференциальных уравнений были разработаны методы компьютерного моделирования.

Идея использования этих уравнений в анализе поведения биологических систем основывается на том, что инициация и регуляция биохимических реакций и физиологических процессов осуществляется при участии специфических химических соединений (ингибиторов и активаторов, фитогормонов, ферментов, кофакторов). В англоязычной научной литературе, как это отмечалось ранее, такие соединения получили название *морфогенов*.

Одним из основных приемов «обхода» проблем, возникших с решением названных уравнений в физиологии растений, является переход от описания внутриклеточных (субклеточных) биохимических процессов на более высокие уровни организации биологических объектов: клеточный, организменный, популяционно-видовой, фитоценотический, экосистемный.

Например, на клеточном уровне при описании клеточных ансамблей было выделено шесть типов неустойчивости, из которых чаще всего наблюдается переход от однородности состава и симметрии к колебаниям и нарушениям симметрии. Это происходит каждый раз, когда фактор, к которому чувствительна система, достигает пороговой величины. Если это происходит, прежнее состояние биологической системы становится неустойчивым, и она переходит в новое состояние, которое может быть более устойчивым при условии, что данный параметр во времени не будет изменяться (т.е. будет величиной постоянной).

В том случае если параметр вновь изменится, то неизбежен новый переход системы и установление иного, относительно устойчивого пространственно-временного режима.

В результате непрерывного поступления в систему свободной энергии в ней происходят нарушения структуры, имеющие волновой характер. Например, пространственно однородное состояние биологической системы может быть неустойчивым по отношению к тепловым возмущениям с

определенной длиной и амплитудой волны. В результате таких тепловых возмущений происходит самопроизвольное формирование пространственно-структурированного состояния клеточных ансамблей у ряда биологических объектов. Так, в процессе адаптации растений к воздействию повышенных температур в листьях может утолщаться кутикулярный слой, уменьшаться размер клеток, сокращаться объем тканей, что приводит к скручиванию и другим деформациям листьев.

### 3.4. Принцип обратной связи в биологических системах

В системе управления и связи неразрывное единство между организацией системы и информационными процессами осуществляется посредством регуляции (управления), имеющей спонтанный характер и обусловленной отношением «вход» - «выход», обратной связью («выход» - «вход») и другими особенностями структуры системы.

Обратные связи бывают внутренние и внешние, линейные и нелинейные, отрицательные и положительные.

В процессе управления воздействие по цепи обратной связи подается всегда только в одном направлении – с «выхода» системы на ее «вход». При этом возможны следующие два случая: 1) воздействие, поступающее по цепи обратной связи, подано на «вход» системы в противофазе с приходящим извне воздействием. Такая обратная связь называется *отрицательной*; 2) воздействие, поступающее по цепи обратной связи, подано на «вход» системы в фазе с приходящим извне воздействием. Такая обратная связь называется *положительной*.

При положительной обратной связи происходит суммирование ее сигналов с сигналами прямой связи. В результате сигналы прямой связи усиливаются и вызывают более сильные сигналы в обратной связи. Этот процесс периодически повторяется и дает нарастающее усиление. Поэтому в случаях, когда положительная обратная связь бывает внешней, осуществлять



регуляцию невозможно. Система окажется нестабильной – она будет непрерывно удаляться от своего первоначального состояния.

Отрицательные обратные связи как правило стабилизируют системы, т.е. приводят их в более устойчивое состояние, при этом понижая силу циркулирующих сигналов. Положительные обратные связи, напротив, понижают стабильность системы, но могут служить для усиления циркулирующих сигналов.

Одной из особенностей управления в живой природе является то, что «управляющее устройство» в живой авторегуляционной системе одновременно является потенциальным «управляемым устройством», и наоборот. Более того, в биологических системах управления в большинстве случаев нет жесткого разделения на «управляющий орган» и «управляемый орган».

Одной из существенных особенностей развития живых систем является *сама себя программирующая направленность своего собственного развития*. Эта особенность в большой степени обусловлена авторегуляцией. Из этого следует, что с повышением уровня организации и сложности биологической системы необходимость в авторегуляции у этой системы повышается.

Еще одной специфической особенностью высокоорганизованных биологических систем является свойственная им *иерархичность многоконтурных цепей обратной связи*. Этим обеспечивается высочайшая надежность живых систем и их еще более высокая независимость от окружающей среды и возмущающих воздействий. Система не зависит от среды лишь в той мере, в какой система отражает в структуре и управлении свою независимость от этой среды. Поэтому достигнутая системой независимость от среды (свобода) есть в действительности лишь другая сторона зависимости системы от среды (необходимость).

Не только живое существо, но и «живое вещество», т.е. вся совокупность живых существ (в т.ч. растений), представляет собой динамическую систему, которая весьма устойчива. Динамическая система

«живого вещества» регулируется (управляется) по принципу, сходному с *гомеостазом* и *биостазом*, т.к. обладает свойством при помощи сложных координированных реакций поддерживать свое количественное постоянство по химическому составу и массе. Это обеспечивается тем, что на «вход» динамической системы в процессе ее взаимодействия с окружающей средой (гидросферой, литосферой и атмосферой) поступает вода, CO<sub>2</sub> воздуха, минеральные элементы и низкомолекулярные органические вещества почвы. Все это «живое вещество» избирательно поглощает и усваивает.

Схема круговорота «живого вещества» в природе по своей структуре тождественна схеме управления с обратной связью, а скорость круговорота определяется количеством живых организмов. В результате того, что этот круговорот никогда не бывает полностью обратимым («правило 1% и 10%» в экологии), «живое вещество» никогда не возвращается в прежнее исходное состояние и, таким образом, совершает спиралевидное поступательное движение.

В связи с тем, что «живое вещество» обладает избирательной способностью, ряд биологов: И. Шмальгаузен, А. Тахтаджян, Н. Винер, У. Эшби, А. Дюкрок и другие пришли к заключению, что дарвиновский процесс естественного отбора по сути дела тоже представляет собой процесс управления с обратной связью.



И. Шмальгаузен (1884-1963)



А. Тахтаджян (1910- 1998)

Жизнедеятельность растений также представляет собой процесс управления по принципу обратной связи. То же справедливо в отношении

отдельных элементов структуры растительного организма, а также в отношении взаимодействий между этими элементами. Например, в системе «корень – побег» транспорт воды с содержащимися в ней элементами минерального питания и низкомолекулярными органическими соединениями осуществляется с восходящим током по сосудам ксилемы. Устьица растения можно рассматривать в качестве «клапанов», которые раскрываются, когда растение насыщено водой, и закрываются, когда растение начинает испытывать дефицит влаги. Таким образом, автоматическое действие этих «клапанов» связано с достаточной или недостаточной оводненностью тканей растения. При этом интенсивность транспирации зависит от целого ряда внешних факторов, и для противодействия почти каждому из них растения выработали специальные приспособления. Например, сухость воздуха, ускоряющая испарение, вызывает у многих растений свертывание листовой пластины в трубку устьицами во внутрь, тем самым, уменьшая поверхность испарения. Ветер также значительно усиливает испарение; для противодействия этому устьица погружаются в толщу листа, появляется опушенность волосками, которые заметно снижают скорость перемещения слоя воздуха, непосредственно примыкающего к поверхности листа. К другим приспособлениям, ограничивающим интенсивность испарения воды с поверхности надземных органов, следует отнести: уменьшение площади листьев, утолщение слоя кутикулы, уменьшение количества устьиц, сужение устьичных щелей, изменение ориентации листьев по отношению к солнечным лучам и т.д.

Соотношение поведения, функций, размеров и форм организма и его органов является одновременно и результатом саморегулирования в прошлом, и средством саморегулирования в настоящем. Таким образом, биологическая система использует для сохранения своего заданного состояния (гомеостаза) поступающие извне возмущающие воздействия. Именно в такой ситуации и проявляется авторегуляция по принципу обратной связи. Физиологический процесс управления с обратной связью как

раз заключается в том, что независимо от причин, вызывающих изменения и сдвиги в системе, эти изменения и сдвиги сигнализируются системе и вызывают соответствующие компенсаторные изменения и сдвиги в противоположную сторону.

Физиологическая авторегуляция действует не только «по горизонтали», т.е. во взаимодействии с системой (или подсистемой), расположенной в другом месте пространства, но и «по вертикали», т.е. во взаимодействии с системой (или подсистемой), которая уже была ранее или должна появиться позднее во времени.

Исследования в области наследственности говорят о наличии обратной связи между таким управляющим звеном, как наследственная информация, и таким объектом регулирования, как отдельная особь. Эта обратная связь осуществляется через внешнюю среду, которая влияет на целые сообщества живых организмов, изменяя их состав, наследственные признаки и другие качества в соответствии с новыми условиями существования. При этом естественный отбор и половой процесс представляют собой главные регулирующие воздействия.

### **3.5. Моделирование поведения биологических систем**

*Факты и закономерности, в глубине подсознания концептуально отрицаемые составителями машинной программы, не осознанно исключаются ими из модели, а фактам, признаваемыми верными, инстинктивно придается больший вес, чем они имеют в реальности.*

*(Системный принцип  
инстинктивного отрицания –  
признания).*

Как было отмечено выше, изучение нелинейных систем, к которым относятся все биологические системы, получило импульс с появлением компьютеров. Это связано с тем, что поведение таких систем можно представить в количественной форме лишь при помощи моделирования. При этом возможность предсказания поведения нелинейных систем должна осуществляться с такой быстротой, чтобы его результаты предшествовали в реальном масштабе времени достижению рассматриваемой системой конечного состояния в условиях «естественной» ее динамики.

Необходимость в получении такого рода прогнозов сформировалась в ходе эволюции биологических систем и впервые была применена к моделированию поведения животных многоклеточных организмов, имеющих мышечные ткани, т.к. они позволяют организму быстро реагировать на изменения в окружающей среде или на присутствие других организмов.

Изменения на уровне превращения энергии в биологических системах также вызывают адекватные изменения в их поведении. Способность организмов превращать поступающую энергию в её биохимический эквивалент (АТФ) развилась в ходе эволюции настолько, что количество поступающей энергии на одну клетку в секунду существенно возросло, и это, в свою очередь, привело к значительным биодинамическим изменениям.

Ярким примером такого рода может служить запасание энергии органическими соединениями, имеющими макроэргическую фосфатную связь (*фосфагенами*). Существуют три основных типа таких соединений:

- 1 – полифосфаты – АДФ, АТФ, ГТФ, ЦТФ, УТФ и другие,
- 2 – аргининфосфат (Арг~Ф),
- 3 – креатинфосфат (Кр~Ф).

У многоклеточных эукариот Арг~Ф и Кр~Ф играют роль молекулярных аккумуляторов энергии, которую можно использовать для синтеза АТФ по схеме:  $ADP + Arg\sim\Phi (Cr\sim\Phi) = ATP + Arg (Cr)$

Поскольку динамика распространения вида, например, в фитоценозе и его взаимодействие с динамикой другого (других) вида (видов) обычно нелинейна, моделирование является единственным приемлимым подходом к прогнозированию и, следовательно, выбору стратегии «поведения», направленной на выживание. Моделирование, при условии тщательного изучения эмпирических натуральных закономерностей, структуры, состояния, пространственно-временных характеристик поведения позволяет составить картину вероятностных перемен в рассматриваемой системе или в «системе систем».

Следует иметь в виду, что в силу большой сложности природных систем и процессов, неизбежной неполноты информации, в процессе математического моделирования возможны определенные неточности и даже ошибки. Непрогнозируемые неожиданности поведения природных систем носят название их *контринтуитивности*.

### **3.6. Принципы моделирования физиологических процессов у растений**

В ходе изучения биологических объектов на различных структурных уровнях их организации часто возникает необходимость выделить конкретную систему, определяющую процесс изучаемого явления из всего многообразия структур и процессов живого организма или его части. Для этого, безусловно, необходимы определенные критерии отделения системы от среды, которой по отношению к выделенной системе являются не только физические, химические и биологические факторы окружающего организм пространства, но и также структуры и процессы в самом изучаемом организме, которые не входят в изучаемую систему.

Действительно, включив в систему элементы, которые ей не принадлежат, можно получить искаженное представление о ее свойствах. Особенно важен критерий отделения системы от среды в исследованиях по физиологии растений, где сложность явлений не всегда позволяет четко определить необходимость включения того или иного процесса в исследуемую систему.

В этой связи используют два основных математических подхода:

1) – *принцип синергий*, когда очень сложный физиологический процесс (например, фотосинтез) разделяется на определенные функционально и последовательно связанные согласованные между собой блоки (например, транспорт диоксида углерода к местам карбоксилирования, обеспечение процесса восстановления энергией и восстановительной силой, учет соотношения активностей ключевых ферментов темновой фиксации диоксида углерода и т.д.). Названный принцип является одним из основополагающих и объективных критериев выделения структур или процессов в определенную систему;

2) - *использование корреляционного анализа, исследование регрессий и применение метода корреляционных плеяд.*

В качестве частного случая при отделении системы от среды может быть использован масштаб времени.

Физиология растений рассматривает системы, отражающие различные уровни организации живого (от субклеточного до фитоценотического, а иногда и биосферного). Специфичным при этом является то, что физиологические системы по своему существу отражают динамические процессы и взаимосвязи различных сторон жизнедеятельности растения. Как это отмечалось ранее применительно к биологическим системам в целом, поведение таких систем описывается дифференциальными уравнениями второй, третьей и даже четвертой степени.

Например, наиболее перспективным методом для прогнозирования и оперативного управления формированием урожая с момента посева до

уборки является *имитационное моделирование* продукционного процесса, позволяющее на качественно новом уровне подойти к учету влияния почвенно-климатических условий и обоснованию комплекса агротехнических мероприятий. Так, к настоящему времени разработаны комплексные модели формирования урожая пшеницы, кукурузы, сои, сахарной свеклы и др. Созданы также модели отдельных процессов и взаимодействий между ними: морфогенетического развития растений или отдельных их органов, газообмена, различные модели транслокаций (флоэмный транспорт, транспорт воды и элементов минерального питания в системе корень – побег, транспорт воды в системе почва – растение). Существуют модели утилизации ассимилятов в растении, модели адаптации растений к неблагоприятному воздействию факторов среды и т.д.

В силу сложности протекающих в агроэкосистемах процессов для имитационных моделей характерна блочная система построения. Общая структура этих моделей включает описание процессов фотосинтеза, метаболизма, роста и развития растений, радиационного режимов посева, водного и теплового режимов почвы и агрофитоценоза, минерального питания растений, экологических взаимодействий в агроэкосистемах, влияние на них неконтролируемых (погодных) и контролируемых (агротехнических) внешних воздействий. В связи с недостаточной изученностью ряда процессов формирования урожая и невозможностью их достаточно точного количественного описания во многих современных моделях динамичность этих процессов выражается за отдельные более однородные периоды вегетации с помощью статистических функций.

Динамический характер моделей формирования урожая позволяет в процессе моделирования рассчитывать все характеристики и параметры системы почва – растение – приземный воздух в течение онтогенеза растений. В ходе этих расчетов могут быть получены данные о нарастании биомассы отдельных растений и посева в целом, поглощении и трансформации минеральных элементов, поглотительно-выделительной



деятельности корней и т.д. Модели продукционного процесса как правило имеют балансовый характер. Это означает, что производится расчет всех «приходно-расходных» составляющих баланса.

Первая попытка связать фотосинтез, дыхание и урожай с помощью математической формулы была предпринята отечественным физиологом Л.Ивановым еще в сороковых годах XX столетия. Она выглядела следующим образом:

$$M + m = f \cdot PT - a \cdot P_1 T_1, \text{ где}$$

$M$  – конечный урожай (сухая масса), накопленный к моменту уборки;  
 $m$  – масса сухого вещества, синтезированная растением, но не вошедшая в конечный урожай (опавшие цветки, завязи, листья и незрелые плоды). В величину  $m$  входят и водорастворимые вещества (аминокислоты, сахара, органические кислоты), вымываемые из растений во время дождя;

$f$  – скорость фотосинтеза;

$P$  – ассимиляционная поверхность (чаще всего площадь листьев);

$T$  – продолжительность жизни ассимиляционного аппарата;

$a$  – скорость дыхания;

$P_1$  – масса всех дышащих органов растения;

$T_1$  – продолжительность жизни органов.

Из данной формулы следовало, что наиболее важным для урожая является формирование оптимальной листовой поверхности в посевах. В связи с этим большое значение имеют площадь и продолжительность жизни листьев. Поскольку фотосинтез идет только в клетках, содержащих хлоропласты, а дышат все живые органы растения, то время, в течение которого идет фотосинтез ( $T$ ), всегда меньше времени дыхания ( $T_1$ ). Следовательно, чтобы происходило накопление органического вещества, интенсивность фотосинтеза должна быть примерно в 10 раз больше интенсивности дыхания. Для формирования урожая важное значение имеет также распределение ассимилятов между органами растений в процессе их роста.

Процесс моделирования должен сопровождаться сопоставлением модельных экспериментов с лабораторными и полевыми опытами. Это позволит совершенствовать модели, а также разрабатывать теоретические основы и практические методы программирования урожая и получения новых сортов с заданными параметрами.

Подставляя в модель различные значения коэффициентов, которые зафиксированы в опытах и реально возможны, методом динамического программирования можно при помощи ЭВМ определить оптимальный вариант соотношения основных признаков создаваемого сорта интенсивного типа, надземная масса которого нарастает с максимально возможной в данных экологических условиях скоростью.

Такая модель поможет, например, в селекционной работе подобрать компоненты для скрещивания и методы отбора. Модель может позволить также в отыскании наилучших вариантов, при которых обеспечивается наиболее оптимальное соотношение скоростей фотосинтеза и дыхания, размеров и структуры ассимиляционного аппарата, затрат ассимилятов на рост надземной массы, корней и корневые выделения.

Однако следует иметь в виду, что даже самые сложные динамические модели еще не в состоянии описать все существующие взаимосвязи, отразить все многообразие поведения сложных агробиологических систем в различных ситуациях. Это объясняется, с одной стороны, недостаточной изученностью физиологических процессов, с другой – сложностью ответных реакций в системе растение – среда. Поэтому описание агроэкосистем при построении моделей всегда приближенно, и степень этого приближения зависит от целенаправленности модели.

### **Вопросы и задания для самоконтроля:**

1. Что означает свойство эквививальности биологических систем?

2. Дать определение биологической системы.
3. Что означает понятие метастабильной молекулы в биологии?
4. Что следует понимать под эмерджентностью в структуре биологических систем?
5. Назвать три закона организации жизни на Земле.
6. Назвать специфические признаки биологических систем.
7. Как выглядит классификация живых организмов исходя из источников энергии и углерода?
8. В чём заключается специфика реакционно-диффузионных уравнений при описании динамических открытых систем в биологии?
9. Как реализуется принцип обратной связи в биологических системах?
10. Особенности моделирования поведения биологических систем заключается в .....

#### **4. ИЕРАРХИЯ СТРУКТУР ЖИВОЙ И НЕЖИВОЙ ПРИРОДЫ**

Вопросами изучения взаимоотношений организмов и их сообществ с окружающей средой занимаются многие биологические науки: экология растений, физиология, география растений, экологическая биохимия, аутоэкология, популяционная экология, синэкология, эволюционная экология и др.

Единый природный или природно-антропогенный комплекс, образованный живыми организмами и средой их обитания, и в котором осуществляется обмен веществом, энергией и информацией, получил название экосистемы. *Экосистема* – это совокупность живых организмов в неорганической среде их обитания, занимающих определенное пространство и способных к саморегуляции.

Из этого следует, что экосистемой не является любая часть жизни, взаимодействующая с окружающей средой, ибо отсутствие саморегуляции накладывает запрет на возможность существования таких систем.

## 4.1. Биосфера

Самым сложным экосистемным образованием («системой систем») является биосфера (Рис. 1-5), которая характеризуется как область существования и функционирования ранее существовавших и ныне живущих организмов от простейших до человека. Она охватывает нижнюю часть атмосферы, всю гидросферу и верхние слои литосферы. Понятие биосферы включает в себя как живые организмы («живое вещество» по В.Вернадскому), так и среду их обитания.

Естественные биологические виды биосферы образуют внутренне жестко взаимосвязанные сообщества. Взаимодействие видов между собой и окружающей их средой осуществляется так, что сообщество и окружающая его среда остаются пригодными для существования всех видов, входящих в это сообщество. В среднем, в отсутствие внешних возмущений окружающая сообщество среда остается относительно неизменной, и взаимодействие видов сообщества с окружающей средой осуществляется на базе полностью замкнутых круговоротов веществ.

С другой стороны, биосфера – сложная динамическая система, осуществляющая улавливание, накопление и перенос энергии путем обмена веществ между живыми организмами и окружающей их абиотической средой. При этом также поддерживается динамическое равновесие между всеми составляющими.

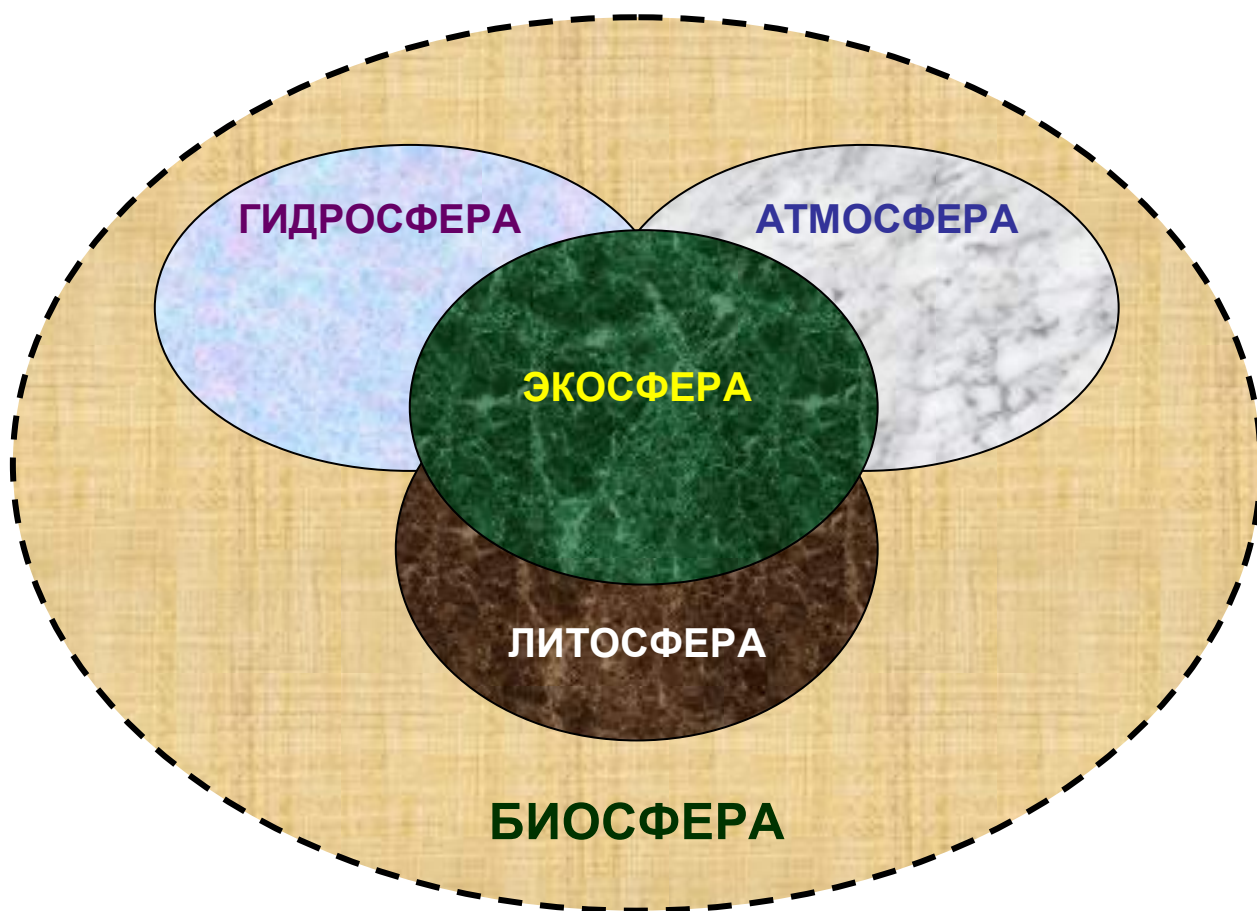


Рис. 1-5  
Структурные части биосферы

Процессы саморегуляции биосферы нашли свое отражение в ряде законов и принципов, установленных экологами и геохимиками. К числу важнейших из них относятся биогеохимические принципы В.Вернадского:

*Первый принцип* – биогенная миграция атомов химических элементов в биосфере всегда стремится к максимальному своему проявлению.

*Второй принцип* - эволюция видов в ходе геологического времени, приводящая к созданию устойчивых в биосфере форм жизни, идёт в направлении, усиливающем биогенную миграцию атомов биосферы.

*Третий принцип* - «живое вещество» находится в непрерывном химическом обмене с космической средой, его

окружающей, создается и поддерживается на нашей планете космической энергией Солнца.

В соответствии с законом преломления космических воздействий, космические факторы, оказывая воздействие на биосферу и особенно ее структурные части, подвергаются изменению со стороны экосферы планеты и потому по силе и времени проявления могут быть ослаблены и сдвинуты или могут даже полностью потерять свой эффект (Рис. 1-6).

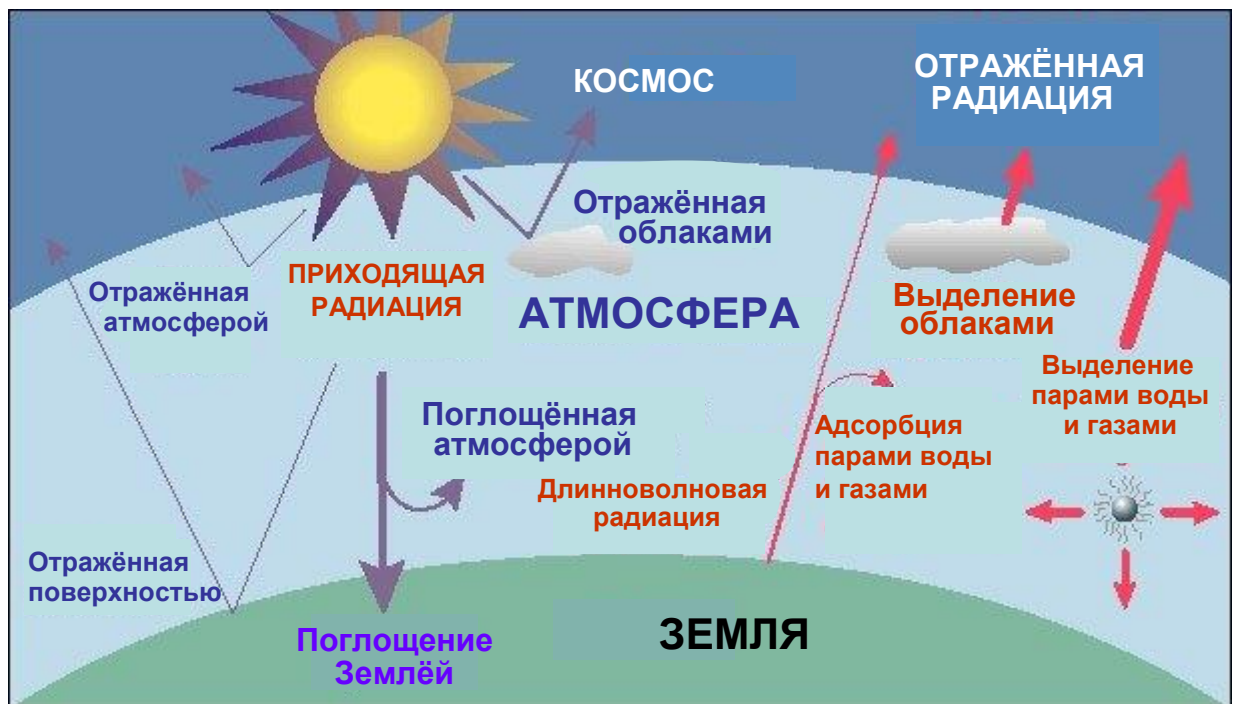


Рис. 1-6  
Факторы космического воздействия на Землю

Биосфера – единственная область земной поверхности, занятая жизнью. В ней находятся все организмы, резкой непроходимой гранью отделенные от окружающей их «косной» (термин В.Вернадского) материи. Поэтому целый ряд законов и правил в современном учении о биосфере относится к живым организмам ее населяющим.

*Правило незамкнутости биотических круговоротов:* степень замкнутости глобальных биохимических круговоротов довольно высока (для различных элементов и веществ она неодинакова), но она не абсолютна.

*Правило константности числа видов в ходе стационарной эволюции биосферы:* число нарождающихся видов в среднем равно числу вымерших, и общее видовое разнообразие в биосфере есть константа.

*Закон константности количества «живого вещества» В.Вернадского:* количество «живого вещества» биосферы (для данного геологического периода) есть константа. Значит, для «живого вещества» планеты неизбежна количественная стабильность. Она характерна и для числа видов.

*Закон сохранения структуры биосферы (информационной и соматической) или первый закон экодинамики Ю.Голдсмита:* в живой природе наблюдается постоянное сохранение информационной и соматической структуры, хотя она и несколько меняется с ходом эволюции.

*Закон стремления к климаксу – второй закон экодинамики Ю. Голдсмита:* для сохранения структуры биосферы живое стремится к достижению состояния зрелости или экологического равновесия. Биосфера – высший уровень иерархии экосистем нашей планеты (Рис. 1-3), и, естественно, ее законы функционирования однозначно справедливы и для ниже расположенных уровней в этой иерархии, хотя имеется и специфика – биосфера более закрытая система, чем ее подразделения.

*Закон экологического мутуализма (принцип экологического порядка) – третий закон экодинамики Ю. Голдсмита:* эволюционно возникшие в биосфере живые элементы различного геологического возраста и первоначального географического происхождения сложно переплетены.

*Закон самоконтроля и саморегуляции живого – четвертый закон экодинамики Ю.Голдсмита:* живые системы и системы под управляющим воздействием живого способны к самоконтролю и саморегулированию в процессе их адаптации к изменениям в окружающей среде.

*Закон неизменности биосферы:* сокращение естественной биоты в объеме, превышающем пороговое значение, лишает устойчивости биосферу, которая не может быть восстановлена за счет никаких прогрессивных технологий.

## 4.2. Экосистема

Живые организмы и их неживое окружение неразделимо связаны друг с другом, находятся в постоянном взаимодействии. Любая единица (биосистема), включающая все совместно функционирующие организмы (биотическое сообщество) на данном участке и взаимодействующая с физической средой таким образом, что поток энергии создает четко определенные структуры (Рис.1-7) и круговорот веществ между живой и неживой частями, представляет собой *экологическую систему*.



Рис. 1-7  
Взаимодействие составных частей экосистемы



Если экологическую систему рассматривать как сложное структурное образование, то она представляет собой совокупность специфического физико-химического окружения (*биотопа*) с сообществом живых организмов (*биоценоза*).

$$\text{Экосистема} = \text{Биотоп} + \text{Биоценоз}$$

Современное определение экосистемы звучит следующим образом: *экосистема – это совокупность живых организмов в неорганической среде их обитания, занимающих определенное пространство и способных к саморегуляции.*

Абиотические компоненты экосистемы представлены минералами и горными породами, растительным опадом, остатками микроорганизмов и животных. Биотическая часть экосистемы состоит из первичных продуцентов – *автотрофов*, *консументов* (травоядных, плотоядных) и *редуцентов* (деструкторов), которые разлагают растительные и животные остатки до уровня исходных неорганических веществ, выполняя одновременно роль вторичных продуцентов (Рис. 1-8). Связывает неживую и живую природу – почва, которая осуществляет важнейшие многочисленные экологические функции.

Выделяют *микроэкосистемы*, например ствол гниющего дерева; *мезоэкосистемы* – лес, пруд, лужайка леса; *макроэкосистемы* – океан, континент, большой остров в океане. Глобальная экосистема одна – биосфера. Все экосистемы различаются по пространственно-временным параметрам, потоками энергии, *трофическими цепями*, биогеохимическими круговоротами элементов и веществ, развитием, эволюцией и управлением.

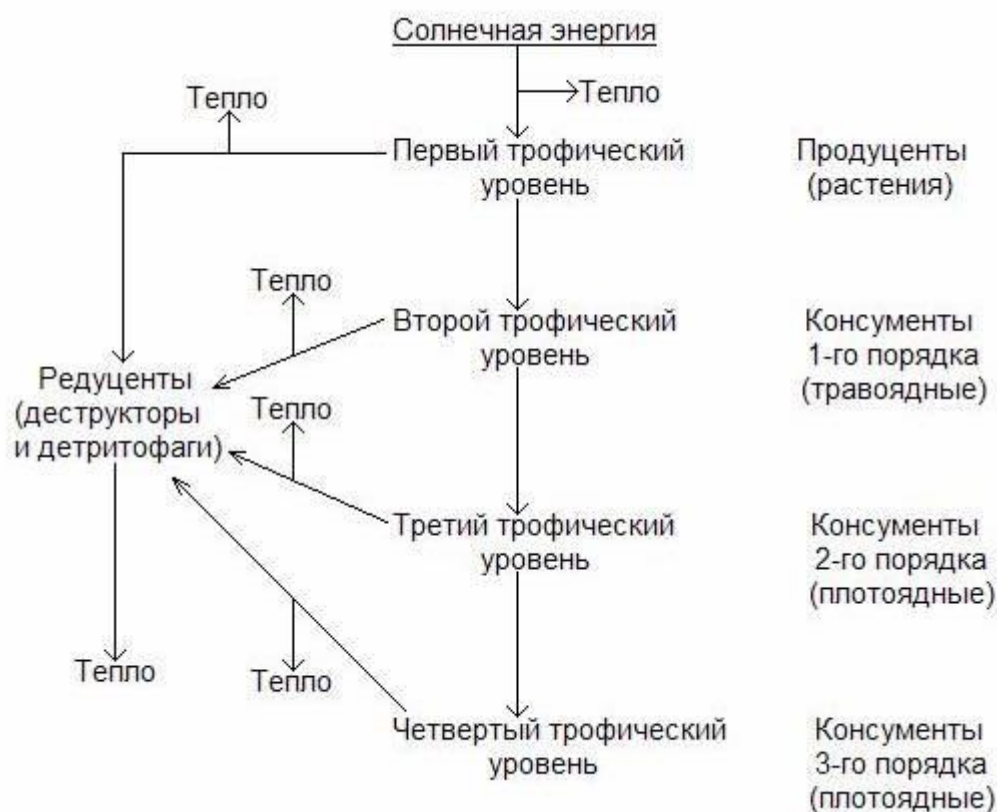


Рис. 1-8  
Биотические компоненты экосистемы

Крупные наземные экосистемы называют *биомами*. Макроэкосистемы имеют определенное географическое распределение. То есть такие экосистемы не разбросаны в беспорядке, а сгруппированы в достаточно регулярных зонах как по вертикали (по высоте), так и по горизонтали (по широте). Это подтверждается *периодическим законом географической зональности Григорьева – Будыко*: функционирование и продуктивность экосистем подчиняются объективным законам, правилам и принципам, открытым учеными. Основные из них приведены ниже.

*Закон оптимальности*: с наибольшей эффективностью любая система функционирует в некоторых характерных для нее пространственно-временных пределах (или: никакая система не может сужаться или расширяться до бесконечности). Размер системы должен соответствовать выполняемым ею функциям. Обычно такой размер называют *характерным размером системы*.

*Закон (принцип) формирования экосистемы* (функционально-пространственной экологической целостности; связи биотоп – биоценоз): длительное существование организмов возможно лишь в рамках экологических систем, где их компоненты и элементы дополняют друг друга и, соответственно, приспособлены друг к другу. Это обеспечивает воспроизводство среды обитаний каждого вида и относительно неизменное существование всех экологических компонентов. Принцип формирования экосистемы есть суммарное отражение принципа экологической комплементарности (дополнительности) и принципа экологической конгруэнтности (соответствия).

*Закон однонаправленности потока энергии*: энергия, получаемая сообществом (экосистемой) и усваиваемая продуцентами, рассеивается или вместе с их биомассой передается консументам первого, второго, третьего и т.д. порядков, а затем редуцентам с падением потока на каждом трофическом уровне в результате процессов, сопровождающих дыхание (Рис. 1-8). Поскольку в обратный поток (от редуцентов к продуцентам) поступает ничтожное количество изначально вовлеченной энергии, говорить о «круговороте энергии» нельзя. Существует лишь круговорот веществ, поддерживаемый потоком энергии. Однонаправленность потока энергии формирует в экосистемах относительно замкнутый круговорот веществ. Закономерности распространения информации также связаны с потоком энергии и перемещением вещества, но они пока еще мало изучены. Видимо здесь большую роль играют горизонтальные связи между экосистемами, хотя информационные сети значительно гуще и лучше налажены в пределах образований каждого уровня их иерархии.

Для обсуждения законов внутреннего развития систем важна формулировка правила системно-динамической комплементарности, или *закона баланса консервативности и изменчивости*: любая саморазвивающаяся система состоит из двух рядов структур(подсистем), один из которых сохраняет и закрепляет ее строение и функциональные

особенности, а другой способствует видоизменению и даже саморазрушению системы с образованием новой функционально-морфологической специфики как правило соответствующей обновляющейся среде существования системы. Чем жестче организована система, тем сильнее в ней механизмы консервации, прямолинейней и непосредственней их действие. При этом большее значение имеют внешние для системы, а не внутренние для нее факторы развития.

*Правило (принцип) экологического дублирования:* исчезающий или уничтожаемый вид живого в рамках одного уровня экологической пирамиды заменяет другой функционально-ценотический, аналогичный по схеме: мелкий сменяет крупного, эволюционно ниже организованный более высокоорганизованного, более генетически лабильный и мутабельный менее генетически изменчивого.

*Правило экосистемной надежности:* надежность экосистемы зависит от ее энергетической эффективности в данных условиях среды и возможностей структурно-функциональной перестройки в ответ на изменение внешних воздействий (материала для дублирования, межвидового и внутривидового поддержания продукционной «рентабельности» и т.п.).

*Принцип продукционной оптимизации Г. Реммерта:* отношение между первичной и вторичной продукцией (между продуцентами и консументами) соответствует принципу оптимизации – «рентабельности» биопродукции. Как правило растения и другие продуценты дают биомассу достаточную, но не излишнюю для потребления всем биотическим сообществом (с эволюционно определенным запасом, который обеспечивает надежность системы и обычно в 100 раз превышает потребление в экосистемах суши). При относительном «перепроизводстве» органического вещества экосистема становится «нерентабельной», возникают предпосылки для массового размножения отдельных видов. После периода автоколебаний отношение «популяция/потребление» уравнивается, экосистема стабилизируется, балансируются отношения между трофическими уровнями.

А. Тинеман сформулировал ряд биоценотических принципов, которые нашли широкое применение в анализе поведения экосистем.

*Принцип (правило) разнообразия условий биотопа:* чем разнообразнее условия жизни в рамках биотопа, тем больше число видов в заселяющем его биоценозе.

*Принцип отклонения условий существования от нормы:* чем отклонения условий существования от оптимума в пределах биотопа, тем беднее видами становится заселяющий его биоценоз и тем относительно больше особей имеет каждый присутствующий вид. Число особей внутри вида и число видов в ценозе обратно пропорциональны.

*Принцип эколого-географического максимума (стабильности числа) видов:* число видов в составе географических зон и их экосистем относительно постоянно и регулируется вещественно энергетическими процессами. Это число всегда естественно стремится к необходимому и достаточному максимуму.

*Правило обязательного заполнения экологических ниш:* пустующая экологическая ниша всегда и обязательно бывает естественно заполнена.

*Правило географического оптимума:* условия обитания вида наиболее оптимальны для него в центре ареала.

К антропогенным факторам, оказывающим воздействие на экосистемы и их составляющие – *биогеоценозы* и *биопедоценозы*, относят сельское хозяйство, освоение земель, вырубку лесов, горнодобывающую и перерабатывающую промышленность, производство энергии, транспорт, строительство и др. В результате различных антропогенных воздействий в этих природных системах происходят изменения элементов, пищевых цепей, круговорота веществ и потоков энергии. При аграрных антропогенных воздействиях экосистема трансформируется в агроэкосистему, биогеоценоз – в агробиогеоценоз, биопедоценоз – в агропедоценоз, т.е. в эколого-экономические системы соответствующего уровня.

### 4.3. Агроэкосистема

*Агроэкосистемы* – это измененные человеком природные системы (биогеоценозы поля, луга, лесного массива, болота и т.д.), которые со временем стали значительными элементарными структурными единицами биосферы. В основе всех агроэкосистем лежат искусственно созданные как правило обедненные и измененные видами животных организмов биотические сообщества. Основным сходством между природными экосистемами и агроэкосистемами является то, что основным источником энергии для их существования (как открытых диссипативных систем) является энергия Солнца.

Американский эколог Ю. Одум, тем не менее, называет четыре основных отличия между названными системами:

- 1) в агроэкосистемах источником дополнительной энергии, повышающей продуктивность, служит в значительной мере преобразованная энергия топлива, электроэнергия от водных ресурсов, атомная энергия, а также труд человека;
- 2) ради получения высоких урожаев продовольственных культур или создания других продуктов человек существенно сузил биоразнообразие агроэкосистем, и в целом ряде случаев изменил их местоположение среди других природных экосистем;
- 3) преобладающие в агроэкосистеме растения и животные подвергаются искусственному, а не естественному отбору;
- 4) все управление агроэкосистемой в отличие от саморегулирующихся природных экосистем ведется извне и подчинено внешним целям.

На самом деле этих различий значительно больше (Табл. 1-2).

Таблица 1-2

Свойства естественных и агроэкосистем  
(по Р.Вудмэнси, 1987)

| Свойства  | Естественные экосистемы | Агро – экосистемы |
|---|-------------------------|-------------------|
| <i>Абиотические:</i>                                |                         |                   |
| Скорость инфильтрации                               | высокая                 | низкая            |
| Величина стока                                      | низкая                  | высокая           |
| Эрозия  | низкая                  | высокая           |
| Растительный покров                                 | значительный            | малый             |
| Опад и другие остатки                               | много                   | мало              |
| Потери почвенной влаги на испарение                 | высокие                 | низкие            |
| Почвенные коллоиды                                  | много                   | мало              |
| Температура почвы                                   | ниже                    | выше              |
| <i>Биотические:</i>                                 |                         |                   |
| Внутренний круговорот, осуществляемый растениями    | выше                    | ниже              |
| Синхронизация активности растений и микроорганизмов | высокая                 | низкая            |
| Разнообразие биологической активности во времени    | высокое                 | низкое            |
| Соотношение активности растений и микроорганизмов   | больше 1                | меньше 1          |
| Разнообразие растительных популяций                 | высокое                 | низкое            |
| Генетическое разнообразие                           | высокое                 | низкое            |
| Потенциал воспроизводства                           | высокий                 | низкий            |

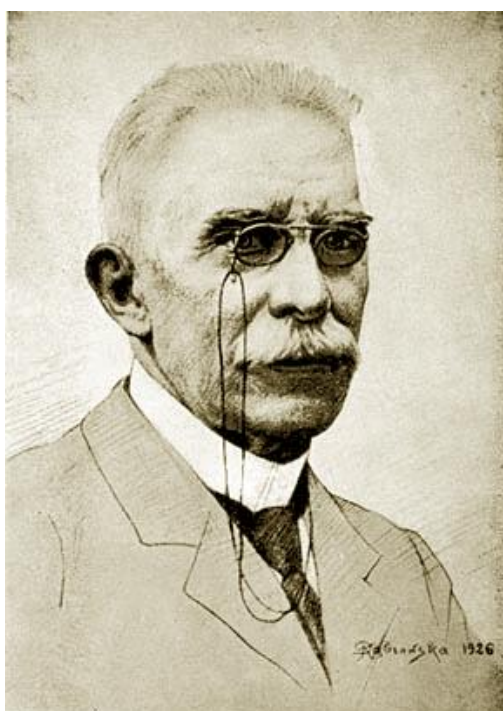
В процессе длительной эволюции естественные системы приобрели способность к саморегуляции и самовосстановлению. При их трансформации в агроэкосистемы вещественно-энергетические и информационные связи, в том числе и в агроландшафте, значительно изменяются. Если такие изменения выходят за рамки допустимых пределов, то экосистемы и ландшафты теряют способность к самовоспроизводству основных компонентов и в итоге быстро деградируют. Природные системы обладают рядом свойств, определяющих их отношение к внешним воздействиям.

Одними из них и очень важными для эффективного функционирования агрогенных аналогов являются изменчивость и устойчивость.

*Изменчивость* – это способность экосистемы переходить из одного состояния в другое под влиянием внешних сил и факторов саморазвития.

*Устойчивость* – способность к самосохранению и саморегулированию в пределах, не превышающих определенных критических величин (допустимых пределов изменений). Эта научная категория имеет основополагающее значение для оценки систем земледелия и практических мер по управлению агроэкосистемой.

Все системы, с которыми приходилось иметь агроэкологи, негэнтропийны, упорядочены таким образом, что как бы «откачивают из сообщества неупорядоченность». Это происходит до тех пор и постольку, поскольку действует *принцип Ле Шателье – Брауна*: при внешнем воздействии, выводящем систему из состояния устойчивого равновесия, это равновесие смещается в том направлении, при котором эффект внешнего воздействия ослабляется. Поскольку в биосфере механизм осуществления принципа Ле Шателье – Брауна основывается на функционировании систем живого, оно, это функционирование, как постулировал В. Вернадский, служит основным регулятором общеземных процессов.





Действие принципа Ле Шателье – Брауна в рамках биосферы в наши дни глубоко нарушено. Если в конце прошлого века еще происходило увеличение биологической продуктивности и биомассы в ответ на возрастание концентрации углекислого газа в атмосфере (Рис. 1-9), то с начала нашего века это явление не обнаруживается.

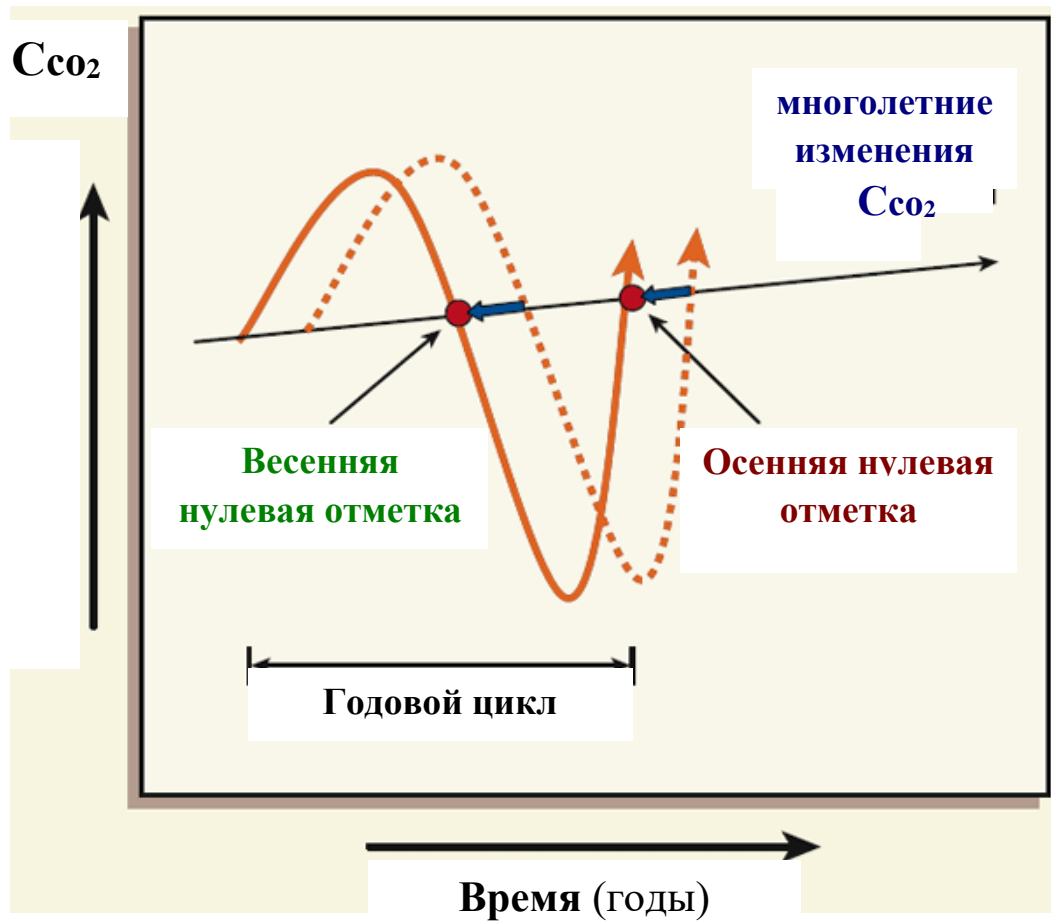


Рис. 1-9

Иллюстрация принципа Ле Шателье на примере изменения концентрации  $CO_2$  в атмосфере (объяснение в тексте)

Сезонные колебания содержания  $CO_2$  в атмосфере, наложенные на линию многолетней динамики его содержания показывают (Рис. 1-9), что за последнее десятилетие кривая годового цикла сместилась влево: фотосинтез начинает преобладать над дыханием всё раньше и раньше (сдвиг даты

весенней нулевой отметки). Однако и дата, соответствующая осенней нулевой отметке, также сместилась на более ранние сроки. Это связано с тем, что в теплые дни осени дыхание возрастает особенно интенсивно и это сводит на нет результаты активного фотосинтеза весной.

Тесно связан с другими энергетическими постулатами *закон максимизации энергии и информации*: наилучшими шансами на самосохранение обладает система, в наибольшей степени способствующая поступлению, выработке и эффективному использованию энергии и информации. Максимальное поступление вещества как такового не гарантирует системе успеха в конкурентной группе других аналогичных систем.

Абсолютно изолированные системы вне связи с окружающей их средой длительное время существовать не могут в силу действия второго начала термодинамики (закона возрастания энтропии). Самые общие закономерности взаимосвязи «система – среда» обобщены в философски расширенной формулировке *принципа дополнительности Н. Бора*: две взаимосвязанные, но различные материальные системы дополняют друг друга в своем единстве и противоположности. Такой «общий принцип дополнительности» очень существенен для функционирования агроэкологических систем.

Без относительного (динамического) равновесия в рамках «общего принципа дополнительности» взаимодействие будет кратковременным: система разрушится. Этого не происходит в силу действия принципа Ле Шателье – Брауна. Следствием данного положения служит *принцип торможения развития*: в период наибольших потенциальных темпов развития системы возникают максимальные тормозящие эффекты. В зависимости от силы процесса они могут быть заметны или скрыты ходом этого процесса.

Вещество и энергия для развития и функционирования системы могут поступать лишь из окружающей эту систему среды, и только за счет этой среды может существовать и прогрессировать любая система. Этот

очевидный факт отражает закон *развития системы за счет окружающей ее среды*: любая система может развиваться только за счет использования материально- энергетических и информационных возможностей окружающей ее среды; абсолютно изолированное саморазвитие невозможно.

Частным, но важным случаем правила затухания процессов и одновременно следствием закона оптимальности, перекликающегося в данном случае со вторым началом термодинамики, служит выведенный Г. Хильми закон *растворения системы в чуждой среде* или закон *обеднения разнородного «живого вещества» (биоты) в островных его сгущениях (принцип организационной деградации)*: «индивидуальная система, работающая в среде с уровнем организации более низким, чем уровень самой системы, обречена: постепенно теряя структуру, система через некоторое время растворится в окружающей среде». Это общесистемный закон. Он тесно связан с законом оптимальности и в значительной мере отражает термодинамику малой системы, находящейся в чуждой среде. Сохранить островную систему (агроэкосистему) изолированно на малых территориях при любых условиях в длительном интервале времени представляется весьма затруднительным.

Сдвигая динамическое равновесие (квазистационарное состояние) природных систем с помощью значительных вложений энергии (например, путем осушения, распашки и других агротехнических приемов), человек нарушает соотношение экологических компонентов, добиваясь увеличения полезной продукции (урожая) или состояния среды, благоприятного для своей деятельности и жизни. Если эти сдвиги «гаснут» в иерархии природных систем (от элементарных до биосферы и экосферы планеты в целом) и не вызывают нарушений принципов термодинамики, положение благоприятно. Однако излишнее вложение энергии и возникающий в результате вещественно-энергетический разлад ведут к снижению природно-ресурсного потенциала вплоть до опустынивания территории.

В этой связи уместно привести закон снижения энергетической эффективности природопользования: чем сильнее система выводится из состояния экологического равновесия, тем больше требуется затрат на ее восстановление. Следовательно, с течением времени по мере возрастания разбалансированности агроэкосистем (снижения плодородия почв, ухудшение их физико-химических свойств и фитосанитарных условий) получение из них одних и тех же объемов продукции требует все больших затрат энергии. Это означает, что жесткое вмешательство в природные экосистемы (распашка земель, рубка леса на больших площадях, осушение болот, нарушение естественного влагооборота и химизма вод и др.) (Табл. 1-3) практически всегда сопровождается экологическим и экономическим ущербом, хотя на первых порах и удается получить кратковременный, а по своей сути мнимый положительный эффект.

Таблица 1-3

Основные формы влияния человека на растения и растительный покров  
(А. Воронов, 1973)

| Изменение ареалов растений                | Непосредственное воздействие человека на растительный покров | Создание новых местообитаний, не свойственных ненарушенной природе |
|---|--|--|
| Завоз растений                            | Распашка   | Создание рудеральных местообитаний                                 |
| Сокращение ареалов и уничтожение растений | Осушение   | Создание отвалов и других промышленных выбросов                    |
| Интродукция растений                      | Вырубка лесов  |  |
| Борьба с животными-вредителями            | Орошение и обводнение  | Создание культурных фитоценозов                                    |
|   | Выжигание  |  |
|   | Выпас животных   | Создание селитебных территорий                                     |
|   | Выкашивание  |  |
|   | Действие дымов и других вредных                              |  |

С увеличением числа агроэкосистем или увеличением площади каждой из них среди природных экосистем, могут возникнуть ситуации, которые описываются с помощью *принципов видовой обеднения*:

1) *консорционная целостность* («никто не гибнет в одиночку») – с исчезновением из экосистемы вида, образующего консорциум, исчезают и многие консорбенты, не входящие в другие консорциумы той же или другой территориально и функционально близкой экосистемы;

2) *биологическое замещение* («принцип незваного гостя») – вновь внедрившийся в экосистему вид всегда, вырабатывая свою экологическую нишу, сужает возможности менее конкурентоспособных видов и тем ведет их к исчезновению или лишь слегка видоизменяет экологические ниши функционально

близких видов, создавая предпосылки для сокращения их численности или, наоборот, массового размножения. При этом меняется все сообщество, включая даже как будто не связанные с внедрившимся видом формы. Последнее происходит в силу смещения общего экологического равновесия. *Принцип биологического замещения* особенно важен для агроэкосистем при неосмотрительном введении в севообороты так называемых «новых культур» (типа борщевика Сосновского) или при интродукции неизученных биологами видов растений;

3) *смена трофических цепей* («экосистема не терпит пустоты») – исчезнувшая трофическая цепь видов сменяется цепью эколого-энергетических аналогов, что позволяет экосистеме усваивать и перерабатывать поступающую извне энергию;

4) *неопределенность хозяйственного значения смены видов* («старый друг лучше новых двух»): при замене трофических цепей вновь

проникающие в экосистему виды могут быть как желательными, так и нежелательными в хозяйственном и медицинском отношении.

В процессе эксплуатации агроэкосистем существенную роль призван играть *принцип обманчивого благополучия*: результаты вмешательства человека в природные процессы и системы могут существенно различаться на начальном и последующем этапах. Первые успехи сменяются неудачами. Реальные результаты обычно проявляются лишь после периода прохождения цепных реакций. Продолжительность их периодов зависит от степени динамичности факторов среды, продолжительности жизни видов и создаваемых сообществ, а также от других факторов.

Очень важным обстоятельством для современной агробиологической науки являются ситуации, связанные с «одичанием» агроэкосистем (сокращение площадей пахотных земель, зарастание древесно-кустарниковой растительностью лугов и пастбищ, заболачивание определенных участков сельскохозяйственных угодий вследствие нерационального их хозяйственного использования. Развитие последующих состояний будет происходить в соответствии с *законом эволюционно-экологической необратимости*: экосистема, потерявшая часть своих элементов или сменившаяся другой в результате дисбаланса экологических компонентов, не может вернуться к первоначальному состоянию в ходе *сукцессии*, если в процессе изменений произошли эволюционные перемены в экологических элементах (сохранившихся или временно утерянных) или один либо группа видов исчезла навсегда или на системно долгий срок.

*Правило монокультуры Ю. Одума* гласит: эксплуатируемые для нужд человека системы, представленные одним видом, равно как и системы монокультур неустойчивы по своей природе. Пагубность монокультур «учтена» природой. Более того, ею выработана стратегия сохранения гомеостаза на основе поддержания разнообразия и взаимозависимости членов биоценоза. Один из путей реализации такой стратегии отражает *принцип сопряженной эволюции (принцип коэволюции) П.Эрлиха и П.Равена*:

случайное функциональное изменение жертв (например, потребляемого растения) ведет к закономерному изменению свойств хищников (потребителей), что в свою очередь стимулирует разнообразие как первых, так и вторых.

Данный принцип подкрепляется *правилом управляющего значения консументов*: растительноядные организмы, снижая массу видов-доминантов, дают простор для видов с менее выраженными доминантными свойствами.

В заключение этого раздела следует отметить, что человеческое общество развивается до тех пор и постольку, поскольку сохраняет равновесие между своим давлением на среду и восстановлением этой среды, то есть природно-естественным и искусственным. *Согласно закону убывающей отдачи А. Тюрго – Т. Мальтуса*: повышение удельного вложения энергии в агроэкосистему не дает адекватного пропорционального увеличения ее продуктивности (урожайности). Н.Ф. Реймерс (1994) отмечал, что длительные споры вокруг этого закона окончились тем, что он стал азбучной истиной агроэкологии и с этим трудно не согласиться.

#### **4.4. Биогеоценоз. Биоценоз. Биопедоценоз**

Близкими к понятию экосистемы находятся понятия биогеоценоза, биоценоза, биопедоценоза, которые особенно широко используются в отечественной научной литературе по географии, экологии, фитоценологии, физиологии растений.



В. Сукачѳв (1880-1967)

В. Сукачев (1880 – 1967, ботаник, лесовед) определил *биогеоценоз* как совокупность однородных природных элементов на определенном участке поверхности Земли (Рис.1-10).

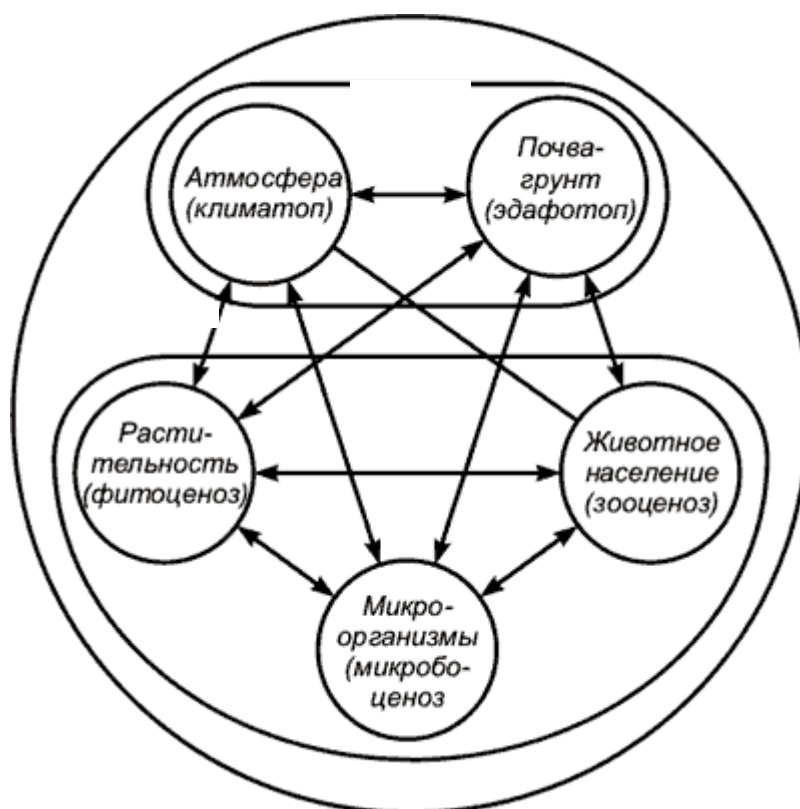
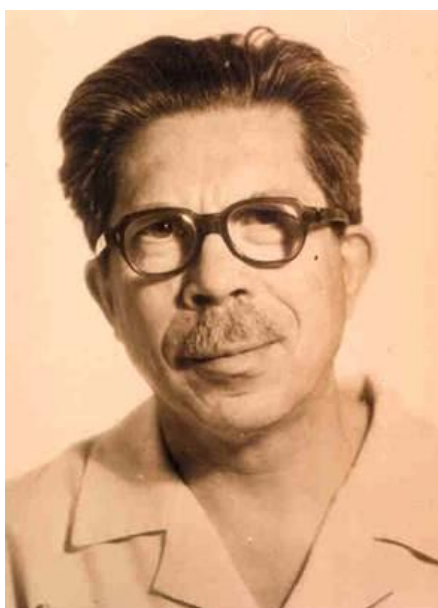


Рис. 1-10



## Схема взаимодействия структурных элементов биогеоценоза (по В.Сукачёву)

По Н.Ф.Реймерсу *биогеоценоз* – эволюционно сложившаяся, относительно пространственно ограниченная, внутренне однородная природная система функционально взаимосвязанных живых организмов и окружающей их абиотической среды, характеризующаяся определенным энергетическим состоянием, типом и скоростью обмена веществом и информацией. Он также отмечал, что понятия «экосистемы» и «биогеоценоза» являются синонимами.



Н. Реймерс (1931-1993)

Тем не менее, существует мнение, что под определение биогеоценоза экосистемы не подпадают, так как им не свойственны некоторые признаки этого определения, например территориальная ограниченность. Экосистема, напротив, может включать несколько биогеоценозов, т.е. понятие «экосистема» шире, чем понятие «биогеоценоз». Любой биогеоценоз является экологической системой, но не всякую экосистему можно считать биогеоценозом, сугубо наземным образованием, имеющим четкие границы.

Таким образом, биогеоценоз является сложной природной системой, формой единства организмов и окружающей их среды, которую они в

определенной степени преобразуют для своих нужд (создают особую биосреду). Организмы биогеоценоза находятся в тесном, хотя и противоречивом единстве, составляя неразделимый комплекс. Все они взаимосвязаны и взаимозависимы. В биогеоценозе существует аналогичная связь между живыми и неживыми компонентами, как и между последними (Рис. 1-11).

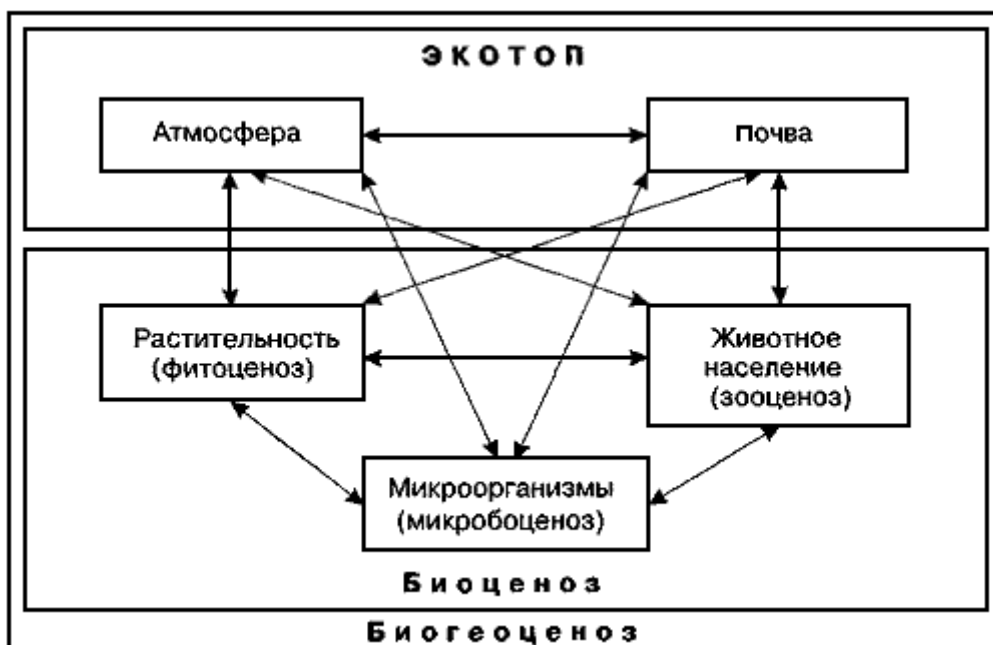


Рис. 1-11

Прямые и обратные связи при взаимодействии элементов биогеоценоза

Функциональной частью экосистем, биогеоценозов и биопедоценозов является биоценоз. *Биоценоз* – это совокупность всех популяций биологических видов, принимающих существенное (постоянное или периодическое) участие в функционировании данной экосистемы.

Говоря о биоценозе, обычно подчеркивают, что его функционирование осуществляется в определенных условиях среды и ограничивается

определенным пространством, которое называют *биотопом*. Совокупность биотопа и биоценоза, как мы отмечали выше, и есть биогеоценоз.

В естественных экосистемах биоценозы составляют практически непрерывный слой организмов, населяющих конкретный участок экосистемы (биоценотический покров – континуум). Биоценоз как живая часть биогеоценоза, тесно и непрерывно связан с соседними функционально аналогичными образованиями. Примером такой связи может являться смешанный разреженный лесной массив.

Вместе с тем, каждый из биоценозов по-своему использует солнечную энергию, формирует почву и т.д., а потому функционально представляет собой индивидуальное образование, отграниченное от других.

В соответствии с *принципом биоценотической прерывности* виды формируют экологически определенные системные совокупности – сообщества и биоценозы, - отличающиеся от соседних, хотя и сравнительно постепенно в них переходящие.

По разнообразию и количеству животных и растений, входящих в тот или иной биоценоз, различают бедные и богатые биоценозы. Эта характеристика зависит в первую очередь от массы и многочисленности продуцентов, которые составляют его пищевую основу в целом, поэтому в неблагоприятных условиях, где мало тепла и влаги, большие колебания температуры и сложные условия для приспособления живых организмов, биоценозы обеднены.

В биоценозе существует строгая организация организмов. Основной организационной единицей является популяция. Биоценоз состоит из различных по численности популяций. Размещение популяций определяет пространственную структуру биоценоза. Важным показателем сохранения жизнеспособности биоценоза в условиях воздействия неблагоприятных

факторов служит его устойчивость. Способность противостоять факторам среды выше у более сложных по структуре биоценозов. В обедненных сообществах значение каждого вида приобретает больший вес в трофических цепях и поэтому даже частичное уменьшение его численности (биомассы) может ощутимо сказываться на биоценозе.

В соответствии с *законом действия факторов А.Тинемана* состав сообщества и биоценоза по видам и численности особей в них определяется тем фактором среды, который оказывается в *пессимуме* (наиболее неблагоприятен) для данного сообщества. *Правило приспособления (специализации) к экстремальным условиям Р.Крогеруса* гласит: в биотопах с экстремальными условиями складываются биоценозы из строго специализированных (стенотопных) видов с относительно большим числом особей.

В биоценозах место вида, определяемое его специализацией, положением в пространстве, пищевой цепи и относительно условий существования носит название *экологической ниши*. Даже при частичном выпадении отдельных видов из биоценоза их экологическую нишу занимают другие виды, и этим обеспечивается большая устойчивость биоценоза.

Число экологических ниш возрастает при пространственном переходе одного биоценоза в другой, поскольку это случается на границах биотопов, обладающих свойствами стыкующихся ценозов, нередко дающих не простую сумму, а новое системное качество. В таких маргинальных полосах возникают сгущения видов и особей, так называемый *краевой эффект*, или *эффект опушки*. *Правило экотона или краевого эффекта* состоит в том, что на стыках биоценозов увеличивается число видов и особей в них. На таких же контактах сообществ подобное увеличение, как правило, не наблюдается, что еще раз подчеркивает разницу между этими понятиями.

С течением времени происходят изменения, вызванные стихийными бедствиями или другими факторами, которые снижают устойчивость биоценоза. Вновь устойчивое положение достигается за счет возможного

изменения структуры, перестройки трофических цепей. Процесс перестройки направлен на обеспечение оптимума условий для составляющих биоценозов. Такие изменения в биоценозе носят название *сукцессий*. Они могут представлять собой последовательную смену биоценозов (или отдельных его составляющих), и, наконец, достигают относительно устойчивого сообщества, которое может существовать в течение длительного времени.

В процессе изучения биоценозов был выявлен ряд закономерностей, принципов и положений. В научной литературе широко известна серия *биоценологических постулатов, сформулированных В.Тюшилером*:

постулат первый – биоценологическая система возникает из сочетания готовых частей, а не в результате дифференциации внутренних зачатков;

постулат второй – утверждает заменяемость частей и необязательную связь этих частей со всей системой, но лишь с общей основой их и ее существования – с биотопом;

постулат третий – биоценоз как система поддерживается взаимной компенсацией сил благодаря антагонизму, а не координации составляющих его частей;

постулат четвертый – существует лишь количественная, а не качественная способность к регуляции выпадающих компонентов биоценоза;

постулат пятый – ограничения функционирования системы обусловлены внешними условиями, а не внутренними предпосылками.

Широко известен также ряд выведенных правил:

1) *правило автоматического поддержания глобальной среды*

*обитания*: «живое вещество» в ходе саморегуляции и взаимодействия с абиотическими факторами автодинамически поддерживает среду жизни, пригодную для ее развития;

2) *правило взаимоприспособленности организмов в биоценозе Мебиуса*

– *Морозова*: виды в биоценозе приспособлены друг к другу

настолько, что их сообщество составляет внутренне противоречивое, но единое и взаимно увязанное системное целое;

3) *правило относительной внутренней непротиворечивости:*

в естественных экосистемах (и, прежде всего в их биотических компонентах, составляющих биоценозы) деятельность входящих в них видов направлена на поддержание этих систем как среды собственного обитания,

и принципов:

- 1) функционально дополняя друг друга, живые составляющие экосистемы вырабатывают для этого соответствующие приспособления, скоординированные с условиями абиотической среды, в значительной мере преобразуемой теми же организмами (например, биоклимат). То есть наблюдается двойной ряд соответствия – между организмами и ими и средой их обитания – внешней и создаваемой ценозом (*принцип экологического соответствия*);
- 2) *принцип экологического высвобождения:* при удалении из данного сообщества (биоценоза) части популяции одного вида другой, близкий к нему вид, увеличивается в числе;
- 3) *принцип экологической компрессии:* увеличение числа видов лимитирует возможность проникновения их в большое число местообитаний, одновременно снижает число особей в каждом из видов. И наоборот, множественность видов ограничена способностью их внедрения в новые местообитания;
- 4) *принцип максимума эффекта внешней работы:* развитие биологических систем есть результат увеличения их внешней работы – воздействия этих систем на окружающую среду.

*Биопедоценоз (педобиоценоз)* – это элемент территории, однородный в геоморфологическом и гидротермическом отношениях, единый по характеру

почвенного покрова и естественной растительности (фитоценоз) с присущими им организмами и режимами в пределах почвенного и растительного покровов (*педосфера* – почвенный слой Земли, часть биосферы). Биопедоценоз – сложно организованная функционирующая система живых организмов, включающая в себя формы, обитающие преимущественно в верхних слоях земной коры (почве). Согласно современным представлениям почвы являются биокосными телами. По В.Вернадскому это «закономерные структуры, состоящие из косных и живых тел одновременно».

По последним данным подавляющее число современных групп наземных беспозвоночных связано с почвой в течение всего жизненного цикла, или в почве проходит развитие их ювенильных стадий (Рис.1-12).

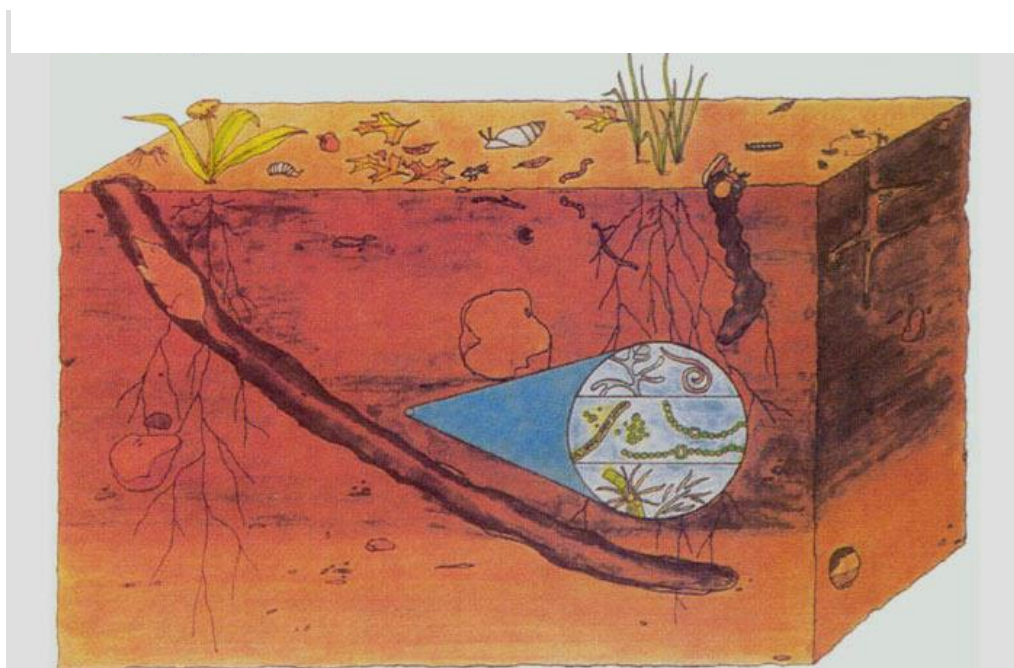


Рис. 1-12  
Почвенная фауна

Разнообразие живых организмов биопеdocенозов обусловлено структурной сложностью почвы, ее химическим составом, возрастом, климатом страны.

Изучая различные аспекты устойчивости экосистем, исследователи в той или иной форме обращаются к вопросу о роли почв в этом процессе. Именно устойчивость биогеоценологических функций почв и почвенного покрова рассматривают как основное условие устойчивости биогеоценозов и биосферы в целом. При анализе возможностей восстановления нарушенных экосистем обращают внимание на тот факт, что даже при очень сильных нарушениях экосистем сохраняется возможность их восстановления, если сохранился почвенный покров. Поэтому в современных экологических условиях почву нужно рассматривать не столько как результат почвообразовательного процесса, а как полифункциональную энергетически открытую самоорганизующуюся природную систему, обеспечивающую устойчивый циклический характер воспроизводства жизни на планете.

Прямым доказательством важности и устойчивости эколого-биосферных функций почв служат следующие факты:

- биомасса суши, создающаяся системой почвы – растения – животные, составляет 99,8% от всей биомассы Земли, хотя площадь продуктивных почв в несколько раз меньше площади гидросферы (океана);
- видовое разнообразие растений на суше составляет 92%, а животных – 93% всего разнообразия жизни на Земле. В мире микроорганизмов именно почва является основной средой их обитания и видового разнообразия (Рис.1-13). Количество микроорганизмов в 1 г почвы достигает миллиардов;
- биопродуктивность суши, то есть почв, во много раз выше продуктивности океана.



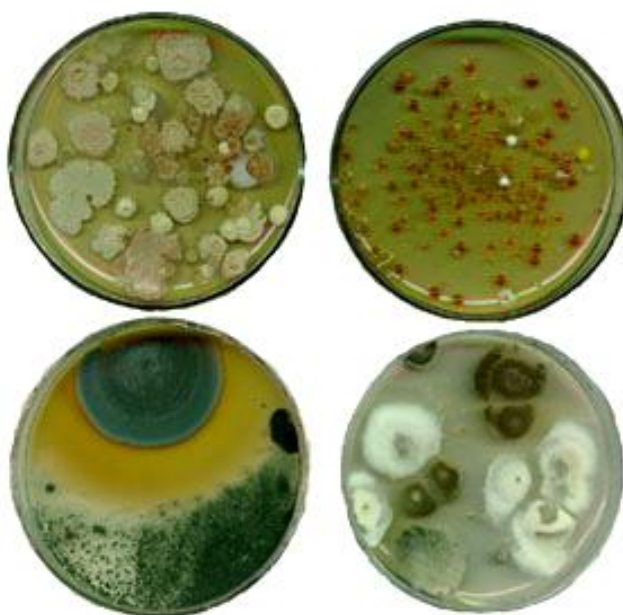


Рис. 1-13  
Колонии почвенных микроорганизмов

Отсюда следует вывод: именно тончайший почвенный покров на поверхности Земли явился той пленкой сгущения жизни по В.И. Вернадскому, которая обеспечивает ее разнообразие и эволюцию.

По мнению ряда ученых к настоящему времени еще не разработаны параметры экологической оценки почв, которые учитывали бы их региональные особенности, типы использования, виды растущих на них растений. Предполагается, что наиболее пригодными для их оценки будут являться интегральные показатели типа почвенно-экологического индекса (ПЭИ).

Таким образом, почвенный покров (педосфера) является продуктом совместного воздействия климата, растительности, животных, микроорганизмов на поверхностные слои горных пород. Педосфера представляет собой сложную систему в пределах наземных экосистем, которой как любой открытой системе свойственны процессы обмена веществом и энергией, круговорот элементов зольного, азотного и углеродного питания растений и целый ряд других процессов.

#### 4.5. Агробиоценоз (Агроценоз)

*Агробиоценоз* – это созданный человеком обедненный биоценоз для получения значительной по массе продукции одного или нескольких видов растений. Они включают в себя агроценозы, т.е. сельскохозяйственные фитоценозы и зооценозы сельскохозяйственных зерновых, бобовых и овощных культур, плодовых садов, травянистых пастбищ, культурных древесно-кустарниковых и защитных насаждений, стад сельскохозяйственных животных, птиц, а также другие сообщества: посаженный человеком лес, разводимые им культуры растений, сообщества водных животных и рыб, культуры микроорганизмов и грибов и т.д. Ограниченный состав видов препятствует естественному регулированию численности и поддержанию заданного человеком видового состава.

С другой стороны, наличие большого количества культурных растений на достаточно ограниченной площади порождает размножение специализирующихся гетеротрофов, которые в соответствии с выработанной эволюционной закономерностью в природе работают на подавление (регулирование) численности вида предыдущего трофического уровня.

Чтобы спасти урожай от вредителей, болезней и неблагоприятных факторов, человек вынужден сам играть роль регулирующего фактора. Он использует агротехнические мероприятия для улучшения свойств почвы и обеспеченности ее влагой, борьбы с сорными растениями, применяет методы химической борьбы с вредителями и болезнями. Из форм с многолетним жизненным циклом в агробиоценозах выживают только многоядные виды (полифаги) в личиночной стадии (проволочники, ложнопроволочники, личинки пластинчатоусых). Из олигофагов хорошо адаптировались в агробиоценозах виды с коротким (не более одного года) жизненным циклом и высокой способностью к расселению.

Сообщество вредных организмов в агробиоценозах формируется вокруг растений-хозяев, которые выступают в качестве эдификаторов-доминантов, или центральных видов в сообществах, определяющих их

особенность. Например, сообщество вредных организмов яровой пшеницы в районах ее возделывания может насчитывать свыше 40 распространенных и вредоносных видовых популяций. Вместе с *энтомофагами*, *антагонистами*, микроорганизмами ризосферы, *эпифитами* и другими видами они составляют своеобразную структуру – консорцию, присущую пшеничному полю. Под *консорцией* понимают сообщество организмов, формирующееся вокруг эдификаторов, жизнедеятельность которых трофически или топически связана с эдификатором – автотрофным растением.

Сорные растения являются в основном свободноживущими. Например, в агробиоценозах озимой ржи сорные растения могут быть представлены видами, из которых около 80% произрастает в посевах и других сельскохозяйственных культур. В агробиоценозах яровых зерновых культур такие виды сорняков могут составлять до 90%. В целом считается, что независимые виды сорняков (свободноживущие) преобладают в 50-80% случаев. Тем не менее, выявлены отдельные виды сорняков, тяготеющие к определенным сельскохозяйственным культурам: к яровой пшенице – сурепка (*Barbarea vulgaris*), кукурузе – горец почечуйный (*Polygonum persicaria*), льну – рыжик бурачковый (*Camelina alyssum*).

Для того чтобы нагляднее продемонстрировать отличительные особенности искусственного сельскохозяйственного биоценоза (агробиоценоза), проведем его сравнение с естественным биоценозом (Табл.1-4).

Таблица 1-4

Сравнительная характеристика биоценоза и агробиоценоза

| Характеристики биоценозов | Естественный биоценоз   | Агробиоценоз  |
|---------------------------|---|---|
| Структура                 | Разветвленная сеть пищевых цепей                                | Имеются отдельные пищевые цепи                          |
|                           | Многообразие видов на каждом пищевом уровне и, прежде всего, на | Малое число видов на каждом пищевом уровне. Автотрофный |

|                      |  |  |
|----------------------|--|--|
| Видовое разнообразие | автотрофном трофическом уровне   | трофический уровень имеет небольшое количество видов или даже один вид – монокультуру (например, пшеничное, кукурузное или картофельное поле)  |
| Круговорот веществ   | В устойчивых биоценозах происходит полный круговорот веществ, прежде всего за счет деятельности редуцентов, хотя часть органического вещества может сохраняться в виде отложений | Круговорот веществ нарушен, т.к. происходит постоянный отток органического вещества за пределы агробиоценоза в виде вывозимого урожая. Для восполнения утраченных веществ требуется обязательное внесение в почву элементов минерального питания |
| Регулирующие факторы | Экологические факторы – абиотические и биотические   | Наряду с абиотическими и биотическими факторами огромное значение приобретает антропогенный фактор – деятельность человека   |
| Действие отбора      | Изменение биоценоза экологической системы целиком обусловлено действием естественного отбора   | Действие естественного отбора ослаблено. На первое место выступает искусственный отбор – селекция сортов культурных растений, для которых и создаются агробиоценозы  |

Агробиоценозы без ухода быстро прекращают свое существование и уступают место естественным, более устойчивым сообществам: зерновые и овощные культуры могут просуществовать без содействия человека не более года, многолетние травянистые растения – 3 - 4 года, а плодовые культуры – 20-30 лет.

Повышение устойчивости агроценозов – одна из серьезных проблем сельского хозяйства. Однако методы регулирования состояния агробиоценозов, которые имеются на вооружении человека, очень часто причиняют ущерб природной среде (в т.ч. сопредельным естественным биоценозам). Среди мер по преодолению отрицательного воздействия на природную среду и поддержанию искусственных сообществ в сельскохозяйственном производстве используются следующие мероприятия:

- выведение новых сортов сельскохозяйственных культур, устойчивых к вредителям и болезням;
- с этой же целью введение в культуру новых видов растений;
- включение в трофические цепи видов, которые уничтожают вредителей;
- введение паразитирующих и патогенных организмов, подавляющих численность вредителей;
- применение севооборотов для восстановления плодородия почв, снижения численности вредителей и сорняков; переход от моно- к поликультурам и обогащение тем самым видового состава растительного сообщества агробиоценозов.

Пространственно агроценозы не должны расширяться за счет чрезмерного уменьшения территории естественных сообществ (особенно лесных и луговых).

#### **4.6. Фитоценоз**

Фитоценоз является частью биогеоценоза, его основным энергетическим блоком, аккумулирующим солнечную энергию.

*Фитоценоз* – это элементарный участок растительности, для которого характерны:

- 1) относительная однородность по внешнему облику, видовому составу, строению и структуре;

- 2) относительно одинаковые системы взаимоотношений между популяциями видов растений и средой обитания;
- 3) возможность существования самостоятельно вне данного окружения.

*Фитоценоз* – это частный, конкретный, уникальный, случай растительного сообщества, его элементарная форма, далее не делимая без потери своих свойств. По сути, фитоценоз – совокупность популяций видов растений, которые связаны с условиями среды и между собой в границах более или менее однородного по экологическим режимам участка территории или акватории.

Роль отдельных видов (ценопопуляций) в создании фитосреды и других проявлениях жизни растительного сообщества неодинакова. В зависимости от этой роли виды объединяют в следующие группы (ценотипы), каждая из которых имеет соответствующее значение для фитоценоза:

*доминанты* – единолично преобладающие в фитоценозе виды растений;

*субдоминанты* – единолично доминирующие во второстепенных ярусах фитоценоза виды;

*кондоминанты* – содоминирующие в том или ином ярусе виды растений.

Кроме доминантов, в сообществах участвуют виды-ингредиенты, имеющие меньшую численность и продуктивность.

В природе иногда невозможно однозначно решить вопрос о границах как между фитоценозами, так и экосистемами в целом; часто границы размыты и диффузны. Между сообществами всегда есть определенная размытая пограничная полоса – *эктон*.

В этой связи было сформулировано понятие о растительном континууме, то есть о непрерывности растительного покрова. Данное положение также предполагает индивидуальное участие видов в растительном покрове независимо от других. Концепция континуума

сложилась в основном при изучении высокодинамичных типов растительности.

Вместе с тем, понятие «фитоценоз», сформулированное выше, в отличие от понятия «экосистема» и «биогеоценоз» достаточно условно, так как в действительности растения в фитоценозе взаимодействуют не только между собой, но и с другими компонентами экосистемы.

Основными характеристиками структуры фитоценоза являются:

- 1) флористический (видовой, ценопопуляционный) состав, характеризующийся видовой насыщенностью, константностью и численностью вида;
- 2) проектное покрытие (мозаичность, синузии);
- 3) аспект фитоценоза;
- 4) жизненность фитоценоза;
- 5) запас фитомассы;
- 6) продуктивность и урожайность.

Фитоценозы с позиций системного подхода подчиняются ряду законов и правил.

*Правило эквивалентности в развитии биосистем (Л.Берталанфи):* биосистемы способны достигнуть конечного (финального) состояния (фазы) развития вне зависимости от степени нарушения начальных условий своего развития. Это происходит лишь при сохранении минимума внешних и внутренних условий существования системы.

*Принцип подвижного равновесия (А.Еленкин):* биотическое сообщество сохраняется как единое целое вопреки регулярным колебаниям среды его существования, но при воздействии необычных факторов структурно изменяется с переносом «точки опоры» на другие растительные компоненты (группы растений). Если необычные, нерегулярные факторы (промышленные выбросы газов, загрязнение тяжелыми металлами и др.) оказывают многолетнее воздействие, то сообщество формирует иную структуру. Однако следует заметить, что, как правило, сохраняются элементы дублирования в

виде малочисленных в ценозе видов, которые могут быть мобилизованы в случае новых резких изменений среды.

Наиболее общим объяснением причин формирования границ ареала вида служит *правило ограничивающих факторов*: факторы среды, наиболее удаляющиеся от оптимума экологических потребностей вида, лимитируют возможности его существования в данных условиях.

*Принцип конкурентного исключения (Г.Гаузе)*: два вида с близкими экологическими требованиями длительное время не могут занимать одну экологическую нишу и, как правило, входят в одну экосистему. Следовательно, одновременно происходит и географическое замещение видов, что констатирует *принцип видового и родового представительства (И.Иллиеса)*: поскольку два близкородственных вида не могут занимать одинаковые экологические ниши в одном биотопе и, соответственно, в биоценозе, богатые видами роды представлены в экосистеме единственным своим представителем.

Биологическая продуктивность фитоценоза оценивается по следующим характеристикам:

- 1) объему фитомассы,
- 2) мертвому растительному органическому веществу (мортмассе),
- 3) общему запасу органического вещества (п.1 + п.2),
- 4) годовому приросту биомассы (чистой первичной продуктивности),
- 5) отпаду и опаданию,
- 6) истинному приросту (п.4 – п.5, опад)

Устойчивое состояние системы (фитоценоза) называют *гомеостазом*. Он поддерживается ее саморазвитием и саморегуляцией, то есть воспроизведением основных компонентов структуры и поддержанием потоков энергии.

В ходе многовековой истории фитоценозы преобразуются из простых и малоустойчивых в более сложные и более устойчивые. *Устойчивость сообществ* зависит от количества и качественного состава пищевых звеньев,



связывающих виды, и равномерности потока энергии в пищевых цепях. Классическим примером неустойчивой экосистемы служит агроценоз монокультуры в сельскохозяйственной практике. В таких агроценозах численность вредителей и патогенных микроорганизмов увеличивается по экспоненте, и они очень быстро распространяются в посевах. В связи с этим превращение природных ландшафтных систем в сплошные агрохозяйственные комплексы с экологических позиций крайне опасно.

#### 4.7. Агрофитоценоз

*Агрофитоценоз* – это растительное сообщество, созданное человеком в результате посева или посадки культурных растений, составная часть агробиоценоза, агроэкосистемы.

Агрофитоценоз – неотъемлемая часть современного растительного покрова Земли. Доминанты и эдификаторы полевых агрофитоценозов представляют собой культурные растения. Растительный покров из этих видов формирует человек; они являются основными продуцентами. При этом человек не только подготавливает территорию к созданию необходимого агрофитоценоза, нередко изменяя почвенные условия, увлажнение, флористический состав прилегающих фитоценозов, но и высевает семена доминанта. Остальные компоненты обычно появляются в составе сообщества независимо и часто вопреки желанию человека. Все компоненты агрофитоценоза, автотрофные и гетеротрофные, связаны определенными взаимоотношениями, и воздействие человека на агрофитоценоз всегда преломляется через эти взаимосвязи.

Таким образом, от естественных сообществ *агрофитоценоз* отличают целенаправленный подбор доминирующих растений, более простая структура, преднамеренная смена другими агрофитоценозами (севооборот), кратковременность существования, отсутствие способности к самовозобновлению.

Агрофитоценоз обладает определенной ярусной структурой надземных и подземных органов, входящих в его состав видов. Между видами-популяциями существуют конкурентные отношения за свет, воду и питательные элементы, складываются определенные взаимоотношения со средой.

Агрофитоценоз характеризуется обязательным доминированием высеянных человеком культурных растений, играющих ведущую роль в создании *внутренней среды агрофитоценоза*. Чаще всего культурные виды выращивают как одновидовые популяции. К числу немногих исключений относятся злаково-бобовые травосмеси. В зависимости от условий выращивания, продолжительности жизни, морфо-физиологических особенностей средообразующая, эдификаторная роль культурных растений различна. Наиболее сильными эдификаторами в полевых фитоценозах являются многолетние травы, в древесных фитоценозах, например в сосновом лесу – сосна и т.д. По степени уменьшения эдификаторной роли однолетние сельскохозяйственные культуры образуют следующий ряд: озимые, яровые колосовые, зернобобовые, яровые пропашные, бахчевые, овощные.

Другой доминирующей в агрофитоценозах группой растений являются так называемые сорные растения. Культурные растения и сорняки – растения вторичных местообитаний, эволюция которых шла при непосредственном участии человека. То есть, они являются *агрофитами*. В процессе эволюции широко распространились виды, наиболее приспособленные к условиям поля и обладающие следующими основными свойствами:

- одинаковыми с культурными растениями требованиями к окружающей среде;
- коротким периодом вегетации;
- повышенной энергией семенного и вегетативного размножения;
- большой семенной продуктивностью;
- ранним созреванием и осыпанием семян задолго до уборки (в

результате чего семена остаются в почве);

- семенами, которые всходят при температуре меньше 10°C и могут прорасти без периода покоя, хотя максимальную всхожесть обычно имеют после перезимовки;
- растянутым до десятков лет периодом прорастания (всходы сорняков обычно составляют менее 1% запасов семян в почве);

Способность семян, остающихся в почве в течение многих лет, сохранять всхожесть обусловлена следующими их свойствами:

- непроницаемыми для воды и воздуха покровами, в результате чего зародыш, в следствие повышенного содержания CO<sub>2</sub>, находится в анабиотическом состоянии;
- недоразвитостью зародыша;
- содержанием в семенах ингибиторов прорастания, препятствующих развитию всходов, пока эти вещества не будут окислены или вымыты из семян.

Видовой специфичностью обладают по преимуществу агрофитоценозы многолетних трав и рисовые поля. В агрофитоценозах, по сравнению с естественными фитоценозами, значительно беднее разнообразие сопутствующих организмов, поэтому они имеют более простые внутренние связи, что существенно снижает способность агрофитоценозов к саморегуляции.

За всю историю земледелия в агрофитоценозах не отмечено появления специфических видов вредных организмов. Все они известны как компоненты естественных экосистем. Антропогенное влияние затронуло преимущественно процессы формо- и расообразования, приемов адаптаций жизненных циклов, повлияло на соотношение и взаимоотношения видо-популяций в сообществах агроэкосистем. Формирование сообществ вредных организмов в агроэкосистемах происходит в настоящее время преимущественно двумя путями:

- 1) миграцией их из центров происхождения (первичных, вторичных)

культурных растений в процессе развития торговли и обмена селекционным материалом;

2) переселением из естественных местных экосистем.

Важной характеристикой структуры агрофитоценоза является его ярусность. Чистые одновидовые посевы сельскохозяйственных культур, свободные от сорняков, представляют собой одноярусные сообщества.

Чем сильнее засоренность поля, тем отчетливее выражено вертикальное расчленение агрофитоценоза, его ярусность. Верхний ярус образуют культурные растения. В него могут входить и сорные растения той же высоты. Сорняки могут формировать и свой ярус над ярусом культурных растений. Средний ярус включает виды, превышающие половину высоты культурных растений. Нижний ярус (до 25 см) включает низкие и стелющиеся формы сорных растений.

Ярусное распределение видов сорняков в агрофитоценозах связано с их отношением к интенсивности светового потока. Виды сорных растений нижнего яруса конкурируют с возделываемыми растениями за влагу и минеральные элементы, но не за свет.

Несмотря на неоднородность экологических условий в различных типах почв, педосфера характеризуется как достаточно стабильная среда, особенно для подвижных организмов. Она в отличие от воздушной среды, значительно в большей мере насыщена живыми организмами, масса которых составляет 20 – 30 т/га в зонах с умеренным климатом. Корни растений составляют около 15 т/га, бактерии и актиномицеты – 4,5, грибы – 3, насекомые – 1, дождевые черви – 0,5 т/га.

Другой важной характеристикой структуры агрофитоценоза является сезонная изменчивость видо-популяций сорных растений. Она сопровождается быстрым увеличением числа растений на единицу площади. Последовательность и количество фенологических фаз в цикле развития малолетних сорных растений остаются, несмотря на погодные условия года, неизменными, изменяются только срок наступления и продолжительность

как приспособительные реакции на внешние воздействия. «Взрывной» характер появления всходов, обязательное наступление генеративной фазы, сроки которой меняются в зависимости от погодных условий, обеспечивают высокую приспособляемость и устойчивость сорняков.

Еще одним фактором, существенно влияющим на видо-популяционный состав растений в агроэкосистемах, является смена доминирующей сельскохозяйственной культуры в севообороте, сопровождаемая изменениями в агротехнических мероприятиях (видах и сроках обработки почвы, сроках посева, системе удобрений, системе средств защиты растений и т.д.) и который находится под агрономическим контролем.

Цель создания агрофитоценоза – обеспечение максимального урожая культурного растения. Ее достижение обусловлено созданием благоприятной экологической среды (освещение, увлажнение, механический и химический состав почвы и др.) и искусственным снижением конкуренции со стороны сорных растений.

Конкретные агрофитоценозы могут рассматриваться как агроэкофазы единого агроэкоцикла, длительность которого соответствует одной ротации севооборота. Кратковременность существования отдельного агрофитоценоза в таком цикле приводит к полной смене культурного растения (доминанта и эдификатора) при существенной смене малолетних и незначительном изменении состава многолетних сорняков. Агрофитоценозы, не прошедшие длительного исторического развития, обладая основными признаками растительных сообществ, не способны к самовосстановлению.

Человек, создавая агрофитоценозы, исходя из своих потребностей, в целом ряде случаев нарушает системообразующие принципы, правила и законы.

*Правило максимального «давления жизни» утверждает:* организмы размножаются с интенсивностью, обеспечивающей максимально возможное их число. «Давление жизни» лимитировано емкостью среды жизни и многими другими закономерностями системного мира: законом

ограниченного роста, правилами взаимоприспособленности, внутренней непротиворечивости, соответствия среды генетической предопределенности организма и другое.

Если придерживаться этого правила, то требуется строгое научное обоснование для видо-популяционного состава любого агрофитоценоза, т.к. «давление жизни» в эмпирически сформированных агрофитоценозах приведет к гибели целых популяций видов или их замене на непредсказуемые виды со всеми негативными последствиями для доминирующей сельскохозяйственной культуры.

Система не может формироваться из абсолютно идентичных элементов. Отсюда вытекает *закон необходимого разнообразия*. Сельскохозяйственная монокультура вообще лишь метафорическое понятие, если это не стерильная гидро- или аэропоника одного клона растений. В любой монокультуре участвуют сотни видов микроорганизмов, растений (сорняки) и животных (наземные, почвенные). Для каждого типа агроэкосистем необходимо разнообразие количественно различно и часто строго фиксировано. Нижний предел – не менее двух элементов, верхний – бесконечность.

В соответствии с *правилом компонентной дополненности*: никакая экосистема (агроэкосистема, агрофитоценоз) не может самостоятельно существовать при искусственно созданном значительном и перманентном избытке или недостатке одного из экологических компонентов. «Нормой» экологического компонента следует считать ту, которая обеспечивает экологическое равновесие определенного типа, позволяющее функционировать именно той биологической системе, которая эволюционно сложилась и соответствует балансу в природной надсистеме и всей иерархии природных систем на данной единице пространства (в конкретном биотопе).

*Принцип скопления (агрегации) особей В.Олли* утверждает, что скопление особей усиливает конкуренцию между индивидами, но способствует выживанию группы в целом; следовательно, как

перенаселенность, так и недонаселенность, препятствующие агрегации, могут служить лимитирующими факторами. Принцип агрегации особей диктует необходимость создания оптимальной густоты и распределения растений по ярусам в посевах, а также имеет другие практические следствия.

Считается, что дублирование – один из механизмов поддержания надежности экосистем. Это наиболее мобильный способ их адаптации. Возможно межвидовое и внутривидовое дублирование, а в сельском хозяйстве даже межсортовое. Именно благодаря экологическому дублированию, сдвигу в подвижном равновесии и снижению «рентабельности» агроэкосистемы возникают массовые размножения нежелательных в хозяйстве организмов. Монокультура в сельском хозяйстве, однопородные и одновозрастные леса с «точки зрения» природы весьма малорентабельны, неравновесны и поэтому «требуют исправления» массовыми организмами.

#### **4.8. Вид. Подвид. Экотип. Биотип**

Внутривидовыми отношениями занимаются экология и *этология*, генетика популяций, фитоценология, *синфизиология* и другие отрасли биологии. Вид является основной систематической единицей, реально существующей категорией. Среди современных систематиков нет единого мнения о том, какое природное образование следует именовать видом. Существуют:

- *суммативное определение вида* (вид – сумма, совокупность особей или признаков, поколений, биотипов, популяций, экотипов, подвидов). Суть этих определений в признании сборного, составного или суммативного характера вида, т.е. в отрицании его целостности;

- *вид как тип организации* (в данном варианте определения вида важную роль играют морфолого-географические критерии. Они эффективны, если морфологические признаки группы обособлены, сама она эндемична и

можно восстановить ее палеогеографию. Недостаток морфофизиологической концепции вида заключается в определении степени единства генотипов и степени однородности особей в морфологическом, физиологическом, биохимическом и других отношениях, достаточных для определения границ вида.);

- *определения биологического вида* (основаны на физиологическом критерии – несовместимости организмов в сексуальном отношении).

В перечисленных определениях есть ряд недостатков:

во – первых, такая точка зрения ведет к автоматическому отрицанию реальности видов у всех *агамных* и *апогамных* форм;

во – вторых, приходится считать видами все группы организмов, возникающие в популяциях и даже единичные уклоняющиеся экземпляры, потерявшие способность скрещиваться с другими особями данной популяции;

в - третьих, предписывается не считать видами *викарирующие географические расы*, которые давно и полностью изолированы друг от друга;

в – четвертых, все указанные формулировки являются попытками очертить границы вида, но не затрагивают вопроса о специфическом содержании самого этого явления.

Кроме этого, все приведенные выше определения имеют узкоспециальное значение. Их функция заключается не в характеристике внутренней организации вида, его сущности, а в *указании на некие внешние проявления вида, с помощью которых можно практически отличить один вид от другого.*

К.Завадский выделяет следующие общие признаки вида:

1) *Численность*. Вид включает множество особей, т.е. является наиндивидуальным образованием. Уровень численности вида входит в его качественную характеристику.



- 2) *Тип организации*. Вид обладает единой наследственной основой. Генотипическое единство вида проявляется в специфичности системы ДНК – РНК – белок, в сходстве типа обменных реакций, процессов морфогенеза, внутреннего и внешнего строения особей, а также в сходстве внутривидовых отношений в популяции. Вид – относительно однородное (изоморфное) образование и как тип организации выступает в качестве отдельной единицы.
- 3) *Воспроизведение*. Вид – самостоятельно воспроизводящееся природное образование, способное в процессе размножения сохранять свою качественную определенность.
- 4) *Дискретность*. Вид – биологическая отдельность, существующая и эволюционирующая как более или менее обособленное образование.
- 5) *Экологическая определенность*. Вид приспособлен к условиям существования и конкурентоспособен. Он занимает определенное особое место в экологических системах и выступает как отдельное звено в круговороте веществ и во взаимосвязях живого с живым.
- 6) *Географическая определенность*. Вид расселен в природе на определенной территории. Ареал, как правило, является обязательной чертой, входящей в характеристику вида.
- 7) *Многообразие форм*. Вид дифференцирован и обладает внутренней структурой. Включая много разнородных форм, *вид выступает как система*, основной единицей которой является местная популяция.
- 8) *Историчность*. Вид – система, способная к эволюционному развитию. Историчность вида проявляется во временном существовании его как особой филогенетической ветви.
- 9) *Устойчивость*. Вид не имеет заранее заданного, внутренне определенного срока существования в природе. Способность сохранять качественную определенность в течение известного геологического времени – специфическая черта вида.
- 10) *Целостность*. Вид является племенной общностью, объединенной

внутренними связями, и не представляет собой суммы особей. Вид – не аддитивное образование, и связями, консолидирующими его в целостную систему, являются видовые адаптации, полезные виду как целому, а также особый строй внутривидовых отношений. *Целостность вида наиболее полно проявляется в отдельных популяциях.* Вид представляет собой наиндивидуальную форму организации живой материи.

Отсюда, видом является только такое образование, которому присущи все указанные признаки. Все эти признаки входят в характеристику любого вида, независимо от способа размножения, высоты организации, способа питания и т.п.

Исходя из изложенных положений, К.Завадским предложено следующее достаточно объемное определение вида: *вид – это одна из основных форм существования жизни, особый наиндивидуальный уровень организации живого. Будучи статистически детерминированной системой и полем деятельности естественного отбора, вид обладает как возможностью длительного самовоспроизведения и существования в течение неопределенного периода времени, так и способностью к самостоятельному эволюционному развитию. Он является носителем и основной единицей эволюционного процесса. Вид внутренне противоречив: как результат эволюции он выступает в относительно стабильном состоянии, качественно определен, целостен, приспособлен к данной среде, устойчив, обособлен от других групп (дискретен), а как узловой пункт и активный носитель эволюции – менее определен, имеет составной характер, неустойчив, лабилен, обладает расплывающимися границами.*

Это положение подтверждается *правилом (принципом) экологической индивидуальности видов или принципом континуума Л.Раменского – Г.Глизна*: каждый вид пространственно распределен в соответствии со своими генетическими, физиологическими и другими биологическими особенностями и глубоко специфично относится к факторам среды, в том числе и к другим видам. Широкое перекрытие экологических амплитуд и

рассредоточенность центров распространения популяций вдоль градиента среды приводят к плавному переходу одного сообщества в другое, поэтому не образуется строго фиксированных сообществ.

*Правило колебания границ ареала* гласит: многие виды не имеют четко отграниченной постоянной области распространения и временами либо исчезают на границе ареала, либо достигают исчезающе малой численности.

В.Тишлер сформулировал *принцип воздействия факторов*, согласно которому границы, размер и характер ареала вида и местообитания популяции обусловлены их биологическими особенностями, и наоборот, биологические особенности вида или популяции могут указывать (быть индикаторами) места, где их можно найти.

Видовая форма организации живого включает многие миллионы популяций и рас, из которых лишь некоторые, прошедшие испытания и преобразования отбором, сохраняются в качестве «хороших» видов. Лишь немногие виды из массы оказываются очень долго существующими. Еще меньшее число видов оказывается способным к длительной эволюции и к основанию мощных пучков адаптивной организации групп.

Основываясь на результатах комплексного изучения дифференциации вида, систему основных внутривидовых единиц можно представить следующим образом:

- *полувид* (semispecies, или hemispecies) – группа популяций (географическая или экологическая *раса*), морфологически, географически и/или экологически, а иногда и репродуктивно обособленная настолько, что ее можно считать молодым видом, пока еще не с полным отделением от предковой формы;

- *подвид* (subspecies) – географически, реже экологически, обособленная часть вида (группа популяций), не менее 75% особей, в которой под влиянием факторов среды эволюционно приобрели устойчивые особенности (или хотя бы один ясно различимый признак), отличающие их

от других частей того же вида. Особи разных подвидов могут свободно скрещиваться в природе. Латинское название подвида состоит из трех слов.

- *экотип* (экологическая раса) – совокупность особей любого вида растений, приспособленных к условиям их местообитания и обладающих сходными экологически обусловленными наследуемыми признаками. При переносе таких особей в другие условия обитания признаки экотипа передаются по наследству или исчезают через несколько поколений. Особи разных экотипов свободно скрещиваются.

Различают:

- *климатипы*, возникшие под воздействием климатических факторов;
- *эдафотипы*, сформировавшиеся под влиянием почвенных условий произрастания;
- *ценоотипы*, обусловленные жизнью в определенных растительных сообществах, занимающие отличающиеся местообитания (например, луговые, лесные, низинные и т.д.);
- *популяция* (см. раздел ниже);
- *биотип* (*жизненная форма, биоморфа*) – элементарная единица генетической структуры популяции; группа организмов, имеющих сходные генотип и фенотип (например, клон у растений). Наибольшее разнообразие форм по фенологии отмечается у споровых и цветковых растений.

Таким образом, *вид* – это основная систематическая единица в биологии, которая реально существует в природе, занимает определенный ареал и представляет совокупность родственных по происхождению особей, качественно отличных от других видов и не скрещивающихся с ними. Вид постепенно складывается и приспособливается отбором к определенным экологическим условиям на основе генетических преобразований, происходящих в популяциях часто с такой быстротой, что их нельзя объяснить действием индивидуального отбора.

Приспособление вида к меняющимся условиям среды не сводится лишь к морфологическим и физиологическим изменениям отдельных особей

или их признаков, а идет замена одной нормы реакции генотипа популяции другой.

Несмотря на дискретное строение наследственных единиц, изменчивость организмов имеет непрерывный характер, а эволюционный процесс принципиально безграничен и популяция является его элементарной единицей.

#### 4.9. Популяция. Ценопопуляция. Сорт

Со второй половины XX столетия в связи с внедрением во все сферы научной деятельности системного подхода, внимание генетиков, ботаников, физиологов, экологов переместилось с изучения особи как элементарной единицы «живого покрова» биосферы и эволюционного процесса на популяцию.

Под *популяцией* понимают группу особей одного вида, занимающих определенную территорию, свободно скрещивающихся между собой и в значительной мере изолированных от других совокупностей особей (популяций) данного вида. Именно популяция, а не особь представляется единицей эволюционного процесса, т.к. в организме неизменность генотипа сохраняется лишь на протяжении его жизни, которая является ограниченной во времени. Популяция же представляет собой непрерывный ряд поколений, и ее суммарная генетическая структура не только сохраняется, но и имеет возможность эволюционировать от поколения к поколению. Именно механизмы биологической наследственности обеспечивают непрерывность существования популяции.

Растительные организмы в фитоценозах представлены на популяционном уровне (фитоценопопуляции) организации живого. Изучение популяций растений в целом, хода физиологических процессов не на примере отдельной особи (чему посвящено подавляющее большинство работ физиологов, биохимиков, биофизиков, биотехнологов) представляется весьма важным и крайне необходимым, т.к. в свойствах популяции

проявляется генетический потенциал устойчивости вида в конкретном местообитании в ходе влияния на него биотических и абиотических факторов.

В этой связи к настоящему времени в науке сложились два понятия популяции – генетическое и экологическое (локальное).

*Генетическая популяция* – это совокупность особей одного вида, которые имеют общий генофонд. Генетические популяции называют также менделевскими (от имени Г.Менделя, основоположника современной генетики).

*Локальная популяция* – это совокупность особей одного вида в пределах однородного экотопа. Поскольку однородный экотоп занят одним фитоценозом, то границы локальных популяций должны совпадать с границами фитоценоза. Именно по этому локальные популяции растений называют *фитоценотическими популяциями* или просто *ценопопуляциями*.

(Современная физиология растений на сегодняшний день обладает весьма ограниченным объемом знаний о специфике хода физиологических процессов у растений на ценопопуляционном уровне. Имеющиеся экспериментальные данные по отдельным направлениям жизнедеятельности растений на уровне фитоценозов получены преимущественно до 60-ых годов XX столетия, а после этого времени носили спорадический характер).

Размер ценопопуляции зависит от размеров контура однородного экотопа и, соответственно, занимающего его фитоценоза. Элементарная единица генетической структуры популяции – биотип. Под *биотипом* понимают группу близких по генотипу особей, содержащих часть генофонда популяции. Популяцию образуют несколько биотипов. Следовательно, *популяция – это совокупность особей с разными генотипами!* Совокупность генотипов внутри популяции составляет ее генофонд.

Для описания популяций растений используется ряд признаков:

- 1) способность длительное время производить потомство (виталитет);
- 2) способность обмениваться генетической информацией с другими

популяциями данного вида и внутри себя;

3) плотность (т.е. количество особей, приходящихся на единицу площади);

4) наличие в составе популяции особей, различающихся по возрасту.

С позиций системного подхода популяция – это система особей, близких по генотипу, но отличающихся по ряду других важных системных признаков (силе внутренних связей, ответным реакциям на воздействие возмущающих факторов, размерам, времени существования и т.д.). Отсюда, в соответствии с *правилом объединения в популяции С.Четверикова*: любая популяция обладает строго определенной генетической, фенотипической, половозрастной и другой структурой; она не может состоять из меньшего числа индивидов, чем необходимо для обеспечения стабильной реализации этой структуры и устойчивости популяции к факторам внешней среды. Именно в этом состоит *принцип минимального размера популяций*. Такой размер не есть константа для любых видов, он строго специфичен для каждой популяции. Выход за пределы минимума чреват для популяции гибелью: она уже не будет в состоянии самовозобновиться. Однако ее возможно восстановить искусственно, поскольку каждый индивид содержит в себе хотя и обедненное, но все же весьма значительное число генетических задатков вида, к которому он принадлежит.

Таким образом, если есть минимум, то возможен и максимум. Правило популяционного максимума конкретизируют два обобщения. Первое из них известно как *теория лимитов популяционной численности (теория Х.Андреварты – Л.Бирча)*: численность естественных популяций ограничена истощением пищевых ресурсов и условий размножения, недоступностью этих ресурсов и слишком коротким периодом ускорения роста популяции. Второе обобщение дополняет первое. Оно носит название *теории биоэкологической регуляции численности популяции К.Фридерихса*: регуляция численности популяции есть результат комплекса воздействий абиотической и биотической среды в местообитании вида.

Существует *правило цикличности (колебаний) численности особей в популяции*: никакая популяция не находится в состоянии абсолютной уравновешенности числа особей; обязательно помимо сезонных изменений численности особей возникают периодические флуктуации, обусловленные внешними по отношению к популяции факторами, и осцилляции, связанные с собственными (внутренними) динамическими изменениями популяции.

Это обстоятельство имеет важное значение в экспериментальных работах при определении средней выборки растений для биохимического (физиологического) анализа. Оно основано также на том, что существуют определенные верхние и нижние пределы для размеров популяции, которые соблюдаются в природе или которые теоретически могли бы существовать в течение сколь угодно длительного отрезка времени.

В соответствии с *принципом территориальности* все особи и функциональные их объединения в популяции обладают индивидуальным и групповым пространством, возникающим в результате действия механизмов активного разобщения – поведенческого у животных организмов и физиолого-биохимического (например, аллелопатия) у растений.

Демонстрацией гетерогенности популяций является *принцип В.Людвига*: вопреки стабилизации экологических ниш, вновь возникшие внутри популяции генотипы могут образовывать экологические субниши, расширять использование ресурсов среды. На этом свойстве популяций основана их стабильность в пространстве и во времени: популяции – стабильные системы, способные противостоять факторам внешней среды и контролировать (компенсировать) эти факторы изменением своей плотности населения.

*Закон (принцип А.Николсона) сохранения средних величин* в приложении к популяции утверждает: средняя численность популяции для каждого вида постоянна независимо от начального уровня при условии, что специфические скорости увеличения численности популяций, а также эффективность хищничества постоянны. Однако закон сохранения средних



величин для естественных биоценозов выполняется не всегда. Например, *теорема Л.Гинзбурга* доказывает, что успешность сосуществования двух и более видов (их популяций) определяется не их начальной численностью, а относительными коэффициентами конкуренции. Кроме этого, при равном нарушении популяций хищника и жертвы средняя численность популяции жертвы растет, а популяции хищника падает.

Популяции (группы популяций) обладают определенным генофондом (совокупностью генов). Основой генетической целостности популяции является наличие полового процесса, который обеспечивает возможность постоянного обмена внутри ее наследственным материалом. В результате формируется единый генофонд популяции, куда в каждом поколении особями разного генотипа вносится больший или меньший вклад, в зависимости от их приспособительной ценности. Важнейшая особенность единого генофонда – его глубокая дифференцированность, неоднородность.

Т.Работнов понимает под популяцией группу особей вида, произрастающих в одном ценозе (*ценопопуляция*) и различающихся по возрасту и жизненному состоянию. Следовательно, для каждого фитоценоза характерна своя, особая популяция данного вида. Последнее связано с тем, что экологические условия в пределах сообщества однородны, а это и обуславливает как однородность взаимоотношений между особями - членами популяции, так и между ними и экологическими условиями. Для целей *фитоценологии* особенно важно изучение фенофазного (возрастного) состава популяции, тесно связанного с изучением онтогенеза растений, а также жизненности и фенотипического состояния особей, входящих в ценопопуляцию. Таким образом, вид, как правило, состоит из большого числа ценопопуляций, система, объединение которых и носит название экотипов.

*Изучение ценопопуляций играет важную роль для выяснения организации и динамики фитоценозов. Свойства ценопопуляции*

определяются численностью, возрастным и жизненным составом *особей*, входящих в его состав, ее экологической и генетической неоднородностью.



Г. Работнов (1904-2002)

Ценопопуляции разделяют на:

- *инвазионные*, характеризующие первые этапы внедрения вида в фитоценоз (в состав такой ценопопуляции входят жизнеспособные семена, поступившие извне и виргинильные особи);

- *гомеостатические*, свойственные видам, обосновавшимся в фитоценозе и успешно размножающимся генеративным и вегетативным путем (для ценопопуляции этого типа характерен сбалансированный возрастной состав);

- *регрессивные*, состоящие из растений, репродуктивное возобновление у которых уже не происходит.

В пределах основных типов ценопопуляций различают значительное количество подтипов. *Анализ ценопопуляционного состава сообществ имеет важное научное и практическое значение, поскольку позволяет прогнозировать их развитие во времени.* (Например, резкое преобладание в возрастном спектре семян и молодых особей свидетельствует о способности ценопопуляции к быстрому распространению на свободных территориях, но не о ее конкурентоспособности. Такая стратегия характерна для таких

сорняков, как лебеда лоснящаяся – *Atriplex nitens* и марь белая – *Chenopodium album*. Для корневищного сорняка пырея ползучего – *Agropyron repens* характерна другая стратегия: он расселяется хотя и не так быстро, но зато прочно удерживает занятую территорию. Кроме этого, в возрастном спектре нормальных популяций пырея преобладают генеративные особи.).

В научной литературе чаще всего различают три следующих типа стратегий, между которыми есть и переходные группы:

*R – стратеги* (по Э.Пианки) или *рудералы* (по Д.Грайму). К этой группе относятся растения незначительной конкурентной мощности, способные, тем не менее, быстро захватывать освободившиеся территории вследствие массового возобновления. Кроме упомянутых сорных растений лебеды и мари к группе относят растения, произрастающие на обочинах дорог (например, подорожник большой – *Plantago major*), занимающие лесные гари (например, иван-чай – *Chamaenerion angustifolium*), на пустырях, около строений (лопух большой – *Arctium lappa*, крапива жгучая – *Urtica urens*, мать-и-мачеха – *Tussilago farfara* и др.).

*K – стратеги* (по Э.Пианки) или *конкуренты* (по Д.Грайму). Данной стратегией обладают наиболее мощные виды, способные образовывать устойчивые сообщества или внедряться в них. К ним относятся большинство корневищных многолетних трав (ландыш майский – *Convallaria majalis*, купена аптечная – *Polygonatum officinale*, сныть – *Aegopodium* и др.), а также растения других жизненных форм – дуб черешчатый (*Quercus robur*), ольха серая (*Alnus incana*), шиповники (*Rosa*), черемуха (*Prunus padus*) и др.

*L – стратеги* (по Р.Уиттекеру) или *стресс-толеранты* (по Д.Грайму). Это растения, побеждающие все другие виды благодаря выносливости, выживающие там, где другие выжить не могут. К ним относятся обитатели пустынь, солончаков, тундр, скальных обнажений и т.д.

Обычно любая ценопопуляция связана с определенными условиями местообитания, т.е. имеет определенные черты экологической приспособленности к среде, которая выработалась в результате

естественного отбора. В этой связи уместно привести *фитоценологические принципы*, сформулированные П.Жаккаром:

*первый принцип* – видовое богатство территории пропорционально разнообразию экологических условий,

*второй принцип* – экологическое разнообразие возрастает с увеличением рассматриваемого пространства и падает с возрастанием однообразия условий.

Особенно большое значение имеет фитоценотическая среда, другими словами, влияние сообщества как такового. Сюда входят изменения среды самим сообществом, взаимодействия особей друг с другом и с особями других популяций. Такое влияние фитоценоза может вызвать изменение некоторых биологических, морфологических и других признаков особей данной ценопопуляции, что будет их отличать от особей того же вида, растущих вне сообщества или в ином сообществе. Влияние сообщества определяет набор биотипов вида, которые могут существовать в данных условиях. Биотипы же, не выдерживающие конкуренции, элиминируются.

Следовательно, ценопопуляции сообществ из разных условий существования будут иметь определенные отличия, и чем разнообразнее условия местообитаний в пределах ареала вида, тем больше различий между ценопопуляциями.

Для целей фитоценологии особенно важно изучение фенофазного (возрастного) состава популяции, тесно связанного с изучением онтогенеза растений, а также жизненности и фенотипического состояния особей, входящих в ценопопуляцию. При изменении условий существования численность особей разных возрастных состояний может значительно меняться или колебаться при ухудшении условий.

Имеет значение и характер распределения особей ценопопуляции (сплошное и/или диффузное) под влиянием экологических микроусловий, а также способы реализации диаспор, продуцируемых самим сообществом или приносимым со стороны. Данное положение находится в соответствии с

*правилом топографического, или популяционного, кружева ареала Н.Ф.Реймерса*: популяция заселяет пространство неравномерно, оставляя «пустые» места, которые не пригодны для ее жизни, и распадаясь на экологически разнородные микропопуляции, каждая из которых приурочена к определенному местообитанию.

Популяционный подход, при котором широко используются математические модели роста, регуляции численности тех или иных видов (рождаемость, выживаемость, смертность), позволяет также прогнозировать вспышки численности вредителей и возбудителей болезней, имеющих значение для сельскохозяйственного производства и медицины. Тем самым создается возможность борьбы с вредителями и болезнями при помощи биологических методов. Популяционный подход широко используют и при изучении вопросов сохранения видов.

*Сорт* – совокупность особей (популяция) культурных растений одного вида, искусственно созданная человеком и характеризующаяся определенными наследственными особенностями, наследственно закрепленной продуктивностью, структурными (морфофизиологическими) признаками. Сорт проявляет свои признаки в фенотипе лишь в тех условиях, для которых был создан. При исчезновении благоприятных условий сорт вырождается.

У культурных растений сорта получают разными путями:

1) *линейные сорта* – это потомство одного самоопыляющегося растения, полученное путем индивидуального отбора. Растения этих сортов выравнены по всем признакам;

2) *сорта-клоны* представляют собой потомство одного вегетативно размноженного растения, поэтому генетически они наиболее однородны;

3) *сорта-популяции* – это относительно однородные совокупности перекрестноопыляющихся растений одного вида;

4) *гибридная популяция* – это совокупность наследственно

различающихся особей, полученная в результате скрещивания и расщепления.

Таким образом, сорт – это группа сходных по морфологическим признакам и ценным хозяйственно-биологическим особенностям растений одного вида, отобранных, размноженных и сохраняемых человеком.

#### **4.10. Особь (организм, индивид)**

*Организмы существуют не столько благодаря внешней среде, сколько вопреки ей.*

*В. Александров*

В современной научной литературе большая часть биологов ставит знак равенства между понятиями особь, индивид (индивидуум), организм. В общебиологическом смысле и разговорной речи – это допустимо. Однако применительно к отдельным биологическим наукам в толковании терминов особь и организм имеются некоторые различия.

*Особь (индивид, индивидуум)* – наименьшая единица биологического вида, подверженная действию факторов эволюции, элементарная единица живого покрова, индивид со всеми своими симбионтами. В эволюционном смысле – существо, происходящее от одной зиготы, гаметы, споры или почки и индивидуально подлежащее действию эволюционных факторов. Обладает всеми признаками, свойственными виду, к которому принадлежит, но и обладающий морфологическими и физиологическими особенностями, отличающими его от других организмов того же вида. Особь – один из системообразующих признаков.

*Организм* – «живое существо», которому свойственны все основные проявления жизни: клеточная структура, особый тип обмена веществ, раздражимость, рост и развитие, размножение, изменчивость, наследственность, генетически определенная реакция на условия среды. Существование организма как целостной системы предполагает наличие

нескольких соподчиненных уровней организации: организменного, органного, тканевого, клеточного, субклеточного, молекулярного. Регуляция роста и развития целостного организма осуществляется путем интеграции процессов, происходящих на всех этих уровнях, взаимосвязанных многочисленными прямыми и обратными связями.

Начиная с 60-ых годов XX столетия указанные выше соподчиненные уровни организации целостного организма стали использоваться в качестве растительных моделей. *Растительные модели* – это отдельные растения, части растений, их органы, клетки и части клеток, имеющие типичную ответную реакцию на экспериментальное воздействие и удобные для экспериментирования. Растительные модели до настоящего времени используются для исследования влияния различных воздействий и роли отдельных органов в процессах метаболизма с последующей экстраполяцией на целостное растение.

Существует определение организма, включающее в себя и понятие особи.

Организм – это оформленная в некое физическое тело или в некое единство в пространстве и времени отдельность – особь, обладающая всеми свойствами организованной системы только как целое; биологический индивид, дифференцированный на органы, выполняющие отдельные функции обеспечения гомеостаза, и обладающий собственной уникальной комбинацией генов (генотип), присущих тому биологическому виду, к которому он принадлежит.

Из приведенного определения следует, что элементарной единицей организменного уровня является особь, которую можно рассматривать в эволюции от момента ее зарождения до прекращения существования в качестве живого организма, что позволяет ее называть и онтогенетическим уровнем организации. В связи с эволюцией отдельных особей и вида или типа одинаковых особей были введены термины *онтогенез* и *филогенез*. По существу, появление, развитие и смерть отдельных особей, т.е. их жизнь, и

есть онтогенез, в то время как филогенез – это историческое развитие организмов, их совокупности, составляющих типы, классы, отряды, семейства, роды и виды в биологической классификации.

Можно сказать, что особенности живых организмов определяются их историчностью – каждый организм развивается онтогенетически и несет в себе память о филогенетическом эволюционном развитии. И онтогенез, и филогенез идут в направлении возрастающей сложности, и в процессе эволюции живого организма возникает и запоминается новая информация, в том числе для него возрастает ценность информации. Следовательно, организм является результатом филогенетического эволюционного развития и сам проходит путь онтогенетического развития.

Особь (организм) обладают свойствами генотипа. *Генотип* – это совокупность всех генов организма, определяющих наследственные признаки и свойства, полученные особью от родителей, а также новые свойства, появившиеся в результате мутаций генов, которых не было у родителей. Генотип складывается при взаимодействии двух геномов (яйцеклетки и сперматозоида) и представляет собой наследственную программу развития, являясь целостной системой, а не простой суммой отдельных генов.

Хотя все развитие органической природы шло в приспособлениях к условиям внешней среды, но отнюдь не под прямым влиянием этих условий, а в борьбе за существование между более или менее отвечающими данной среде формами. То есть, с момента своего появления организмы вступили в конкурентные отношения между собой как между особями (*внутривидовая конкуренция*), так и между видами (*межвидовая конкуренция*).

Неизбежность и необходимость конкуренции между организмами и группами организмов обусловлены таким универсальным внешним фактором, как конечность ресурсов любой среды обитания, а обязательное для ее результативности наличие индивидуальных и групповых вариантов организации обеспечивается возможностью генетических изменений



мутациями, а также возможностью *рекомбинаций генов* в ходе воспроизводства.

Мутация может привести как к *ароморфозу (арогенезу)* – резкому расширению сферы обитания вида, возникновению многих близких форм, так и к *аллогенезу (идиоадаптации)* - изменениям частного порядка. В первом случае возможно катастрофическое поражение страдающего организма. Если при этом заметно изменились условия его обитания, может произойти полное вымирание поражаемого вида и даже более крупной систематической категории живого при условии, что он (она) не имеет очень большого запаса *генетических преадаптаций* для сопротивления болезнетворному началу.

*Принцип преадаптации* позволяет сделать следующее заключение: способность к приспособлению у организмов заложена «изначально» и не связана непосредственно с их взаимодействием со средой обитания. Если исходить из *закона генетического разнообразия*, то все живое генетически различно и имеет тенденцию к увеличению биологической разнородности. Естественно, что при известном условии отсутствия в природе генетически идентичных особей, варианты преадаптации неисчислимы.

Сами мутации одномоментны, имеют вероятностную природу, но поставляют материал для очень длительного и направленного процесса дарвиновского естественного отбора.

Суть этого процесса заключается в том, что генетические преобразования могут изменять степень надежности гомеостаза организованной системы (организма, сообществ организмов данного вида). Происходит «замыкание» обратной связи между гомеостатической удачностью данного генетического варианта организма и количеством его потомков.

Положительные обратные связи, когда носители гомеостатически удачных вариантов отклонений от прежней нормы увеличиваются в числе,

характеризуют *формообразующий отбор*. Именно он приводит к появлению новых разновидностей, видов и типов организации. С другой стороны, когда численность неудачных отклонений от нормы падает, говорят о *стабилизирующем отборе*, вследствие которого сохраняется достигнутый уровень организации организмов.

Естественный отбор будет и дальше отбирать среди случайных отклонений изменчивости все, к данным условиям подходящее, и жестко устранять все мало-мальски ослабляющее и неподходящее организмам в их приспособлении к условиям среды.

Максимальному давлению жизни, максимизации биогенной энергии (энтропии) противостоит действие *закона давления среды жизни*, или *закона ограниченного роста Ч.Дарвина*: хотя не существует исключений из правила, что потомство одной пары особей, размножаясь в геометрической прогрессии, стремится заполнить весь земной шар, имеются ограничения, не допускающие этого явления. Эти ограничивающие силы определенным образом упорядочены, что позволило сформулировать довольно большое количество формализованных правил, принципов и законов.

*Именно в противоречивом единстве консервативной, устойчивой наследственности с изменчивостью, которая нарушает эту устойчивость, возникают новые формы, подхватывающие новые изменения и включающие их в достояние самой наследственности. Не условия определяют формообразование, а саморазвитие находит самые разнообразные пути приспособления к условиям существования (В.Сахаров).*

Таким образом, среда определяет особый вид модификационной изменчивости, которая последующим поколениям не передается по наследству, а размах этой изменчивости строго определен наследственностью.

Ненаследственную изменчивость следует изучать на материале совершенно одинаковом по своим наследственным свойствам. Таковыми являются штаммы бактерий, полученные от одной бактериальной клетки, суспензии клеток в культуре клеток и тканей. Такими же однородными бывают и клоны растений, представляющие вегетативное (неполовое) потомство одного растения. Вегетативное размножение клона можно вести клубнями (картофель), отводками (смородина), так называемыми усами (земляника), корневой порослью (корнесобственные плодовые и цветочные культуры), луковицами (тюльпаны), клубнелуковицами (гладиолусы), воздушными луковицами (некоторые лилии), а иногда прямо черенками (герань) или даже просто листьями (многие декоративные растения). Подобные способы вегетативного размножения используют очень многие растения в природе, образующие иногда мощные заросли, выросшие от одного-единственного растения.

Однако и в этом случае, когда все растения наследственно однородны, нельзя найти двух особей, идеально подобных друг другу. Во всех популяциях, в том числе и самых *монотипичных популяциях* чистотипных сортов существует скрытая *гетерогенность*. Она представляет собой такую фенотипическую разнородность, которая в популяциях проявляется, как правило, в необычных условиях среды (у фитофизиологов – в так называемых «острых» экспериментах). Тем не менее, не следует смешивать скрытую разнородность (гетерогенность) с «потенциальной изменчивостью», проявляющейся преимущественно в потомстве в результате соответствующих процессов расщепления.

Весьма важным обстоятельством для фитофизиологов, изучающих ход физиологических процессов даже на организменном уровне, является то, что *скрытая разнородность в популяциях обнаруживается как по структурным, так и функциональным признакам. В этой связи ее проявления можно подразделить на структурные (морфологические, анатомические) и функциональные (физиологические, биохимические).* Эти

крупные категории в свою очередь можно подразделить на более мелкие формы. Внутрипопуляционная скрытая физиологическая разнородность имеет селективное значение и существует у всех видов растений.

Как было отмечено выше, фенотипическая изменчивость (изменчивость под влиянием внешних условий) явление временное и наблюдаемые изменения по наследству передаваться не могут. В этой связи генетиками, селекционерами, растениеводами было введено понятие «нормы реакции».

*Норма реакции* – это пределы фенотипической изменчивости, которые ограничены наследственными возможностями (генотипом). Норма реакции определяет число и характер возможных вариантов фенотипа, или модификаций, при различных условиях внешней среды (температуре, влажности, освещенности, уровнях минерального питания, воздействия фитопатогенов и т.д.). Например, обогащение почв элементами питания способствует повышению урожая сельскохозяйственных культур, но эти изменения не могут быть слишком значительными в пределах одного сорта. Резкие изменения возможны лишь при выведении более урожайного сорта, имеющего генетически более широкую норму реакции. И, наоборот, хороший сорт может давать желаемый максимум лишь в благоприятных почвенно-климатических условиях.

Анализ биологами явлений природы привел их к заключению, что обусловленная взаимоотношениями систем между собой и их взаимодействием с абиотическими факторами, эволюция организованных систем любого порядка и любой степени сложности (от организма до биосферы) представляет собой процесс закономерных изменений и способности использовать информацию, и связанных с этим изменений самих систем и их способов саморегуляции, идущих на всех уровнях их организации *в сторону повышения степени надежности их гомеостаза путем отбора продвинутых в этом отношении генетических вариантов.*

### **Вопросы и задания для самоконтроля:**

1. Какова структура биосферы?
2. Сформулировать биогеохимические принципы по В. Вернадскому
3. Как осуществляется взаимодействие составных частей экосистемы?
4. Агроэкосистемы – это .....
5. Основные черты экосистем по Ю. Одуму
6. В чём заключается принцип Ле Шателье – Брауна?
7. Назвать основные формы влияния человека на растения и растительный покров
8. Дать характеристику биогеоценоза, биоценоза, педоценоза
9. Характеристика агробиоценоза
10. Характерные черты фитоценоза и агрофитоценоза
11. Характеристика вида, подвида, экотипа, биотипа
12. Признаки вида по К. Завадскому
13. Дать определение понятий популяции, ценопопуляции, сорта
14. Что следует понимать под особью (индивидом)?

### **ЗАКЛЮЧЕНИЕ**

Для биологии сегодняшнего дня, с одной стороны, важно не только аналитическое проникновение с помощью методов физики и химии в тончайшее строение живой материи, в её молекулярное строение, но одновременно не менее важной задачей является и познание компонентов системного образования живого и их взаимодействия на различных уровнях организации жизни, проблема определения специфики самих этих уровней; условия и закономерности возникновения одних уровней из других; обратное влияние более высоких уровней на низшие и т.д.

В современной биологии все большее внимание уделяется таким понятиям, как часть, элемент, структура, функция, система, целое, организация, информация, модель, моделирование и т.д. Это объясняется

тем, что предметом биологии являются уже не только и не столько отдельные компоненты живого, а, прежде всего, сложные системы взаимосвязанных друг с другом компонентов.

Принцип сложной организованности жизни, несводимой к какой-либо одной форме или системе, становится одним из теоретических фундаментов биологии. *Важнейшей чертой этого принципа является отказ от признания организма единственно основной и первичной формой организации живого* и признание того, что в составе живого покрова Земли существует множество подчиненных систем, обладающих различными степенями организованности: от рыхлых и случайных скоплений живых существ до самых высокоинтегрированных и высокоорганизованных особей.

Разработка системных представлений способствует развитию теоретического мышления в биологии. В наши дни биология все больше превращается в науку, теоретически объясняющую сущность явлений и процессов, протекающих в живых организмах на основе познания внутренних связей и отношений между ними как единой целостной системы живого.

Живая система, закономерности ее развития проявляются в объективных биологических отношениях. Можно сказать, что живая система есть совокупность биологических отношений. Под совокупностью *биологических отношений*, как процесса взаимодействия живой системы со средой, подразумеваются отношения живой системы как к биотической, так и абиотической среде, которые в свою очередь делятся на генеалогические и экологические отношения. Под *генеалогическими отношениями* понимается наследственность, а также различные вторичные формы преемственности между организмами. Иначе говоря, генеалогические взаимные отношения – это вся совокупность связей между последовательными поколениями во времени. *Экологические отношения* включают отношения питания, защиты от врагов, конкурентные отношения.

В основу разработки общих принципов организации любой системы должен быть положен анализ ее качественных определенностей. Понятие организации применительно к живому отражает факт пространственно-временной упорядоченности однотипных и разнотипных элементов и блоков элементов, а также более или менее устойчивых их объединений, имеющих характер «узловых пунктов». Так, на основе полимеризации и дифференциации нуклеотидов и аминокислот возникают линейно-цепочные макромолекулы ДНК, РНК и белка. При переходе от элементарных к более сложным биологическим системам фундаментом служит не только полимеризация химических структур, но также полимеризация и дифференциация субклеточных образований, клеток и всех надклеточных систем в пределах организма и всех надорганизменных живых систем.

Живые системы резко различаются по многим важнейшим показателям: размерам, степени сложности, длительности существования, распространенности в природе, способам воспроизведения, механизмам интеграции, степени целостности (т.е. числом степеней свобод элементов в системе) и т.д. Связи между системами могут быть *иерархическими, функциональными, сетчатыми*.

Однако до настоящего времени ряд физиологов растений придерживаются взгляда, что только организм (особь, индивид) является основой и первичной формой организации живого, а все надорганизменные системы, начиная с колонии, популяции, вида, фитоценоза, биоценоза и кончая биосферой, - производными и вторичными формами. *Целостность надорганизменных систем отрицается, их свойства принимаются за аддитивные (т.е. сведение таких форм к сумме особей)*.

Наиболее существенной ошибкой таких взглядов является построение иерархических рядов с простой линейной последовательностью, когда в одну цепь соподчиненных звеньев включаются элементы, относящиеся к разным природным рядам, т.е. строятся заведомо искусственные ряды.

Недостатком этого ряда применительно к живым системам является совмещение частных и вторичных образований, неспособных к самостоятельному существованию в природе (например, ткани и органы) с универсальными и первичными формами организации (организм и сообщество организмов). Кроме того, этот ряд совмещает системы, являющиеся этапами эволюции организма (мицелла, клетка, организм, колония), со структурными подразделениями организма и с надорганизменными образованиями. Из обсуждаемого ряда исключаются популяция и вид по причине, что эти системы относятся к генетической, а не к пространственной иерархии, и не имеют централизованного управления.

По мнению ряда биологов существует необходимость в уточнении понятия «уровень организации». Существование иерархических рядов живых систем требует установления понятия, которое не только бы фиксировало специфичность каждой системы, но и ее положения в ряду. Необходимость сопоставления живых систем по степени их сложности вне зависимости от того, к одному или к различным естественным рядам они принадлежат, также требует введения соответствующего понятия. Во всех этих случаях и применяется термин «уровень организации».

Однако термин «уровень» часто употребляется в смыслах, которые требуют четкого разграничения. Например, в одном случае имеется в виду уровень организации самих живых систем, в другом – уровни, на которых осуществляется изучение живого. Естественно, что *уровни изучения живого не всегда совпадают с уровнями организации живого.*

Так, живое можно изучать на уровне элементарных частиц, атомов, молекул, внутриклеточных структур, т.е. элементов, которые заведомо не являются живыми (признаки живого указывались нами ранее). Нижний порог сложности организации самой элементарной живой системы выше самого высокого из только что упомянутых уровней изучения. Так или иначе, но *ни атом, ни молекула, ни субклеточные структуры не могут рассматриваться*



в качестве уровней организации живого, хотя живое и исследуется на атомном, молекулярном, субклеточном уровнях. Уровень изучения живого, исходя из современных биотехнологических методов и приемов, практически совпадает с уровнем организации живого, начиная с клетки.

Стремление к «монополии» молекулярного уровня все больше встречает возражений со стороны ученых, обращающих внимание на специфичность организаций, возникающих при взаимодействии мембран и органелл, функционирования ферментных комплексов в системах *in vitro*, реализации функций нуклеиновых кислот, преувеличения роли регуляции физиологических процессов на молекулярном и субклеточном уровнях изучения живого.

Фитофизиологи-систематики предлагают выделять пять основных уровней организации живого:

- 1) организменный (единица – *особь, индивид*);
- 2) популяционно-видовой (единица – *отдельная популяция или группа популяций, т.е. вид*);
- 3) биоценотический (единица – *конкретный биоценоз*);
- 4) формационный (единица – *фауна и флора относительно замкнутой биогеографической области*); в н.в. этот уровень принято называть экосистемным (биогеоценотическим);
- 5) биосферный (*все «живое вещество» биосферы*).

Системные образования состоят из подсистем. Их необходимое число и разнокачественность более или менее постоянны и определяются *законом (правилом) полноты составляющих*: число функциональных составляющих системы и связей между ними должно быть оптимальным – без недостатка или избытка в зависимости от условий среды или типа системы. Четкие лимиты характерны для всех систем, но экологические их модификации часто не теряют функциональных черт и при довольно большом разбросе числа составляющих. Для них характерны естественные колебания даже

количества входящих видов. Размах колебаний ограничен *законом необходимого разнообразия*.

При всех колебаниях числа составляющих оно подчиняется действию *закона избыточности системных элементов при минимуме числа вариантов организации*: многие динамические системы стремятся к относительной избыточности основных своих составляющих при минимуме вариантов организации. Избыточность числа элементов нередко служит неременным условием существования системы, ее качественно-количественной саморегуляции и стабилизации надежности, обеспечивает ее *квазиравновесное состояние*. В то же время число вариантов организации жестко лимитировано. Природа часто «повторяется», ее «фантазия», если говорить не о числе и разнообразии однотипных элементов, а о количестве самих типов организации, очень ограничена. Отсюда многочисленные структурные аналогии и гомологии, однопорядковые формы организации.

*Системогенетический закон* в отличие от биогенетического своего предшественника позволяет прогнозировать будущее развитие (вернее не сам закон, а одно из его следствий). Если развитие относительно детерминировано воздействием иерархии надсистем, а отчасти и подсистем в прошлом (подсистемы, изменяясь, не могут не влиять на целое, пример тому мутации), то характер процессов не изменится и в будущем, во всяком случае в ближайшем (в масштабе характерного времени систем). И хотя принцип *«развитие есть движение движений во всей иерархии значимых систем»* не позволяет создать ни одной безальтернативной модели, все же можно прогнозировать вероятный ход событий. Если же рассматривается процесс, описываемый системогенетическим законом, в начальных (не в конечных) фазах развития, точность прогноза резко возрастает (никогда семя не образуется раньше, пока не сформируется цветок и не произойдет оплодотворение).

Функциональные изменения следуют проверенным длинной серией «проб и ошибок» путем. Они определяются *законом последовательности прохождения фаз развития*: фазы развития природной системы могут следовать лишь в эволюционно и функционально закрепленном (исторически, эволюционно, геохимически и физиолого-биохимически обусловленном) порядке, обычно от относительно простого к сложному, как правило, без выпадения промежуточных этапов, но, возможно, с очень быстрым их прохождением или эволюционно закрепленным отсутствием. Насильно убрать какую-то из фаз развития практически невозможно. Иногда доступно ее несколько сократить во времени (яровизация). Нельзя существенно отклонить и направление развития (необратимость процессов роста и развития растений). Можно лишь его задержать, даже отсечь какие-то последующие фазы, но не качественно изменить. Доступно и некоторое ускорение процесса путем регуляции внутренних взаимосвязей.

В жизни экологических систем действуют общие термодинамические принципы и законы сохранения энергии, вещества, информации. *Закон (принцип) энергетической проводимости*: поток энергии, вещества и информации в системе как целом должен быть сквозным, охватывающим всю систему или косвенно отзывающимся в ней. Иначе система не будет иметь свойства единства. Этот закон (принцип) не следует понимать слишком упрощенно и ограничиваться короткими интервалами времени. Очевидно, для экологической системы определенного уровня иерархии длительность прохождения потока энергии, вещества и информации будет специфичной.

Важное значение для экологических и биолого-эволюционных процессов имеет *общефизический закон минимума диссипации* (рассеивания) *энергии Л.Онсагера*, или *принцип экономии энергии*: при вероятности развития процесса в некотором множестве направлений, допускаемых началами термодинамики, реализуется то, которое обеспечивает минимум диссипации энергии (или минимум роста энтропии).

Энергия, вещество и информация, поступающие в систему извне и выступающие как факторы ее жизни, действуют не в «чистом» виде, а селективируются и видоизменяются этой системой. Если они проходят предварительно через надсистемы рассматриваемой системы, то эти процессы идут многократно и до нее доходят в трансформированном всеми надсистемами виде. Поиск прямых связей между очень далекими по иерархическому уровню системными образованиями, если эти связи не настолько сильны, что проходят «транзитом» через промежуточный ряд иерархии систем, как правило, бывает очень затруднителен. Действует *принцип преломления действующего фактора в иерархии систем*. При этом не следует сбрасывать со счета и саму рассматриваемую систему как преобразующий фактор члена иерархии: фактор, действующий на систему, преломляется через всю иерархию надсистем и через функциональные особенности самой системы. В связи с этим, как правило, воздействия надсистем не равны по силе и не совпадают по времени с интенсивностью и моментом их возникновения.

В силу преломления действующего фактора в иерархии систем и наличия многих «фильтров» этот фактор либо ослабляется, либо усиливается, а чаще всего оказывается неравномерным по силе воздействия с ходом времени. Система немедленно или с задержкой реагирует на возникающие флуктуации. Это положение констатируется *законом функционально-системной неравномерности*: темпы реакций и прохождения фаз развития системы (в ответ на действие внешних факторов) закономерно неравномерны – они то убыстряются (усиливаются), то замедляются (ослабевают).

В соответствии с *законом максимума биогенной энергии* (энтропии) *В.Вернадского – Э.Бауэра*, любая биологическая или «биокосная» (с участием живого) система, находясь в подвижном (динамическом) равновесии с окружающей ее средой и эволюционно развиваясь, увеличивает свое воздействие на среду. Давление растет до тех пор, пока не будет строго

ограничено внешними факторами (надсистемами или другими конкурентными системами того же уровня иерархии), либо не наступит эволюционно-экологическая катастрофа.

*Закон единства организм – среда В.Вернадского* гласит: жизнь развивается в результате постоянного обмена веществом и информацией на базе потока энергии в совокупном единстве среды и населяющих ее организмов. Связано это с активностью всех биосистем. А поскольку отношения организма и его среды системны, действует *принцип экологического соответствия*: форма существования организма всегда соответствует условиям его жизни. Если рассматривать эту закономерность не отвлеченно-философски, а конкретно-биологически, то формулируется *правило соответствия условий среды жизни генетической предопределенности организма*: вид организма может существовать до тех пор и постольку, поскольку окружающая его среда соответствует генетическим возможностям приспособления этого вида к ее колебаниям и изменениям.

Системный подход строится с учетом *общих принципов формирования иерархии систем*, которые включают в себя:

- 1) дублирование относительно разнокачественных структур, составляющих в своей организованной совокупности нечто новое, т.е. наличие свойства эмерджентности (древние философы говорили: целое больше суммы его частей);
- 2) определенность функциональной цели организации в рамках связей со средой и внутренних возможностей системы.

Сам принцип иерархической организации (или принцип интегративных уровней) в биологии и экологии принимается как аксиома или эмпирически наблюдаемый факт. Столь же аксиоматически утверждается и проявление эмерджентности с переходом от одного уровня иерархии к другому. *Эмерджентность* – наличие у системного целого особых свойств, не

присущих его подсистемам, элементам и (несистемным) блокам, а также сумме элементов и блоков, не объединенных системообразующими связями. Свойство цели как функциональное состояние и закономерность построения системы, достигаемая путем возникновения обратных связей, создает некое поле взаимодействий. Это поле не может быть бесконечным по способу организации, т.к. любая система существует в рамках ее характерного времени и пространства (размера).

При реализации системного подхода большое значение имеют также модели биологических объектов, создаваемые на основе общей теории систем и позволяющие провести точный количественный анализ специфических закономерностей, характерных для функционирующих органически целостных живых систем.

Фитоценоз как сложная биологическая система включает в себя в качестве подуровней организации – вид, популяцию, особь. Популяция, как правило, не имеет единого состава, а состоит из многих биотипов. Несмотря на свой неодинаковый состав, популяции существуют как относительно самостоятельные единицы и представляют собой основные и элементарные формы адаптации, существования и эволюции вида. Между ними не имеется совершенно плавных и непрерывных переходов.

Популяция никогда не бывает простой суммой или смесью особей. Смесь является случайным сочетанием особей, а популяция имеет определенную структуру, и образующие ее особи взаимосвязаны определенными специфическими закономерными отношениями. К популяции следует подходить как к известному единству, которому свойственны определенная целостность и способность к самовоспроизведению.

Из всего сказанного можно сделать следующие выводы:

1. Специфика организма (особи), популяции, фитоценоза как целостных систем интуитивно принимается большинством исследователей.

Обычно о ней говорят в очень общих качественных формулировках. Но признание целостности вообще – это еще не конкретное использование принципов целостности систем в повседневной работе. Очень часто исследователи забывают о возможностях и особенностях целостных систем.

2. Системный подход к организму (особи) допускает ситуацию, когда при онтогенетической дифференциации могут изменяться все структуры клетки, в том числе ДНК, однако при утере информации структуры перейдут в более вероятностное состояние. Точно также вероятна система, у которой при накоплении информации некоторые переменные будут закреплены и не будут изменяться. Из этого следует, что для теории дифференциации в принципе безразлично, меняется количество и качество ДНК в онтогенезе или нет. Поэтому принципиальный вопрос «клеточного» подхода к организму теряет свою принципиальность при системном подходе. Можно быть совершенно уверенным в том, что *основная доля механизма дифференциации лежит не на уровне отдельных веществ и структур, а на уровне организма в целом.*

Дифференциация – это одно из проявлений целостности биологической системы.

3. Одной из главных проблем общей биологии является проблема разграничения существенных и несущественных аргументов организма. Существенные аргументы определяют тождество организма с самим собой в интервале меняющихся внешних условий. По существу речь идет о необходимости количественного критерия целостности, определяющего границу, за которой система перестает быть сама собой.

4. В иерархии целостных систем ген – организм – популяция – вид – биоценоз – биогеоценоз – экосистема – биосфера механизмы интеграции совершенно различны. Организм, биоценоз (в.т. числе фитоценоз), биогеоценоз, экосистема интегрированы на основе обмена веществом. Системы типа формаций, флор, фаун, экотипов интегрированы экологически.

Популяция, биотип, вид – генетически, ген – на основе взаимодействия молекул.

## СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ И ПОНЯТИЙ

**Агрегирование систем** является понятием, противоположным декомпозиции. В процессе исследования возникает необходимость объединения элементов системы с целью рассмотрения её с более общих позиций.

**Адаптируемость системы** – свойство изменять поведение или структуру с целью сохранения, улучшения или приобретения новых качеств в



условиях изменения внешней среды. Обязательным условием возможности адаптации является наличие обратных связей.

**Биологическая система** – всегда открытая система, условиями существования которой служат: 1) внутренне контролируемый обмен веществом с внешней средой; 2) приток энергии извне; 3) наличие обмена информацией с внешней средой.

**Вход** (в систему) – всё, что изменяется в процессе (функционирования) системы.

**Выход** – результат конечного состояния процесса.

**Декомпозиция систем** – разделение систем на части с последующим самостоятельным рассмотрением отдельных частей.

**Детерминированные системы** – системы, для которых состояние однозначно определяется начальными значениями и может быть предсказано для любого последующего момента времени.

**Иерархичность систем** предполагает учитывать не только внешнюю структурную сторону иерархии, но и функциональные взаимоотношения между уровнями. Например, в биологических организациях более высокий иерархический уровень оказывает направляющее воздействие на нижележащий уровень, подчиненный ему, и это воздействие проявляется в том, что подчинённые члены иерархии приобретают новые свойства, отсутствовавшие у них в изолированном состоянии, а в результате появления этих новых свойств формируется новый, другой «облик целого» (влияние свойств элементов на целое). Возникшее таким образом новое целое приобретает способность осуществлять новые функции, в чем и состоит цель образования иерархий.

**Интегративность системы** – системы, в которых системообразующие, системосохраняющие факторы, в числе которых важную роль играют неоднородность и противоречивость элементов, с одной стороны, и стремление их вступать в коалиции – с другой.

**Интерпретация** – истолкование, объяснение, разъяснение.

**Кибернетика** – наука об общих закономерностях процессов управления и передачи информации в различных системах, будь то живые организмы, машины или общество.

**Классификация систем** – распределение на классы по наиболее существенным признакам. Под классом понимается совокупность объектов, обладающих некоторыми признаками общности. Признак (или совокупность признаков) является основанием (критерием) классификации.

**Компонент системы** – любая часть системы, вступающая в определённые отношения с другими частями (подсистемами, элементами).

**Коммуникативность систем** – ситуация, когда система не изолирована от других систем. Она связана множеством коммуникаций со средой, представляющей собой, в свою очередь, сложное и неоднородное образование, содержащее надсистему (мегасистему – систему более высокого порядка, задающую требования и ограничения исследуемой системе), подсистемы (нижележащие, подведомственные системы), и системы одного уровня с рассматриваемой.

**Самоорганизующиеся системы** более подвержены воздействию факторов среды, обладают более гибкими ответными реакциями, имеющими целью приспособление к различным типам воздействия (саморегуляция).

**Система** – это совокупность сильно связанных объектов, обладающая свойствами организации, целостности и членимости.

**Системный подход** – это подход, при котором любая система (объект) рассматривается как совокупность взаимосвязанных элементов, имеющая выход (цель), вход (ресурсы), связь с внешней средой, обратную связь.

**Системный анализ** – совокупность методов и средств исследования сложных, многоуровневых и многокомпонентных систем, объектов,

процессов, опирающихся на комплексный подход, учёт взаимосвязей и взаимодействий между элементами системы.

**Суммативность системы** – понятие, обратное целостности системы.

Системность как свойство нарастает по мере развития системы от суммативности к целостности.

**Состояние систем** – совокупность существенных свойств, которым система обладает в каждый момент времени.

**Стабильные системы** – ситуация, когда структура и функции практически не изменяются в течение всего периода их существования и, как правило, качество функционирования стабильных систем по мере изнашивания их элементов только ухудшается.

**Структура системы** – устойчивое множество отношений, которое сохраняется длительное время неизменным, по крайней мере в течение интервала наблюдения. Структура системы опережает определённый уровень сложности по составу отношений на множестве элементов системы или, что эквивалентно, уровень разнообразий проявлений объекта.

**Специальные системы** – системы, для которых характерна единственность назначения и узкая профессиональная специализация обслуживающего персонала (сравнительно несложная).

**Открытая система** – система, которая взаимодействует с окружающей её средой в каком-либо аспекте: информационном, энергетическом, вещественном и т.д.

## БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Агаев, М.Г. Экспериментальная эволюция / М.Г. Агаев. – Л.: Наука, 1978. – 272 с.

2. Афанасьев, В.Г. Мир живого: системность, эволюция, управление / В.Г. Афанасьев. – М.: Наука, 1986. – 334 с.
3. Гурвич, А. Принципы аналитической биологии и теории клеточных полей / А. Гурвич. – М.: Наука, 2000. – 360 с.
4. Доброборский, Б.С. Термодинамика биологических систем / Б.С. Доброборский. – С.-Петербург, 2006. – 211 с.
5. Жилин, Д. Теория систем / Д. Жилин. – М.: Либроком, 2010. – 310 с.
6. Жирминский, А.В. Критические уровни в процессе развития биологических систем / А.В. Жирминский, В.И. Кузьмин. – М.: Наука, 1982. – 180 с.
7. Завадский, К.М. Вид и видообразование / К.М. Завадский. – Л.: Наука, 1968. – 404 с.
8. Кондратьев, М.Н. Взаимосвязи и взаимоотношения в растительных сообществах / М.Н. Кондратьев, Г.А. Карпова, Ю.С. Ларикова. – М.: Издательство РГАУ-МСХА, 2014. – 299 с.
9. Процессы регулирования в биологии / Пер. с англ. П.К.Анохина. – М.: ИЛ, 1960. – 279 с.
10. Рубин, А.Б. Термодинамика биологических процессов / А.Б. Рубин. – М.: МГУ, 1984. – 278 с.
11. Тарасенко Ф. Прикладной системный анализ. – М.: КноРус, 2010. – 160 с.
12. Хомяков, В.Н. Объективная оценка состояния агроценоза. / В.Н. Хомяков. – Л.: Гидрометеиздат, 1989. – 175 с.
13. Хомяков, П. Системный анализ / П. Хомяков. – М.: ЛКИ, 2010. – 240 с.
14. Яровой, В.В. Вынужденная симметрия биологических систем. Этапы эволюции органических соединений. Самообразование клетки / В.В. Яровой. – М.: Граф Циппелин, 2005. – 392 с.

## СОДЕРЖАНИЕ

|  |     |
|--|-----|
| 1. ОБЩИЕ СВОЙСТВА СИСТЕМ   | 7   |
| 1.1 Состав и структура систем. Системные характеристики          | 7   |
| 1.2. Организация и самоорганизация                               | 7   |
| 1.3. Системообразующие факторы                                   | 11  |
| 1.4. Свойства целостных систем                                   | 13  |
| 1.5. Эволюция систем   | 14  |
| Вопросы и задания для самоконтроля                               | 16  |
| 2. ПРИРОДНЫЕ СИСТЕМЫ   | 17  |
| 2.1. Общая характеристика природных систем                       | 18  |
| 2.2. Системность неживой природы                                 | 19  |
| 2.3. Системность живой природы                                   | 22  |
| 2.4. Типы систем в термодинамике                                 | 24  |
| 2.5. Понятие энтропии в системном анализе                        | 25  |
| 2.6. Самоорганизация в открытых системах                         | 27  |
| Вопросы и задания для самоконтроля                               | 29  |
| 3. БИОЛОГИЧЕСКИЕ СИСТЕМЫ   | 29  |
| 3.1. Особенности биологического уровня организации               | 30  |
| 3.2. Термодинамические особенности живых систем                  | 34  |
| 3.3. Динамические открытые системы в биологии                    | 36  |
| 3.4. Принцип обратной связи в биологических системах             | 38  |
| 3.5. Моделирование поведения биологических систем                | 43  |
| 3.6. Принципы моделирования физиологических процессов у растений | 44  |
| Вопросы и задания для самоконтроля                               | 49  |
| 4. ИЕРАРХИЯ СТРУКТУР ЖИВОЙ И НЕЖИВОЙ ПРИРОДЫ                     | 49  |
| 4.1. Биосфера  | 50  |
| 4.2. Экосистема  | 54  |
| 4.3. Агрэкосистема   | 60  |
| 4.4. Биогеоценоз, биоценоз, биопедоценоз                         | 69  |
| 4.5. Агробиоценоз (Агроценоз)                                    | 79  |
| 4.6. Фитоценоз   | 85  |
| 4.7. Агрофитоценоз   | 86  |
| 4.8. Вид. Подвид. Экотип. Биотип                                 | 92  |
| 4.9. Популяция. Ценопопуляция. Сорт                              | 98  |
| 4.10. Особь (организм, индивид)                                  | 107 |
| Вопросы и задания для самоконтроля                               | 113 |
| ЗАКЛЮЧЕНИЕ   | 114 |
| СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ И ПОНЯТИЙ                                       | 125 |
| БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК   | 128 |

**Ларикова Юлия Сергеевна**

**СИСТЕМНЫЙ ПОДХОД В  
ЭКОФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ**

**УЧЕБНОЕ ПОСОБИЕ**

Издано в редакции составителя  
Корректурa составителя  
Отпечатано с оригинала,  
предоставленного составителем

Подписано в печать 12.2022 г.

Печ. л. 8,18. Тираж 20 экз.

Заказ \_\_\_\_\_

Формат 60x84<sup>1</sup>/<sub>8</sub>