

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК  
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ  
Вычислительный центр в г.Красноярске

---

УДК 577.3

*А.Н. Горбань, Е.В. Смирнова, Е.П. Чеусова*

**ГРУППОВОЙ СТРЕСС:  
ДИНАМИКА КОРРЕЛЯЦИЙ ПРИ АДАПТАЦИИ  
И ОРГАНИЗАЦИЯ  
СИСТЕМ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ**

КРАСНОЯРСК - 1997

В результате обработки многолетних наблюдений при сравнительном анализе популяций и групп, находящихся в различных экологических условиях (на Крайнем Севере и в средних широтах Сибири), получен вывод: **наибольшую информацию о степени адаптированности популяции к экстремальным или просто изменившимся условиям несут корреляции между физиологическими параметрами.**

*В типичной ситуации при увеличении адаптационной нагрузки уровень корреляций повышается, а в результате успешной адаптации - снижается. Показано, что этот эффект связан с организацией системы факторов, действующих на группу.*

*Если система факторов организована в соответствии с принципом Либиха (монолимитирование) то с ростом адаптационного напряжения размерность облака точек, представляющего группу в пространстве физиологических параметров, снижается, растет сумма коэффициентов корреляции и, в то же время, растет разброс этого облака - возрастают дисперсии.*

*Если происходит взаимное усиление давления различных факторов (синергичные системы), то, напротив, с ростом адаптационного напряжения размерность облака точек, представляющего группу в пространстве физиологических параметров, растет, падает сумма коэффициентов корреляции. Дисперсии в то же время возрастают - так же, как и в предыдущем случае.*

Рассматриваются два возможных способа повышения корреляций:

1) распределение (облако) точек, представляющих группу в пространстве параметров, более или менее равномерно вытягивается в небольшом числе направлений;

2) это облако точек распадается на несколько (как минимум, два) кластеров, которые расходятся в пространстве параметров на значительную величину; эти кластеры могут соответствовать различным типам реакции на адаптационную нагрузку.

С помощью алгоритма автоматической классификации проведен анализ данных о состоянии липидного обмена плазмы крови при различных нагрузках. Показано, что в данном конкретном случае кластеризация отсутствует и имеет место первый способ увеличения корреляций.

Полученный результат позволяет высказать гипотезу о том, что эффект повышения корреляций при увеличении адаптационного напряжения не связан с образованием изолированных подгрупп, соответствующих различным типам реакции на факторы среды. В соответствии с высказанной гипотезой, если исследуемая группа все же распадается на такие изолированные подгруппы, то увеличение корреляций при повышении адаптационного напряжения должно наблюдаться во всех этих подгруппах.

**Проведен анализ идей, лежащих в основе теории группового стресса.**

## ОГЛАВЛЕНИЕ

<u>1. Введение</u>	4
<u>2. Моно- и полифакториальные теории лимитирования</u>	6
<u>3. Принцип Либиха и полифакториальность</u>	8
<u>4. Использование принципа Холдейна для описания адаптации</u>	12
<u>5. Адаптация для синергичных групп факторов</u>	13
<u>6. Динамика отбора в системах с факторами различных типов</u>	17
<u>7. Системы с несколькими ресурсами</u>	21
<u>8. Организация систем факторов и программа исследований</u>	23
<u>9. Приложение: некоторые данные наблюдений, подтверждающие эффект</u>	26
<u>9.1. Липидный обмен</u>	26
<u>9.2. Активность ферментов лейкоцитов</u>	27
<u>9.3. Север и спорт</u>	30
<u>10. Повышение корреляций не связано с образованием групп</u>	31
<u>11. Обсуждение. Эффект группового стресса</u>	34
<u>Идея первая. Неспецифические реакции в биологии</u>	34
<u>Идея вторая. Эволюция, сукцессия и адаптация проходят в пространстве фенотипов по одной магистрали, но разную дистанцию</u>	35
<u>Идея третья. Для эволюции есть принцип оптимальности - а через него можно узнать, куда движется адаптация</u>	36
<u>Идея четвертая. Единый адаптационный ресурс</u>	37
<u>Идея пятая. Модели "факторы-ресурсы" - язык для описания адаптационных перестроек</u>	38
<u>Идея шестая. Либиховские и синергичные (анти-либиховские) системы факторов</u>	39
<u>Идея седьмая. Функциональные системы</u>	40
<u>Объяснение эффекта</u>	40
<u>Уточнения: о понятии размерности и единицах измерения</u>	42
<u>Роль контекста</u>	43
<u>Вторая попытка объяснения</u>	44
<u>Третья попытка</u>	45
<u>ЛИТЕРАТУРА</u>	46

## 1. Введение

В серии работ [9,17,24,30,31 и др.] на обширном экспериментальном материале было установлено, что во многих случаях при ухудшении условий существования, их резкой смене, т.е. в ответ на адаптационную нагрузку, в популяциях и группах возрастают корреляции между физиологическими параметрами, одновременно растет и их разброс (дисперсии). В адаптированном же состоянии корреляции ниже и дисперсии меньше.

На протяжении длительного времени большой группой исследователей устанавливались границы этого эффекта. Во-первых, была показана его универсальность - он имеет место не только для человека или млекопитающих (проводились лабораторные эксперименты на крысах), но даже и для растений. Так в [49] эффект описан на примере влияния промышленных выбросов тепловых станций на фенольный состав сосновой хвои, а в [16] с помощью метода корреляционной адаптометрии оценивается мера перестройки популяции травянистых растений в лесных сообществах разной степени нарушенности. Во-вторых, были установлены и границы применимости: эффект нарушается тогда, когда основное влияние в процессе адаптации оказывают факторы, взаимно усиливающие друг друга (так называемые синергичные системы факторов).

Существование эффекта повышения корреляций между физиологическими параметрами при увеличении адаптационной нагрузки подтверждают литературные данные [1, 2, 18, 20, 23, 25, 34, 36].

Корреляции между физиологическими параметрами в ходе процесса адаптации выше, чем в адаптированном состоянии. Этот эффект наблюдается на большом и разнообразном материале (показатели липидного обмена, внешнего дыхания, активности ферментов, транспортной функции крови и т.д.), для разных физиологических параметров.

Можно искать конкретные механизмы повышения корреляций при увеличении адаптационной нагрузки. Для разных групп параметров такие механизмы могут быть (и наверняка будут) различными. Возникает вопрос: в чем общая причина таких эффектов? При постановке вопроса такой общности, естественно обращаться к

эволюционным объяснениям.

Объяснение найденному эффекту дается с помощью эколого-эволюционного принципа полифакториальности [33]: отбор и сукцессия ведут от моно- к полифакториальности, от управления небольшим числом факторов к равнозначности многих факторов. Для доказательства этого утверждения используется идея о лимитирующих факторах (принцип Либиха) и представления о ресурсе или ресурсах особи.

Ресурсы могут распределяться на нейтрализацию воздействия вредных факторов или усиление воздействия полезных. Польза или вред оцениваются, согласно принципу оптимальности Холдейна, по влиянию на коэффициент размножения. В ситуации, когда есть лимитирующий фактор, выгодно (т.е. ведет к увеличению коэффициента размножения) такое перераспределение ресурсов, при котором они отвлекаются от борьбы с действием малозначимых вредных факторов или от усиления малозначимых полезных свойств и направляются на компенсацию лимитирующего фактора. В результате значимость разных факторов выравнивается. Полученное утверждение использует микроэволюционный принцип оптимальности Холдейна и потому верно для процессов с характерными временем, на протяжении которого произойдет смена нескольких поколений.

Было сделано предположение, что намного более быстрые процессы адаптации тоже ведут к полифакториальности [9]: адаптация сдвигает фенотипы в том же направлении, что и микроэволюция, только на меньшую величину. В [9,29,43] описан простейший класс моделей адаптации, иллюстрирующих это утверждение. Адаптация идет в том же направлении, что и отбор, только за эволюционно незначительное время. В [29,43] приводятся также формализованные варианты таких рассуждений (см. также далее в разделе).

Чем выше величина корреляций, тем меньше существенных факторов. В предельном случае, когда модуль всех коэффициентов корреляции стремится к 1, все определяется одним фактором, все параметры являются линейными функциями одной величины.

Полифакториальность тесно связана с принципом лимитирования - принципом Либиха. Противоречия между ними нет, напротив, если в произвольных (случайных) условиях обычно имеет место лимитирование небольшим числом факторов

(монофакториальность), то отбор и сукцессионные перестройки приводят к снижению относительной значимости лимитирующих факторов - к полифакториальности.

Адаптация ведет к аналогичным изменениям. При этом монофакториальности (лимитированию) соответствуют высокие корреляции, а в процессе адаптации они понижаются. Однако не всегда коэффициент размножения определяется факторами, в наибольшей степени отстающими от оптимума. Нередко встречаются случаи синергичного действия факторов, их взаимного усиления [46, 53]. Внутри группы взаимно усиливающих факторов принцип Либиха не выполняется, так как эффекты взаимного усиления приводят в общем случае к значимости всех факторов. Мы называем группы взаимно усиливающих факторов синергичными. Как будет показано ниже (см. также [29,43]), адаптация к чисто синергичной группе факторов приводит к такому распределению ресурсов, при котором часть факторов максимально нейтрализована, а на борьбу с большинством оставшихся ресурсы практически не затрачиваются.

## **2. Моно- и полифакториальные теории лимитирования**

Монофакториальные теории лимитирования получили большое распространение в экологических исследованиях. Согласно указанным теориям выживание и размножение, как правило, лимитируются одним фактором или небольшим их числом. Это означает, что среди факторов, влияющих на популяцию, выделяется один или несколько наиболее существенных (сильно отстающих от оптимума), а остальные мало влияют на коэффициент размножения. К числу таких монофакториальных теорий относятся: паразитарная [12, 47, 50], трофическая [11, 28], генетическая [42, 44], стрессовая [41], синоптическая, конкурентная [45], эпизоотическая [38], пищевая [21] и ряд других. Наиболее надежно монофакториальные теории проверены для агроценозов - урожайность зависит в первую очередь от факторов, далее всего отстающих от оптимума, и управление другими факторами не может заметно ее повысить.

С другой стороны, в настоящее время уже многие экологи склоняются к принятию полифакториальных теорий - в естественных условиях коэффициент размножения определяется не одним, а многими факторами [5-7,48,51,52]. Более того,

делаются попытки рассматривать полифакториальность как один из основных законов экологии. При этом утверждается, что процесс адаптации приводит к тому, что в динамике любой популяции играют роль все возможные факторы численности [33]. Закон Либиха хорошо соответствует реальности, если условия внешней среды блокируют адаптационные перестройки особей. «Есть основания полагать, что монолимитирование может иметь место в природе только на весьма малых временах» [33, с. 149]. Для решения же задач глобального экологического мониторинга применима концепция полилимитирования в виде: «...изменение давления любого фактора, действующего на популяцию, неизбежно отражается на динамике ее численности».

Отсутствие в природе постоянного монолимитирования объясняется тем, что организмы представляют собой способные к адаптации системы. Известны разнообразные механизмы адаптаций организма на поведенческом, физиологическом и клеточном уровнях. Таким образом, динамика изменения численности биологической популяции определяется не только процессами, происходящими во внешней среде, но и адаптациями к условиям среды, которые происходят в силу естественного отбора, и запрограммированными приспособительными реакциями на уровне особи.

В ответ на отрицательно влияющее давление какого-либо фактора особи популяции адаптируются к нему: изменяются фенотипы особей. Формально эти изменения выражаются в смещении изображающих их точек в пространстве параметров.

В силу принципа оптимальности адаптация особей приводит к реализации фенотипа, оптимального по отношению к состоянию среды. Если речь идет о «быстрых» перестройках развития и функционирования организма, то оптимум достигается по отношению к текущему состоянию внешней среды. Если речь идет о медленных перестройках (изменение генофонда популяции), то для их реализации необходим процесс отбора и оптимальность фенотипа достигается лишь в смысле средней по времени приспособленности.

В результате приспособления эффект «давящего» фактора компенсируется, а динамику численности начинают определять другие факторы, ранее «несущественные». Это обуславливает полифакториальность динамики численности популяций, т.е. существенную роль всех факторов среды в формировании процесса

изменения численности. Указанное положение в [33] и рассматривается как один из законов экологии (закон полифакториальности динамики численности). Математически он записывается следующим образом.

Пусть  $R$ - максимально возможный ресурс особи;  $x_1, \dots, x_m$ - давление независимых факторов смертности;  $r_1, \dots, r_m$ - части ресурса, потраченные на защиту от соответствующих факторов смертности;  $r = r_1 + \dots + r_m$ . Тогда плодовитость особи  $Q$  при избытке корма - функция от остатка ресурса  $(R-r)$ , а выживаемость  $f_i$  - от  $i$ -го фактора смертности - функция от давления  $x_i$  и затрат на защиту  $r_i$ . По определению [33],  $Q(R)$  есть биотический потенциал особи. В этих предположениях коэффициент размножения особи задается формулой

$$k = Q(R-r) f_1(r_1, x_1) \dots f_m(r_m, x_m).$$

В силу принципа оптимальности распределение ресурса на воспроизводство и защиту оптимально, т.е.  $r_1, \dots, r_m$  доставляют максимум  $k$ . При рассмотрении медленных перестроек особи  $k, f_1, \dots, f_m$  заменяются на их средние геометрические по времени  $\bar{k}, \bar{f}_1, \dots, \bar{f}_m$ .

### 3. Принцип Либиха и полифакториальность

На наш взгляд, между принципом Либиха (монофакториальность) и принципом полифакториальности нет принципиальных противоречий. Более того, полифакториальность может рассматриваться как следствие принципа Либиха. Все дело в том «процессе адаптации», который в своем итоге приводит от моно- к полифакториальности. Эта точка зрения будет подкреплена анализом некоторых классов моделей, обобщающих построения из [33].

Важный класс моделей, учитывающих процесс адаптации, основан на представлении об обобщенном адаптационном ресурсе особи. Предполагается, что указанный ресурс может перераспределяться на борьбу с различными неблагоприятными факторами, но в рамках данной популяции не возрастает. Перераспределение адаптационного ресурса происходит на протяжении жизни особи (индивидуальная адаптация), либо в последовательности поколений (длительная модификация). Длительные модификации могут некоторое время передаваться по наследству и при изменении внешних условий.

В моделях, основанных на представлении об адапционном ресурсе принцип Либиха допускает такую формулировку: при данном распределении ресурса в случайно выбранных условиях коэффициент размножения будет, как правило, функцией преимущественно одного фактора (или небольшого их числа). Простейшая модель формализации строится так. Рассматривается средний коэффициент размножения (при фиксированном распределении ресурса) в непрерывном времени, т.е. коэффициент в уравнении  $\dot{N} = kN$  ( $N$  - численность популяции). Предполагается, что  $k$  допускает разбиение в сумму  $k = k_0 + k_1$ , где  $k_0$  не зависит от численности  $N$ , а  $k_1$  - функция  $N$ , не зависящая от распределения ресурса. Давление каждого фактора характеризуется числом  $f_i$ , на борьбу с  $i$ -м фактором мобилизуется ресурс  $r_i \leq f_i$ , нормировка  $f_i$  выбрана так, что значение  $f_i = 0$  отвечает оптимуму, распределение ресурса  $r_i$  удовлетворяет ограничению  $\sum_i r_i \leq r$ . Реальное воздействие  $i$ -го фактора на выживание и смертность характеризуется числом  $f_i - r_i$ . Согласно принципу Либиха, коэффициент  $k_0$  определяется тем фактором, для которого  $f_i - r_i$  максимально:

$$k_0 = \varphi(\max_i (f_i - r_i)), \quad (1)$$

где  $\varphi$  - некоторая монотонно убывающая функция.

Возникает вопрос о выборе распределения ресурса  $r_i$ . Он решается с помощью принципа оптимальности Холдейна [10,33,37]: параметры особи, складывающиеся в ходе эволюции (сукцессии, адаптации), должны доставлять минимум коэффициенту размножения. Для зависимости (1) это означает, что максимальное значение  $f_i - r_i$  должно быть минимальным из возможных, т.е. распределение должно быть решением задачи:

$$\begin{aligned} \max_i (f_i - r_i) &\rightarrow \min, \\ r_i &\leq f_i, \quad \sum_i r_i \leq r. \end{aligned} \quad (2)$$

Если  $r > \sum_i f_i$ , то решение (2) будет  $r_i = f_i$ . В противном случае  $\left( r \leq \sum_i f_i \right)$  ее

решение дается выражениями:

$$\begin{aligned} f_i - r_i &= \left( \sum_i f_i - r \right) / n, \\ r_i &= f_i - \left( \sum_i f_i - r \right) / n, \end{aligned} \quad (3)$$

где  $n$  - количество факторов.

Согласно (3), разность  $f_i - r_i$  одинакова для всех факторов, и отклонение любого фактора от установившегося значения окажет влияние на коэффициент размножения  $k_0$  (1).

Итак, от простейшей формализации принципа Либиха (!) с помощью экстремального принципа Холдейна приходим к принципу полифакториальности: в результате эволюции (сукцессии, адаптации) устанавливается такое распределение ресурса, которое делает все факторы равнозначными.

Здесь возникают два вопроса: во-первых, насколько полученный вывод зависит от вида модели (1) и, во-вторых, насколько правомерно использовать один и тот же принцип Холдейна для описания принципиально различных процессов: эволюции, сукцессии, адаптации.

Модель (1) является простейшей формализацией принципа Либиха. Ее небольшие вариации не меняют сути дела. Так, если

$$k_0 = \varphi \left( \max_i (a_i f_i - b_i r_i) \right), \quad (a_i, b_i > 0), \quad (4)$$

то вместо задачи (2) получаем

$$\begin{aligned} \max_i (a_i f_i - b_i r_i) &\rightarrow \min, \\ b_i r_i &\leq a_i f_i, \quad \sum_i r_i \leq r. \end{aligned} \quad (5)$$

Ее решение дается аналогом (3): если

$$r \geq \sum_i a_i f_i / b_i, \quad \text{то } r_i = a_i f_i / b_i$$

в противном случае

$$r_i = (a_i f_i - \rho) / b_i, \quad (6)$$

где

$$\rho = \frac{\sum_i a_i f_i / b_i - r}{\sum_i (1/b_i)}.$$

И все  $a_i f_i - b_i r_i$  равны  $\rho$ : максимум в (4) достигается сразу при всех  $i$ . Отклонение давления каждого фактора от  $f_i$  (превышение при данном распределении ресурса) оказывает влияние на коэффициент размножения.

Следующее обобщение (1), сохраняющее принцип Либиха (коэффициент размножения определяется тем фактором, который находится далее всего от оптимума), дается зависимостью

$$k_0 = \varphi_0 \left( \max_i \Phi_i(\varphi_i(b_i f_i) - \psi_i(r_i)) \right) \quad (7)$$

где  $\varphi_0$  - монотонно убывающая, а  $\Phi_i, \varphi_i, \psi_i (i \geq 1)$  - монотонно возрастающие функции. Здесь «степень отклонения от оптимума» измеряется величиной  $\Phi_i(\varphi_i(f_i) - \psi_i(r_i))$ . Дополнительное условие:  $\Phi_i(0) = \varphi_i(0) = \psi_i(0) = 0$  (нормировка). И для модели (7) максимум коэффициента размножения достигается в тех случаях, когда все значения  $\Phi_i(\varphi_i(f_i) - \psi_i(r_i))$  равны между собой. Для доказательства достаточно заметить, что если для некоторого  $i = i_0$

$$\Phi_{i_0}(\varphi_{i_0}(f_{i_0}) - \psi_{i_0}(r_{i_0})) < \max_i \Phi_i(\varphi_i(f_i) - \psi_i(r_i)), \quad (8)$$

то можно уменьшить  $r_i$  на некоторое достаточно малое  $\Delta r$ , увеличив при этом те  $r_i$ , для которых в (8) достигается максимум на  $\Delta r/m$  ( $m$  - число таких  $r_i$ ), так, что значение максимума, а следовательно, и  $k_0$  (7) уменьшатся.

Закончим данный раздел изложением качественных соображений. Если верен принцип Либиха, и в случайно выбранных условиях выживание и (или) размножение лимитируется одним фактором или небольшим их числом, то сложившаяся в ходе эволюции система распределения адаптационного ресурса должна быть устроена таким образом, чтобы перераспределять ресурсы на борьбу с этими лимитирующими факторами, на компенсацию лимитирования и тем самым должна вести к полифакториальности.

## 4. Использование принципа Холдейна для описания адаптации

Экстремальный принцип Холдейна был выдвинут для описания процесса эволюции [33, 37]. Для его использования следует зафиксировать множество, на котором идет отбор, и исследовать точки экстремума среднего коэффициента размножения на этом множестве. Существуют теоремы об эффективности отбора [8, 33], согласно которым со временем в ходе отбора остается сравнительно небольшая часть исходного разнообразия, соответствующая указанным точкам экстремума. Принцип максимального среднего коэффициента размножения и называется принципом Холдейна.

Адаптация происходит за эволюционно незначительное время, поэтому возникает вопрос: насколько правомерно использование принципа Холдейна для описания результатов адаптации? Ответить на него можно, основываясь на представлении о двух уровнях моделей.

Модели первого уровня позволяют отыскать оптимальные фенотипы. Множество  $X$ , на котором идет отбор, задается как множество возможных фенотипов. Для них строится коэффициент размножения  $k$ , и точки максимума  $k$ , определяемые по известным правилам [8, 33], дают положения оптимальных фенотипов.

Для нас существенны следующие недостатки этих моделей. Во-первых, рассматривается отбор на множестве фенотипов так, *как будто* они размножаются сами по себе, причем бесполом путем. Тут слиты два выражения: якобы бесполость размножения - здесь мы выходим на знаменитую альтернативу: балансовая или классическая гипотеза об отборе и эволюции [19] и размножение фенотипов (а не генотипов хотя бы). Во-вторых, фенотипы в течение жизни не сохраняются - они подвержены различным изменениям, в том числе адаптации. Точка, изображающая отдельную особь, со временем движется по пространству фенотипов.

Второй уровень моделей надстраивается над первым. В нем особь характеризуется не точкой в пространстве фенотипов, а правилом (уравнением) движения по этому пространству, включающим внешние условия. В моделях второго уровня, таким образом, особь представляется как «машинка» для онтогенеза и адаптации. Простейший вариант моделей второго уровня возвращает нас, по существу, к первому. В данном варианте моделей каждой точке пространства фенотипов  $x \in X$

сопоставляется «область адаптации»  $U_x \subset X$ , в которой может перемещаться изображающая точка в процессе адаптации. «Правило адаптации» состоит в указании для каждого  $x$  точки  $y(x) \in U_x$ , в которую переместится фенотип в результате адаптации.

Верно следующее утверждение: отбор на множестве «правил адаптации»  $y(x)$  приведет к тому, что  $y(x)$  для каждого  $x \in X$  будет точкой максимума коэффициента размножения на  $U_x$ . Таким образом, простейшие модели отбора для «законов адаптации» приводят все к тому же принципу Холдейна для фенотипов, но на суженных множествах  $U_x$ .

Доказательство этого утверждения легко строится в тех случаях, когда предполагается разделение плотностно-зависимых и плотностно-независимых факторов:  $k = k_0 + k_1$ , где  $k_0$  не зависит от распределения численности, а  $k_1$  - от всех остальных факторов.

Именно такого рода простейшие модели с областями адаптации  $U_x$  подразумеваются в тех случаях, когда говорится, что адаптация сдвигает фенотипы в ту же сторону, что отбор и сукцессия, только быстрее и на меньшее расстояние.

Много дискуссий, связанных с наследованием приобретенных признаков, вызвал так называемый эффект Болдуина. Он состоит в том, что возникшие в результате адаптации к измененным условиям фенотипические изменения, со временем фиксируются в популяции и генетически: модификация вытесняется своей генокопией. Термин генокопия здесь несколько неточен, так как если бы имело место буквальное копирование модификации при прочих равных, то никакого вытеснения не происходило бы. Объяснение вытеснения модификаций генокопиями может состоять, вероятно, в том, что на поддержание модификации требуются дополнительные затраты ресурсов, тогда как генокопии реализуют данный фенотип без дополнительных затрат, и тем самым высвобождаются адаптационные ресурсы.

## **5. Адаптация для синергичных групп факторов**

Выше на основании принципа Либиха и экстремального принципа Холдейна было показано, что адаптация ведет к полифакториальности, к равнозначности многих (в пределе - всех) факторов. Однако не всегда коэффициент размножения определяется факторами, в наибольшей степени отстающими от оптимума. Нередко встречаются

случаи синергичного действия факторов, их взаимного усиления [46, 53]. Внутри группы взаимно усиливающих факторов принцип Либиха не выполняется, так как эффекты взаимного усиления приводят в общем случае к значимости всех факторов. Назовем группы взаимно усиливающих факторов синергичными.

Для тех случаев, когда эффекты взаимного усиления неблагоприятных факторов достаточно сильны, можно высказать следующую гипотезу. Адаптация к синергичной группе факторов приводит к такому распределению ресурсов, при котором часть факторов полностью нейтрализована, а на борьбу с большинством оставшихся ресурсы не будут затрачиваться вовсе. Именно эти оставшиеся факторы и определяют в первую очередь успешность выживания и размножения. Качественно эту гипотезу можно мотивировать так: при полной нейтрализации части вредных факторов уничтожается не только их непосредственное воздействие на организм, но и соответствующие эффекты усиления других факторов, на нейтрализацию которых ресурса не хватает.

Покажем справедливость данной гипотезы в рамках модели, использующей представление о едином адаптационном ресурсе.

Вновь предполагаем, что коэффициент размножения представляется в виде суммы  $k=k_0+k_1$ , где  $k_1$  зависит от численности, но не зависит от распределения ресурса, а  $k_0$  не зависит от численности и определяется значениями факторов  $f_i$  и распределением ресурса  $r_i$ . Такого рода разделение зависимостей может быть обосновано для многих факторов (климатических, химических и т.п.) и систематически используется в исследованиях, опирающихся на принцип Холдейна [27, 32, 37]. Предположим далее, что

$$k_0 = \Phi(f_1 - r_1, f_2 - r_2, \dots, f_n - r_n), \quad 0 \leq r_i \leq f_i, \quad \sum_i r_i \leq r.$$

Интерес представляет лишь случай, когда  $r < \sum_i f_i$ , т.е. когда ресурс не избыточен. В противном случае естественно возникает тривиальное распределение:  $r_i = f_i$ . Если, как предполагается далее,  $r < \sum_i f_i$ , то можно считать, что  $\sum_i r_i = r$  - на борьбу с неблагоприятными факторами распределяется весь данный ресурс.

Синергичность означает, что функция  $\Phi(x_1, \dots, x_n)$ , определенная в ортанте  $R_+(x_i \geq 0)$ , обладает следующим свойством: ее смешанные производные неположительны

$$\partial\Phi/\partial x_i \partial x_j \leq 0 \quad (10)$$

Кроме того,  $\Phi$  - монотонно убывающая функция каждого своего аргумента, следовательно. Ее первые производные неположительны:

$$\partial\Phi/\partial x_i \leq 0 \quad (11)$$

Требуется найти максимум  $\Phi$  в многограннике  $0 \leq r_i \leq f_i, \sum_i r_i = r$  при фиксированных  $f_i$ , т.е. решить задачу:

$$\Phi(f_1-r_1, f_2-r_2, \dots, f_n-r_n) \rightarrow \mathbf{max}; \quad (12)$$

$$0 \leq r_i \leq f_i, \sum_i r_i \leq r.$$

Если  $\Phi$  - выпуклая функция величины  $r_i$  на гиперплоскости, задаваемой уравнением  $\sum_i r_i = r$ , то максимум достигается в какой-нибудь из вершин многогранника. Условие выпуклости может рассматриваться как требование достаточно сильной синергичности - достаточно большой величины смешанных производных (10). Проиллюстрируем это на модели с двумя факторами. Пусть  $k_0 = \Phi(f_1-r_1, f_2-r_2)$ . Тогда выпуклость  $\Phi$  в ограничении на прямую  $r_1+r_2=r$  означает, что

$$d^2\Phi(f_1+x, f_2-x)/dx^2|_{x=0} \geq 0 \quad (13)$$

для любых  $f_1, f_2 > 0$ . Отсюда

$$\partial^2\Phi(f_1, f_2)/\partial f_1^2 - 2\partial^2\Phi(f_1, f_2)/\partial f_1\partial f_2 + \partial^2\Phi(f_1, f_2)/\partial f_2^2 \geq 0$$

или

$$2\partial^2\Phi(f_1, f_2)/\partial f_1\partial f_2 \geq -\Delta\Phi. \quad (14)$$

Неравенство (14) можно интерпретировать так. Отрицательность вторых производных  $\partial^2\Phi/\partial f_i^2$  ( $i=1,2$ ) означает, что воздействие  $i$ -го фактора нарастает нелинейно - он сам себя усиливает (например, увеличение концентрации вредного вещества вдвое повышает его вклад в смертность более чем вдвое. В таком случае (14) означает, что взаимное усиление воздействия больше, чем нелинейное самоусиление. Тогда функция выпукла, и максимум в задаче (12) достигается либо когда для одного из факторов  $r_i=f_i$  - фактор нейтрализован, либо когда для одного из них  $r_i=0$  - весь ресурс направлен на борьбу с другими факторами.

В общем случае (12) в каждой вершине многогранника ограничений,

задаваемого уравнением  $\sum_i r_i = r$ , неравенствами  $0 \leq r_i \leq f_i$ , для некоторых  $m$  факторов  $r_i=0$ , для  $n - m - 1$  факторов  $r_i=f_i$  и для одного  $0 \leq r_i \leq f_i$ . Если  $\Phi$  выпукла на гиперплоскости  $\sum_i r_i = r$ , то максимум достигается в вершине, и получаем ситуацию, согласующуюся с выдвинутой гипотезой - число влияющих факторов уменьшается до  $m + 1$ .

Число  $m$  имеет общую для всех вершин оценку сверху. Расположим все  $f_i$  в порядке убывания:  $f_{i_1} \geq f_{i_2} \geq \dots$ . Положим

$$\rho = 0, \rho_1 = f_{i_1}, \rho_2 = f_{i_1} + f_{i_2}, \dots, \rho_k = \sum_{j=1}^k f_{i_j}. \quad (15)$$

Поскольку предполагается, что  $r < \sum_i f_i$ , то для некоторого  $k=k_0 < n$  выполнено неравенство

$$\rho_k < r < \rho_{k+1}.$$

Отсюда следует, что при любом распределении  $r_i$  ( $0 \leq r_i \leq f_i$ ,  $\sum_i r_i = r$ ) число ненулевых  $r_i$  не меньше, чем  $k_0 + 1$ . Таким образом,

$$m \geq k_0. \quad (16)$$

Эта простейшая грубая оценка дает представление о минимально возможном числе факторов из сильно синергичной группы, воздействие которых на организм в результате адаптации полностью компенсируется. В итоге адаптации число действующих факторов уменьшается и происходит сдвиг в сторону монолимитирования. Напомним, что в качестве условия сильной синергичности принята выпуклость  $\Phi(f_1-r_1, f_2-r_2, \dots, f_n-r_n)$  на гиперплоскости, задаваемой уравнением  $\sum_i r_i = r$ .

Итак, выделены две взаимно дополнительные крайние ситуации: либиховские системы факторов, для которых в случайном сочетании фенотип-среда (до адаптации) выполняется принцип Либиха, и синергичные группы факторов, для которых в случайном сочетании фенотип-среда существенны все факторы, взаимно усиливающие

друг друга. Адаптация к либиховским системам факторов приводит к полифакториальности, адаптация же к синергичным группам снижает число действующих факторов, тем самым сдвигая систему в сторону монофакториальности. Эти выводы подкреплены аналогом простейших базовых моделей, основанных на представлении о разделении плотностно-зависимых эффектов и всех остальных действующих факторов. Основной инструмент анализа - экстремальный принцип Холдейна. Другие упрощения, принятые в моделях и не связанные с данным разделением, не столь принципиальны; с указанной точки зрения существует значительный простор для простых обобщений. Более сложная задача - отказ от основного упрощающего предположения, частичному решению которой посвящен следующий раздел.

## **6. Динамика отбора в системах с факторами различных типов**

Попытаемся смоделировать результат адаптации с помощью моделей отбора. Идея подхода уже обсуждалась в предыдущем разделе: вводится множество “адаптивных возможностей”  $U_x$  и рассматриваются оптимальные (по Холдейну) фенотипы из данного множества. Эта идея в данном разделе несколько модифицируется: рассматривается множество адаптивных возможностей и отбор на этом множестве. Так как результаты отбора могут быть описаны с помощью экстремального принципа, обобщающего принцип Холдейна [8, 33], предлагаемая модификация может рассматриваться как ближайшее обобщение исходной идеи.

Итак, результаты адаптации моделируются как результаты естественного отбора на заданном множестве возможностей. Отбор, однако, представляется не в виде отдельного “действующего фактора”, а как результат динамики численности. Поэтому первым шагом должно стать описание фазового пространства и конструкций уравнений этой динамики.

Рассматривается единое пространство возможностей. Оно предполагается компактным. Точки  $X$  характеризуются некоторым набором параметров. Поскольку при изучении адаптации нас будет особо интересовать распределение адаптационного ресурса по факторам ( $r_i; i=1, \dots, n$ ), выделим эту группу параметров. Обозначим вектор

с координатами  $r_i$  через  $\vec{r}$  (напомним, что  $\sum_i r_i = r$ ). Как и выше, принимаем одноресурсную модель. Набор остальных параметров обозначим  $y$ . Распределение особей по пространству  $X$  - некоторая неотрицательная мера  $\mu$ . Предполагается, что  $\mu$  согласована с топологией, т.е. является мерой Радона - непрерывным линейным функционалом на банаховом пространстве непрерывных функций  $C(X)$ .

На  $C(X)$  фиксируется топология равномерной сходимости, на пространстве мер  $C^*(X)$  - слабая (широкая) топология. Результат действия функционала  $\mu$  на функцию  $f$  (интегрирования) обозначается как  $\int f d\mu$ . Произведение меры  $\mu$  на непрерывную функцию  $\varphi$  задает по определению функционал  $\int f\varphi d\mu$ .

Уравнение, задающее изменение  $\mu$  со временем, записывается так:

$$\partial\mu(t)/\partial t = K(X, \mu)\mu, \quad (17)$$

где  $K(X, \mu)$  - функция, непрерывная по совокупности аргументов (коэффициент размножения).

Предполагается существование предельной численности  $N$  для всех  $\mu$ , имеющих содержательный смысл,  $\int 1d\mu \leq N$ . Сохранение этого неравенства в силу (17) со временем обеспечивается условием: при  $\int 1d\mu = N$  коэффициент размножения отрицателен -  $K(X, \mu) < 0$  (при достижении предельной общей численности количество любых организмов начинает уменьшаться).

Центральный вопрос в динамике отбора состоит в характеристике всех  $\omega$ -предельных распределений. Распределение  $\mu^*$  называется  $\omega$ -предельным для решения (17)  $\mu(t)$ , если существует такая последовательность  $t_i \rightarrow \infty$ , что  $\mu(t_i) \rightarrow \mu^*$ . Основным инструментом при изучении  $\omega$ -предельных распределений является следующая теорема [8]. Пусть  $\mu(t)$  - решение (7) с начальным условием  $\mu(0) = \mu_0$ ,  $\mu^*$  - какое-нибудь  $\omega$ -предельное распределение для решения:  $t_i \rightarrow \infty$ ,  $\mu(t_i) \rightarrow \mu^*$ . Рассмотрим последовательность средних коэффициентов размножения на отрезках  $[0, t_i]$ :

$$k_i(x) = (1/t_i) \int_0^{t_i} K(x, \mu(t)) dt. \quad (18)$$

Из нее можно выделить сходящуюся последовательность, так как пространство мер

$$M_N = \{ \mu \mid \mu \in C^\infty(X), \mu \geq 0, \int 1 d\mu \leq N \}. \quad (19)$$

слабо компактно [3]. Пусть  $k(x)$  - предел любой такой подпоследовательности. Тогда  $k(x)$  при  $x \in \text{supp } \mu^*$ ,  $k(x) \leq 0$  при  $x \in \text{supp } \mu_0$ , т.е.  $\mu^*$  составлен из точек (нулевого) максимума  $k(x)$  на носителе начального распределения.

Средние коэффициенты размножения  $k_i$  и их пределы  $k$  принадлежат замкнутой выпуклой оболочке множества  $K(\cdot, M_N)$  в  $C(X)$ . Обозначим эту оболочку  $Q$ . Множество функций компактно. Исследуя свойства точек максимума в  $X$  функций  $k \in Q$ , будем получать информацию о возможных носителях предельных распределений для решения (7). На этом пути получены теоремы об эффективности отбора [8, 33], оценки числа точек в носителях предельных распределений [8]. Здесь мы используем данный прием, чтобы перенести утверждения, полученные для простейших случаев в предыдущих разделах, на свойства  $\omega$ -предельных (в том числе стационарных) распределений, складывающихся в ходе отбора. Важным окажется следующее простое соображение. Пусть все функции  $K(\cdot, \mu)$ , ( $\mu \in M_N$ ) лежат в некотором замкнутом выпуклом подмножестве  $C(X)$ . Тогда  $Q$  также лежит в этом подмножестве.

Коэффициент размножения  $k$  зависит, конечно, от внешних факторов  $f_1, f_2, \dots, f_n$ . Назовем зависимость  $k(\bar{f}, \bar{r}, y, \mu)$  либиховской, если

$$k = \psi \left( \max_i (f_i - r_i, y, \mu) \right) \quad (20)$$

и при любых  $y, \mu \in M_N$  функция  $k(\cdot, y, \mu)$ , монотонно убывающая. Нам потребуется также некоторое усиление этого условия. Назовем коэффициент размножения  $k$  равномерно либиховским, если существует такая монотонно убывающая функция  $\varphi(c)$  вещественной переменной  $c$ , что функция (20) убывает быстрее нее: для любых  $y, \mu, c_1 < c_2$  из соответствующих областей определения

$$\varphi(c_1) - \varphi(c_2) \leq \Phi(c_1, y, \mu) - \Phi(c_2, y, \mu) \quad (21)$$

Указанное условие является техническим. Оно не накладывает дополнительных существенных содержательных ограничений и означает лишь, что зависимость коэффициента размножения от совокупности внешних факторов, если они не скомпенсированы адаптацией, не может становиться сколь угодно слабой. Множество монотонно убывающих быстрее  $\varphi$  функций

$$\Phi = \Phi \left( \max_i (f_i - r_i) \right) \quad (22)$$

замкнуто и выпукло, поэтому все функции  $q(\vec{r}, y)$  из  $Q$  имеют вид

$$q = q(\max_i (f_i - r_i), y) \quad (23)$$

и при каждом  $y$  являются монотонно убывающими функциями первого аргумента.

Если  $r < \sum_i f_i$  (а именно этот случай и представляет интерес), то в точках максимума

$q$  на  $X$  все значения  $f_i - r_i$  равны между собой, что может интерпретироваться как равнозначность всех факторов, полилимитирование.

Проведенное рассуждение доказывает следующую теорему.

**Теорема 1.** *Если коэффициент размножения в системе (17) равномерно либуховский, то для любого решения (17)  $\mu(t)$  с начальным условием  $\mu(0) = \mu_0$ ,  $\text{supp } \mu_0 = X$  в каждом  $\omega$ -предельном распределении величины  $f_i - r_i$  равны между собой при всех  $i$  (т.е. ресурс распределяется так, что факторы становятся равнозначными).*

Условие  $\text{supp } \mu_0 = X$  означает, что в борьбе за существование участвуют все элементы возможного разнообразия.

Перейдем теперь к анализу синергичных групп факторов. Рассмотрим такие зависимости

$$k = k(f_1 - r_1, f_2 - r_2, \dots, f_n - r_n, y, \mu), \quad (24)$$

что для любых фиксированных  $f, y, \mu$  ограничение функции (24) на гиперплоскость  $\sum_i r_i = r$  - выпуклая функция. Это - уже встречавшееся ранее условие сильной

синергичности. Его для наших целей следует дополнить некоторым условием равномерности - так, чтобы при переходах к пределам функций (24) не возникали постоянные функции. Как и для либуховских систем факторов, указанное дополнительное условие не внесет ничего содержательно нового.

Пусть заданы две выпуклые  $\varphi_1, \varphi_2$  функции на замкнутом выпуклом множестве  $U$  в  $R^n$ . Скажем, что  $\varphi_2$  выпукла сильнее, чем  $\varphi_1$ , если для любых  $x_1, x_2 \in U$  и  $\alpha \in [0, 1]$

$$(1-\alpha)\varphi_1(x_1) + \alpha\varphi_1(x_2) - \varphi_1((1-\alpha)x_1 + \alpha x_2) \leq (1-\alpha)\varphi_2(x_1) + \alpha\varphi_2(x_2) - \varphi_2((1-\alpha)x_1 + \alpha x_2). \quad (25)$$

Множество всех функций, которые выпуклы сильнее, чем некоторая  $\varphi_1$ , замкнуто и выпукло в  $C(U)$ .

Скажем, что условие сильной синергичности выполняется равномерно, если

существует такая строго выпуклая функция  $\varphi(\vec{r})$ , заданная на множестве  $\sum_i r_i = r$ ,  $0 \leq r_i$ , что для любых фиксированных  $f, y, \mu$  функция от  $(\vec{r})$  (24) выпукла сильнее, чем  $\varphi_1$  на множестве  $\sum_i r_i = r$ ,  $0 \leq r_i \leq f_i$  (естественно, предполагается, что  $\sum_i f_i > r$ ).

**Теорема 2.** Пусть равномерно выполнено условие сильной синергичности. Тогда для любого  $\omega$ -предельного распределения каждого решения (17)  $\mu(t)$ , у которого  $\text{supp } \mu(0) = X$ , распределение ресурсов является одной из вершин многогранника, задаваемого уравнением  $\sum_i r_i = r$  и неравенствами  $0 \leq r_i \leq f_i$  (в предположении  $\sum_i f_i > r$ ).

Доказательство - прямое следствие экстремального принципа для  $\omega$ -предельных распределений и того, что множество всех функций, которые выпуклы, сильнее некоторой  $\varphi_1$ , замкнуто и выпукло.

Итак, полученные результаты позволяют утверждать, что предположение об отделении плотно-зависимых параметров не является существенным для основных выводов: адаптация к либиховской системе факторов увеличивает число значимых факторов - происходит сдвиг в сторону полифакториальности.

## 7. Системы с несколькими ресурсами

Обсуждение систем с несколькими адаптационными ресурсами и их независимым распределением представляет в настоящее время скорее академический интерес, так как неясен способ выделения этих ресурсов в биологическом объекте. Поэтому обсудим данные системы кратко и на простейших моделях. Выводы по существу будут теми же, что и выше.

Пусть имеется  $n$  факторов и  $m$  ресурсов, каждый из которых может быть направлен на нейтрализацию любого фактора, но эффективность разных ресурсов по отношению к различным факторам неодинакова. Аналогично случаю одного ресурса, согласно принципу Либиха, приходим к задаче

$$\max_i (f_i - \sum_j a_{ij} r_{ij}) \rightarrow \min, \quad \sum_i a_{ij} r_{ij} \leq f_i, \quad \sum_i r_{ij} \leq r_j, \quad r_{ij} \geq 0, \quad (26)$$

где  $r_{ij}$  - количество  $j$ -го ресурса, распределяемого на нейтрализацию  $i$ -го

фактора;  $a_{ij} > 0$  - эффективность  $j$ -го ресурса против  $i$ -го фактора;  $r_j$  - полный запас  $j$ -го ресурса.

Легко видеть, что решение задачи (26) достигается на таких распределениях  $r_{ij}$ , для которых при всех  $i$  величины  $f_i - \sum_j a_{ij} r_j$  совпадают между собой. Действительно, в противном случае возможно такое перераспределение ресурсов, которое несколько уменьшит минимальное значение этих величин, учитывая, возможно, некоторые другие значения.

Итак, и в случае нескольких ресурсов из принципа Либиха следует, что адаптация ведет к полифакториальности, к равнозначности различных факторов.

Для сильно синергичных групп факторов аналогичным образом получаем задачу

$$\Phi(f_1 - \sum_j a_{1j} r_{1j}, \dots, f_n - \sum_j a_{nj} r_{nj}) \rightarrow \max \quad (27)$$

в предположении, что функция  $\Phi$  при заданных  $f_i$  выпукла на многограннике ограничений

$$\sum_i a_{ij} r_{ij} \leq f_i, r_{ij} \geq 0; \sum_i r_{ij} = r_j. \quad (28)$$

Использование в последней формуле равенства связано с тем, что максимум при неравенстве достигается ввиду монотонности  $\Phi$  только тогда, когда полного ресурса достаточно для обращения каждого аргумента (27) в нуль. Этот тривиальный случай не рассматривается.

Максимум выпуклой функции достигается в вершине многогранника ограничений. В вершинах часть неравенств из ограничений (28) обращается в равенства, следовательно, могут обратиться в нуль некоторые аргументы  $\Phi - f_i - \sum_j a_{ij} r_{ij}$ . Структура многогранника ограничений зависит от матрицы  $a_{ij}$ . Анализ этой структуры выходит за рамки данной работы. Он может быть проведен известными методами [14].

Таким образом, для синергичных групп факторов и в случае нескольких ресурсов адаптация может приводить к уменьшению числа действующих факторов.

## 8. Организация систем факторов и программа исследований

Разнообразие различных возможных систем факторов (либиховские и сильно синергичные представляют собой крайние возможности) вызывает вопрос: каковы системы факторов, на самом деле адекватно описывающие воздействие среды на организм? Сложность этого вопроса состоит в том, что представление об однозначно определенной, существующей независимо от исследователя, системе факторов наивно и не соответствует сути дела. Выделяя и описывая факторы, исследователь совершает определенную работу по конструированию. Несмотря на то, что разделить личный вклад и дань традиции в такой работе трудно, а подчас и невозможно, все же наличие элемента конструирования очевидно.

С такой точки зрения принцип Либиха, например, теряет статус предполагаемого закона природы и приобретает иное, методологическое значение - как принцип построения (конструирования) системы факторов. Он заключается в том, что отдельно действующими факторами признаются лишь те показатели, которые могут лимитировать выживание и размножение. Система же этих факторов строится так, чтобы для случайной пары организм-среда (до адаптации) имело место мономимитирование. С другой стороны, группы синергичных факторов также нередко встречаются на практике, поэтому правомерен вопрос: каким способом конструирования систем факторов разумно ограничиваться?

Возможен промежуточный компромиссный вариант: совокупность факторов разбивается на сильно синергичные группы или отдельные факторы и отношения между этими группами строятся "по Либиху". Поясним этот способ построения комбинированной системы факторов на модели.

Каждый фактор характеризуется своей интенсивностью  $f_{ij}$ , где  $i$  - номер синергичной группы (или одного фактора, если тот не входит в синергичные группы),  $j$  - номер фактора в группе (для отдельных факторов, не входящих в синергичные группы, индекс может принимать только одно значение  $j=1$ ). Каждому  $i$  соответствует обобщенный показатель интенсивности

$$\Phi_i = \Phi_i (f_{i1} - r_{i1}, f_{i2} - r_{i2}, \dots), \quad (29)$$

где  $r_{ij}$  - количество адаптационного ресурса, направляемого на нейтрализацию  $ij$ -го фактора. Как и выше, приняты ограничения

$$0 \leq r_{ij} \leq f_{ij}; \sum_{i,j} r_{ij} \leq r,$$

где  $r$  - полное количество адаптационного ресурса.

Коэффициент размножения  $k$  представляется в виде  $k = k_0 + k_l$ , где  $k_l$  - функция численностей, не зависящая от  $f_{ij}$ , а  $k_0$  - функция максимума  $\varphi_i$ :

$$k_0 = \Phi(\max_i \varphi_i). \quad (30)$$

Последнее обобщает принцип Либиха.

Относительно функций  $\varphi_i$  представляется монотонное возрастание по каждому аргументу, обращение в нуль при нулевых аргументах, а для групп из нескольких факторов при фиксированных  $f_{ij}$  выпуклость на пересечении гиперплоскостей в пространстве с координатами  $r_{ij}$ , задаваемых уравнениями  $\sum_j r_{ij} = \text{const}$ , с областью

определения  $\varphi_i$ . Предполагается также, что  $\Phi$  - монотонно убывающая функция.

В описанной ситуации принцип Холдейна дает: максимум коэффициента размножения достигается в тех случаях, когда все  $\varphi_i$  равны между собой. При этом внутри каждой синергичной группы значимость отдельных факторов  $f_{ij} - r_{ij}$  обращается в нуль. Таким образом, адаптация ведет к выравниванию между собой ранее отдаленных групп, а внутри каждой группы - к уменьшению числа действующих факторов.

Такие комбинированные системы факторов, составленные из связанных между собой по Либиху синергичных групп, дают больший простор для моделирования, чем отдельно либиховские или отдельно синергичные системы.

Для эмпирического сравнения числа действующих факторов в различных ситуациях необходимо разработать соответствующие показатели. В результате наблюдений каждому организму из экспериментальной ситуации сопоставляется  $m$ -мерный вектор параметров  $z$ . Совокупность этих параметров образует некоторое облако точек в  $m$ -мерном пространстве. Можно предположить, что различия между организмами в группе связаны с одной из следующих причин: различия в значениях действующих факторов, в устойчивости к ним, в количестве адаптационного ресурса, в различном его распределении (в разных стадиях процесса адаптации). Принимая эту гипотезу, попытаемся оценить число действующих факторов через размерность

многообразия, на котором (или вблизи которого) можно расположить экспериментальные точки (количество существенных параметров). Поскольку через конечное множество точек можно провести многообразие любой размерности, следует задаться еще дополнительным ограничением на вид многообразия. Простейшее такое ограничение - линейность. Задавая точность, с которой точки должны лежать на многообразии (расстояние до него или сумму этих расстояний и т.д.) и отыскивая для данной точности линейное многообразие минимальной размерности, получим оценку числа действующих факторов. Здесь, однако, появляется дополнительный произвол, связанный с выбором точности.

Не менее интересна и важна задача сравнения различных групп организмов по числу действующих факторов. Здесь можно избавиться от произвола априорного задания точности. Останется только произвол в выборе показателя приближения к линейному многообразию. Среди таковых можно указать: максимальное расстояние, сумму расстояний, их квадратов и т.п. Одним из показателей оказывается вес корреляционного графа параметров (сумма достоверных коэффициентов корреляции между параметрами, превышающих некоторое значение), удобно также использовать спектральные характеристики корреляционной матрицы. При этом само число действующих факторов может и не оцениваться. Производится только сравнение.

Для либиховских систем факторов сравнение популяций по числу действующих факторов может служить полезным средством для изучения адаптированности. Оказывается, что корреляционные характеристики намного чувствительнее к адаптационному напряжению, чем абсолютные величины параметров организмов. Основанный на этом подход к изучению адаптации и его практическое применение к диспансеризации человеческих популяций названы корреляционной адаптометрией.

Степень скоррелированности физиологических параметров можно оценить с помощью веса корреляционного графа, рассчитываемого как сумма весов его ребер (сумма соответствующих коэффициентов корреляции):

$$G = \sum_{|r_{ij}| \geq \alpha} |r_{ij}|,$$

где  $r_{ij}$  - коэффициент корреляции между  $i$ -м и  $j$ -м параметрами.

Можно также использовать функциональные параметры спектра корреляционной матрицы. Наиболее согласованно с качественно-физиологической

картиной ведут себя показатели

$$f_2 = \sum_{j=1}^k \lambda_j^2; f_3 = \lambda_1/\lambda_k; f_6 = \sum_{i=2}^k (\lambda_{i-1} / \lambda_i) ,$$

где -  $\lambda_1 \geq \lambda_2 \geq \dots \geq \lambda_k > \lambda_{k+1} = \dots = 0$  собственные числа корреляционной матрицы.

Имея, таким образом, вариант эколого-эволюционного объяснения эффекта повышения уровня скоррелированности физиологических параметров при росте адаптационной нагрузки, приходим к следующим выводам.

1. Существует популяционный эффект повышения скоррелированности физиологических параметров в состоянии адаптационного напряжения.

2. Источником объяснения эффекта повышения уровня скоррелированности физиологических параметров при увеличении адаптационной нагрузки служит эколого-эволюционный принцип полифакториальности: адаптация ведет от монофакториальности, т.е. от лимитирования одним фактором или небольшим их числом, к полифакториальности - к равнозначности большого числа факторов.

3. Сравнение популяций по числу действующих факторов может служить средством для изучения адаптированности. Основанный на этом подход к изучению адаптирующихся популяций и его практическое применение к диспансеризации человеческих популяций названы нами корреляционной адаптометрией.

Эффект увеличения корреляций между физиологическими параметрами при адаптационной нагрузке впервые получен для человеческих популяций. Однако, наличие общего эколого-эволюционного объяснения приводит к выводу о его общебиологической значимости [39].

## **9. Приложение: некоторые данные наблюдений, подтверждающие эффект**

### **9.1. Липидный обмен**

В работах [9, 30] приведены результаты исследования показателей липидного обмена рожениц и здоровых доношенных новорожденных детей, родившихся в условиях средних широт Сибири и у пришлого населения в условиях Крайнего Севера. Сравнивая результаты для Крайнего Севера и для средних широт, можно ясно видеть повышение уровня скоррелированности показателей липидного обмена при

увеличении адаптационной нагрузки.

## **9.2. Активность ферментов лейкоцитов**

Существование эффекта подтверждается при исследовании активности ферментов лейкоцитов.

Лейкоцитарная система имеет большое значение в осуществлении адаптационных и защитных реакций. Функциональное состояние лейкоцитов крови в значительной степени определяет реактивность организма. С целью исследования приспособительных изменений, происходящих на клеточном уровне при адаптации человека к новым экологическим условиям, обследованы 3 группы практически здоровых мужчин 20-40 лет, приезжающих в Заполярье из средней полосы страны, из заполярья и средней полосы в г.Сочи. Всего обследовано 411 человек в динамике адаптации: через 5, 10, 15, 20 дней после приезда. В лейкоцитах периферической крови определялась активность ферментов - маркеров различных метаболических путей:

Цикла Кребса - сукцинатдегидрогеназа (1.33.99.1, СДГ).

Глицерофосфатного шунта, соединяющего гликолиз с циклом Кребса -  $\alpha$ -глицерофосфатдегидрогеназа (1.1.99.5,  $\alpha$ -ГФДГ).

Катаболизма - неспецифическая кислая фосфатаза (3.1.3.2, КФ) и неспецифическая щелочная фосфатаза (3.1.3.1, ЩФ).

Для суждения об активности аминоксидазного пути окисления биогенных аминов - моноаминооксидаза (1.4.3.4, MAO).

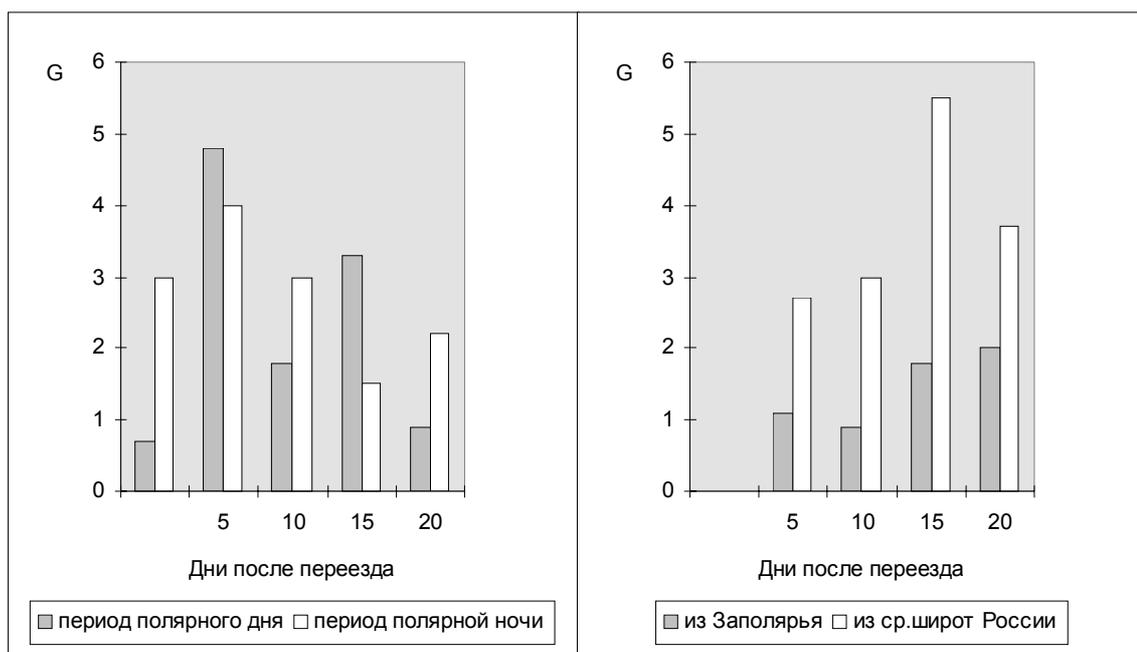


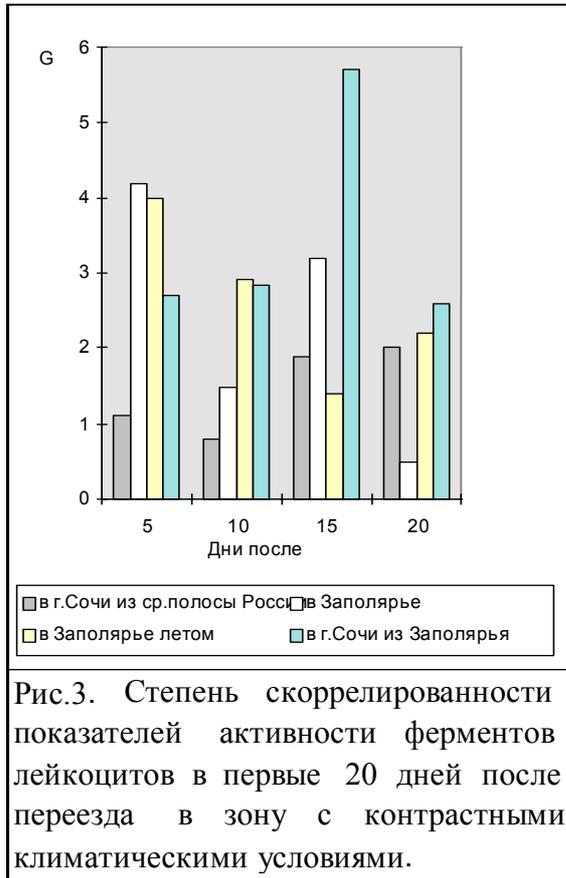
Рис.1. Степень скоррелированности показателей активности ферментов лейкоцитов до переезда и в первые 20 дней после переезда в Заполярье.

Рис.2. Степень скоррелированности показателей активности ферментов лейкоцитов у приезжих в г.Сочи в первые 20 дней после переезда.

При исследовании фиксировались некоторые физиологические параметры обследуемых (артериальное давление, частота пульса, число лейкоцитов, лейкоцитарная формула), учитывалась частота заболеваний за период наблюдения.

При анализе степени скоррелированности физиологических параметров (эзиматической активности) выявлено усиление корреляционных связей и увеличение их количества при переезде в районы с экстремальными условиями. При переезде из Красноярска в Норильск проводился анализ веса корреляционного графа, выявлено следующее:

Летом вес корреляционного графа имеет наибольшее значение в 5-й день после переезда, затем он снижается к 15-20-м суткам. Зимой имеется такая же тенденция, но увеличение скоррелированности показателей активности ферментов на 5-й день после



достигает начального уровня (рис. 2).

Общая картина поведения веса корреляционного графа при переезде в районы с контрастными климатическими условиями в период краткосрочной адаптации показана на рис.3.

Интересным оказалось сравнение скоррелированности показателей активности ферментов лейкоцитов в группах лиц, болевших в период краткосрочной адаптации, и лиц, не обращавшихся к врачу за это же время: вес корреляционного графа у болевших в три раза больше (рис. 4).

переезда по сравнению с обследованием в Красноярске более резкое. Вес корреляционного графа понижается к 20-му дню переезда волообразно: снижается на 10-й, несколько повышается на 15-й день и опять существенно снижается на 20-й день (рис.1).

При анализе веса корреляционного графа в группах лиц, приехавших в г.Сочи из Заполярья и из средней полосы нашей страны, получены следующие результаты: во все дни обследования скоррелированность показателей активности ферментов лейкоцитов у норильчан выше; наиболее высоких значений вес корреляционного графа достигает на 15-й день пребывания у Черного моря; к 20-му дню у жителей Заполярья он

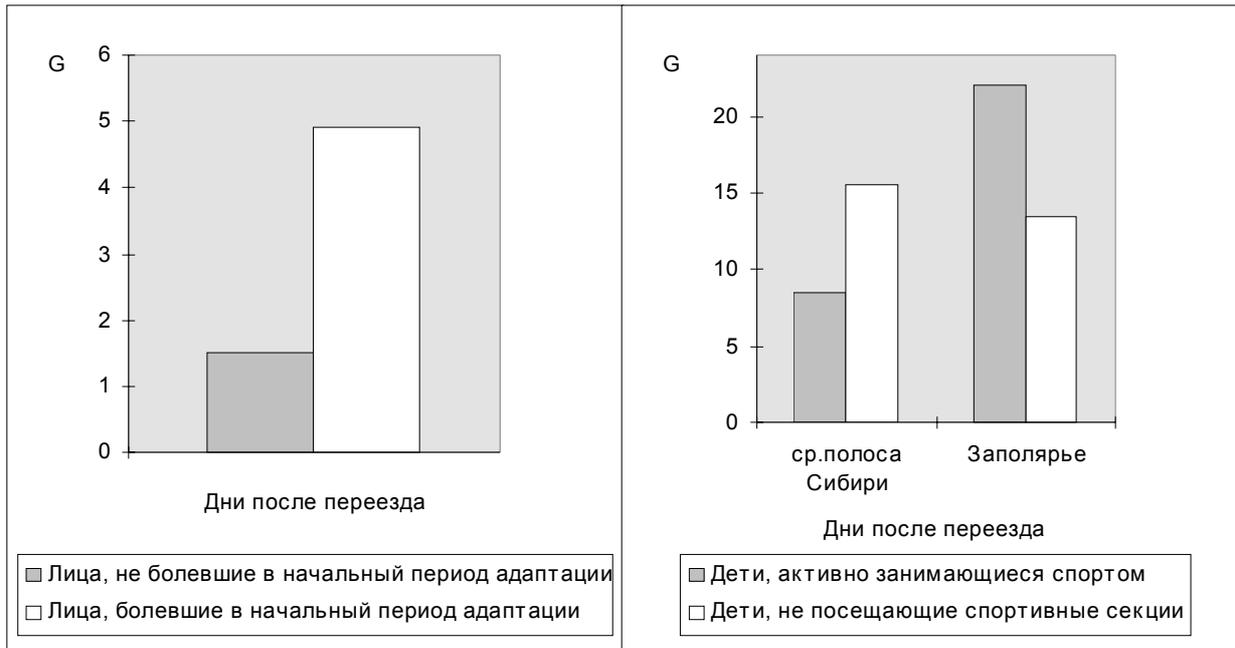


Рис.4. Степень скоррелированности показателей активности ферментов лейкоцитов в первые полгода после переезда в Заполярье.

Рис.5. Степень скоррелированности показателей ферментного статуса лейкоцитов у младших школьников.

Анализ скоррелированности показателей активности ферментов лейкоцитов соответствует выводам ряда авторов о том, что одним из факторов, обеспечивающих возможность приспособления к экологическим условиям Заполярья, является высокий уровень энергетического обмена [15, 23].

### 9.3. Север и спорт

Метод корреляционной адаптометрии был апробирован в случае, когда увеличение адаптационной нагрузки неочевидно - при анализе сравнительного исследования ферментного статуса лейкоцитов младших школьников в Заполярье и в средней полосе Сибири с различным уровнем тренированности (118 детей 8-10 летнего возраста). Сравнивались группы детей, не посещающих спортивные секции, и детей, систематически занимающихся спортивным плаванием. Скоррелированность показателей активности ферментов у юных пловцов в Заполярье существенно выше, чем у детей, не посещающих спортивные секции. В средней полосе Сибири, наоборот, регулярные занятия плаванием снижают скоррелированность показателей по

сравнению с детьми, обладающими низким уровнем тренированности (рис.5). Анализ скоррелированности показателей активности ферментов помогает сделать вывод о том, что регулярные занятия спортом в плавательном бассейне на Севере вызывают дополнительное напряжение.

## 10. Повышение корреляций не связано с образованием групп

На основе предоставленных сотрудниками Института медицинских проблем Севера РАМН данных о состоянии липидного обмена плазмы крови при глюкозотолерантной нагрузке у детей пришлое населения (Таймыр) с различной степенью конституционально-экзогенного ожирения и нормальным весом, были созданы группы в зависимости от сезона и стадии нагрузки. Для зимы это группы с 1 (56 чел.), 2 (59 чел.), 4 (57чел.) стадиями нагрузки; для весны - с 1 (45 чел.), 2 (45 чел.), 3 (49 чел.) стадиями; для лета - с 1 (53 чел.), 2 (51 чел.), 3 (23 чел.), 4 (44 чел.) стадиями.

Нами для корреляционного анализа были взяты 8 показателей: свободный холестерин (СХ), свободные жирные кислоты (СЖК), триглицериды (ТГ), эфиры холестерина (ЭХС), фосфолипиды (ФЛ); фракции фосфолипидов: сфингомиелин + фосфатидилсерин (СМ+ФС), фосфатидилхолин (ФХ), фосфатидилэтаноламин (ФЭА)..

Автоматическая классификация данных проводилась на основе алгоритма ISODATA («Итеративная самоорганизующаяся система анализа данных» [13,35]. За меру близости между точками (объектами) принималось евклидово расстояние, причем все данные предварительно нормировались (делились на среднеквадратическое отклонение). В качестве критерия качества разбиения рассматривался функционал вида [13]:

$$R(r) = \sum_{l=1}^k \sum_{x_i \in A_l} (x_i - C_l)^2$$

где  $r$  - число классов (групп),

$C_l$  - центр тяжести точек из класса  $A_l$ .

Корреляционный анализ и стандартная статистическая обработка данных проводилась с использованием диалогового интегрированного пакета

## STATGRAPHICS.

После проведенной в восьмимерном пространстве рассматриваемых параметров классификации на два кластера в каждой из рассматриваемых групп отсеялась часть точек- объектов, не объединенных в кластеры. В дальнейшем эти точки не учитывались, т.е. объем анализируемых данных составлял от 80% до 90% исходного. Количество точек в кластерах было в большинстве случаев разным и варьировалось от 8 до 38.

***Сравнение расстояний между центрами тяжести кластеров со средними расстояниями в них показало, что кластеры не являются изолированными.***

Как показывает более детальное рассмотрение и наглядное представление результатов классификации, выделение кластеров в значительной степени напоминает разрезание облака точек (эллипсоида) перпендикулярно главной полуоси на две группы.

Чтобы получить возможность наглядной интерпретации результатов классификации, были выполнены проекции полученных разбиений на плоскости, соответствующие различным парам параметров. Для каждой группы было сделано, таким образом, по 28 проекций. На рис. 6 представлены варианты типичных проекций, откуда видно, что исходная группа в большинстве случаев, действительно, не распадается на изолированные кластеры, а представляет собой некое достаточно компактное облако точек.

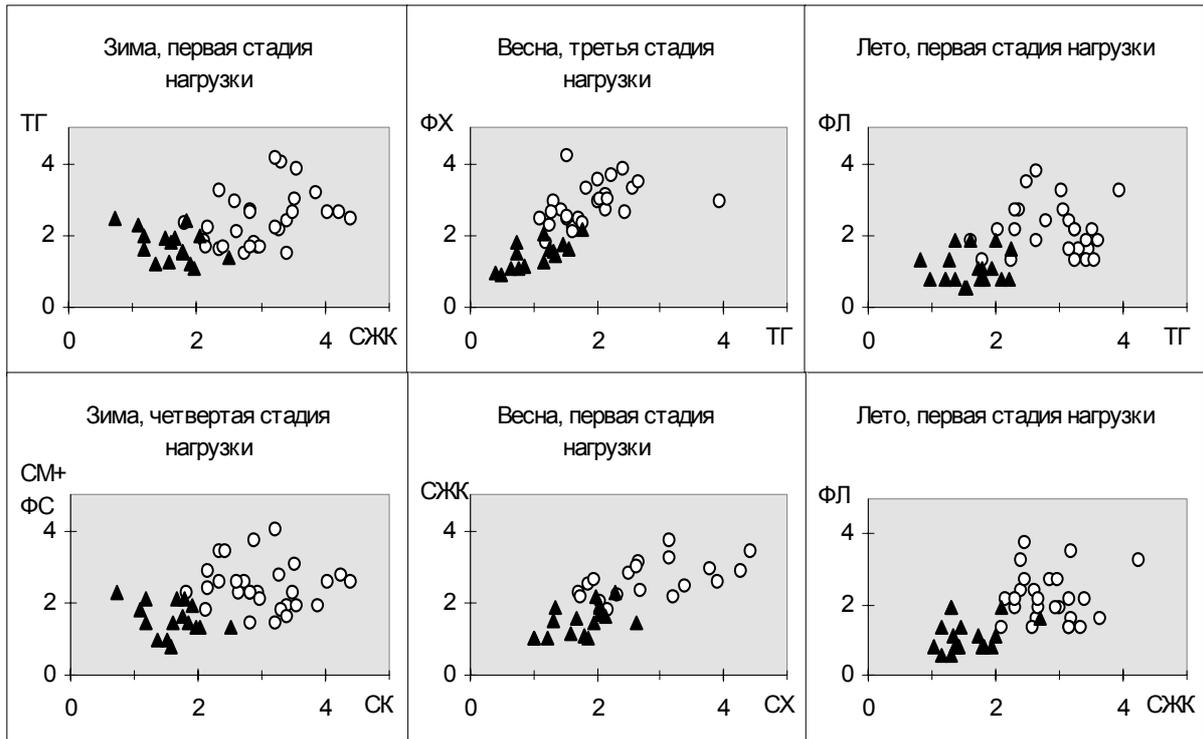


Рис. 1. Проекция типичного разбиения исходных групп точек на плоскости, соответствующие различным парам показателей.

Кружками и треугольниками отмечены точки, принадлежащие разным кластерам.

Сравнение кластеров и исходных групп по степени скоррелированности физиологических показателей позволяет отметить, что корреляции во всех полученных кластерах ниже, чем в полных группах, и кластеры различаются между собой (рис.2). Кроме того, в каждом случае отмечается сходство динамики веса корреляционного графа исходной группы точек и одного из кластеров.

Таким образом, в описанном случае повышение корреляций в группе (популяции) происходит не за счет распада ее на изолированные кластеры и их расхождения в пространстве параметров (что могло бы говорить о существовании различных типов реакции на адаптационную нагрузку). Выборка остается однородной.

Полученный результат позволяет высказать гипотезу о том, что эффект повышения корреляций при увеличении адаптационного напряжения не связан с образованием изолированных подгрупп, соответствующих различным типам реакции на факторы среды. В соответствии с высказанной гипотезой, если исследуемая группа все же распадается на такие изолированные подгруппы, то увеличение корреляций при повышении адаптационного напряжения должно наблюдаться во всех этих подгруппах. Для надежного подтверждения этой гипотезы нужна обработка более

обширного эмпирического материала.

## **11. Обсуждение. Эффект группового стресса**

Десять лет назад был обнаружен поразивший нас эффект, проявляющийся в группах и популяциях, находящихся в тяжелых условиях существования. Было дано первое теоретическое объяснение, связавшее новый эффект с фундаментальной проблемой моно- или полифакториальности в экологии, а также найдено много данных других авторов, подтверждающих эффект.

В течение десяти лет проводились многочисленные исследования с целью прояснить границы существования эффекта, то есть выяснить возможные условия его разрушения и найти примеры таких условий. Одновременно он сам стал мощным средством сравнения уровня адаптационного напряжения, в котором пребывают различные группы людей.

По окончании десятилетнего цикла исследований стало ясно, что полная теория эффекта, с необходимостью включающая и описание границы его существования, захватывает много идей и концепций, а вне этого контекста изложена быть не может.

Само ядро эффекта подробно описано выше. Обсудим теперь идеи, входящие в контекст и необходимые для понимания теоретических конструкций. Хорошо известно, что каждый новый эффект проходит путь от невозможности до очевидности. Чтобы сделать очевидным обнаруженный эффект потребовалось привлечь немало идей. Перечислим основные из них, а после этого дадим первое объяснение.

Здесь же мы впервые даем название эффекту. “ЭФФЕКТ ГРУППОВОГО СТРЕССА” - так мы называем описанные выше изменения в коэффициентах корреляций и дисперсиях физиологических параметров для групп организмов при изменении условий жизни.

### ***Идея первая. Неспецифические реакции в биологии***

Распределение реакций организма между двумя предельными типами "специфическое - неспецифическое" интенсивно используется во многих областях биологии. Очень известны примеры из иммунологии. Неспецифическая реакция воспаления, малоспецифические реакции макрофагов, синтез интерферонов и т.п.

лежат ближе к одному полюсу шкалы, а специфический иммунитет, основанный на реакциях "антиген-антитело", - к другому. Дискуссия по вопросу: что в иммунитете важнее, специфические или неспецифические реакции, - не принесла никому победы, но сильно продвинула иммунологию.

Знаменитая неспецифическая реакция на многие и многие факторы - стресс . Еще одну группу примеров дают психология, зоопсихология, этология: при анализе поведения продуктивно использовать представления о малоспецифических реакциях - эмоциях (страх, радость, ...). Для каждой эмоции можно перечислить много вызывающих ее воздействий - и их список принципиально незавершен.

Чем больше воздействий вызывают данную реакцию, тем она неспецифичнее; напротив, чем уже класс таких воздействий, тем реакция специфичнее. Часто, говоря о специфических реакциях, используют такие метафоры, как "ключ - замок": ключ - воздействие, а замок - механизм, отвечающий только на свой ключ.

Деление реакций на специфические и неспецифические отражает существование двух методологических установок: 1) ищите неспецифическое - оно самое важное; 2) ищите специфическое - только в нем истинная биология. Эти установки конкурируют между собой. Результатом конкуренции является "объективная" истина, в которой смешаны специфические и неспецифические черты.

### ***Идея вторая. Эволюция, сукцессия и адаптация проходят в пространстве фенотипов по одной магистрали, но разную дистанцию***

Три важных процесса: адаптация организмов к изменению среды обитания, сукцессия, то есть смена видов и разновидностей, происходящая при смене условий, и эволюция - медленное изменение существующих видов, рождение новых и т.п. - могут рассматриваться как модели друг друга. Они ведут к сходным фенотипическим сдвигам, но за разные времена и до разных пределов. Правдоподобно? Несомненно: в результате всех трех процессов достигается лучшее приспособление организмов к среде обитания. Естественно предположить, что это приспособление может быть похожим во всех трех случаях.

Характерные времена этих процессов различны: адаптация - самая быстрая, на протяжении жизни организма она может происходить неоднократно; сукцессия

обычно требует смены нескольких поколений; эволюция же происходит за большое число поколений. С другой стороны, адаптация ограничена возможностями одного организма к адаптационным изменениям, сукцессия добавляет вариации за счет смены разновидностей и видов, эволюция включает почти неограниченный потенциал наследуемой изменчивости.

Правдоподобие, однако, не является достаточным аргументом. В эволюционных рассуждениях часто встречаются ловушки и многие симпатичные объяснения на поверку оказываются мифами нового времени. Чтобы обойти эти ловушки, полезен переход от прямого объяснения (ответа на вопрос "почему") к динамическому описанию (ответу на вопрос "как это происходит"). Каким образом оказывается, что адаптация и эволюция моделируют друг друга, и где пределы применимости этого утверждения? Для ответа на эти вопросы потребуются модели адаптирующегося организма и более детальные представления о пространстве фенотипов.

### ***Идея третья. Для эволюции есть принцип оптимальности - а через него можно узнать, куда движется адаптация***

Существуют принципы оптимальности для динамики эволюции и сукцессии [8,10,33]. Средний по большим временам коэффициент размножения - единая мера эволюционной оптимальности. Подробное обсуждение понятия "коэффициент размножения" нам еще предстоит. Важно сразу зафиксировать, что он не совпадает с плодовитостью, а зависит от выживания потомства. В явном виде для анализа эволюции его использовал Дж.Б.С. Холдейн [37], хотя рассуждения об "успехе в оставлении потомства" постоянно используются Ч. Дарвином в его знаменитом труде, а сам коэффициент рассматривался еще Т. Мальтусом в простейшей ситуации.

Необычность этого принципа оптимальности состоит в его динамической природе, зависимости от всего окружения и конкретной истории [10]. Нам обычно хочется, чтобы оптимальность имела простую и явную природу - ну, там, бегают быстрее, рога длинее, энергообмен лучше, ... а в ответ нам: измерьте все эти свойства в коэффициенте размножения, да еще среднем за большие времена - тогда и будет ясно, что оптимально. Конечно, в реальных приложениях удастся более-менее отделить вклад конкретной истории и определить роли различных анализируемых свойств, но это - специальная тонкая работа, а хочется сразу, просто и ясно. Беда только в том, что

по-другому нельзя: у кого средний коэффициент размножения меньше, тот и вымер, уменьшая свою численность в геометрической прогрессии, уступил, несмотря на любые свои совершенства, поэтому его нет и совершенств этих нет вместе с ним.

### **Идея четвертая. Единый адаптационный ресурс**

Прана, энергия Ци (Ки) и другие идеализации уже несколько тысячелетий привлекаются для описания ресурсов и резервов человеческого организма и для управления ими. "В Ведах вся природа обобщена в Одном Абсолютном Бытии. Тот, кто понял это Бытие, понял всю Вселенную. Таким же образом все силы обобщены в Пране, и тот, кто овладел Праной, овладел всеми силами природы, духовной и физической. ..." [4] При столкновении с этой идеализацией, которая старше, чем европейская цивилизация и все науки, требуется, как минимум, уважение. Конечно, столь глобальное обобщение, выходящее за рамки любой науки, для нормального современного ученого немыслимо, но если сузить пределы до "всего лишь" единого универсального адаптационного ресурса, то появляется предмет для разговора<sup>1</sup>.

Обращение с единым адаптационным или "энергетическим" ресурсом как с реальностью породило за тысячелетия много эффективных способов понимания организма, его воспитания и управления им. Нельзя отмахиваться от явленной эффективности ссылкой на отсутствие места для этого ресурса в современной науке.

Во-первых, такая ссылка не вполне верна: просматривается если не определенное место, то намек на его возможность - это все идеи и работы посвященные неспецифическим адаптационным реакциям. Неспецифическое - значит единое для многих воздействий. До единого адаптационного ресурса один шаг.

Во-вторых, столь же определенно просматривается возможная основа для появления такого понятия. В теории эволюции существует единый принцип оптимальности. Адаптация моделируется эволюцией. Соответствующий принцип

---

<sup>1</sup> Широко используемая энергетическая метафора (*энергичный* человек, психическая *энергия*, адаптационное *напряжение* и т.п.) имеет весьма отдаленное отношение к энергии, рассматриваемой в физике; смешение этих понятий не имеет никакого отношения ни к науке, ни к древней философии (Прана как обобщение и источник всех сил Природы тоже имеет мало общего с узкоспециально определенной энергией - понятием современной физики; куда ближе она к предметам, схватываемым энергетической метафорой).

оптимальности для адаптации естественно искать или конструировать в таком виде: максимум универсального (общего для всех организмов данного вида) функционала при ограничениях, зависящих от состояния организма. Именно эти ограничения и фиксируют количество единого адаптационного ресурса у данного организма - такая интерпретация, если и не обязательна, то, по крайней мере, возможна и естественна: ищется максимум приспособленности при фиксированных возможностях организма. Возможности и формализуются как количество ресурса.

Наконец, если единый ресурс - эпифеномен, то надо его расшифровать и выявить стоящие за ним сущности - это слишком важная идея, чтобы не замечать ее и стоящую за ней практику.

### ***Идея пятая. Модели "факторы-ресурсы" - язык для описания адаптационных перестроек***

Ученое сообщество относится к моделям гораздо либеральнее, чем к попыткам ввести фундаментальное понятие. Поэтому, когда вместо дискуссионного понятия "единый адаптационный ресурс" на сцене появляются модели "факторы-ресурсы", споров становится намного меньше. Эти модели основаны на простых и, на первый взгляд, понятных представлениях (в которых проглядывает базовое предположение о едином адаптационном ресурсе): 1) организмы (группы, популяции) находятся под действием ряда неблагоприятных факторов; 2) имеется некоторый ресурс (или несколько ресурсов), который организм направляет на нейтрализацию этих факторов; 3) изучение процессов оптимального распределения ресурсов может, тем самым, прояснить некоторые детали реальной адаптации.

Самый тонкий вопрос: как и чем измерить воздействие факторов? Естественный ответ - измерять его через среднее на больших временах изменение коэффициента размножения - это в точности соответствует эволюционному принципу оптимальности. Но универсальный принцип на то и универсален, чтобы увязывать все процессы и факторы в одно число, реально определить которое из-за этого весьма сложно.

Проблема измерения качества ("полезности") различных особенностей, процессов и т.п. с помощью универсальной меры оптимальности - коэффициента

---

размножения - является общей для всех задач с использованием эволюционного принципа оптимальности. Иногда помогает следующий прием: предположим, что все измерено как надо, проведем исследование и выявим те черты процесса, которые не зависят или слабо зависят от конкретного способа измерения, а определяются только некоторыми качественными особенностями. Простейшая форма таких качественных особенностей - предположения о монотонности: про все параметры и факторы устанавливается "что такое хорошо, а что такое плохо": что ведет к увеличению среднего коэффициента размножения, а что - к его уменьшению. Еще более обогащают возможные следствия предположения о том, как различные факторы взаимодействуют между собой. Простейшее и самое популярное из таких предположений - принцип Либиха: закон минимума Либиха "заключается в том, что темп роста зависит от питательного элемента или от других условий, которые присутствуют в минимальном количестве по отношению к потребности и наличности" (см. [22], с. 81). Сейчас этот принцип понимают более обобщенно, считая, что жизнь популяции определяется в первую очередь теми факторами, которые наиболее отклоняются от оптимума.

### ***Идея шестая. Либиховские и синергичные (анти-либиховские) системы факторов***

Идея принципа Либиха очень проста: все (в том числе и средний коэффициент размножения) определяется тем фактором, который "хуже всех". Система замечает только его: так, при возделывании сельскохозяйственных культур, если есть дефицит фосфора, то сколько ни добавляй азотных удобрений, все равно урожайность не повысишь - нужно сначала покрыть главный дефицит. Наблюдение за агроценозами (сельскохозяйственными угодьями) вроде бы подтверждает этот принцип. Иногда его даже объявляют "законом природы". Однако рассмотрение различных неблагоприятных факторов, действующих на организмы, убеждает нас в том, что бывают и прямо противоположные эффекты, когда различные факторы взаимно усиливают вредное воздействие (как знаменитые бинарные отравляющие вещества, каждая компонента которых в отдельности сравнительно безвредна). Такие системы взаимно усиливающих факторов естественно назвать синергичными.

Вопрос: "как устроена природа и верен ли принцип Либиха?" - с очевидностью лишен строгого смысла. Выделяет факторы человек - исследователь. По всей

видимости, идея лимитирования в неявном виде присутствует при конструировании систем факторов по принципу: "фактор - это то, что может лимитировать". Группы же синергичных воздействий объединяются чаще всего в один фактор.

Более общим и гибким, чем принцип Либиха, является представление о том, что различные неблагоприятные факторы объединены в группы синергичности, внутри группы происходит взаимное усиление воздействий, а между группами отношения строятся "по Либиху" - все определяется той группой, которая в данный момент "хуже всех". Возможны и другие способы организации систем факторов. Все это со временем должно быть исследовано.

### ***Идея седьмая. Функциональные системы***

Этой идее и ее автору П. Анохину здорово не повезло. Канонизированный при жизни академик Анохин дождался признания, но не понимания своих идей. Чем только не считали функциональные системы: и кибернетикой, открытой до Винера, .... Мы рискнем добавить свое понимание, наверняка не последнее, а также свое объяснение странной судьбе идей Анохина. Анохин дал новую и очень продуктивную онтологию (представление о сущем), но не дал адекватной революции в технике работы. Поэтому, каждый раз, когда появлялась новая продуктивная техника, которая совместима с онтологией функциональных систем, ее начинают связывать и даже отождествлять с этой онтологией.

Сами же идеи теории функциональных систем напоминают нам сейчас об организации систем виртуальных вычислительных машин, решающих свои задачи "в теле" одной машины.

### ***Объяснение эффекта***

Пусть система неблагоприятных факторов, под действием которых находится исследуемая группа, организована в соответствии с принципом Либиха. Тогда все определяется тем фактором, который "хуже всех". Следовательно, все адаптационные ресурсы должны быть направлены на нейтрализацию этого фактора, пока он не сравняется по воздействию со вторым, после чего ресурсы будут направляться на реализацию этих двух, пока они не сравняются с третьим и т.д., пока хватит ресурсов.

Если ресурсов достаточно, то в результате адаптации все факторы по силе своего воздействия будут выровнены. Обращаем внимание читателя на парадоксальность полученного вывода: если принцип Либиха верен, то адаптация (сукцессия, эволюция) ведет к выравниванию значимости различных факторов в сложившейся и длительное время существующей системе, то есть к отсутствию лимитирования: *если лимитирование есть, то в конце концов его не будет.*

Наблюдаемый эффект состоит в том, что при значительном адаптационном напряжении для группы организмов корреляции между физиологическими параметрами растут, а в ходе успешной адаптации корреляции между ними уменьшаются. Итак, зафиксирован некоторый набор параметров. Множество возможных наборов значений этих параметров естественно назвать пространством состояний (точнее, но более громоздко - пространством наблюдаемых проекций состояний). Каждый организм характеризуется вектором значений параметров (точкой), а наблюдаемая группа - некоторым конечным множеством ("облаком") точек в этом пространстве.

Если "все существенное" определяется одним лимитирующим фактором и реакцией организма на него, то следует ожидать, что множество точек, соответствующее группе, будет лежать в окрестности одномерного многообразия (кривой) и характеризоваться, по существу, одним числом - степенью скомпенсированности лимитирующего фактора. Если же есть два в среднем равнозначных фактора, то вместо кривой имеем двумерное многообразие (поверхность). Как уже установлено, для хорошо адаптированной группы все факторы примерно равнозначны, поэтому размерность многообразия, вблизи которого расположено облако точек, максимальна.

Итак, в ходе адаптации растет ... размерность облака точек, представляющего группу: чем выше адаптированность, тем больше размерность. В линейном приближении и получаем уменьшение корреляций в ходе адаптации: чем выше адаптированность, тем меньше корреляции, и, напротив, чем больше напряжение, тем они выше.

### **Уточнения: о понятии размерности и единицах измерения**

Есть несколько деталей, нуждающихся в прояснении. Как нетривиально определить размерность конечного множества точек? Два правильных, но тривиальных и неинтересных ответа очевидны: во-первых, размерность конечного множества всегда равна нулю (по определению размерности), во-вторых, через любое конечное множество всегда можно провести сколь угодно гладкую кривую (одномерное многообразие). Нетривиальное определение размерности имеет смысл "промежуточной асимптотики": если рассматривать облако в увеличительное стекло так, чтобы точки были отчетливо отделены друг от друга, то размерность - точно ноль. Если же отодвинуться на некоторое расстояние так, чтобы ближайшие точки сливались, то можно увидеть некоторое нетривиальное многообразие. Если же удалиться слишком далеко, то все облако сольется в одну точку и размерность снова окажется нулевой. Нас интересует именно то, что лежит между первым нулем ("микроскопическим") и последним ("макроскопическим").

При переходе от общей идеи топологической размерности к линейной размерности (рангу) ситуация становится более ясной: для любого конечного множества можно построить ближайшее к нему (дающее минимум сумме квадратов расстояний от точек данного множества)  $k$ -мерное аффинное подпространство при  $k=1,2, \dots$ . При некотором  $k$  точки исследуемого конечного множества впервые с наперед заданной точностью  $\epsilon$  окажутся вблизи этого подпространства. Это значение  $k$  и назовем размерностью. Оно зависит от заданной точности  $\epsilon$  ( $\epsilon$ -размерность). Можно брать для характеристики конечного множества всю функцию  $k(\epsilon)$  или другие связанные с ней показатели. Подробнее об этом - в основном тексте книги.

За пределами линейного ранга мы спасовали: мы не умеем определять размерность конечного множества так, чтобы это соответствовало идее промежуточной асимптотики и позволяло работать не только с линейными многообразиями (точнее сказать, мы умеем делать это слишком многими способами и ни один нас не удовлетворяет). Проблема - вызов для фантазии математиков.

Второе уточнение проще. Что является естественной системой единиц? Исходно все параметры измеряются в своих единицах и требуется их "обезразмерить". Нас устраивает стандартный способ перехода к безразмерным величинам, принятый в методах обработки данных - естественной единицей считается разброс данных в

изучаемой группе (среднее квадратичное отклонение  $s$ ), а место каждого параметра  $x$  занимает соответствующая безразмерная величина  $x/s$ .

### ***Роль контекста***

На первый взгляд объяснение весьма просто и не требует привлечения большого сложного контекста. Причем здесь эволюционные принципы оптимальности, единый адаптационный ресурс ("прана" XX века), модели факторы-ресурсы и другие упомянутые идеи? Вроде бы использовались только принцип Либиха и общее представление о ресурсах. Здесь мы попадаем в ловушку, расставленную нам гибкостью естественного языка. За счет богатства выразительных средств и эксплуатации привычных ассоциаций и смыслов удается обойти многие неясности, для прояснения которых и требуются фундаментальные идеи.

Простейший пример: мы с легкостью использовали для факторов шкалу "хуже-лучше". Для реального введения такого линейного порядка требуется какой-то критерий сравнения, какая-то универсальная мера, измеряющая качество жизненных условий и вклад в него отдельных факторов. Единственный известный нам источник таких мер - принцип эволюционной оптимальности. Мерой оптимальности служит средний по большим временам коэффициент размножения. Величина эта после различных упрощающих и модельных предположений, а также "разбора" на составляющие ее величины дает более простые меры: урожайность для агроценозов, демографические показатели (заболеваемость, пораженность болезнями и смертность) для популяций человека и т.п. В действительности, однако, все эти показатели имеют смысл лишь постольку, поскольку они связаны с основным - коэффициентом размножения. Именно существование единой скалярной (одно число) меры оптимальности позволяет устанавливать линейный порядок на множестве ситуаций и сравнивать факторы - устанавливать, какой из них является "худшим".

Точно также в нашем первом объяснении легко предполагалось, что адаптация что-то оптимизирует. Кажется естественным, что адаптация делает для организма лучше. Но что такое "лучше"? И опять же, не обращаясь к эволюционным соображениям и тому обстоятельству, что адаптация моделируется эволюцией, мы не

можем ни ответить на этот вопрос, ни, вообще говоря, сколько-нибудь строго обсуждать адаптацию.

Модели "факторы-ресурсы" прямо используются в приведенном рассуждении. Они же являются воплощением двух линий идей: первая идет от эволюционного принципа оптимальности, вторая - от исследования неспецифических реакций и представлений о единых ресурсах.

### ***Вторая попытка объяснения***

А чтобы "жизнь медом не казалась" - попытка второго объяснения, идущая от идеологии функциональных систем. При усилении адаптационного напряжения усиливаются функциональные связи между различными системами организма. Это приводит к тому, что усиливаются связи между параметрами. В результате уменьшается размерность облака точек, представляющего организмы в пространстве состояний.

Чем плохое объяснение? Ничем, кроме разве что отсутствием ответа на вопрос: *почему у разных организмов связи между параметрами состояния становятся одинаковыми при большом разбросе самих параметров?* Ведь в объяснении идет речь об одном организме и при переносе на группу неявно предполагается, что связи между параметрами в группе организмов значительно более одинаковы, чем сами значения параметров.

Скорее, наоборот, первое объяснение отвечает на этот вопрос и обосновывает предположение об одинаковости связей. С помощью принципов эволюционной оптимальности, принципа Либиха, представлений о едином адаптационном ресурсе и моделей факторы-ресурсы мы получаем, что при увеличении адаптационного напряжения организмы становятся более одинаковыми, но не по значению параметров, а по однотипности связей между ними. Это утверждение кажется важным для теории функциональных систем. Оно имеет силу теоремы и примечательно уже хотя бы этим: в расплывчатом мире "глубоких истин", каждая из которых столь же правдоподобна, как ее отрицание, появляются однозначно установленные следствия фундаментальных принципов. Да мы рады ухватиться даже за призрак такой возможности!

Связь группового стресса с реакцией функциональных систем и степень одинаковости этих реакций для различных организмов будут обсуждаться в книге на материале нагрузочных тестов, которые позволяют выявить воздействие длительного адаптационного напряжения на способность адаптироваться к кратковременной физической нагрузке.

### **Третья попытка**

Второе объяснение - это уже слишком. Третье объяснение - это уже скандал. Но оно случилось. Детали лучше прочитать в оригинальном труде [26]. А идея проста. Представим себе, что в рассматриваемом пространстве физиологических параметров выделена “*область жизни*”: если параметры организма находятся внутри области, то он может чувствовать себя более-менее нормально (по крайней мере, пока значения других, не измеряемых нами параметров не войдут в противоречие с жизнью), если же значения параметров приближаются к границе, то это плохо совместимо с продолжением жизни - граница области есть в некотором смысле *граница гибели*.

Если группа хорошо адаптирована, то можно себе представить, что точки, изображающие ее членов, будут более-менее равномерно распределены внутри области жизни, на достаточном расстоянии от границы. Возникновение адаптационного напряжения подталкивает группу ближе к границе гибели. Существует эффект естественного отталкивания от границы гибели - это трактуется как адаптация. В результате облако точек, изображающих группу, сплющивается и число факторов (“размерность”) уменьшается.

Правдоподобно? Несомненно. Правда, по нашим довольно обширным данным, при значительном приближении к границе гибели (на грани смерти) корреляции, наоборот, падают одновременно с ростом дисперсий - это подвергает сомнению приведенную конструкцию, но отмахиваться от нее нельзя - джин третьего объяснения выпущен из бутылки и его не так-то просто загнать обратно. В отличие от второй попытки, третье объяснение относится к популяциям и группам и пытается объяснить именно наблюдаемый эффект. Слово за скрупулезным экспериментом.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Алдашева А.А. Стратегия психической адаптации в условиях Антарктиды // Физиология человека.-1984.-Т.10,№1.-16-22.
2. Баевский Р.М. Прогнозирование состояний на грани нормы и патологии.- М.:Медицина,1979.-259с.
3. Бурбаки Н. Элементы математики.Кн.6.-М.:Мир,1970.-320с.
4. Вивекананда Свами. Философия йога (Лекции, читанные в Нью-Йорке зимою 1895-6 г.) // Сарасвати. Вестник Общества Вивекананды. Вып. 1. М.: Наука. Издательская фирма "Восточная литература", 1992. 198 с. с. 55
5. Викторов Г.А. Биоценоз и вопросы численности насекомых // Общая биология.- 1960.-Т.21,вып.3.-С.401-410.
6. Викторов Г.А. Трофическая и синтетическая теория динамики численности насекомых // Зоол.жур.-1971.-Т.50, вып. 3.-С.361-372.
7. Воронцов А.И., Семевский Ф.Н. Некоторые колебания численности лесных насекомых // Вопросы лесозащиты:Матер.ко II межвуз конф. по защите леса.-М., 1963.-Т. 2-С. 18-22.
8. Горбань А.Н. Обход равновесия. - Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1984.-226с.
9. Горбань А.Н., Манчук В.Т., Петушкова Е.В. Динамика корреляций между физиологическими параметрами при адаптации и эколого-эволюционный принцип полифакториальности // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем.- Л.:Гидрометеоиздат, 1987.-С.187-198.
10. Горбань А.Н., Хлебопрос Р.Г. Демон Дарвина. Идея оптимальности и естественный отбор. М.: Наука, 1988. 208 с.
11. Гримальский В.И. Устойчивость сосновых насаждений против хвоегрызущих вредителей.-М.:Лесн. пром-ть,1971.-136с.
12. Гурьянова Т.М. Роль паразитов в динамике численности хвоегрызущих насекомых //Роль дрозophilных насекомых в таежных экосистемах.-Красноярск, 1980.-С.38-39.
13. Дорофеюк А.А. Алгоритмы автоматической классификации: Обзор // Автоматика и телемеханика, 1971, 12, 78 - 113.
14. Емиличев В.А., Ковалев Н.М., Кравцов М.К. Многогранники, графы, оптимизация. - М.: Наука, 1981.-341с.
15. Захарова Л.Б. Формирование уровня энзиматической активности лейкоцитов крови

- у жителей Заполярья // Экологические проблемы человека в регионе Крайнего Севера.-Новосибирск, 1981.-С. 40-41.
- 16.Карманова И.В., Разжевайкин В.Н., Шпитонков М.И. Применение методики корреляционной адаптометрии к оценке реакции травянистых видов к стрессовым нагрузкам // Доклады Академии наук, 1996, 346, 3, 424-426.
  - 17.Кондратьева В.П., Смирнова Е.В., Терещенко В.П., Чеусова Е.П. Оценка динамики антропоэкологического напряжения в раннем постнатальном периоде // Метод корреляционной адаптометрии в оценке антропоэкологического напряжения популяций. Межвузовский сборник, Красноярск, 1996. С. 55-66.
  - 18.Липидный обмен у детей / В.М. Крылов, Ю.Е. Вельтищев, А.Д. Петрушина, В.М. Чимаров.-Красноярск, 1985.-128с.
  - 19.Левонтин Р. Генетические основы эволюции. - М.:Мир, 1978.-351с.
  - 20.Некоторые аспекты метаболизма скелетных мышц крыс в раннем периоде после травмы мягких тканей // Метаболические процессы при некоторых экстремальных состояниях.-Кишинев: Штиница, 1985.-С.36-50.
  - 21.Лэк Д. Численность животных и ее регуляция в природе.- М.: Изд-во иностр.лит., 1957.-448с.
  - 22.Одум Е. Экология. М.: Просвещение, 1968. 167 с.
  - 23.Панин Л.Е. Энергетические аспекты адаптации.- Л.Медицина, 1978.-191с.
  - 24.Покидышева Л.И., Белоусова Р.А., Смирнова Е.В. Метод адаптометрии в оценке секреторной функции желудка у детей в условиях Севера // Вестник Российской Академии Медицинских наук, 1996, № 5, 42-45.
  - 25.Поляков В.П., Сапова Н.И., Павлова Т.А. Координация функций как критерий оценки функционального состояния человека // Физическая культура: Тез. 1-й Всесоюз. конф.по физич. Культуре. - М., 1981.-С. 260-261.
  - 26.Разжевайкин В.Н., Шпитонков М.И. Вопросы эволюционного моделирования в задачах корреляционной адаптометрии. М.: изд. ВЦ РАН, 1995. 38 с.
  - 27.Розоноэр Л.И. Обмен и распределение ресурсов (обобщенный и термодинамический подход) // Автоматика и телемеханика. - 1973.-№8.-С.82-103.
  - 28.Руднев Д.Ф. Влияние физиологического состояния растений на массовое размножение вредителей леса // Зоол. журн. - 1962.-Т.41, вып.2.-С.313-329.
  - 29.Сапожников А.Н., Смирнова Е.В., Булыгин Г.В., Скобелева С.Ю. Эколого-

- эволюционные основы корреляционной адаптометрии // Эволюционное моделирование и кинетика. Новосибирск: Наука, 1992. С. 220-242.
- 30.Седов К.Р., Горбань А.Н., Петушкова Е.В. и др. Корреляционная адаптометрия как метод диспансеризации населения // Вестн. АМН СССР. - 1988.-№10.-С.69-75.
- 31.Седов К.Р., Смирнова Е.В., Кулинский А.В., Полонская М.Г., Большакова Т.Д. Мониторинг состояния антропоэкологического напряжения у коренного населения Крайнего Севера // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Т. 14.- Л: Гидрометеиздат, 1992. С. 78-87.
- 32.Седых Е.П. Модель эволюции двух взаимодействующих популяций // Автоматика и телемеханика. - 1977.-№7.-С.100-125.
- 33.Семевский Ф.Н., Семенов С.М. Математическое моделирование экологических процессов. - Л.: Гидрометеиздат, 1982.-279с.
- 34.Султанов Ф.Ф., Григорьян А.Г., Колояров П.Г. К оценке напряжения регуляторных механизмов при интенсивных тепловых воздействиях разной продолжительности // Изв. АН ТССР. Сер. биол. - 1987.-№3.-С.3-8.
- 35.Фор А. Восприятие и распознавание образов. М.: Машиностроение, 1989. 272 с.
- 36.Фрейнк А.И., Захарьянц А.Л., Лавриненик В.И. Применение метода скользящей корреляции в анализе переходных процессов при диагностике высокой температуры среды // Адаптация организма к высокой температуре. - Ташкент: Фан, 1980.-С.29-33.
- 37.Холдейн Д.Б. Факторы эволюции. - М.; Л.: Изд-во биол. и мед. лит., 1935.-209с.
- 38.Чугунин Я.В. Характер происхождения вспышки массового размножения непарного шелкопряда в Крыму в период 1949-1952 гг.// Науч. зап./ Херсонский с.-х. ин-т. - 1958.-Вып.6.-С.29-36.
- 39.Шандала М.Г., Звизняцковский Я.И. Окружающая среда и здоровье населения. - Киев: Здоров'я, 1988.-150с.
- 40.Abanov A.G., Polonskaya M.G., Smirnova Ye.V. Correlations between physiological parameters and pathological process // Global & Regional Ecological Problems: Transactions of International Conference. Krasnoyarsk: Krasnoyarsk Technical University Press, 1994. PP. 473-498.
- 41.Chitty D. The natural selection of self-regulatory behaviour in animal populations // Natural Regulation of Animal populations. - Washington: Lierber-Athertion Inc., 1971.-195p.

42. Franz J. Über die denetischen Grundlagen des Zusammendruchs einer Massenvermehrung aus inneren Ursachen // Z. Angew. Entomol. - 1950.-Bd 31, N1.-S.229-260.
43. Gorban A.N., Smirnova Ye.V., Manchuk V.T., Bulygin G.V., Skobeleva S.Yu. Ecological-evolutional basis for correlation adaptometry // Scientific Siberian A, 1992. V. 1. Ecology, AMSE Press, France. PP. 127-161. ISBN: 2-909214-04-4.
44. Krebs C.J. Mikrotus population biology: Dthavioral changes associated with the population cycle in ochrogaster and M. pennsylvanicus // Ecology. - 1970.-Vol.51, N1.-P.34-52.
45. Milne A. Theories of natural control of insect population // Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. - Vol.22.-P.253-271.
46. Takashi M., Hajime M., Makoto F. Noise-induced hearing loss in relation to vibration-induced white finge in chain-saw workers // Scand. J. Work. Environ. Health. - 1987.-Vol.13, N1.-P.32-36.
47. Nicholson A. J. The balanse of animal population // J. Anim. Ecol. - 1933.-Vol.2, N1.-P.132-178.
48. Schwerdfeger F. Eine integrierte Theorie zur Abundanzdinamik tierischer Population // Ecologia. - 1968.-Bd 1.-S.265-295.
49. Shumeiko P.G., Osipov V.I., Kofman G.V. Early detection of industrial emission impact on scots pine needles by composition of phenolic compounds // Global and Regional Ecological Problems: Transactions of International Conference. Krasnoyarsk: Krasnoyarsk Technical University Press, 1994, 536-543.
50. Smith H. S. The role of biotic factors in the determination of population densities // J. Ecol. Entomol. - 1935.-Vol.28, N6.-P.873-898.
51. Solomon M.E. The natural control of animal population // J. Anim. Ecol. - 1949.-Vol.18, N1.-P.1-35.
52. Solomon M.E. Regulatory aspect of insect population dynamics // Insect. Ecol. and Sterile-male Technique. Vienna. - 1969.-P.87-94.
53. Weeler Thomas G. The behavioral effects of anticholinesterase insult following exposure to different environmental temperatures // Aviat. Space Environ. Med. - 1987.-Vol.58, N1.-P.54-59.

А.Н. Горбань<sup>1</sup>, Е.В.Смирнова<sup>2</sup>, Е.П. Чеусова<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Вычислительный центр СО РАН, Красноярск

<sup>2</sup>Красноярский государственный торгово-экономический институт

<sup>3</sup>Красноярский государственный технический университет

Горбань Александр Николаевич  
660036, Красноярск - 36, ИВМ СО РАН, e-mail:gorban@icm.krasn.ru

**ССЫЛКА НА ПУБЛИКАЦИЮ**

Горбань А.Н., Смирнова Е.В., Чеусова Е.П. Групповой стресс: динамика корреляций при адаптации и организация систем экологических факторов // рукопись депонирована в ВИНТИ 17.07.97, № 2434В97. 54 с.