

А.М.ГИЛЯРОВ

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ

Допущено Государственным комитетом СССР по народному образованию в качестве учебного пособия для студентов биологических специальностей университетов

ИЗДАТЕЛЬСТВО
МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА
1990

ББК 28.081
Г 47
УДК 574.3

Глава 1 ЭКОЛОГИЯ — ЭКОСИСТЕМНЫЙ И ПОПУЛЯЦИОННЫЙ ПОДХОДЫ

Рецензенты:

Кафедра зоологии беспозвоночных Казанского гос. ун-та
(зав. кафедрой А. И. Голубев);
профессор Б. М. Миркин

Что такое экология?

На поставленный вопрос легче было бы ответить десять, а тем более двадцать лет тому назад. Слово «экология» использовалось тогда только биологами, и хотя абсолютного согласия по поводу точного определения этого термина не существовало, все более или менее сходились на том, что экология — это наука о взаимоотношениях организмов и среды. В последние годы слово «экология» с легкой руки непрофессионалов стало широко употребляться для обозначения всех форм взаимосвязи человека и окружающей среды, притом не только естественной, но и создаваемой самим человеком. Нет ничего удивительного в том, что, оказавшись очень удобным, емкое слово это, многократно повторенное средствами массовой информации, утеряло значение строго научного термина, но приобрело важный социальный, а порой и политический смысл. Экологию стали трактовать прежде всего как науку об охране и рациональном использовании природы. По аналогии с таким расширенным определением экологии получило распространение и предложенное академиком Д. С. Лихачевым выражение «экология культуры». Вряд ли стоит протестовать против подобных употреблений слова «экология», тем более что служат они в высшей степени благородным задачам сохранения природы и культуры, а в конечном счете гармоничному развитию человеческой личности и, возможно, всей биосферы. Однако в данной книге мы будем придерживаться классического определения экологии и того понимания этой науки, которое подразумевается профессиональными экологами и которое находит свое отражение в содержании ведущих экологических журналов, монографий и учебников.

Термин «экология» (от греч. «ойкос» — дом, жилище, обиталище) предложил в 1866 г. известный немецкий естествоиспытатель Эрнст Геккель для обозначения «общей науки об отношениях организмов с окружающей средой», куда мы относим в широком смысле все «условия существования» (цит. в пер. Г. А. Новикова, 1980, с. 66). Согласно предложенной Геккелем иерархической классификации биологических наук, экология входила в состав физиологии и даже именовалась «физиологией взаимоотношений». Надо сказать, что сам термин «физиология» во времена Геккеля понимался не так, как сейчас: под «физиологией» подразумевали прежде всего изучение динамических характеристик организма и вообще его жизнедеятельности в самом широком смысле слова.

Гиляров А. М.

Г 47 Популяционная экология: Учеб. пособие. — М.: Изд-во МГУ, 1990. — 191 с.: ил.
ISBN 5—211—00913—4

В учебном пособии, написанном в соответствии с программой, впервые в отечественной литературе излагаются основы современных представлений о популяциях и популяционном подходе в экологии. Основную задачу автор видит в том, чтобы объяснить студентам, как, изучая популяции (в первую очередь механизмы, ограничивающие их пространственное размещение и рост численности во времени), можно понять структуру и функционирование окружающей нас живой природы. Отдельные главы книги посвящены закономерностям пространственной организации популяций, их динамике во времени, различного типа взаимодействиям разных популяций, конкуренции и хищничеству, а также анализу сообщества как системы взаимодействующих популяций.

Для студентов биологических специальностей вузов.

Г 1903040000 (4309000000)—068
077(02)—90 146—90

ББК 28.081

ISBN 5—211—00913—4

© Гиляров А. М., 1990

Хотя термин «экология» распространялся не очень быстро, гельный анализ содержания и методологии современных экологиче-концу XIX в. он уже завоевал определенную популярность и исторически работ, а также истории становления основных концепций пользовался многими известными биологами, притом не только убеждает нас в том, что экология — достаточно цельная наука, Германии, но и в других странах¹. Упрочение нового термина бюпирающаяся на определенную совокупность теоретических воз-ло связано в первую очередь с тем, что он удачно обозначил нзрений.

Цельность экологии не исключает, впрочем, наличия в ней вое направление научной мысли, хотя и в зародышевом состоя Цельность экологии не исключает, впрочем, наличия в ней нии, но существовавшее уже в отдельных биологических наукажильно различающихся (нередко даже контрастирующих) подхо-ний, но существовавшее уже в отдельных биологических наукажильно различающихся (нередко даже контрастирующих) подхо-

Как более или менее оформленная наука экология сталдвов, делающих упор на разных объектах или разных аспектах складываться только в начале XX в., но основы той экологии, изучения одного и того же объекта. Среди множества выделяемых в экологии подходов мы под-которой мы сталкиваемся сейчас, заложены уже позднее — Среди множества выделяемых в экологии подходов мы под-20—40-х гг. Именно в это время экология становится целостнойробно останавимся только на двух: «экосистемном» и «популяци-«осознающей себя» наукой, имеющей собственные объекты и меонном». В совокупности они охватывают всю экологию, но, как тоды исследования, а также собственный концептуальный аппаясно уже из названия, первый в центр внимания ставит экосисте-рат. О современных научных, т. е. даваемых самими экологамиму, а второй — популяцию. Различия между ними не сводятся, определениях экологии мы скажем дальше, но сначала необходимо, только к объекту исследования. Нередко какой-нибудь мо хотя бы в общих чертах обрисовать разнообразие охватываеобъект (например, сообщество) может быть общим для обоих мых ею проблем.

Разнообразие проблем современной экологии

Даже в том случае, если придерживаться традиционного по нимания экологии как сугубо биологической науки, круг подни-маемых ею проблем окажется весьма широким. Если мы перели-стаем несколько номеров ведущих экологических журналов, то обнаружим, что содержание их крайне разнообразно. Выясняет-ся, что специалистов интересует, например, как связаны между собой численность популяции какого-либо животного и размер егс тела, какими принципами руководствуется хищник, выбирая себе жертву, какова роль конкуренции в определении структуры со-обществ на небольших тропических островах, как зависит перв-вичная продукция планктона от концентрации основных биоген-ных элементов в водоеме, как зависит устойчивость математиче-ской модели системы взаимосвязанных популяций разных трофи-ческих уровней от числа этих уровней?

Подобные вопросы, перечень которых может быть продолжен, выбраны случайно, но они типичны для экологической периоди-ки последних лет. На человека, приступающего к изучению со-временной экологии, это разнообразие казалось бы не связанных друг с другом проблем может даже произвести удручающее впе-чатление. К этому есть некоторые основания. Действительно, в экологии нет какой-либо общей и строго формализованной тео-рии, аналогичной той, что существует в физике². Однако внима-

¹ На русском языке слово «экология» впервые было упомянуто, видимо, в кратком конспективном изложении «Общей морфологии» Э. Геккеля — небольшо-й книжки, вышедшей в 1868 г. под редакцией И. И. Мечникова.

² Сейчас мы, правда, начинаем осознавать, что, возможно, и ни к чему стремиться развивать экологию и биологию вообще по образцу физики. Не иск-

подходов, но трактовка этого объекта (признание чего-то важным, а чего-то второстепенным) и вся методология исследования раз-личными. Сразу же подчеркнем, что ни один из этих подходов нельзя считать в принципе более правильным, чем другой: оба имеют право на существование, а применение того или другого определяется в значительной степени спецификой поставленных задач. В данной книге, говоря об экологии популяций, мы будем придерживаться именно популяционного подхода, но, для того чтобы яснее стала его суть, необходимо сначала хотя бы в общих чертах описать подход экосистемный.

Экосистемный подход

Четкого общепринятого определения экосистемы не сущест-вует, но обычно считается, что это совокупность разных, обитаю-щих вместе организмов, а также физических и химических ком-понентов среды, необходимых для их существования или являю-щихся продуктами их жизнедеятельности. Как правило, подразу-меваются, что в экосистему наряду с неживыми компонентами входят растения (продуценты), животные (консументы), бакте-рии и грибы (редуценты), т. е. набор организмов, способных в своей совокупности осуществлять полный круговорот углерода и других основных биогенных элементов (азота, фосфора и т. д.).

Проведение граници между экосистемами всегда есть до не-которой степени условность уже хотя бы потому, что между эко-системами обязательно существует обмен веществом и энергией.

Включено, что биология будущего окажется ближе к гуманитарным наукам. Во всяком случае, «приспособленность» — одно из центральных понятий в дарви-низме (а это пока единственная достаточно общая эколого-эволюционная тео-рия) — относится к области семантической информации (Заренков, 1984).

Но даже если строго придерживаться такого, казалось бы, надежного критерия, как полнота биотического круговорота, то оказывается, что для разных химических элементов реальные размеры того физического пространства, в пределах которого замыкается их цикл, существенно различаются. Следовательно, по-разному будут определяться в этих случаях и границы экосистемы. Не менее важен и временной масштаб, в котором рассматривается та или иная экосистема.

Поясним это на примере небольшого, но достаточно глубокого озера, расположенного где-нибудь в средней полосе. Летом в таком водоеме обычно наблюдается четкая температурная стратификация: верхний прогреваемый и перемешиваемый слой воды (толщиной 1—3 м) — эпилимнион — отделен от холодных малоподвижных вод глубинной зоны — гипolimниона — слоем температурного скачка. В пределах эпилимниона развивается большое количество мелких планктонных водорослей, которые усиленно поедаются многочисленными здесь планктонными животными. Рост численности и биомассы планктонных водорослей лимитирован, однако, не столько поеданием зоопланктона, сколько нехваткой важнейшего биогенного элемента — фосфора. Практически весь фосфор в водах эпилимниона в это время связан в телах водорослей. Однако питающиеся водорослями планктонные ракообразные и коловратки в ходе своей жизнедеятельности выделяют с продуктами экскреции фосфор, притом в доступной для усвоения водорослями форме. Выделяемый зоопланктоном фосфор сейчас же поглощается водорослями, что и обеспечивает их продукцию, часть которой (порой значительная) поедается тем же зоопланктоном.

Таким образом, цикл фосфора не выходит за пределы эпилимниона, который согласно критерию полноты круговорота основных биогенных элементов можно смело трактовать как самостоятельную экосистему, отличную от экосистемы остальной массы озера. Подчеркнем, однако, что к выводу о возможности выделения самостоятельной экосистемы эпилимниона мы можем прийти только в том случае, если будем изучать описанное нами явление во второй половине лета в течение двух-трех недель. Если же наблюдения будут охватывать более продолжительное время, то нам придется отказаться от представления об отдельной экосистеме эпилимниона. С наступлением осеннего похолодания в озере начнется интенсивное перемешивание водных масс: эпилимнион исчезнет — его остывшие воды перемешаются с водами гипolimниона, более богатыми фосфором. Зимой подо льдом в озере хотя и медленно, но будет протекать жизнь. Часть органического вещества окажется изъятой из круговорота и захороненной в донных отложениях. Возникший при этом некоторый дефицит биогенных элементов (фосфора в том числе) восполнится весной с притоком талых вод. Именно за счет этого сформировавшегося весной запаса фосфора и будет летом образовываться первичная продукция фитопланктона.

Таким образом, переход к другому масштабу времени при изучении круговорота одного из важнейших биогенных элементов повлек за собой изменение пространственных границ экосистемы. Пришлось изменить и пространственный масштаб исследования. Очевидно, что в этом новом пространственно-временном масштабе уже нельзя говорить об экосистеме эпилимниона, и даже выделение экосистемы озера становится не бесспорным, так как в формировании весеннего запаса биогенных элементов в водной толще участвует вся территория водосбора данного озера.

Трудности изучения структуры и функционирования экосистем определяются не только сложностями их пространственно-временной локализации, но и самой природой этих объектов, включающих в себя не только отдельные организмы и какие-либо их совокупности, но также обязательно и различные неживые компоненты. Некоторые из этих компонентов, активно потребляемые живыми организмами, относятся к разряду «ресурсов», например элементы минерального питания, вода и свет для растений. Другие составляют то, что называется «условиями существования», например температура, химический состав воды (если речь идет о водных организмах) и почвы (для растений) и т. д.

Структура экосистемы не может рассматриваться как простая иерархическая структура из нескольких уровней организации типа «когособи—популяции—сообщества—экосистема», поскольку при этом вне экосистемы оказываются ее неживые компоненты. Очевидно, объединить в понятие экосистемы ее живые и неживые компоненты можно, только подчеркнув ту особую роль, которая принадлежит процессам их взаимодействия. Фактически это уже давно сделано Линдеманом (Lindeman, 1942), определившим экосистему как «...систему физико-химико-биологических процессов, протекающих в пределах некоторой пространственно-временной единицы любого ранга».

Несмотря на все сложности в установлении объема экосистемы и ее границ, многие исследователи считали и продолжают считать, что именно экосистема является основным объектом экологии. Вокруг понятия экосистемы строит свой неоднократно переиздававшийся учебный курс общей экологии Ю. Одум (1986). Близкую позицию занимает и испанский эколог Р. Маргалейф (Margalef, 1968), определяющий экологию как «биологию экосистем». Надо подчеркнуть, что экосистемный подход отнюдь не однороден. В пределах его можно выделить разные направления, существенно различающиеся между собой как по постановке проблемы, так и по методам их решения.

В качестве примера направления, ориентированного главным образом на изучение структуры экосистем, следует назвать биогеоценологию, основы которой были заложены В. Н. Сукачевым. Центральное понятие биогеоценологии — это биогеоценоз, т. е. конкретная совокупность взаимосвязанных организмов и абиотических компонентов, существующих на определенной территории. Так как формировалась биогеоценология в значительной степени

на основе фитоценологии (науки о наземных растительных сообществах), неудивительно, что границы биогеоценозов Сукачев считал совпадающими с границами фитоценозов.

Поскольку выделяли разные экосистемы (или биогеоценозы) прежде всего на основании доминирующих видов растений или животных, неудивительно, что видовому составу организмов и количественному соотношению разных видов уделялось особо много внимания. Однако по мере дальнейшего развития такого структурного (оказавшегося в значительной степени описательным) направления в изучении экосистем стали выявляться серьезные трудности, вызванные несоответствием принятой методологии исследования природе исследуемого объекта.

Даже такая на первый взгляд простая задача, как выяснение входящих в данную экосистему числа видов, во многих конкретных случаях оказалась почти неразрешимой в силу своей трудоемкости и необходимости привлечения целого контингента специалистов-систематиков. Например, заведомо не полный (поскольку некоторые группы организмов не обрабатывались систематиками) список животных и растений, обитающих в небольшом и обстоятельно изученном подмосковном озере Глубокое, насчитывает более 600 видов (Smirnov, 1986). Что же касается разнообразия фауны и флоры тропического леса, то натуралисту, работающему в умеренной зоне, его трудно себе даже представить. Так, на площади 1 га в тропическом лесу может произрастать около 150 видов деревьев, не говоря уже о других растениях. А ведь на каждом из этих видов растений могут обитать специфические виды насекомых-фитофагов³, на которых в свою очередь могут встречаться специфические паразиты. Давно известно также, что при увеличении площади обследования возрастает число обнаруженных видов: соответствующий график представляет собой кривую, сначала возрастающую круто, потом более полого, но на плато так и не выходящую. Поэтому, строго говоря, исследователю, для того чтобы выявить все виды организмов в какой-либо экосистеме, нужно взять пробу размером с эту экосистему.

Еще одна методологическая сложность заключается в том, что многие экологи, будучи по образованию и опыту работы зоологами или ботаниками, подходили к изучению целых экосистем

³ Самая богатая по числу видов группа организмов на земле — насекомые. Видов насекомых значительно больше, чем всех остальных видов животных и растений, вместе взятых. Общее число их остается неизвестным, так как большинство обитающих в тропиках видов насекомых еще не описаны. До недавнего времени считалось, что насекомых 3—5 млн видов, но в последние годы появились данные (May, 1988), свидетельствующие о том, что эту цифру надо увеличить, возможно, на порядок, т. е. число видов насекомых на Земле не менее 30 млн. Основанием для этой переоценки послужили, в частности, результаты обследования крон тропических деревьев. Так, применив методику фумигации для изгнания насекомых из крон, удалось показать, что на 19 экз. одного вида тропических вечнозеленых деревьев *Guehea seemannii* в Панаме одних только жуков обитало 1100 видов.

так, как подходят специалисты-систематики к отдельному организму. Очевидно, что в случае находки нового организма прежде всего необходимо выяснить его систематическую принадлежность. Это важно уже хотя бы потому, что позволяет, не проводя дополнительных изысканий, прогнозировать ряд характерных его черт. Так, зная, что данное животное относится к классу млекопитающих, мы можем быть достаточно уверенными в том, что у него четырехкамерное сердце и семь шейных позвонков. Подход зоолога или ботаника-систематика не оказался, однако, столь успешным при попытках описать и классифицировать бесчисленное множество конкретных экосистем. Тщательное изучение их показало, что каждая экосистема по видовому составу и численному соотношению разных видов неповторима. Классификация их гораздо более мягкая, расплывчатая по сравнению с таксономической классификацией организмов, а главное — не является генетической (устанавливающей отношения родства) и поэтому обладает несравненно меньшей предсказательной силой. Другое направление, существующее в рамках экосистемного подхода, — функциональное, концентрирующее основное внимание на изучении процессов жизнедеятельности организмов. Под жизнедеятельностью мы обычно понимаем совокупность основных осуществляемых организмом функций: питания, дыхания, фотосинтеза, экскреции и т. д. Исследованием того, как эти процессы протекают в отдельном организме, занимается физиология. Эколога же интересуют прежде всего результаты этой жизнедеятельности, особенно те, что оказывают заметное влияние на другие группы организмов, а также на функционирование экосистемы в целом.

Если структурное направление обращало основное внимание на живые компоненты экосистемы, то для функционального направления не менее важны и абиотические компоненты, а главным предметом исследования становятся процессы трансформации вещества и энергии в экосистемах.

Успехи, достигнутые в рамках функционального подхода к изучению экосистем, определяются прежде всего способностью его дать обобщенную, интегрированную оценку результатов жизнедеятельности сразу многих отдельных организмов разных видов. Возможно это благодаря тому, что по своим биогеохимическим функциям, т. е. по характеру осуществляемых в природе процессов превращения вещества и энергии, организмы гораздо более сходны, более однообразны, чем по своему строению, по своей морфологии (Винберг, 1981). Например, все высшие зеленые растения потребляют воду, углекислый газ, сходный набор биогенных элементов (азот, фосфор и некоторые другие), и все они, используя энергию солнечного света, в ходе реакций фотосинтеза образуют близкие по составу органические вещества и выделяют кислород. Между количеством выделившегося кислорода и количеством образовавшегося органического вещества существует четкое соответствие, что позволяет по оценке одной из этих величин уверенно определить другую.

Понятно, что оценка таких часто используемых в гидробиологии интегральных показателей, как первичная продукция всего фитопланктонного сообщества или дыхание совокупности всех населяющих водную толщу организмов, возможна только благодаря идентичности этих процессов на уровне отдельных организмов, или, иначе говоря, сходству их биогеохимических функций. Сходство результатов физиологической деятельности разных организмов позволяет их суммировать друг с другом, т. е. делать их аддитивными. Заметим, что в силу чисто физических особенностей водной среды многие интегральные показатели совокупностей организмов оценить здесь проще, чем в воздушной среде. Именно поэтому функциональное направление в изучении водных экосистем достигло значительных успехов гораздо раньше, чем в аналогичном изучении наземных экосистем, где в течение длительного времени господствовал структурный подход.

Популяционный подход

Популяционный подход в экологии по своему теоретическому и прикладному значению, по развитости концептуального аппарата и разнообразию используемых методов несколько не уступает экосистемному. Наряду с определением экологии как науки об экосистемах не меньшее право на существование имеет и определение экологии как науки о популяциях.

Популяционному подходу очень созвучно определение экологии, предложенное канадским исследователем Ч. Кребсом: «Экология — наука о взаимодействиях, определяющих распространение и обилие (в смысле «количественное развитие». — А. Г.) организмов»⁴ (Krebs, 1985, с. 4). В свете данного определения основными вопросами, на которые должен отвечать эколог, будут, очевидно, вопросы типа: почему те или иные организмы в данный момент встречаются в этом, а не в каком-либо другом месте; почему их численность (или биомасса) именно такая, а не какая-либо другая; а если она меняется во времени, то почему именно так, а не как-либо по-другому? Подобные вопросы могут показаться на первый взгляд слишком частными и даже несущественными для познания общих закономерностей, к выявлению которых стремится каждая наука и экология. Однако обращение к истории экологии (да и биологии вообще) показывает, что заметный прогресс в ее развитии достигается именно тогда, когда исследователи пристально анализировали частные случаи и после-

⁴ Приведенная дефиниция, как указывает автор, представляет собой несколько измененное определение экологии, предложенное австралийским исследователем Г. Андресвартой (Andrewartha, 1961), который в свою очередь исходил из идей, развиваемых еще в 20-х гг. Ч. Элтоном (1934; Elton, 1927).

довательно задавали вопросы, поиски ответов на которые про- двигали к решению достаточно общих проблем⁵. В качестве группы организмов, распространение или динамика которой изучается, чаще всего фигурирует совокупность особей одного вида, т. е. популяция. Как мы уже упоминали выше, ни или даже тысячи видов. Понятно, что никаких реальных усилий исследователей не хватит на то, чтобы с позиций популяционных подходов детально изучить все популяции, хотя если бы это было выполнено, то тем самым были бы решены если не все, то во всяком случае многие проблемы, возникающие на экосистемном уровне.

Популяционный подход концентрирует свое внимание на отдельных видах. Чаще всего — это виды, имеющие важное хозяйственное значение (вредители сельского и лесного хозяйства, объекты промысла, переносчики опасных заболеваний и т. д.), но иногда это и просто массовые виды или виды редкие, нуждающиеся в охране.

Пространственно-временной масштаб изучения популяций

Говоря о месте, занимаемом в экосистеме популяцией какого-либо вида, следует подчеркнуть, что на самом деле каждая популяция существует как бы в своем пространстве и времени, и поэтому даже само понятие экосистемы будет разным с «точки зрения» разных организмов. Поясним это на следующем простом примере.

Обычная в умеренной зоне Евразии тля *Cinara pini* может всю свою жизнь провести на одной хвоинке сосны, высасывая соки из ее тканей. Популяция тлей в течение ряда лет может существовать на одном дереве. Экосистема для тлей — это прежде всего кормовое растение, существующий на нем микроклимат, враги — в первую очередь различные хищные насекомые, а в некоторых случаях и друзья — муравьи, слизывающие сахаристые выделения тлей и охраняющие их от хищников. Реальное пространство экосистемы с «точки зрения» тли — это одно дерево и его непосредственное окружение.

Предположим, что сосна, на которой обитают описанные выше тли, растет в смешанном лесу, а самое обычное млекопитающее в этом лесу — рыжая лесная полевка (*Clethrionomys glareolus*).

⁵ Подобная ситуация наблюдалась, впрочем, и в физике. Как отметил Вайскопф (1977), прогресс, достигнутый этой наукой в Новое время, связан с отказом от попыток установить сразу всю истину и объяснить целиком всю Вселенную. Вместо того чтобы ставить общие вопросы и получать частные ответы, ученые стали задавать более частные вопросы, но, как ни удивительно, получали на них более общие ответы.

Как правило, индивидуальная жизнь полевки протекает на участке в несколько сотен или тысяч квадратных метров. Популяция от года к году сильно меняются погодные условия, сказывающиеся как же полевки занимает пространство, измеряемое десятками или сотнями квадратных километров. Экосистема с «точки зрения» полевки — это уже целый участок леса со своим микроклиматом, растительностью, хищниками, конкурентами и т. д. (5—10 лет), хотя сами обследования могут производиться значительно реже (например, раз в несколько месяцев). Что касается

Если мы обратимся к изучению самого крупного встречающегося в том же лесу млекопитающего — лося (*Alces alces*), то столкнемся уже с совершенно другими масштабами пространства. Маршрут, проходимый лосем за сутки, измеряется километрами а площадь, занимаемая популяцией лосей, — сотнями и тысячами квадратных километров. Участки, различаемые лосем в пределах зоны своего обитания, обычно соответствуют уже разным экосистемам, с точки зрения эколога (например, пойменный луг, сфагновое болото, ельник и т. д.), но в принципе можно рассмотреть всю территорию, занятую популяцией лосей, как единую экосистему. Поскольку популяции тлей, полевки и лосей занимают площади столь разного размера, изучение их, очевидно, требует использования различного пространственного масштаба.

Что касается временного масштаба популяционных исследований, то он также должен быть различным для разных популяций, причем постольку, поскольку различны скорости протекающих в них процессов. Поясним это, обратившись еще раз к вышеприведенному примеру. Так, известно, что самка тли, размножаясь партеногенетически, может продуцировать за раз 40 черных особей, которые, став через 2—3 недели половозрелыми, могут дать самок следующего поколения, а те — следующего и т. д. В итоге за один летний сезон потомство одной самки тли может составить более тысячи особей, а численность тлей в течение года может колебаться в 100—1000 раз. Пара полевки за весенне-летний сезон может дать приплод три, а то и четыре раза. В одном выводке может быть от 2 до 8 детенышей (чаще 4—5), причем потомки первого и второго выводков уже в тот же летний сезон могут приступить к размножению. Следовательно, общее число потомков одной пары может достигнуть 30—50 особей. В неблагоприятные годы полевки размножаются только один раз, а время достижения половозрелости существенно удлиняется. Таким образом, в течение года численность полевки может колебаться в десятки раз. Кроме того, для полевки хорошо известны циклические колебания численности с периодом в 2—5 лет. Самые крупные из рассмотренных нами животных — лоси — размножаются не чаще чем раз в год, самка приносит одного, реже двух детенышей, а для того чтобы достичь половой зрелости, лосю требуется 3—4 года. Соответственно значимые изменения численности лосей происходят в периоды, измеряемые десятилетиями.

Очевидно, изучение механизмов популяционной динамики тлей требует очень частого (в теплое время года по крайней мере еженедельного) обследования состояния популяции, а период наблю-

Существенные и несущественные компоненты среды

Концентрируя свое внимание на организмах одного, реже нескольких видов, эколог, работающий в рамках популяционного подхода, все остальные компоненты экосистемы относит к разряду «окружающей среды». Число компонентов, которые можно выделить в окружающей среде, очень велико, и на первый взгляд может показаться, что нет никакой возможности оценить воздействие их всех на организм даже одного вида. Однако рассмотрение конкретных ситуаций показывает, что многие компоненты окружающей среды или вообще никак не влияют на изучаемые организмы, или же влияние их настолько слабое, что им можно пренебречь. Так, например, для большинства наземных растений, видимо, не имеет особого значения наличие на небосводе луны. Даже в полнолуния света ее недостаточно, чтобы за счет его шел хоть-либо заметный фотосинтез, и поэтому луна или лунный свет могут не рассматриваться как часть экологической среды растений.

Кроме того, существуют такие компоненты окружающей среды, которые, будучи необходимы организмам, имеются всегда в достаточном количестве и поэтому не ограничивают распространения организмов и роста их численности и биомассы. Примером такого компонента на суше может быть кислород, абсолютно необходимый для дыхания всем аэробам, но имеющийся в воздушной среде в достаточном количестве, чтобы не быть объектом конкуренции и не лимитировать развитие каких-либо организмов. Заметим, что в водной среде дефицит кислорода встречается довольно часто, причем разные организмы сильно различаются по своей способности переносить пониженные концентрации кислорода. Одни виды, прежде всего те, что живут в хорошо аэрируемых условиях ручьев (форель, некоторые ручейники), не выносят даже незначительного понижения концентрации кислорода; другие, как, например, зарывающиеся в придонный ил личинки некусающихся комаров *Chaoborus*, способны долгое время находиться в среде, почти лишенной кислорода.

Компонентов среды, которые оказывали бы значимое воздействие на выживаемость и размножение организмов и которые поэтому могли бы быть отнесены к факторам, ограничивающим распространение и рост численности популяций, как правило, сравнительно немного. Но именно благодаря тому, что их немного и среди них можно выделить более и менее существенные, у исследователей появляется реальная возможность понять механизмы, определяющие пространственное распределение организмов и их динамику во времени.

Некоторые факторы действуют на организмы непосредственно, другие опосредованно, а иногда один и тот же фактор одновременно выступает в качестве прямого и косвенного. Так, например, температура на всех пойкилотермных животных оказывает прямое воздействие, так как от нее зависит интенсивность обмена, скорость роста и развития особей. Более быстрое развитие приводит к более раннему наступлению половозрелости, а чем раньше организмы приступают к размножению, тем выше скорость их популяционного роста. Дождливая погода, наступившая в период выкармливания насекомоядными птицами птенцов, оказывает на их популяцию главным образом косвенное воздействие, влияя на количество насекомых и их доступность для птиц: в дождь многие насекомые прячутся, а птицы не могут из-за этого обеспечить птенцов достаточным количеством пищи. На хищных насекомых температура нередко оказывает одновременно прямое и косвенное воздействие, поскольку определяет интенсивность их обмена и вместе с тем влияет на обилие и активность их жертв.

Обычно специалист, знающий особенности жизни каких-то организмов, представляет себе круг тех факторов, с которыми ему придется столкнуться при анализе их популяционной динамики и распределения. Но решить заранее, какие факторы будут важными, а какие нет, нелегко. Выше мы уже упоминали о том, что лунный свет вряд ли может считаться важным экологическим фактором для наземных растений. Значение лунного света для обитающих в пресных водах растений и животных также считалось ничтожным. Но в 1982 г. польский гидробиолог М. Гливич (Gliwicz, 1986), работая на крупном водохранилище в нижнем течении р. Замбези в тропической Африке, обнаружил удивительную связь динамики численности массовых видов планктонных ракообразных (*Bosmina longirostris*, *Diaphanosoma excisum*, *Eudiaptomus* sp. и др.) с фазами луны. Численность этих ракообразных в течение года обследования демонстрировала правильные колебания, причем максимумы приходились всегда на даты полнолуний или (у некоторых видов) отмечались за несколько дней до полнолуния (рис. 1). Причина этой, казалось бы загадочной, зависимости — колебания интенсивности выедания ракообразных рыбами — небольшими (до 8 см длиной) пресноводными сардинами — лимнотриссами (*Limnothrissa miodon*). Как и большинство рыб, питающихся зоопланктоном, лимнотрисса ловит свою добычу, полагаясь на зрение, и поэтому питание ее не может про-

исходить в полной темноте. Планктонные ракообразные в данном водохранилище, как и во многих других водоемах, совершают вертикальные миграции, поднимаясь в темное время суток к поверхности — в слои, богатые пищей, и оставаясь в течение дня на большой глубине, где из-за слабой освещенности у них значительно меньше риск стать жертвой рыб.

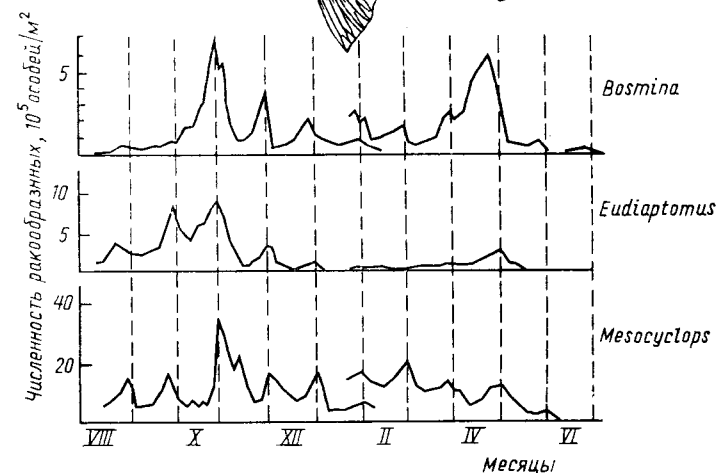
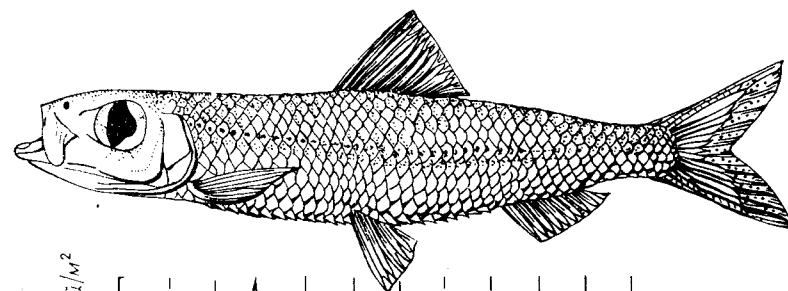


Рис. 1. Сопряженные с лунным циклом колебания численности трех видов планктонных ракообразных (*Bosmina longirostris*, *Eudiaptomus* sp. и *Mesocyclops leuckarti*) в водохранилище Кагора-Басса (на р. Замбези). Основная причина этих колебаний — периодические изменения интенсивности выедания зоопланктона рыбой *Limnothrissa miodon* (показана на рисунке). Пунктирными вертикальными линиями отмечены даты полнолуний. Разрыв в кривой хода численности объясняется тем, что с августа по февраль наблюдения велись на одной станции, а с января по июль — на другой, более глубоководной (по Gliwicz, 1986)

Рыбы также совершают вертикальные миграции — скопления их следуют за зоной максимальной плотности зоопланктона (это хорошо видно по данным эхолотного обследования), но в безлунные ночи скопления рыб рассредоточиваются, и питание их не наблюдается. По мере же усиления лунного освещения плотные скопления рыб начинают сохраняться на ночь, причем держатся

они в поверхностных слоях, где очень активно поедают сконцентрировавшийся здесь зоопланктон. Сильный пресс рыб в даты близкие к полнолуниям, приводит к снижению численности планктонных ракообразных, но по мере того как ночи становятся более темными, он ослабевает — численность популяций ракообразных на некоторое время стабилизируется, а затем снова начинает расти. Приведенный пример — лишнее свидетельство тому, что заранее трудно бывает судить о том, какие факторы существенны, а какие нет для определения распространения и динамики организмов.

Исследователь обычно начинает с рассмотрения тех факторов, которые сам может легко распознать и оценить количественно (классический пример такого фактора — температура). Но при этом он не должен забывать, что с «точки зрения» изучаемых животных или растений наиболее существенными могут оказаться другие факторы. Кроме того, сама способность животных различать отдельные факторы и специфически реагировать на них может сильно отличаться от таковой исследователя. Научиться оценивать среду с «точки зрения» изучаемых организмов — одна из важнейших задач, с которой приходится сталкиваться практически всем экологам.

Групповые характеристики популяции и индивидуальность ее членов

Исследователю, имеющему дело с отдельными организмами, не всегда просто переключиться на изучение популяций, поскольку он легко впадает при этом в одну из двух крайностей. Согласно первой из них популяция — это в высшей степени целостное образование, реагирующее на любое изменение окружающей среды так, как реагировал бы отдельный организм. Обычно при этом подразумевается, что «стратегическая задача» каждой популяции — поддерживать по возможности стабильное существование, занимая определенную территорию и сохраняя определенную численность. Согласно второй крайней точки зрения популяция как целое вообще не представляет никакой реальности, т. е. является воображаемым идеальным объектом, а так называемое «поведение популяций» (целесообразное реагирование на изменения среды) есть не что иное, как просто удобный для исследователей способ описания результатов суммарной активности многих отдельных особей.

Отмахнувшись от разрешения противоречий между этими воззрениями, сказав, что истина где-то посередине, было бы слишком просто. На самом деле в пользу и той и другой точек зрения можно привести серьезные доводы, подкрепив их соответствующими логическими рассуждениями. По-видимому, отчасти существование разных взглядов на природу популяции объясняется наличием разных типов исследовательского мышления, в силу

тех или иных причин тяготеющего или к органицизму (т. е. методологии, подчеркивающей целостность изучаемых объектов и их сходство с организмом), или к редукционизму (т. е. методологии, подчеркивающей сводимость поведения сложного объекта к поведению его отдельных взаимодействующих элементов). Другая возможная причина существования разных взглядов на популяцию — это разнообразие самих популяций, среди которых есть довольно целостные, высокоинтегрированные, с развитым механизмом саморегулирования, а есть не отличающиеся особой целостностью, со слабым взаимодействием особей и неразвитым механизмом саморегулирования.

Важнейшие особенности популяции следуют из самой природы этого объекта, отражаемой в любом из многих существующих его определений, каждое из которых начинается со слов: «популяция — это совокупность особей...». Соответственно и любые характеристики популяции должны описывать ее прежде всего как некоторую совокупность в чем-то сходных объектов. С количественным описанием разного рода совокупностей имеет дело математическая статистика, разработавшая для этих целей специальный аппарат. Простейшие статистические показатели, характеризующие совокупность по какому-либо одному количественно оцениваемому признаку, это — среднее значение и дисперсия. Например, отловив из популяции рыжих полевок большую группу особей и взвесив каждую пойманную особь, нетрудно рассчитать среднюю массу одной особи. Однако среднее значение ничего не говорит о разбросе данных: при одном и том же среднем в одной популяции особи могут быть очень сходными по массе, а в другой — сильно различающимися. Для того чтобы количественно оценить разброс данных, и используется величина дисперсии (среднего квадрата отклонения каждого измеренного значения от среднего значения). Высокие значения дисперсии соответствуют большой гетерогенности исследуемой совокупности по данному признаку, а низкие — малой.

Некоторые характеристики популяции немислимы на уровне особей. Так, каждая особь один раз рождается, живет и умирает. Популяцию же мы можем охарактеризовать определенной рождаемостью, т. е. числом особей, родившихся за определенный интервал времени, и смертностью, т. е. числом особей, погибших за определенный интервал.

Переход от уровня отдельных особей к тому, который теперь мы называем популяционным, сыграл чрезвычайно важную роль в истории не только экологии, но и всей биологии. Переход этот совершил Ч. Дарвин, разрабатывая свою теорию происхождения видов. В биологии додарвиновского периода господствовало так называемое «типологическое мышление». Суть этого, восходящего еще к работам Платона, мышления в том, что важнейшей характеристикой любого объекта является его обобщенный идеальный образ («эйдос»). Такой характерный образ, или «тип», можно выделить, например, для любой конкретной систематической

группы организмов, будь то какой-либо вид, род или класс. Даже перелеты совершали их предки, или, иными словами, мигра- дарвиновские концепции эволюции рассматривали превращение поведения этих птиц есть результат заложенной в них одних организмов в другие прежде всего как изменение характера генетической программы; 3) организм соловья (так же как ор- терного «типа». Различия же между особями одного вида, конечизм любого другого перелетного вида птиц) реагирует на со- но, отмечались натуралистами, но рассматривались как некиращение светлого времени суток (так называемого фотопери- «шум», мешающий выделению чистых «типов». Заслуга Дарвина) рядом физиологических изменений, конечный итог которых — в том, что он не только не игнорировал этот «шум», а придавал значение предмиграционному беспокойству (и готовность к ему чрезвычайно важное значение, поставив его во главу угла начала перелета); 4) отлет соловьев в данной конкретной мест- своей теории. Именно разнообразие особей, существующее в кажости в данный конкретный год началось в такую-то дату потому, дой реальной популяции, давало возможность одним особям выто резкое похолодание, наблюдавшееся накануне, стимулировало жить и оставить потомство в условиях обострившейся конкуренции. Все вышеприведенные объяснения не противоречат друг дру- пуляционный уровень (или популяционное мышление) в дарву, поскольку касаются разных аспектов изучаемого явления. Ус- новской концепции происхождения видов не приписывает популяционно первое объяснение можно назвать экологическим, второе — лядии какой-то особой целостности, высокой интегрированности генетическим, третье — физиолого-генетическим, а четвертое — и каких-либо других черт организма. Свойства, проявляющиеся физиолого-экологическим (различие между двумя последними в на уровне популяции, возникают из свойств особей, из того, что первое из них касается общего физиологического состоя- ния организма в данный период, а второе — тонкой зависимости этого состояния от внешнего воздействия). Первые два объясне- ния апеллируют к его отдаленным причинам, а последние два — к непосредственным, хотя, строго говоря, разделение это услов- но. Так, очевидно, что отсутствие корма зимой не может служить стимулом для начала перелета осенью, но, видимо, когда-то осо- би, не совершавшие миграций, имели гораздо меньшие шансы выжить и оставить потомство в сравнении с особями мигрирую- щими. Воздействие экологических факторов закрепились в гено- типе, экологические причины стали генетическими, а реализация наследственной программы все равно сохранила зависимость от экологических факторов, в первую очередь от меняющихся ре- гулярно (фотопериод), но в некоторой степени и стохастически (температура).

Объяснительное начало экологии

Для современных экологических работ, выполняемых в рам- ках популяционного подхода, характерно стремление не только описать то или иное явление, но и дать ему определенное объяс- нение. Обычно объяснение это бывает редуccionистским, т. е. причины поведения сложной экологической системы ищутся в эле- ментарных объектах. Сложные процессы исследователь стремится разложить при этом на более простые. Так, при изучении ме- ханизмов динамики численности популяций в качестве основной характеристики используется не столько скорость изменения чис- ленности, сколько ее составляющие — рождаемость и смертность. Анализируя же динамику рождаемости, исследователь иногда непосредственно связывает изменения этой величины с факторами среды, например обеспеченностью пищей, а иногда идет по ре- дукционистскому пути дальше, обращаясь к изучению факторов определяющих отдельные компоненты рождаемости, как-то: чис- ло детенышей в помете (яиц в кладке, семян на одно растении и т. д.), частота отрождения детенышей (откладки яиц, плодоно- шения и т. д.), возраст достижения половозрелости и др. Поиск причин любого явления в экологии может вестись на разных уровнях. Разным уровням объяснения будут соответство- вать разные причины. Например, на вопрос, почему соловьи (*Luscinia luscinia*), как и большинство других насекомоядных птиц, гнездящихся в умеренной зоне, осенью улетают на юг, мож- но дать по крайней мере четыре разных, но не исключающих дру- друга ответа: 1) соловьи улетают на юг потому, что не способны найти зимой достаточно для своего пропитания количества насе- комых; 2) соловьи совершают перелет на юг потому, что таки-

Предлагая то или иное объяснение наблюдаемому явлению, эколог всегда должен представлять себе, к какому уровню это объяснение относится, не подменять один уровень объяснения другим и соблюдать осторожность при объяснении одной эколо- гической ситуации по аналогии с другой. Так, например, если мы будем в контролируемых лаборатор- ных условиях наблюдать за ростом популяции дрожжей (*Saccharo- myces* sp.) в пробирке с питательной средой, мучных жуков (*Tri- bolium confusum*) в большой банке с мукой и домовых мышей (*Mus musculus*) в большом загоне, где имеется в достаточном количестве пища, вода и укрытия для гнезд, то увидим, что во- всех этих случаях рост популяций описывается S-образной кри- вой, т. е. численность увеличивается сначала медленно, затем очень быстро, но постепенно рост замедляется и прекращается по- совсем — «популяция выходит на плато». Количественно такой рост может быть аппроксимирован даже одним уравнением, и у исследователей невольно возникает соблазн объяснить наблюдае- мое явление действием одних и тех же механизмов. Однако более

тщательное изучение каждого случая с повышенным вниманием к физиологическим и поведенческим особенностям организмов выявило между ними существенные различия. Так, численность дрожжевых клеток перестала расти потому, что в питательной среде накопилось слишком много этилового спирта (являющегося продуктом их обмена), а это оказывало тормозящее действие на деление клеток. Рост популяции мучного жука прекратился потому, что при высокой плотности популяции резко возросла интенсивность каннибализма: личинки и взрослые, т. е. подвижные

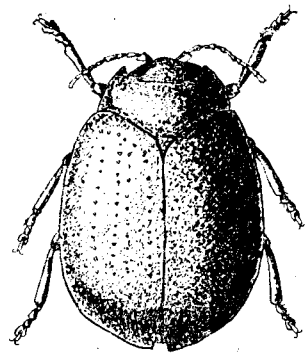


Рис. 2. Зверобой *Hypericum perforatum* и жук листогрыз *Chrysolina quadrigemina*, интродукция которого в США позволила эффективно контролировать численность этого сорняка, распространившегося ранее в западных штатах и вызвавшего значительное ухудшение качества тамошних пастбищ

стадии, поедающие все, что находится на их пути, выедали и подвижные стадии — яйца и куколки. Что же касается популяции (или, точнее сказать, колонии) мышей, то ее рост прекратился потому, что вследствие частых контактов между особями и соответствующих поведенческих реакций у них произошли определенные физиологические изменения, конечным итогом которых явились резкое снижение рождаемости (из-за неготовности самок

париванию), замедление эмбрионального и постэмбрионального развития, а также непосредственное увеличение смертности.

Приведенный пример показывает, что за внешне однотипным экологическим явлением — снижением скорости роста популяции по мере роста ее численности — могут стоять совершенно разные механизмы, выявление которых требует в каждом случае специального исследования.

В поисках различных закономерностей экологии очень часто пытаются установить корреляционные связи между теми или иными факторами среды и определенными показателями состояния популяции. При этом, однако, всегда следует соблюдать осторожность, помня о том, что сам по себе статистически достоверный коэффициент корреляции не доказывает причинной (или функциональной) связи между сопоставляемыми переменными. Функциональной связи может и не быть, или она может сложным образом опосредоваться через другие факторы. Так, например, обычное в Евразии травянистое растение — зверобой продырявленный *Hypericum perforatum* (рис. 2) — в начале века был случайно завезен в Северную Америку, где стал злостным сорняком, ухудшающим качество пастбищ в ряде западных штатов США. Вредное воздействие зверобоя проявляется в том, что при интенсивном выпасе он начинает вытеснять ценные виды кормовых растений, а сам, будучи потреблен в большом количестве, оказывает токсическое воздействие на животных. Поскольку овцеводство несло из-за распространения зверобоя большие потери, были предприняты энергичные усилия по поиску эффективных и недорогих методов борьбы с этим нежелательным для пастбищ растением. Эти усилия увенчались успехом, и в 40-х гг. в Калифорнию из Европы был завезен жук-листогрыз *Chrysolina quadrigemina* (см. рис. 2), который, размножившись, сократил плотность зверобоя до уровня очень низкого, не представляющего какой-либо опасности для овцеводства.

Как утверждают специалисты, изучающие современную ситуацию с *H. perforatum*, характер его пространственного распределения и динамики на пастбищах США свидетельствует скорее о зависимости от уровня влажности и затененности (*H. perforatum* больше распространен во влажных и слегка затененных местобитаниях), но не от пресса листогрызов. Связь с влажностью и затененностью оказывается опосредованной. В отсутствие листогрыза *H. perforatum* растет значительно лучше как раз на сухих, хорошо инсолируемых склонах, но в таких местах гораздо лучше чувствуют себя и листогрызы, которые зимой объедают нижние листья *H. perforatum*, а через три года подобная дефолиация приводит к гибели растений от засухи. Таким образом, реальное микрораспределение *H. perforatum* в природе оказалось как бы противоположным тому, которого следовало бы ожидать, исходя из чисто физиологических (или, как говорят иногда, аутоэкологических) особенностей этого вида. Если бы мы не знали заранее, что плотность популяции *H. perforatum* контролируется

листогрызами, то скорее всего, наблюдая за распространением динамикой этого растения, пришли бы к выводу о том, что основной определяющий их экологический фактор — это уровень влажности. Приведенный пример заставляет нас вспомнить о том, что в подавляющем большинстве случаев мы не знаем, как факторы действительно ограничивают распределение и динамику тех или иных организмов, а также предостеречь от попытки спешного решения этих проблем путем поиска простых корреляций с некоторыми легко оцениваемыми факторами.

Объяснения в экологии, конечно, не сводятся только к установлению причинно-следственных связей (механизмов), лежащих в основе любого экологического явления. Не меньший интерес представляет и происхождение этих механизмов. Изучая отдельные популяции разных видов или сообщество как систему взаимодействующих популяций разных видов, эколог не может не сравнивать между собой те морфологические, физиологические и поведенческие особенности каждого вида, которые и определяют в конечном счете его экологический облик. При этом выясняется, например, что одни виды характеризуются большой плодовитостью, другие — малой, у одних выживаемость ранних стадий развития очень низкая, у других — довольно высокая, одни способны быстро расселяться и успешно развиваться в сообществах незрелых или испытывающих сильные абиотические воздействия (например, на вырубках или на скалах в зоне прибоя), а другие могут существовать только в зрелых, устойчивых сообществах, где наиболее важными оказываются биотические факторы (преследование хищниками, нехватка пищи и т. д.).

Изучая приспособленность организмов к среде своего обитания и пытаясь объяснить экологический аспект этой приспособленности, исследователи обычно исходят из двух постулатов. Суть первого постулата, более очевидного и поэтому, видимо, не часто формулируемого, в том, что каждый вид существующих на Земле живых организмов (даже очень малочисленный) экологически (а также морфологически, физиологически, биохимически, генетически и т. д.) достаточно совершенен, чтобы противостоять множеству неблагоприятных абиотических и биотических воздействий, с которыми он сталкивается в местах своего обитания⁶. Конечно, существование это может достигаться разными способами. Например, какой-то конкретный вид организмов может образовывать большое число мелких потомков, испытывающих на ранних стадиях развития колоссальную гибель, но в силу многочислен-

⁶ Заметим, что выражения «достаточно совершенен» или «достаточно приспособлен» вовсе не означает того, что вид этот приспособлен наилучшим образом и дальше совершенствоваться ему некуда. Из сказанного не следует также, что каждый вид живет в природе в наиболее оптимальных условиях. Не редко случается, что из наиболее оптимальных (по абиотическим условиям) участков своего потенциального ареала вид вытесняется конкурентами или хищниками. Достаточно сослаться хотя бы на приведенный выше пример со зверьком, находящимся под сильным прессом листогрыза *Chrysolina*.

⁷ В англоязычной литературе, посвященной эволюционным аспектам экологии, очень часто цитируется английская поговорка «Jack of all trades is a master of none», которую на русский можно примерно перевести так: «Тот, кто берется делать любую работу, не делает хорошо ни одну из них».

Заключение

В современной экологии можно выделить два основных подхода: экосистемный и популяционный. В первом случае основной упор делается на изучение естественных совокупностей организмов (как правило, относящихся к разным трофическим уровням) и неживых компонентов среды, находящихся в тесной взаимосвязи. Эти совокупности (экосистемы) имеют довольно условные границы, определяемые прежде всего круговоротом основных биогенных элементов, рассматриваемым в определенном пространственно-временном масштабе. В пределах экосистемного подхода можно различать структурное направление, уделяющее основное внимание изучению строения экосистем, и функциональное, де-

лающее упор на изучении происходящих в экосистемах процессов. Функциональное направление в изучении экосистем достигло особенно больших успехов, видимо, потому, что опиралось на более универсальные показатели, к тому же интегрирующие результаты жизнедеятельности многих, нередко относящихся к разным видам организмов.

Популяционный подход концентрирует основное внимание на изучении популяций — совокупностей особей одного вида, обитающих на определенной территории. Наиболее часто возникающие в рамках популяционного подхода вопросы связаны с выявлением факторов, ограничивающих распространение тех или иных популяций и рост их численности. Процессы, происходящие в популяциях разных видов организмов, могут существенно различаться по своему пространственно-временному масштабу и соответственно требуют разного масштаба при их изучении. На породе популяции существуют разные взгляды: некоторые исследователи трактуют популяцию как объект, в высшей степени целостный, напоминающий организм; другие считают, что целостность популяции — это следствие нашего способа описания ее. Переход от уровня рассмотрения отдельных особей к уровню популяции был совершен Дарвином в его теории происхождения видов. Современная экология, как правило, стремится не только описать, но и объяснить изучаемое явление, причем объяснения эти могут быть разными, но не обязательно исключаящими друг друга: например, объяснение как поиск сиюминутного механизма (выяснение причинно-следственных связей, лежащих в основе того или иного явления) и объяснение как выяснение эволюционного происхождения этого явления.

Глава 2 ПОПУЛЯЦИЯ В ПРОСТРАНСТВЕ

Определение популяции

Почему существуют разные взгляды на популяцию?

Споры о точном определении понятия «популяция», о том, какие совокупности особей могут, а какие не могут считаться популяциями, ведутся в биологии постоянно. Причины этих споров связаны с несколькими обстоятельствами. Во-первых, популяция как объект исследования интересует не только экологов, но также генетиков и специалистов по микроэволюции. Различия в определениях популяции могут быть следствием разных подходов к одному и тому же объекту. Во-вторых, в подавляющем большинстве популяции имеют сложную иерархическую структуру, естественным образом подразделяясь на более мелкие единицы (микрораспуляции, «парцеллы», демы, семьи и т. д.) и в то же время входя в более крупные популяционные системы. Разногласия по поводу определения популяции могут возникать из-за того, что разные исследователи придают разную значимость тому или иному уровню этой иерархии. В-третьих, популяции организмов, относящихся к различным таксономическим группам, могут представлять собой очень разные объекты, только условно обозначаемые одним словом⁸; так, микробиолог, используя термин «популяция» по отношению к какой-либо бактерии, может подразумевать под ним не то, что подразумевает ботаник, изучающий луговую растительность, или зоолог, изучающий естественные группировки львов.

Нередко экологи вообще не задумываются над определением популяции, а пользуются этим термином для обозначения любой совокупности особей одного вида, населяющих какую-то более или менее однородную территорию (или акваторию) или содержащихся в лабораторных условиях. Фактически такая точка зрения отражена в определении, данном Р. Перлем (Pearl, 1937) еще в 30-х гг.: «Популяция — группа живых особей, выделяемая в некоторых рамках пространства и времени». С этой точки зрения популяцией можно назвать всех яблочков, населяющих неко-

⁸ Специалисты-систематики замечают (Скворцов, 1988), что определенные названия таксономических категорий — это скорее имена собственные, а не нарицательные. Например, сказав «класс однодольных» или «класс пресмыкающихся», мы прежде всего представляем себе однодольные и пресмыкающихся, а не некий «класс вообще» — условную единицу систематиков, договорившихся, что классы делятся на отряды, а объединяются в типы.

торый лесной массив, всех дафний, живущих в одном пруду, и всех мучных жуков, живущих в одной банке.

Подобный взгляд на популяцию особенно распространен среди исследователей, имеющих дело с экосистемами. Под популяцией эти исследователи подразумевают обычно совокупность особей одного вида, входящих в экосистему, или, точнее, в ту часть экосистемы, которая непосредственно изучается. Внутренняя структура популяции, ее гетерогенность, неодинаковость особей по продолжительности их существования, как правило, не рассматриваются. Однако экологи, изучающие популяции отдельных видов, уже не могут не учитывать различие определенной внутренней структуры популяции, ее гетерогенности, непохожести одних особей на другие. Представление о генетическом составе популяции оказывается, например, очень важным при оценке колебаний численности, так как у некоторых видов при максимумах численности в популяции могут доминировать особи одного генотипа, а при минимумах — другого.

Несколько упрощая реальную ситуацию, можно сказать, что в ряду «эколог, изучающий экосистему» — «эколог, изучающий популяцию» — «генетик-эволюционист» постепенно возрастает интерес к внутренней структуре популяции и к взаимосвязям разных популяций одного вида, но вместе с тем ослабевает интерес к изучению межвидовых связей популяции, к оценке ее «места или «роли» в экосистеме.

Традиционный взгляд генетиков на популяцию.

Генетическая структура популяции

Генетики обычно называют популяцией более или менее изолированную, устойчиво самовоспроизводящуюся группу особей, связанных между собой генетически. Под генетической связью может подразумеваться обмен генами между особями (скрещивание) или же общность некоторых генетически определяемых черт, унаследованных от общего предка. В прошлом генетики нередко определяли популяцию как совокупность особей, в пределах которой осуществляется свободное скрещивание особей (такая популяция называется панмиксия). Позднее выяснилось, что такие совокупности (называемые также «менделевскими популяциями») встречаются в природе довольно редко. Кроме того, условие «свободного скрещивания» неприменимо в отношении агамных форм (среди них есть очень распространенные виды, например обыкновенный одуванчик *Taraxacum officinale*, размножающийся без перекрестного опыления, или же водное растение *Elodea canadensis*, представленное в Евразии только вегетативно размножающимися женскими растениями). Именно для того, чтобы понятие «популяция» можно было распространить и на эти формы, в генетическом определении популяции не подчеркивается обязательность панмиксии.

Некоторые авторы считают, что термин «популяция» прилагается только к таким группировкам, которые очень длительно (в принципе неограниченно) могут существовать без каких-либо контактов с другими аналогичными группировками⁹. Однако это положение практически не проверяемо, поскольку ни одно наблюдение и ни один эксперимент не могут длиться неограниченно долго. Кроме того, очевидно, что, сопоставляя популяции разных видов по продолжительности их существования, мы должны опираться не на астрономическое время, а на биологическое, в противном варианте оцениваемое числом поколений. Различия во временной шкале разных видов могут быть громадными. Так, за время жизни одного слона может пройти 10⁵ поколений инфузорий. Заметим, что за все время существования человека как биологического вида *Homo sapiens* такого количества поколений еще не прошло.

Однако и переход на биологическое время сам по себе еще не решает вопроса, какой отрезок времени следует считать достаточным, чтобы с полной уверенностью сказать следующее: данная группа особей и дальше сможет существовать самостоятельно, а следовательно, ее можно назвать популяцией. История знает немало примеров исчезновения некогда процветавших популяций, и хотя большинство документированных случаев касается популяций, прекративших свое существование в результате деятельности человека, порой это происходит и с популяциями, не затронутыми непосредственно антропогенными воздействиями.

Генетики и специалисты по микроэволюции обычно боятся называть популяцией какую-либо небольшую группу особей из-за того, что не уверены в ее генетической полноценности, в ее способности противостоять вредным последствиям близкородственного скрещивания (инбридинга). Наблюдения за островными популяциями наземных животных показывают (Яблоков, 1987), что чем меньше остров, тем меньше в популяции уровень гетерозиготности (т. е. процент гетерозиготных локусов). Высокая вероятность выщепления гомозигот, а следовательно, и появления особей с пониженной жизнеспособностью накладывает серьезные ограничения на саму возможность поддержать исчезающие редкие виды животных и растений путем разведения их в зоопарках, ботанических садах или на сравнительно небольших охраняемых природных территориях.

⁹ Среди отечественных ученых такую точку зрения отстаивал С. С. Шварц (1969). Ближкого мнения придерживается в настоящее время А. В. Яблоков (1987), который в своей книге «Популяционная биология» определяет популяцию как «...минимальную самовоспроизводящуюся группу особей одного вида, на протяжении эволюционно длительного времени населяющую определенное пространство, образующую самостоятельную генетическую систему и формирующую собственное экологическое пространство» (с. 150). Поясняя свое определение, А. В. Яблоков подчеркивает, что «...популяция — это всегда достаточно многочисленная группа особей, на протяжении большого числа поколений в высокой степени изолированная от других аналогичных групп особей» (с. 151).

Известны, однако, примеры, когда небольшие группы особей, будучи завезенными на другой континент или какой-либо остров, давали начало большим и длительно существующим популяциям. Так, в 1891 г. в центральном парке Нью-Йорка были завезены несколько пар (из завезенных 80 особей) обыкновенного скворца (*Sturnus vulgaris*) — вида, ранее на американской материке не встречающегося. В последующие годы численность скворца неуклонно росла, а область его распространения, центрически расширяясь, к 1926 г. дошла уже до Великих озер, а к 1954 г. процесс расселения скворца по североамериканской территории существовать и виды, характеризующиеся чрезвычайно низкой генетической изменчивостью. Не исключено, что в эволюционной истории их был период очень низкой численности. Один из наиболее изученных примеров такого рода — гепард (*Acinonyx jubatus*). Обследование методом электрофореза крови большей группы гепардов показало (О'Брайен и др., 1986), что ни по одному из 52 проанализированных белков не было обнаружено никакой изменчивости, хотя для многих обследованных видов животных, в том числе и представителей кошачьих, процент полиморфных генов составляет несколько вариантов одного белка) генов составляет 10—60.

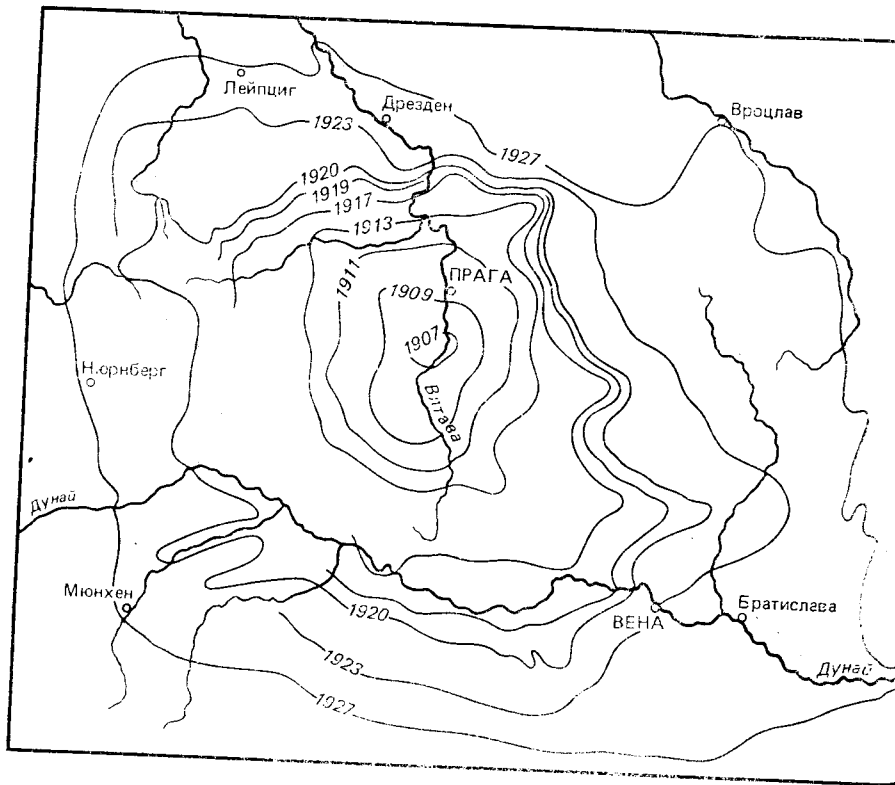


Рис. 3. Постепенное расселение ондатры (*Ondatra zibethica*) в Центральной Европе с 1905 по 1927 г. (по Элтон, 1960)

материку, видимо, закончился. Во всяком случае, на пролете он встречался повсюду — от Мексики до Аляски. Другой пример — становление первой европейской популяции ондатры (*Ondatra zibethica*) — типично североамериканского вида — от пяти особей, сбывавших в 1905 г. из загона в Богемии, немного южнее Праги (рис. 3).

Высказывая определенное суждение о возможности или невозможности какой-либо группировки особей существовать неограниченно долго, надо учитывать не только наблюдаемое генетическое разнообразие ее, но и обязательно те экологические условия, в которых эта группировка будет развиваться дальше. Но если генетическое разнообразие мы еще можем как-то оценить, то предсказать будущую экологическую обстановку, как правило, невозможно, за исключением, конечно, некоторых случаев достоверного отрицательного прогноза при планируемом сильном вмешательстве человека (например, вырубке леса под сельскохозяйственные угодья или городскую застройку). При благоприятных условиях (как в вышеприведенных примерах с европейским скворцом в Северной Америке и с ондатрой в Европе) даже небольшая группа особей может дать начало большой и полноценной популяции. Важно только, чтобы группа эта достаточно быстро увеличила свою численность. Если же численность популяции сохраняется на очень низком уровне, то это всегда грозит резким обеднением ее генофонда, а следовательно, и снижением жизнеспособности.

Уверенность в том, что даже небольшие группы особей при благоприятных условиях могут дать начало полноценным популяциям, в последнее время несколько возросла, поскольку стало очевидно, что резерв скрытой генетической изменчивости за счет так называемых нейтральных мутаций у каждого организма гораздо больше, чем это предполагалось ранее. Тщательное изучение любой, казалось бы, однородной группировки особей всегда выявляет наличие в ней определенного генетического разнообразия.

Так, например, анализ популяции ползучего клевера (*Trifolium repens*) на одном из давно существующих пастбищ Англии (Северный Уэльс) показал (Burdon, 1980), что на участке 1 га можно встретить одновременно 50 клонов¹⁰ этого вида, разли-

¹⁰ Клонами обычно называют группы особей, произошедших от одной предковой формы путем вегетативного или партеногенетического размножения и потому являющихся очень близкими родственниками. Экологи очень часто используют в своих опытах клоны водорослей, простейших, колеровок и других организмов.

чающихся характерным белым рисунком на поверхности листьев. На площадке размером 10×10 м может произрастать от 1 до 10 видов травянистых растений. Как видно из рис. 4, *T. repens*, причем, как выяснилось (Cahn, Harper, 1976a, b), численность его может находиться под контролем травоядных животных. Опыты на овцах, в желудки которых были вставлены фистулы (что позволяло быстро и точно выяснить состав заглатываемой пищи), показали, что овцы явно избегали поедать листья с крупными белыми отметинами.

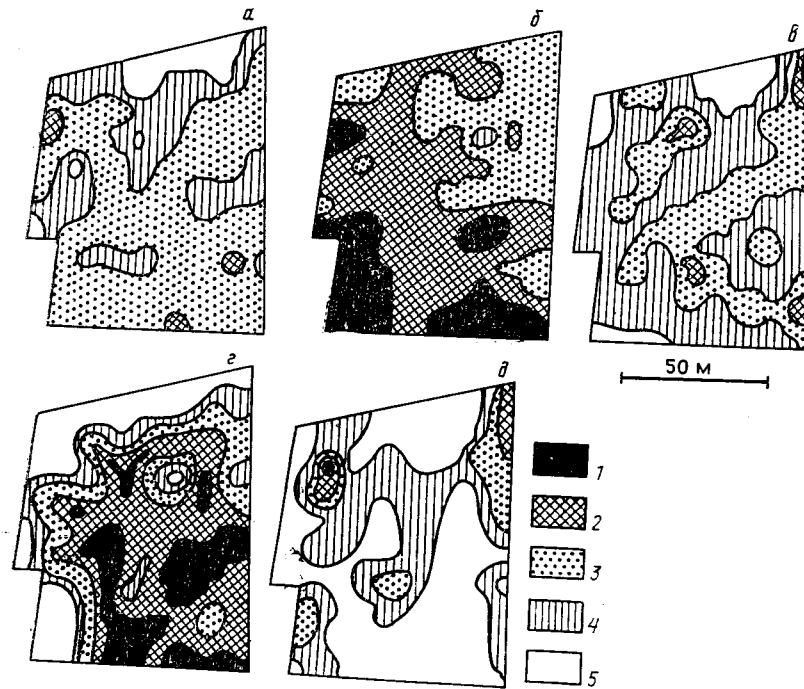


Рис. 4. Распределение ползучего клевера (*Trifolium repens* — а) и четырех видов злаков (*Lolium perenne* — б, *Agrostis tenuis* — в, *Holcus lanatus* — г и *Cynosurus cristatus* — д) на участке старого пастбища (площадь 10 га) в Северном Уэльсе (по Turkington, Harper, 1979a):
1 — процент покрытия ≥ 70 , 2 — 50–69, 3 — 25–49, 4 — 10–24, 5 — < 10

Еще более тонкие различия между отдельными группами особей ползучего клевера были выявлены Р. Туркингтоном и Дж. Харпером (Turkington, Harper, 1979a, b) в серии опытов по оценке взаимодействия этого вида с несколькими видами злаков, произрастающих в тех же самых местах. Исходный материал для этого опыта собран на небольшом (площадью 1 га) участке старого, существующего по крайней мере 60 лет пастбища, где *T. repens* рос вместе со злаками *Agrostis tenuis*, *Cynosurus cristatus*, *Hol-*

cus lanatus, *Lolium perenne*, а также другими менее многочисленными видами травянистых растений. Как видно из рис. 4, *T. repens* встречался практически на всей обследуемой территории, хотя в разных местах достигал неодинаковой плотности и при этом казался в окружении других видов растений, плотность популяций которых на данном участке также сильно варьировалась. В ходе опытов кусочки побегов *T. repens* были взяты из тех мест, где особи этого вида росли среди наиболее густых скоплений одного из четырех соседствующих с ним видов злаков. Затем эти побеги были укоренены, а выросшие из них растения размножены в теплице и использованы для дальнейших опытов.

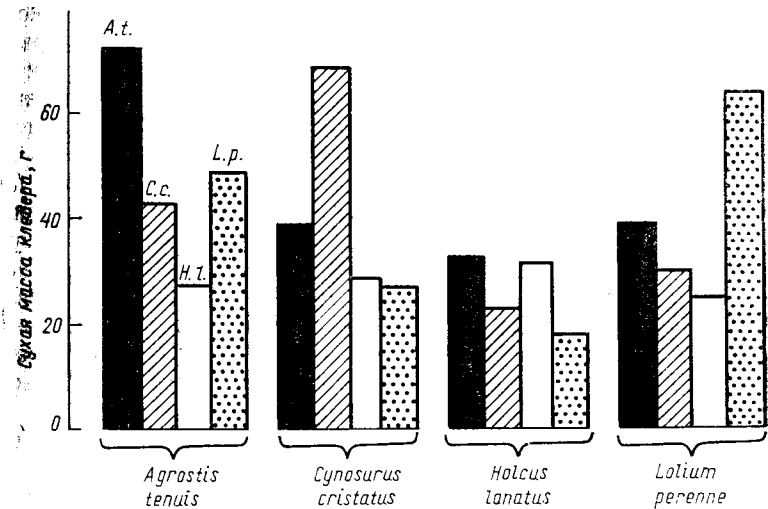


Рис. 5. Урожай (сухая масса растений) клонов клевера *Trifolium repens*, ведущих свое происхождение от растений, произраставших в окружении разных злаков, а затем выращенных в лаборатории в окружении каждого из этих видов злаков. Отдельные столбики соответствуют «типам» клевера разного происхождения. Над столбиками названия злаков, доминировавших в окружении растений клевера, давших начало данным клонам. Группы столбиков соответствуют тем видам злаков, среди которых позднее выращивали эти клоны (по Turkington, Harper, 1979b)

В первой серии опытов растения клевера высаживали снова на тот же участок, притом так, чтобы в местах повышенной плотности каждого из четырех видов злаков оказались растения клевера, взявшие начало от тех, что ранее росли в окружении каждого из этих же видов злаков (места посадки предварительно очищены с помощью гербицида). Проведенные затем в течение года наблюдения за выживаемостью и ростом всех пересаженных растений клевера показали, что в окружении того или иного вида злаков лучше всего себя чувствовали те растения, которые

происходили от особей, ранее произраставших в зонах высокой плотности именно этого вида.

Во второй серии опытов укоренившиеся отростки *T. repens*, полученные от растений, росших ранее в преимущественном окружении одного из четырех указанных выше видов злаков, высаживали в ящики, предварительно посеяв в них те же виды злаков, причем каждое сочетание определенного типа клевера и определенного вида злака осуществлено в трех повторностях. Через 12 мес определяли сухую массу клевера, выросшего в ящике с тем или иным видом злака. Результаты опыта, показанные в рис. 5, свидетельствуют, что степень подавления клевера злаками варьируется в зависимости от происхождения данных конкретных растений клевера. Как правило, наименее подвержен конкурентному воздействию со стороны какого-либо вида злаков «тип» клевера, который берет свое начало от растений, произраставших ранее в наиболее тесном контакте с этим самым видом злака. По степени своей «агрессивности», по силе влияния клевер разные виды злаков между собой довольно сильно различаются: наиболее сильное воздействие оказывает *Holcus lanatus*, наиболее слабое — *Agrostis tenuis*. Результаты описанных опытов Р. Туркингтона и Дж. Харпера свидетельствуют о существовании тонкой, но экологически важной гетерогенности популяции *Trifolium repens*. Хотя точный генетический статус выявленных форм *T. repens* не ясен, предполагается, что формы эти — результат отбора на лучшую выживаемость в условиях окружения тем или другим видом злаков. Авторы цитированной работы зонно замечают, что, видимо, и среди злаков шел отбор на лучшую выживаемость в окружении клевера. Результаты этих опытов, безусловно, должны насторожить тех экологов, которые считают всех особей в популяции более или менее одинаковыми.

Взгляд на популяцию экологов. Определение популяции, принимаемое в настоящей работе.

Экологи, изучающие целые экосистемы, под популяцией понимают обычно совокупность всех особей одного вида, входящих в некоторую конкретную экосистему (или биогеоценоз) и соответственно населяющих занимаемую этой экосистемой территорию или акваторию. Серьезный недостаток такого определения — трудности в установлении границ экосистемы (или биогеоценоза). Как мы уже подчеркивали в гл. 1, само понятие экосистемы и ее пространственно-временная протяженность будут очень разными

¹¹ Подобной точки зрения часто особо строго придерживаются фитоценологи. Вместо термина «популяция» они предпочитают использовать термин «ценопопуляция», подчеркивая тем самым, что это не просто совокупность растений определенного вида, а совокупность, входящая в конкретный ценоз (= сообщество).

«точки зрения» разных организмов. Тем не менее в некоторых случаях подобное определение популяции себя оправдывает. Так, мы довольно уверенно называем популяциями совокупности особей какого-нибудь вида рыб, населяющие разные, не соединяющиеся между собой озера, или совокупности особей какого-нибудь млекопитающего, населяющие разные, достаточно удаленные друг от друга острова. В то же время гораздо труднее выделить отдельные популяции для широко распространенных видов птиц и млекопитающих, таких, как серая ворона или заяц-русак, встречающихся в достаточно разных местообитаниях и способных преодолевать большие расстояния.

Для эколога, изучающего отдельные популяции, уже недостаточно того определения популяции, которое устраивало бы эколога-«экосистемщика». Во-первых, нередки ситуации, когда в течение своей жизни особи какого-либо вида переходят из одной экосистемы в другую. Достаточно вспомнить, например, о стрекозах, личинки которых развиваются в воде. Такие приуроченные к разным местообитаниям совокупности жизненных стадий одного вида В. Н. Беклемишев (1960) предлагал называть «гемипопуляциями». Во-вторых, возможные ситуации, когда на большой территории, занятой одной экосистемой, обитают несколько генетически изолированных популяций, каждая из которых может иметь свои экологические особенности.

Эколог, изучающий популяцию любого вида организмов, должен пристально следить за всеми жизненными стадиями этого вида, независимо от того, в состав каких традиционно выделяемых экосистем они входят. Только в этом случае можно достигнуть понимания основных процессов, происходящих в исследуемой популяции. Поясним это на примере изучения морской звезды тернового венец (*Acanthaster planci*), встречающейся в тропических районах Тихого и Индийского океанов и широко известной своими вспышками численности, от которых сильно страдают коралловые рифы (рис. 6). Питаясь на коралловых рифах, *A. planci*, как и многие другие звезды, выворачивает желудок и начисто выедает мягкие живые ткани кораллов. За медленно перемещающейся по рифу звездой остается чистая белая полоса коралловых скелетов. На очищенной известковой поверхности быстро поселяются водоросли, что в свою очередь сильно препятствует осажению на эти места планул — планктонных личинок кораллов.

Появление массовых скоплений *A. planci* и опустошительные последствия неоднократно наблюдались на разных рифах, и причина этих вспышек численности оставалась невыясненной. Чтобы эту проблему обычно пытались, оставаясь на уровне сообщества коралловых рифов и обращая особое внимание на популяционных хищников *A. planci* и его конкурентов. Эти попытки не увенчались особым успехом. Правдоподобная гипотеза о причинах вспышек численности *A. planci* была высказана лишь после того, как было обращено внимание на личинки этих звезд, ведущих планктонный образ жизни и потому традиционно отно-

симых к другой экосистеме. Суть этой гипотезы в том, что небольшое повышение выживаемости планктонных личинок вследствие улучшившихся трофических условий может привести к метному повышению численности взрослых звезд примерно через три года (именно такова продолжительность развития от личинок до звезды размером 25—30 см). Улучшение же трофических условий связано с массовым развитием фитопланктона, происходящим в свою очередь вследствие усилившегося стока биогенных

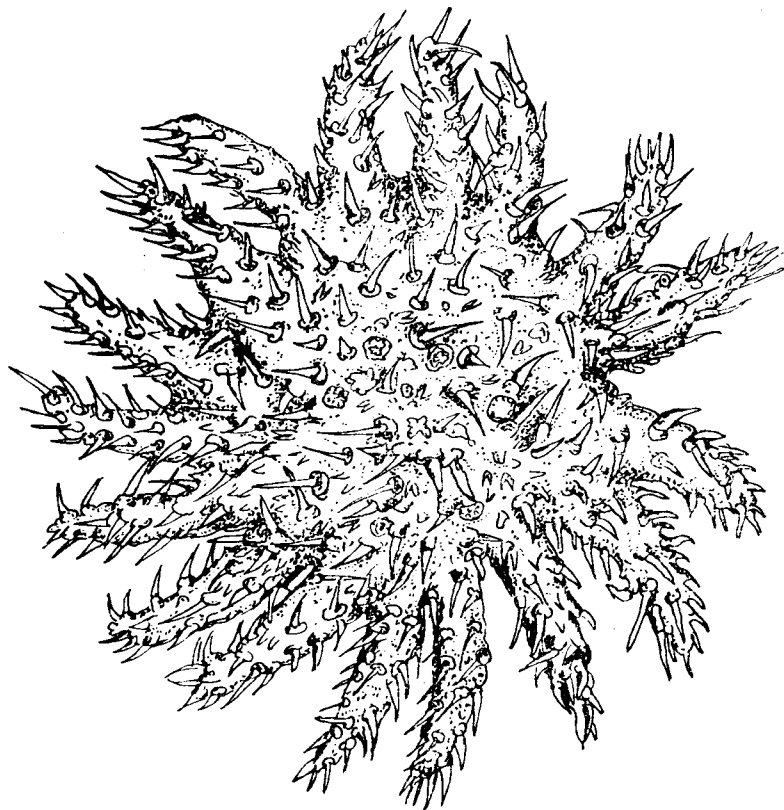


Рис. 6. Морская звезда терновый венец (*Acanthaster planci*), вспышки численности которой наносят серьезный ущерб коралловым рифам

элементов с суши. Основным доводом в пользу данной гипотезы послужила корреляция между массовым появлением *A. planci* на рифах и наблюдавшимися за три года до этого периодами обильных дождей или тайфунами, сопровождавшимися сильными наводнениями (Birckeland, 1982). Особенно четко указанная зависимость проявляется на рифах, окружающих высокие гористые острова, например остров Гуам в восточной части Тихого океана

таким образом, именно обращение ко всем стадиям жизненного цикла *A. planci*, в том числе и традиционно включаемым в другие экосистемы, позволило выдвинуть достаточно правдоподобную гипотезу о причинах вспышек численности этого вида.

В некоторых случаях эколог трактует изучаемую совокупность особей как единую популяцию, тогда как генетический анализ выявляет ее в пределах группы особей, не родственных друг другу и не обменивающихся между собой генами. Так, среди дафний одного вида (*Daphnia pulex*), населяющих небольшой пруд, генетики с помощью электрофореза белков обнаружили семь различных партеногенетически размножающихся клонов (Hebert, Crease, 1980). Этими генетическими различиями эколог, видимо, может пренебречь, если его интересует, например, общая оценка пресса всей популяции на фитопланктон и возникающие при этом конкурентные отношения с другими видами ракообразных. Экологически все особи *D. pulex* в обследуемом пруду скорее всего будут более напоминать друг друга, чем особи других видов.

Степень экологической общности особей в любой изучаемой совокупности отчасти определяется выбранным уровнем детализации. Чем более тонкие механизмы экологического явления рассматриваются, тем большее значение приходится уделять внут-

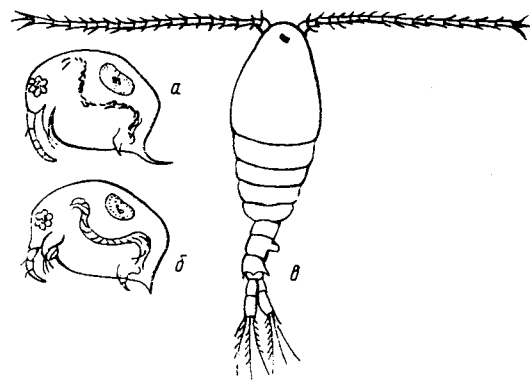


Рис. 7. Две формы ветвистого рачка *Bosmina longirostris* (а и б), распределение которых по водоему зависит от наличия хищника — веслоногого рачка *Epiischura nevadensis* (в). Форма а благодаря более длинным передним антеннам и длинному мурку (хвостовому выросту панциря) лучше защищена от данного хищника, чем форма б (по Kerfoot, 1977)

решней структуре этой совокупности (популяции), в том числе и генетической.

Так, например, тщательное изучение планктонного ветвистого ракообразного — босмины (*Bosmina longirostris*) — в озере Вашингтон показало (Kerfoot, 1975, 1977), что среди особей этого вида (популяции?), населяющих данный водоем, можно выделить две формы, различающиеся длиной первых антенн и шипа на заднем конце панциря (рис. 7). Особи с более длинными шипами и антеннами держатся преимущественно в центральной открытой части водоема, а особи с короткими шипами и антеннами — ближе к прибрежным зарослям. Оказалось, что подобное распределение двух форм босмины объясняется их разной уязви-

мостью для хищника — веслоногого рачка эпишуры (*Epischura nevadensis*), который держится именно в центральной части озера. Нападая на босмину, эпишура хватает ее своими конечностями сзади сверху, а затем стремится перевернуть брюшной (не защищенной панцирем) стороной вверх. Во время этих манипуляций эпишура нередко теряет свою добычу, причем доля потерянных особей значительно выше для формы с длинным шипом и антеннами. Интересно, что выделенные формы *B. longirostris* различаются не только уязвимостью для хищника, но и плодовитостью. У босмин, обладающих более длинным шипом, толще створки панциря и, возможно вследствие этого, меньше размер выводковой камеры и меньше яиц в одной кладке. Таким образом, именно сокращением плодовитости приходится «расплачиваться» босмине на лучшую защищенность от хищника.

Среди множества видов живых организмов есть такие, которые в течение длительного времени держатся на одной территории, сохраняя более или менее постоянную численность. Но есть и такие, для которых свойственны сильные колебания численности, нередко сопровождаемые значительными изменениями площади занимаемой территории. Классическим примером могут служить некоторые саранчовые, образующие мигрирующую «стадную» фазу и дающие настоящие всплески численности. Так, например, у обитающей в Африке красной саранчи (*Nomodactylus septemfasciata*) в период образования «стадной» фазы (подробнее об этом в следующей главе) область распространения увеличивается в тысячи раз по сравнению с той областью, где *N. septemfasciata* живет постоянно. Стаю саранчи, улетающую по ветру на тысячу километров от места своего постоянного обитания, эколог, скорее всего, посчитает популяцией, но генетики эволюционисты призывают обычно не применять термин «популяция» к подобным временным группировкам.

Исследователи, придерживающиеся «мягкого» определения популяции, подчеркивают, что любая популяция естественным образом подразделяется на более мелкие группы, а сама входит в более крупные объединения. Выраженность этой подразделенности может сильно изменяться во времени, часто завися от общей численности популяции.

Хорошей иллюстрацией сказанному может служить структура популяций большой песчанки (*Rhombomys opimus*) — грызуна широко распространенного в среднеазиатской части СССР. Как показали многолетние наблюдения Н. П. Наумова¹² и его сотру-

¹² Н. П. Наумов в 1960-е гг. последовательно отстаивал «мягкое» определение популяции, справедливо подчеркивая, что сами споры о возможности или невозможности считать ту или иную группировку популяцией имеют объективный характер, поскольку отражают естественную иерархическую структуру популяции. На наш взгляд, совершенно справедливо Н. П. Наумов (1965, с. 626) считал, что динамика численности — это «явление, разворачивающееся не только во времени, но и в пространстве».

ломая голову над тем, соответствует ли она данному названию. Такое несколько пренебрежительное отношение к терминологии объясняется тем, что основные задачи, возникающие при экологией, не только не сводятся к определению понятия «популяция», но нередко даже не требуют для своего решения четкого отделения «популяции» от «непопуляции». Если эколог, например, изучая какую-либо популяцию, обнаруживает в ней несколько экологически различающихся клонов, он вовсе не отказывается от дальнейшего изучения данной совокупности из-за того, что она, быть может, не подходит под строгое генетическое определение популяции. Отсюда следует и то рабочее определение популяции, которого мы будем придерживаться: популяция — любая способная к самовоспроизведению совокупность особей одного вида, более или менее изолированная в пространстве и времени от других аналогичных совокупностей того же вида.

Статические показатели популяции

При описании популяции и ее аналитическом изучении используются обычно две группы количественных показателей. Одни — статические — характеризуют состояние популяции в какой-то определенный момент времени t . Другие — динамические — характеризуют процессы, протекающие в популяции за некоторый промежуток времени Δt . К статическим показателям относятся обитывающая численность (или поголовье) и плотность (число особей, приходящееся на единицу пространства) популяции, а также различные характеристики популяционной структуры (возрастной, размерной, половой и др.). Следует подчеркнуть, что сами по себе статические показатели постоянством не отличаются. Во времени они меняются и порой очень значительно, но интенсивность этих изменений оценивается уже другими — динамическими — показателями, о которых речь пойдет в следующей главе.

Общая численность (поголовье) популяции

В ходе некоторых экологических, а особенно эколого-генетических исследований возникает вопрос о том, какова общая численность (или поголовье) особей в популяции. Как правило, на этот вопрос нетрудно ответить, если имеешь дело с лабораторной популяцией (или колонией) достаточно крупных объектов, например мучных жуков, живущих в одной банке. Оценить общую численность природных популяций¹³ гораздо сложнее, но иногда

¹³ Оценка общей численности популяции особенно важна для исчезающих и занесенных в Красную книгу видов животных и растений. Вопрос о том, каким может быть минимальный допустимый размер этих популяций, приобретает уже сугубо практический характер.

это возможно, особенно если идет речь о крупных и хорошо заметных для человека организмах, образующих скопления на ограниченной территории. Так, дикие северные олени Кольского полуострова в конце зимы — начале весны скапливаются на небольших горных возвышенностях (тундрах), где благодаря более тонкому снежному покрову могут докопаться до лишайников, служащих им в это время основным кормом. Зоологи облетают на самолете или вертолете эти возвышенности, фотографируют встречающиеся на них стада, а затем уже по фотографиям подсчитывают всех животных. Когда-то такой способ был использован Б. Гржимеком для оценки численности различных африканских копытных, обитавших в гигантском кратере Нгоронгоро. Аналогично, «по головам», можно сосчитать и колониально гнездящихся птиц — кайр, грачей, белых гусей и т. д.

В некоторых случаях для оценки общей численности популяции подвижных животных удобным оказывается метод мечения. Суть его в том, что животных ловят, метят и выпускают обратно в природу, туда, где они были пойманы, а через некоторое время производят новый облов, и по доли, которую составляют меченые особи от общего числа пойманных, определяют численность популяции. Указанный метод требует выполнения нескольких условий: 1) выловленные и меченые животные должны представлять действительно случайную выборку из популяции, т. е. в ней не должен быть повышен процент особей слабых, больных, а также характеризующихся пониженной (или повышенной) активностью; 2) выпущенные в природу меченые животные должны полностью перемешаться с оставшейся частью популяции; 3) вероятность выживания меченых особей должна быть примерно такой же, как немеченых особей; 4) при вторичном отлове вероятность поимки меченых животных не должна быть больше или меньше, чем немеченых особей; 5) время между двумя отловами должно быть меньше продолжительности жизни одного поколения. Хотя на практике редко осуществляются все пять перечисленных условий, метод мечения в некоторых случаях, например при оценке численности рыб во внутренних водоемах, дает удовлетворительные результаты, а иногда он просто единственно возможный.

Плотность популяции и способы ее выражения

В подавляющем большинстве случаев эколог не в состоянии определить непосредственно общую численность (поголовье) популяции, а вынужден ограничиваться отбором отдельных проб и подсчетом особей в пробах. Величина, которую он при этом определяет, есть, строго говоря, не численность, а плотность — число особей, приходящихся на единицу пространства. В отечественной литературе термин «плотность» не получил, к сожалению, достаточного распространения, и в том же значении очень часто используется термин «численность». Впрочем, из контекста работы

практически всегда ясно, о чем идет речь — об общей (абсолютной) численности или о плотности.

Для каждой группы организмов существуют свои способы оценки и выражения плотности. Так, например, при изучении травянистых растений используют квадратные или круглые рамки, которые кладут на землю, а затем подсчитывают все попавшие внутрь рамки растения. Иногда оценивают не собственно плотность растений, а так называемое покрытие — процент площади, покрытый надземными частями растений какого-либо определенного вида. Гидробиологи, изучающие бентос, употребляют дночерпатель, с помощью которого можно вырезать поверхностный слой грунта определенной площади, а изучающие планктон, облавливают водную толщу планктонной сеткой или пользуются батометром — прибором, приносящим на поверхность определенный объем воды.

Плотность популяций наземных (а также бентосных) растений и животных выражают обычно на единицу площади, а плотность популяций планктонных организмов — на единицу объема водной толщи или же на единицу площади поверхности. В некоторых случаях плотность популяции оценивают как число встреч на определенном маршруте. Таковы, например, весенние учеты птиц по песням самцов, зимние учеты млекопитающих по следам на снегу, или учеты деревьев вдоль трансекты (разреза). Иногда, например при изучении взаимодействий разных организмов, удобно выражать плотность не числом особей на единицу пространства, а средним расстоянием между соседними особями, или как говорят, «расстоянием до ближайшего соседа».

Далеко не всегда исследователям так легко определить число организмов в пробе, как в случае травянистых растений на ограниченной рамкой площадке или планктонных ракообразных попавших в одну планктонную сетку. Порой плотность может быть выражена только косвенно — показателями, которые, как предполагается, коррелируют с искомой действительной плотностью популяции. По сути дела, косвенными оценками плотности являются такие показатели, как число рыб, пойманных в расчете на некоторое «промысловое усилие», число шкурки какого-либо пушного зверя, сданных за год в заготовительную контору, или число полевок, пойманных за определенное число ловушко-суток. Несмотря на очевидную приблизительность подобных способов оценки, они оказываются достаточно информативными для решения многих конкретных задач.

Пространственное распределение особей и популяций

Независимо от того, как оценивается плотность популяции очевидно, что в подавляющем большинстве случаев исследователь проводит выборочные обследования, т. е. определяет плот-

ность на каком-либо ограниченном участке, как правило, составляющем лишь малую долю от всего пространства, занимаемого данной популяцией. Однако в силу самых разных причин распределение особей в пространстве обычно бывает неравномерным. Поэтому перед исследователем, стремящимся получить достаточно надежные оценки плотности, невольно возникают вопросы о том, каким должен быть размер проб, как эти пробы должны располагаться в пространстве, как по полученным выборочным оценкам вывести среднее значение и какова статистическая ошибка этого среднего? Чтобы ответить на эти вопросы, необходимо знать закономерности пространственного распределения особей. Кроме того, эти закономерности представляют и самостоятельный интерес, поскольку нередко позволяют судить о характере взаимодействий между особями.

Основные типы пространственного распределения особей

В самом первом приближении из всего многообразия пространственных распределений, встречающихся в природе, можно выделить три основных: случайное, регулярное и пятнистое. Для того чтобы понять суть различий между этими типами, связанных на самом деле между собой переходами, рассмотрим следующий модельный пример. Представим себе прямоугольную площадку, разделенную координатной сеткой на мелкие квадраты

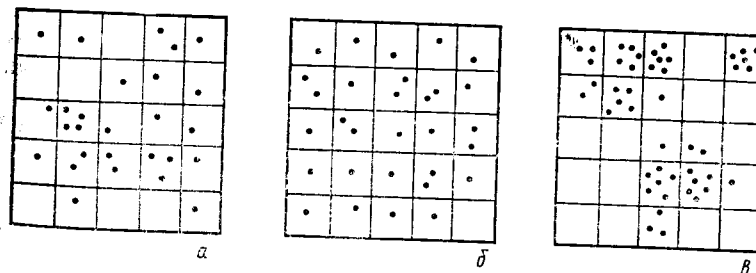


Рис. 8. Основные типы пространственного размещения особей: а — случайное; б — регулярное; в — агрегированное

(рис. 8). На эту площадку будем наносить точки, моделируя то или иное размещение организмов.

Если мы хотим достигнуть случайного распределения точек, то должны помнить, что на местоположение каждой новой точки не должно влиять положение ранее поставленных точек. Иными словами, для каждой новой точки сохраняется равная вероятность попасть в тот же квадрат, где уже была точка, в соседний квадрат или в любой другой. Заметим, что сознательно представить точки истинно случайным образом не всегда просто. Лучше всего для этого пронумеровать все квадраты, а номера тех

квадратов, в которые ставится точка, заимствовать из таблиц случайных чисел или из лотерейного барабана.

Располагая точки регулярным (=равномерным) образом, надо следить за тем, чтобы шанс попадания новых точек в квадраты, где уже есть другие точки, был меньше, чем в пустых. Иначе говоря, при равномерном распределении между точками должен проявляться своего рода антагонизм, взаимное отталкивание, благодаря которому вероятность нахождения квадратов пустых и квадратов с несколькими точками оказывается меньше, чем при случайном распределении.

При пятнистом (иначе — «агрегированном», или «контактном») размещении между точками должно быть взаимное притягивание, а вероятность нахождения квадратов пустых и квадратов с несколькими (а иногда — многими) точками должна быть выше, чем при случайном. Что касается самих пятен, то они могут располагаться случайно, равномерно или же образовывать в свою очередь скопления более высокого порядка.

Распознавание типов пространственного распределения

Чтобы на практике различить описанные выше типы пространственного распределения организмов, используют различные статистические методы. Самый простой из них (хотя и не всегда наилучший) — это оценить дисперсию наблюдаемого распределения плотности и сопоставить ее со средним значением плотности. Поясним суть этой процедуры на примере. Пусть у нас имеется популяция какого-либо вида травянистых растений, занимающая большой луг. Для оценки средней плотности этой популяции характера размещения особей мы помещаем в разные, случайно выбранные места стандартную рамку, ограничивающую определенную площадь (например, 0,5 м²), а затем подсчитываем на площадке все растения интересующего нас вида. Получив данные по большому количеству пробных площадок, мы можем посчитать среднее число особей, приходящееся на одну площадку, — \bar{m} (это и будет оценка средней плотности), а также определить дисперсию — σ^2 , которая высчитывается как средний квадрат отклонения каждого конкретного измерения от значения среднего.

При истинно случайном (т. е. описываемым законом Пуассона) распределении дисперсия равна среднему ($\sigma^2 = \bar{m}$), при регулярном распределении дисперсия меньше среднего ($\sigma^2 < \bar{m}$), при пятнистом — дисперсия больше среднего ($\sigma^2 > \bar{m}$). Это правило легко запомнить, если представить себе сам процесс наклеивания учетной рамки на обследуемый участок. Если каждый раз на площадку, ограниченную рамкой, попадает примерно одно и то же количество особей изучаемого вида, то разброс данных невелик — соответственно мала и дисперсия. Если же распределение пятнистое и на учетную площадку попадает или ср

едного особей, или очень мало, то разброс данных соответственно велик, а дисперсия большая.

Отношение дисперсии к среднему $\frac{\sigma^2}{\bar{m}}$ есть простейший показатель степени пространственной агрегированности. Если он около единицы, то исследуемое распределение случайное, если больше единицы, то агрегированное, а если меньше единицы, то регулярное. К сожалению, использовать этот показатель на практике не всегда просто уже хотя бы потому, что, изменив размер пробной площадки и проведя обследование той же популяции с помощью другой площадки, мы можем прийти к другим выводам. Очевидно, скопления особей будут легко выявляться описанным способом, если размер пробной площадки близок к размеру территории, занимаемой одним скоплением. В других случаях скопления могут и не выявляться, хотя реально они существуют¹⁴.

Механизмы, поддерживающие определенное пространственное распределение организмов

Исследователь, пытающийся установить характер размещения изучаемых организмов и выявить основные определяющие его механизмы, должен всегда четко представлять себе тот масштаб пространства—времени, к которому относятся исходные данные и сделанные на их основе выводы. Если рассматривать пространственное распределение организмов какого-либо вида в масштабах, сопоставимых с размерами его ареала или крупных частей этого ареала, занятых более или менее изолированными популяциями, то такое распределение почти всегда оказывается пятнистым (агрегированным). Так, например, птицы, гнездящиеся в лесах Центральной Европы, при определенном масштабе обследования окажутся распределенными пятнисто постольку, поскольку все лесные массивы в Центральной Европе — это острова, окруженные полями. Пятнистым будет и распределение типичных для сфагnumовых болот растений, поскольку именно пятнами будут располагаться подходящие для них местообитания. Для эколога гораздо больший интерес представляет размещение организмов в пределах территории, занимаемой явно одной популяцией, на расстояниях, допускающих непосредственное взаимодействие особей. Именно к таким внутривидовым взаимодействиям и соответственно «внутрипопуляционному» размещению особей будут относиться наши дальнейшие рассуждения.

Случайное распределение встречается, хотя и не очень часто, среди представителей самых разных групп организмов. Какие

¹⁴ Специалисты, изучающие методику оценки пространственного распределения, рекомендуют применять показатель $\frac{\sigma^2}{\bar{m}}$ только в тех случаях, когда при увеличении среднего (что достигается использованием более крупных площадок) дисперсия растет по линейному закону. В других случаях используют иные показатели пространственной агрегированности (Романовский, 1979).

абиотические и биотические факторы среды в каждом конкретном случае его определяют, сказать трудно, но, видимо, сила и направление воздействия этих факторов случайно изменяются во времени и пространстве. Случайные, или, как говорят иногда «стохастические», колебания каких-либо природных факторов — сами по себе не редкость, а в последнее время интерес к ним особенно возрос в связи с популярностью концепции «распределения риска». Согласно данной концепции (подробнее мы рассмотрим ее в следующей главе) различные неблагоприятно воздействующие на популяцию факторы распределены во времени и пространстве случайным образом. Соответственно, хотя любая популяция или какая-то ее часть подвержены риску быть уничтоженными катастрофическими внешними воздействиями, в целом плотность какого-либо вида, усредненная для большой территории, сохраняется примерно на одном уровне просто потому, что катастрофы не происходят во всех местах сразу.

Пятнистое распределение встречается в природе наиболее часто, причем свойственно оно не только наземным организмам, но и обитателям водной толщи, которая для неискушенного наблюдателя кажется средой весьма гомогенной. Размер скоплений, степень скученности в них особей, выраженность их на фоне более низкой плотности организмов, а также взаимное расположение скоплений варьируются в очень широких пределах.

Конкретной иллюстрацией пятнистого размещения может быть уже приведенный выше пример с ползучим клевером и несколькими видами злаков на небольшом (площадью 1 га) участке луга (см. рис. 4). Число подобных примеров поистине огромно. Причины, приводящие к пятнистому размещению организмов, разнообразны. В самом первом приближении среди них можно выделить следующие (Hutchinson, 1953): 1) векторные, определяемые градиентами различных абиотических факторов (света, температуры, влажности, концентрации биогенных элементов и т. д.); 2) связанные со способом размножения и расселения молодых особей (например, куртина какого-нибудь вида растений, возникшая за счет вегетативного размножения одной особи); 3) поведенческие (образование стад, гнездовых колоний и т. д.); 4) связанные с взаимодействием разных видов (конкуренция, выедание хищниками и т. д.).

В некоторых случаях характер пространственного распределения организмов может меняться по мере развития популяции и увеличения (или уменьшения) ее численности. На рис. 9 показано, как вокруг отдельных растений *Corynephorus canescens*, выросших на голых песках дюны, постепенно образуются целые скопления индивидуумов того же вида (за счет того, что условия прорастания семян здесь более благоприятные), а само распределение из случайного превращается в агрегированное.

Довольно серьезная проблема, с которой нередко сталкиваются исследователи, констатирующие пятнистое распределение, — это наличие таких участков обследуемой территории, на которых

особи данного вида отсутствуют полностью. Само по себе отсутствие вида в каком-либо месте — очень неопределенный показатель, поскольку всегда остается неясным, почему же организмов изучаемого вида здесь нет — из-за того, что они не попали сюда случайно в силу свойственных данному виду особенностей размножения и расселения, или из-за непригодности присущих данному местообитанию абиотических и биотических условий.

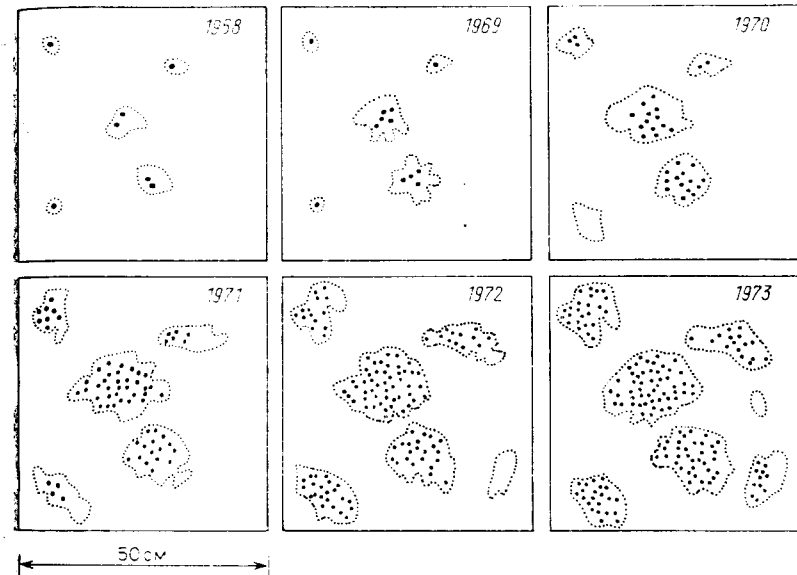


Рис. 9. Развитие популяции травянистого растения *Corynephorus canescens*, заселяющего песчаные дюны. Крупными точками показаны отдельные кусты, а пунктиром обведена территория, на которой попадаются проростки (по Symonides, 1979a)

Регулярное распределение организмов знакомо всем: именно так рассаживают обычно фруктовые деревья в саду или лук на огородной грядке. В природе столь строгую регулярность найти трудно, но нередко можно встретить размещение, отклоняющееся от случайного в сторону большей регулярности, т. е. такое, для которого отношение дисперсии к среднему явно меньше единицы. Как уже упоминалось выше, равномерное размещение наблюдается в том случае, когда вероятность нахождения одной особи в непосредственной близости от другой меньше, чем на некотором расстоянии. Иными словами, во взаиморасположении особей должен проявляться определенный антагонизм.

Примеров такого антагонизма и, как следствие его, некоторой регулярности в размещении особей можно найти довольно много. Так, известно, что личинки усонюгих ракообразных *Balanus balanoides* избегают оседать около особей своего вида. При большой плотности растений одного вида мы также нередко видим рав-

номерное распределение. В густом ельнике, например, стволы соседних деревьев удалены друг от друга на расстояние, равное сумме радиусов двух крон. В случае отдельно стоящего дерева затенение кроной некоторого пространства вокруг ствола может предотвращать рост проростков, создавая таким образом зону резко пониженной вероятности появления других особей этого вида (рис. 10).

До недавнего времени почти классическим примером регулярного пространственного распределения организмов считалось размещение относительно друг друга отдельных индивидуумов многих видов пустынных и полупустынных растений. Было обнаружено также, что некоторые виды этих растений выделяют ингибирующие вещества, препятствующие прорастанию семян своего

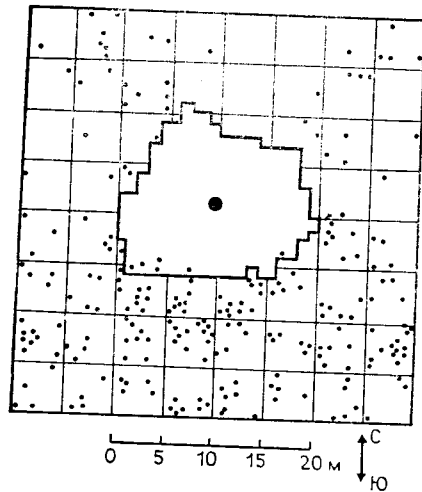


Рис. 10. Распределение молодых растений красного дуба *Quercus robur* вокруг взрослого материнского растения. В центре показано положение ствола и границы проекции кроны (по Mellanby, 1968; из Silvertown, 1982)

(а в некоторых случаях и другого) вида. Предполагалось, что возникновение таких механизмов в эволюции связано с резко возросшей конкуренцией за воду — основной лимитирующей ресурс в аридных зонах. Последние тщательные исследования показали, однако, что большинство видов пустынных растений распределены агрегированно или случайно, а наблюдения за ростом отдельных молодых экземпляров не выявили ожидаемой обратной зависимости интенсивности их роста и развития от близости расположения к взрослому растению (Wright, Howe, 1987).

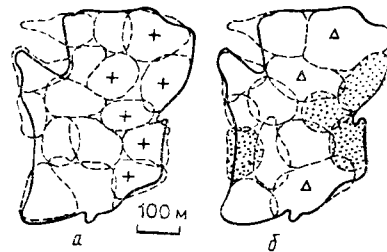


Рис. 11. Территории (выделены пунктирными линиями), удерживаемые парами больших синиц (*Parus major*) в лесу близ Оксфорда:

а — крестиками отмечены участки тех синиц, которые в конце марта были отстрелены; б — взаиморасположение территорий спустя три дня после отстрела, треугольниками отмечены расширившиеся участки ранее присутствовавших пар, а штриховкой выделены участки новых пар (по Krebs, 1971)

Более или менее регулярное пространственное распределение нередко наблюдается и среди животных, особенно тех, которым свойственна так называемая территориальность — охрана отдельными особями или их небольшими группами (парами, семьями, прайдами) некоторой территории от вторжения других особей своего вида. Территориальное поведение, как правило, менее всего выражено у травоядных, обладающих широким спектром питания, а наиболее выражено у хищников, а также у животных растительноядных, но специализирующихся на питании немногими видами корма, имеющегося в ограниченном количестве. Так, например, защита территории, на которой добывается корм, свойственна многим тропическим птицам, питающимся нектаром.

Наблюдения за популяцией большой синицы (*Parus major*), проводимые в течение многих лет в окрестностях Оксфорда, показали (Krebs, 1971), что взаиморасположение гнезд этих птиц близко к регулярному. В одном небольшом (площадью 15,5 га) лесном массиве, где ранней весной свои территории заняли 16 пар больших синиц, в конце марта в экспериментальных целях были изъяты 6 пар, занимающих соседние территории (рис. 11). Уже через три дня на освободившееся пространство проникли 4 новые пары (перекочевавшие сюда из зарослей придорожного кустарника — местообитания, гораздо менее благоприятных для гнездования), а, кроме того, увеличили размеры своих территорий 3 пары из тех, что обитали в этом лесу ранее (см. рис. 11). Территориальное поведение синиц ограничивает таким образом рост плотности их популяций. И это важно в данном конкретном случае не только, а может быть даже не столько для сохранения достаточно высокой плотности кормовых объектов — насекомых, сколько для снижения вероятности стать жертвой хищников. Анализ большого числа данных показал, что чем меньше в среднем расстояние между гнездами, тем выше процент кладок, уничтоженных хищниками, главным образом лаской (*Mustela nivalis*).

Размеры индивидуального участка и средняя плотность популяции как функция размера животных

Натуралисты давно уже заметили, что чем больше размер животного, тем большую территорию оно занимает, причем вне зависимости от того, охраняет данный вид свою территорию или нет. В самых общих чертах причины подобного соотношения очевидны: чем крупнее животное, тем больше требуется ему энергии для поддержания жизнедеятельности, а собрать (добыть) больше пищи можно только на большей территории. Если, например, взглянуть с данной точки зрения на растительноядных млекопитающих, то выясняется, что рыжей полевке (*Clethrionomys glareolus*), масса которой всего 27 г, в сутки требуется только 2,4 г сухого корма¹⁵, лосю (*Alces alces*) с массой примерно 200 кг —

¹⁵ Подчеркнем, что в этом примере имеется в виду сухая масса пищи (сырая масса может быть в 10 раз больше). Все цифры заимствованы из обобщающей работы Б. Д. Абатурова и В. Н. Лопатина (1987).

6,5 кг корма, а африканскому слону (*Loxodonta africana*) при массе 4 т — 42,6 кг. Очевидно, по мере возрастания размера животного должна возрастать и площадь его пастбищных или охотничьих угодий. Данная зависимость прослеживается для разных групп животных, но, пожалуй, наиболее обстоятельно изучена она на млекопитающих, среди которых есть как очень крупные, так и очень мелкие представители. Если на логарифмическом графике отложить на одной оси среднюю массу тела животного

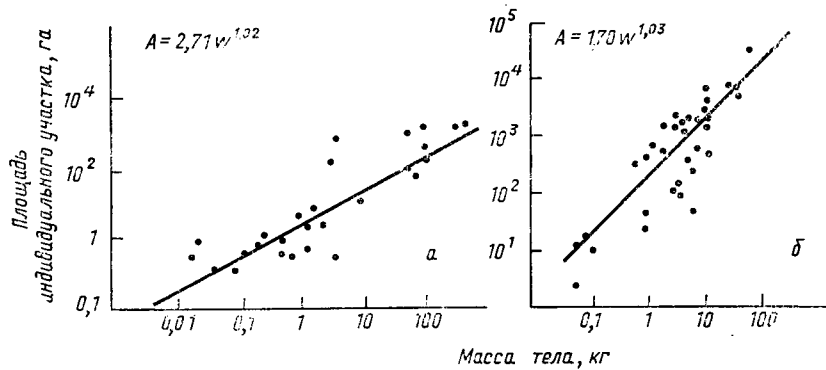


Рис. 12. Зависимость площади индивидуального участка от массы тела у наземных млекопитающих: а — травоядные (по Harestad, Bunnell, 1979), б — хищные (Lindstedt et al., 1986)

определенного вида, а на другой — площадь его индивидуального участка (т. е. территорию, на которой обычно проходит большая часть жизни одной особи этого вида), то точки, соответствующие отдельным видам, ложатся вокруг наклонной прямой. На рис. 12 показана связь между этими величинами для 27 видов травоядных и 15 видов хищных млекопитающих Северной Америки (Harestad, Bunnell, 1979; Lindstedt et al., 1986). Показатель степени в соответствующих уравнениях очень близок к единице, т. е. наблюдается линейное возрастание площади индивидуального участка по мере увеличения размера животного. Значительная разница в коэффициентах пропорциональности (2,71 и 170) свидетельствует о том, что участок, занимаемый одним хищником, существенно больше участка, занимаемого травоядным такого же размера.

Очевидно также, что каждое животное должно соблюдать баланс энергии, затрачиваемой на охрану территории и добывание пищи, а также энергии, получаемой от съеденной пищи. Резонно ожидать, что при уменьшении количества корма размер территории должен возрастать. Такая зависимость действительно в ряде случаев наблюдается (Gittleman, Harvey, 1982). Так, у львов, живущих в Национальном парке Найроби в условиях хорошей обеспеченности пищей, площадь индивидуального охотничьего

участка 25—50 км², а в Калахари, где потенциальных жертв значительно меньше, она в 6—10 раз больше. Наибольшее варьирование размера территории, предположительно связанное с разной плотностью жертв, отмечено для обыкновенной лисицы (*Vulpes vulpes*) — максимальная площадь индивидуального охотничьего участка превышает минимальную в 100 раз. У животных, обитающих в высоких широтах, размер территории больше, как правило, чем у животных, обитающих в умеренной зоне и тем более в тропиках.

В то же время иногда изменения уровня обеспеченности пищей на размере индивидуальных территорий не сказываются. Так, не наблюдалось значимых изменений площади участков, занимаемых парами больших синиц, при искусственном добавлении пищи. Возможно, однако, что в данном конкретном случае это объясняется необходимостью поддержания достаточно разреженной популяции для снижения риска разорения гнезд хищниками.

Очевидно, территориальное поведение может выработаться в ходе эволюции, если только оно дает определенное селективное преимущество. Затраты энергии и времени на защиту своей тер-

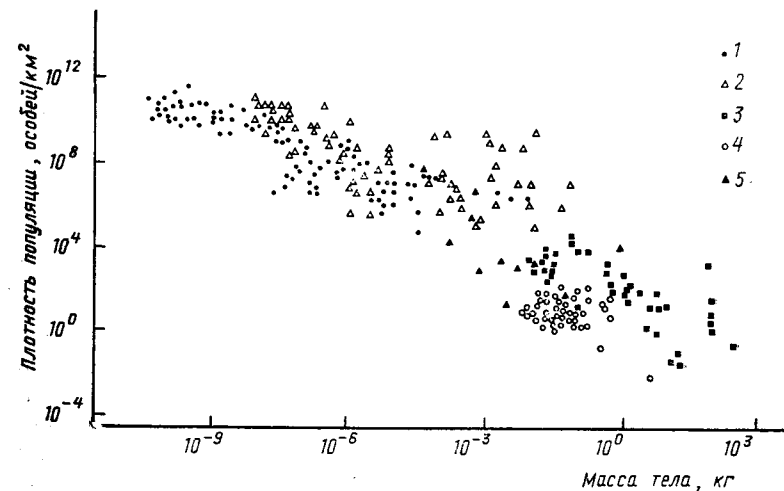


Рис. 13. Зависимость средней плотности популяции от массы тела среди различных групп животных:

1 — наземные беспозвоночные; 2 — водные беспозвоночные; 3 — млекопитающие; 4 — птицы; 5 — различные пойкилотермные позвоночные (по Peters, Wassenberg, 1983)

ритории не должны превышать получаемый в результате этой защиты выигрыш (оцененный, например, как потребление энергии пищи в единицу времени). Скорее всего поэтому территориальное поведение окажется невыгодным при очень низкой плотности кормовых объектов (животное все свое время тратит на поиски пищи) и при очень высокой (пищи хватает на всех). Примером, ил-

люстрирующим данное положение, может служить поведение ряда тропических птиц, питающихся нектаром. Так, обитающие в горах Кении нектарницы (*Nectarinia reichenowi*) действительно ведут себя в соответствии с развиваемой гипотезой, защищая кормовую территорию только при некотором среднем содержании нектара в цветах. Если же нектара очень мало или много, то нектарницы перестают охранять свои территории (Gill, Wolf, 1975).

Поскольку более крупным животным требуется большее жизненное пространство, очевидно, плотность популяции должна снижаться по мере увеличения размера животного. На основании большого числа опубликованных данных, относящихся к 212 видам животных из различных групп, была построена (Peters, Wasenberger, 1983) общая зависимость плотности популяции разных видов животных от средней массы их тела (рис. 13). Выяснилось, что зависимость эта удовлетворительно описывается уравнением линейной регрессии $N=32W^{-0,98}$, где W — средняя масса тела (в кг), а N — плотность популяции (число особей/км²).

Факторы, ограничивающие распространение особей и популяций

Одно из самых характерных свойств живых организмов — это воспроизведение себе подобных. Но одного только продуцирования потомков недостаточно, чтобы определенный генотип (свойственный виду, популяции или клону) продолжал свое существование в чреде поколений. Образовавшиеся зародыши (семена, споры, яйца, личинки, детеныши и т. п.) должны попасть в условия, достаточно благоприятные для их выживания, развития и последующего размножения. Конечно, некоторая часть (порой очень значительная) этих зародышей погибнет, но число достигших половозрелости должно быть в среднем за ряд лет не меньше численности родительского поколения. Поскольку любая локальная группировка особей подвержена риску вымирания хотя бы из-за случайно наступившей неблагоприятной комбинации климатических условий, в ходе эволюции всех организмов, очевидно, должны вырабатываться приспособления к расселению потомков, к распространению их на площади, большей, чем та, которой обитало поколение родителей.

Только в некоторых случаях на расселительные функции накладываются строгие ограничения, поскольку расселение далеко от некоторого ближайшего пространства становится для организмов погубительным. Классическим примером, отмеченным еще Ч. Дарвином, могут служить бескрылые (или с сильно редуцированными крыльями) насекомые, встречающиеся на океанических островах, где очень велика опасность оказаться снесенными ветром открытый океан. По подсчетам Карлкви́ста (Carlquist, 1974), в океанических островах в субантарктических широтах примерно 76% всех видов насекомых лишены способности к полету.

(рис. 14). Интересно, что похожие (с редуцированными крыльями) формы встречаются и среди насекомых, обитающих на своих «экологических островах», например в субальпийских зонах высочайших гор Африки.

Однако приведенные выше примеры скорее следует рассматривать как исключение, но не правило. В подавляющем же большинстве случаев задача расселения — одна из важнейших для организмов. Так, у очень многих морских донных животных, ве-

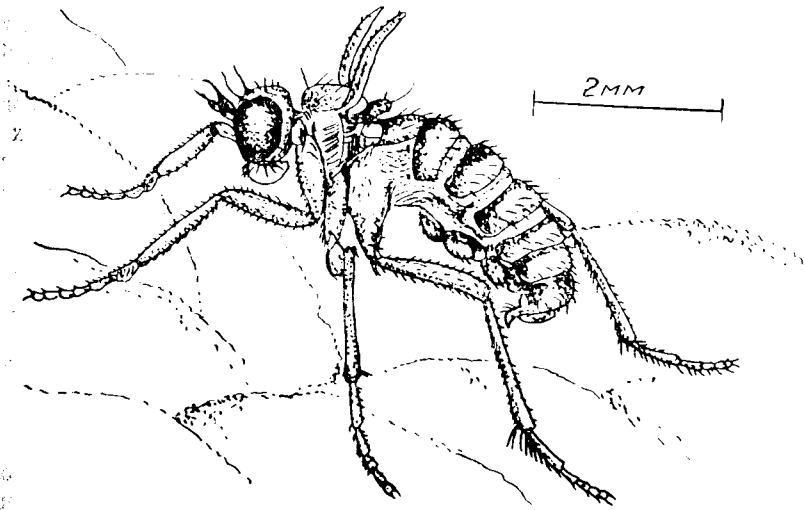


Рис. 14. Бескрылая муха *Schoenophilus pedestris* (семейство Dolichopodiidae), обитающая на острове Макуори (по Carlquist, 1974)

душих малоподвижный или прикрепленный образ жизни, существуют планктонные личинки, разносимые течениями порой на очень большие расстояния. У многих насекомых расселительную функцию выполняют взрослые особи: миграции их, как правило, предшествуют размножению. У ряда тлей взрослые самки, размножающиеся партеногенетически, бескрылы, но при значительном увеличении плотности и ухудшении кормовых условий в популяции появляются крылатые особи, способные расселяться на большие расстояния.

Вопрос о том, почему особи какого-либо конкретного вида не встречаются в данном месте, один из тех, с которыми особенно часто приходится сталкиваться экологам. Чтобы ответить на него, приходится последовательно выдвигать, рассматривать и, в случае неподтверждения, отбрасывать определенные предположения о причинах отсутствия изучаемого вида. Фактически при этом формулируются более простые вопросы, требующие только альтернативного ответа «да» или «нет».

Первое предположение, которое обычно возникает в таких случаях, это ограниченные возможности расселения. Иными словами, допускается, что организмы данного вида отсутствуют в определенном месте только потому, что их способности к расселению недостаточно, чтобы преодолеть расстояние от тех мест, где они встречаются регулярно. Если мы говорим о распространении видов в географических масштабах, то оно действительно нередко объясняется подобным образом. Доказательством этому могут служить случаи резкого возрастания численности и расселения по большой территории видов, завезенных человеком с одного континента на другой. Таковы, например, уже упоминавшиеся выше случаи расселения европейского скворца по Северной Америке или ондатры по Евразии и др.

Когда речь идет о распространении организмов не в географическом масштабе, а собственно экологическом (в пределах более или менее однородного ландшафта), то ограниченная способность данного вида к расселению уже гораздо реже выступает в качестве решающего фактора. В принципе предположение это может быть проверено полевыми опытами по искусственному переносу особей определенного вида в то или иное местообитание. Подобные опыты должны быть достаточно длительными, поскольку исследователю необходимо убедиться в том, что перенесенные организмы в новых условиях способны не только жить, но и размножаться и вообще осуществлять полный цикл своего развития.

В ряде случаев причинный анализ пространственного распределения усложняется тем, что многие организмы (подавляющее большинство животных по крайней мере) способны к активному выбору определенного местообитания. Механизмы, посредством которых осуществляется этот выбор, изучены еще недостаточно, хотя ясно, что порой они основываются на довольно простых врожденных поведенческих реакциях. Так, например, мокрицы (наземные равноногие ракообразные), будучи помещены в садок, где создан градиент влажности, выбирают для себя более влажные места просто потому, что в этих местах резко снижается их двигательная активность, тогда как сухие места они быстро пробегают. Точно так же резко снижается интенсивность передвижения мокриц, когда они оказываются под каким-то укрытием¹⁶.

Для обеспечения нормального существования вида выбор подходящего местообитания, осуществляемый на определенной стадии жизненного цикла, имеет нередко решающее значение. В качестве примера можно указать на нерестовые миграции лососевых и осетровых рыб или на выбор самкой бабочки растения, на

¹⁶ Интересно, что паразитические черви *Plagiorhynchus cylindraceus* (класс скребней) меняют поведение мокриц таким образом, что они не заходят в укрытия, в результате чего гораздо чаще становятся жертвой насекомых-птиц — окончательных хозяев этого паразита (Мур, 1984).

которое она отложит яйца и которое будет кормовым для вышедших из этих яиц гусениц. У птиц и млекопитающих выбор местообитания может основываться на достаточно сложных поведенческих механизмах.

Степень предпочтения животных каких-либо определенных местообитаний, как правило, зависит от плотности популяций. При низкой плотности все животные оказываются приуроченными к наиболее предпочитаемому (видимо, наиболее оптимальным) местообитаниям. С повышением плотности животные начинают последовательно занимать местообитания, являющиеся все менее и менее оптимальными. Подобная зависимость распределения организмов по разным местообитаниям от общей плотности популяции не раз выявлялась, например, при изучении полевых и леммингов, для которых в северных широтах характерны циклические (с периодом в 3—4 года) колебания численности.

Если мы убеждаемся в том, что организмы какого-то определенного вида отсутствуют в данном месте, хотя в принципе могли бы в него попасть в ходе естественного расселения, и если мы не обнаруживаем у изучаемых организмов поведенческих реакций активного избегания этого места, остается предположить, что все дело в каких-то особенностях (= факторах) среды, делающих данное место непригодным для существования изучаемого вида организмов. В первом приближении эти факторы могут быть разделены на биотические (т. е. связанные непосредственно с активностью других живых организмов) и абиотические (т. е. связанные с влиянием физических и химических особенностей данного местообитания, хотя на самом деле это разделение условно).

Биотические факторы, прежде всего пресс хищников и конкурентов, а также нехватка пищи, часто выступают в качестве агентов, препятствующих развитию популяций определенных организмов в тех или иных конкретных местообитаниях¹⁷. Так,

¹⁷ Особенно много исследований, доказывающих, что в тех или иных конкретных случаях именно биотические факторы ограничивают распределение организмов, выполнено на протяжении последних 20—25 лет. Напомним, однако, что важную роль разного рода биотическим взаимодействиям в поддержании «экономии природы» придавал еще в прошлом веке Ч. Дарвин. Убеждение Дарвина основывалось главным образом на интуиции натуралиста, но, конечно, ему был известен (об этом есть прямое упоминание в «Происхождении видов...») и богатый опыт ботанических садов. Сама возможность существования элементов чужеродной флоры в открытом грунте (конечно, при надлежащем уходе и защите от животных-фитофагов и растений-конкурентов) и вместе с тем крайняя редкость проникновения этих элементов в окружающие естественные биоценозы уже являются свидетельствами важности биотических взаимодействий как фактора, ограничивающего распространение организмов. Позднее, уже в 50-х гг. нашего века, этот тезис развивал Ч. Элтон (1960), собравший очень большое число данных о случаях удачной и неудачной интродукции видов из одной географической области в другую. Оказалось, что при переносе с одного континента на другой (например, из Евразии в Америку или наоборот) большинство интродукций оканчивается неудачей, тогда как значительно чаще удачные интродукции наблюдаются при переносе организмов на острова (что в свою очередь объясняется ослаблением в островных сообществах пресса хищников, конкурентов).

например, гидробиологам хорошо известно, что вселение в пруды и озера планктоноядных рыб может привести к полному уничтожению наиболее крупных и заметных планктонных ракообразных. Циклом работ, выполненных в 1960-х гг. в ЧССР под руководством Я. Храбчека, показано, что в рыбоводных прудах по мере повышения плотности посадки молоди карпа из состава планктона последовательно выпадают сначала самые крупные (например, *Daphnia pulicaria*), а затем и более мелкие виды ракообразных.

Та же закономерность была подтверждена Н. Нильсоном и Б. Пейлером (Nilsson, Pejler, 1973), обследовавшими более 50 озер на территории Швеции и показавшими, что наиболее крупные планктонные ракообразные *Daphnia longispina* и *Heterosore saliens* не встречаются в тех озерах, где есть поедатели зоопланктон рыбы — голец (*Salvelinus alpinus*) и сига (*Coregonus* spp.). Интересно, что крупный представитель пресноводного зоопланктона ветвистоусый рачок *Bythotrephes longimanus* не обнаруживается в составе планктонных проб из некоторых озер Швеции, но попадает в кишечниках пойманных в этих водоемах рыб (Stenson, 1978). Очевидно, что в подобных случаях при сочетании крайней малочисленности вида и ярко выраженной избирательности питания потребляющего его хищника сохраняется очень большой риск полного уничтожения популяции. Пресс планктоноядных рыб выступает, таким образом, по отношению к наиболее крупным планктонным ракообразным как фактор, ограничивающий не столько их динамику, сколько само распространение. Другим примером может быть почти полное исчезновение красного кенгуру (*Macropus rufus*) в тех местах Австралии, где сохраняется высокая численность собаки динго (*Canis familiaris dingo*).

Нехватка пищи или какого-либо другого жизненно важного ресурса также может быть причиной отсутствия организмов определенного вида в конкретном местообитании. Так, например, выяснено (Neill, 1978), что ветвистоусый рачок *Daphnia pulex* не может обитать в горных озерах Британской Колумбии (Канада) просто потому, что в этих водоемах очень низка концентрация мелких планктонных водорослей, служащих ему основной пищей. Об этом свидетельствует, в частности, простой опыт по успешному культивированию *D. pulex* в полиэтиленовой садке, установленном в одном таком озере при условии искусственного повышения концентрации водорослей. Позднее выяснилось, что для разных видов ветвистоусых ракообразных (в том числе и для разных видов *Daphnia*) свойственны разные значения той минимальной концентрации корма, при которой обеспечивается самовоспроизведение популяций.

Аналогичным образом концентрация важнейших биогенных элементов (азота, фосфора и др.) часто ограничивают распространение (а также рост численности) планктонных водорослей. Детальные лабораторные исследования этого явления показали,

что способность существовать при низких концентрациях биогенных элементов сильно изменяется от одного вида к другому, а также в зависимости от того, какой конкретно элемент рассматривается. Так, например, минимальная концентрация фосфора, необходимая для поддержания стационарной (т. е. сохраняющей постоянную численность) популяции диатомовой водоросли *Fragilaria crotonensis*, составляет 0,05 мкмоль/л, а для популяции диатомовой водоросли *Synedra filiformis* — 0,02 мкмоль/л. Если же взять другой биогенный элемент, например такой важный для диатомовых, как кремний, то выясняется (Tilman, 1981), что минимальная допустимая его концентрация в среде составляет для *F. crotonensis* 1,0 мкмоль/л, а для *S. filiformis* — 5,7 мкмоль/л (подробнее см. гл. 4).

Ограничение распространения (а забегая вперед, заметим, что динамики) организмов низкой концентрацией необходимых ресурсов, по-видимому, есть обычнейшее в природе явление, примеры которого могут быть найдены среди представителей самых разных групп. По крайней мере интуитивно экологи осознавали это давно. Недаром почти во всех учебниках экологии среди многих общих принципов приводится заимствованный из агрохимии закон минимума Либиха, гласящий, что количественное развитие («урожай» в широком смысле слова) организмов определяется тем элементом (или фактором), который находится в окружающей среде в относительном минимуме¹⁸. Так, например, урожай какой-либо сельскохозяйственной культуры может лимитироваться количеством содержащегося в почве азота, фосфора или какого-нибудь другого элемента, например калия. Закон Либиха наиболее четко формулируется тогда, когда речь

¹⁸ Закон (или правило) минимума носит имя Ю. Либиха (1803—1873) — выдающегося немецкого химика, заложившего основы агрохимии и теории минерального питания растений. Заметим, что сам Либих ни о каком законе не говорил. Выражение «закон минимума» появилось позже. Основанием для его формулировки послужили, видимо, некоторые тезисы, опубликованные Либихом в 1855 г. Приведем их ниже в переводе Д. Н. Прянишникова (из его предисловия к книге Либиха): «Если в почве или в атмосфере один из элементов, участвующих в питании растений, находится в недостаточном количестве или не обладает достаточной усвояемостью, растение не развивается или развивается плохо. Элемент, полностью отсутствующий или не находящийся в нужном количестве, препятствует прочим питательным соединениям произвести их эффект или, по крайней мере, уменьшает их питательное действие... Прибавляя к почве отсутствующий или не находящийся в должном количестве элемент или обеспечивая переход его из нерастворимого состояния в растворимое, восстанавливают эффективность других элементов. Отсутствие или недостаток одного из необходимых элементов при наличии в почве всех прочих делает последнюю бесплодной для всех растений, для жизни которых этот элемент необходим» (Либих, 1936, с. 19). Очевидно, что в предлагаемой формулировке закон минимума относится только к незаменимым ресурсам (точнее, элементам питания). В дальнейшем оно стало применяться и к заменимым ресурсам, а потом и вообще к любым экологическим факторам. Так, существует, например, следующее определение закона минимума: «Распространение вида контролируется тем фактором окружающей среды, по отношению к которому организм имеет наиболее узкую зону приспособляемости или контроля» (Bartolomew, 1958, с. 85).

идет о незаменимых ресурсах. Так, например, очевидно, что если растению не хватает фосфора, то никаким увеличением содержания азота, калия и какого-либо другого элемента нельзя повысить урожай этого растения выше некоторого предела, накладываемого недостаточным количеством именно фосфора. Поскольку функции фосфора в биохимических процессах не могут выполняться никакими другими элементами, очевидно, именно фосфор необходимо добавить, чтобы урожай превысил достигнутый ранее предел.

В последнее время все чаще высказывается предположение о том, что нехватка того или иного элемента (например, натрия или фосфора) в пище ограничивает рост численности (а видимо, и распространение) травоядных животных. Такое предположение лежит, в частности, в основе одной из гипотез, объясняющих циклические колебания численности ряда грызунов и зайцеобразных. «Достаточное» (с точки зрения внешнего наблюдателя) количество пищи может в силу ее неполноценности оказаться недостаточным с «точки зрения» наблюдаемого животного.

В качестве фактора, ограничивающего распространение животных и растений, выступает и межвидовая конкуренция. Сам механизм этого ограничения может быть различным (подробнее об этом см. гл. 4), но нередко это просто уменьшение количества дефицитного пищевого ресурса, причем тот вид, который конкурентно вытесняет другой, как правило, способен существовать при более низкой концентрации данного ресурса или же способен каким-то образом помешать использованию этого ресурса другим видом.

Среди организмов, ведущих прикрепленный образ жизни, нередко наблюдается и конкуренция за пространство, которое также может рассматриваться как своего рода ресурс. Очень большое число данных о подобной конкуренции известно для животных и растений, обитающих на скалистых участках литорали — приливно-отливной зоны морского побережья. В частности, классическим исследованием стала работа Дж. Конелла (Connell, 1961), детально изучившего причины приуроченности к разным ярусам литорали двух обычных для западного побережья Англии видов усоногих ракообразных — хтамалюса (*Chthamalus stellatus*) и баянуса (*Balanus balanoides*). В самом верхнем ярусе, подверженном наиболее продолжительному осушению и нагреванию, обитает только хтамалюс, но ниже (примерно посередине между уровнем максимальных приливов и средним приливно-отливным уровнем) его сменяет баянус. Отсутствие баянуса в верхнем ярусе объясняется тем, что вид этот в отличие от хтамалюса не способен переносить столь длительное пересыхание и нагревание. Отсутствие же хтамалюса в нижерасположенных ярусах объясняется конкурентным вытеснением со стороны баянуса, особи которого растут гораздо быстрее, обрастая домики хтамалюса сверху или же срезая их с субстрата нижним краем своего панциря.

Слой водной толщи, в которых встречаются планктонные личинки баянуса и хтамалюса, сильно перекрываются. Личинки хтамалюса могут оседать в том ярусе литорали, где обитают баянусы, а простыми опытами по удалению домиков баянуса Ж. Конелл доказал, что хтамалюс может здесь успешно расти, развиваться и размножаться. Следовательно, именно конкуренция с баянусом за пространство и определяет нижнюю границу зоны распространения хтамалюса. Интересно, что нижняя граница зоны распространения самого баянуса определяется отчасти конкуренцией за пространство с крупными прикрепленными водорослями, а отчасти — прессом хищного брюхоногого моллюска *Thais lapillus*.

Ситуация, схожая с описанной выше, выявляется при изучении распределения по градиенту глубины водоема двух видов рогоза — широколистного (*Typha latifolia*) и узколистного (*Typha angustifolia*). Исследования, проведенные на небольшом пруду, показали, что верхняя граница зоны произрастания широколистного рогоза находится примерно на 25 см выше, а нижняя — на 80 см ниже уреза воды (Grace, Wetzel, 1981). Что касается зоны произрастания узколистного рогоза, то она как бы сдвинута на большие глубины: верхняя граница находится на глубине 15 см, а нижняя — примерно 115 см (рис. 15). С помощью простых опытов по пересадке проростков обоих видов рогоза на разную глубину авторы обнаружили, что узколистный рогоз в отсутствие широколистного может обитать на всех тех горизонтах, где встречается и широколистный, но нижняя граница распространения широколистного рогоза проходит по глубине 80 см независимо от того, произрастает там конкурирующий вид или нет. Отсутствие узколистного рогоза на глубине менее 15 см есть, таким образом, результат конкуренции с рогозом широколистным, который, имея более обширную поверхность листьев, затеняет растение конкурирующего вида. Нижняя граница зоны распростране-

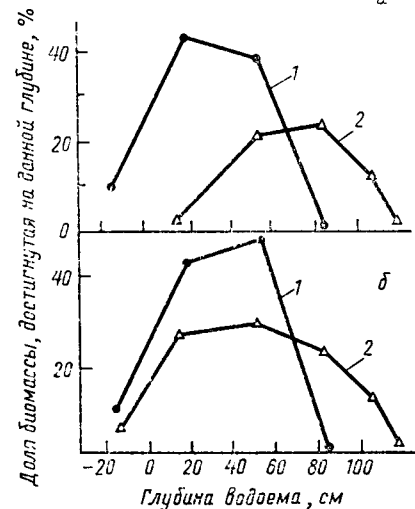


Рис. 15. Распределение двух видов рогоза — *Typha latifolia* (1) и *Typha angustifolia* (2) — по градиенту глубины водоема: а — в естественном состоянии; б — в экспериментах с изоляцией проростков того или другого вида, посаженных на всех возможных глубинах. Видно, что хотя *T. angustifolia* и способен существовать около самого уреза воды и даже выше его, при наличии конкурента — *T. latifolia* — он оказывается оттесненным на большую глубину. На глубине более 80 см может произрастать только *T. angustifolia* (по Grace, Wetzel, 1981)

ния широколистного рогоза, видимо, определяется его морфобиологическими особенностями: рост широких листьев (столь помогающих в конкурентной борьбе при произрастании около уреза воды) на большей глубине требует слишком больших энергетических затрат.

В тех случаях, когда у нас есть достаточно оснований отвергнуть гипотезу о том, что причина отсутствия изучаемого вида в данном месте — результат пресса хищников, нехватки пищи или каких-либо иных биотических факторов, остается предположить, что отсутствие изучаемых организмов в данном месте определяется их неспособностью переносить свойственные данному местообитанию физические и химические условия (температуру, влажность, освещенность, химический состав почвы, для водных организмов — соленость и вообще химический состав воды и т. д.).

Действию абиотических факторов на выживаемость и размножение организмов посвящено очень большое число работ. Дать даже краткий обзор этой литературы в нашем вводном курсе не представляется возможным. Поэтому мы вынуждены ограничиться только констатацией некоторых общих принципов, по сути, эмпирических обобщений, которые могут помочь начинающему экологу в попытках понять, какие факторы ограничивают распространение изучаемых им организмов.

1. Для каждого вида организмов существуют предельные (минимальные и максимальные) значения любого жизненно важного физического или химического фактора среды. Указанные значения ограничивают зону толерантности данного вида (или популяции) по рассматриваемому фактору.

2. В пределах зоны толерантности существуют более или менее благоприятные для организмов значения рассматриваемого фактора. Толерантность может быть описана некоторой кривой (рис. 16), максимум которой соответствует наиболее благоприятному (оптимальному)¹⁹ значению данного фактора.

3. Для разных стадий жизненного цикла одного вида границы зоны толерантности и положение оптимума могут сильно меняться. Как правило, для молодых организмов эти границы уже, чем для более зрелых. Покоящиеся стадии обычно отличаются наибольшей толерантностью.

4. Отдельные популяции одного вида (особенно живущие в условиях разного климата) могут существенно различаться между собой как по границам толерантности, так и по положению оптимума.

5. Факторы (абиотические и биотические) между собой могут взаимодействовать. Если величина одного фактора находится вблизи границы толерантности к нему изучаемого организма (и

¹⁹ Проблема выбора меры благополучия популяции, т. е. величины, откладываемой по ординате кривой толерантности, отнюдь не проста. Чаще всего в качестве такой величины принимают скорость роста популяции, но встречаются ситуации, когда такой показатель не является лучшим из возможных.

ответственно далека от оптимального значения), то диапазон толерантности организмов по отношению к какому-либо другому фактору, как правило, сокращается.

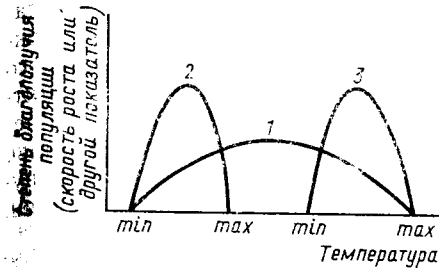


Рис. 16. Схематическое изображение кривых температурной толерантности: 1 — эвритермного вида; 2 — стенотермного холодолюбивого; 3 — стенотермного теплолюбивого

В разных местах ареала (а также в разные моменты времени) распространение одного вида может лимитироваться разными факторами. Так, например, северная граница распространения какого-нибудь вида растений может определяться низкими значениями зимних температур, а южная — нехваткой влаги.

Заключение

Основные разногласия по поводу определения понятия «популяция» связаны с тем, что одни специалисты уделяют больше внимания внутренней структуре популяции и ее генетическому единству, другие же — взаимосвязям данной популяции с популяциями других видов. Выявление отдельных популяций независимо от того, проводится ли оно по генетическим признакам или по экологическим (например, по включенности в те или иные экосистемы), всегда сопряжено со значительными трудностями, которые в свою очередь определяются тем, что любая популяция, как и любая экосистема, обладает достаточно сложной иерархической структурой. Выделение популяций всегда до некоторой степени условно. Пространственный масштаб, принимаемый при изучении любой популяции, всегда связан с масштабом времени: чем более крупные (занимающие более обширную территорию) совокупности особей анализируются, тем более продолжительное время должно вестись за ними наблюдение.

Показатели, характеризующие состояние популяций в определенный момент времени, называются статическими (в отличие от динамических, характеризующих процессы). К ним относятся общая численность (поголовье) популяции, плотность (среднее число особей, приходящееся на единицу пространства) и тип пространственного распределения. Случайное распределение получается как следствие независимого друг от друга размещения отдельных особей; регулярное — результат антагонистических взаимоотношений между особями; пятнистое же распределение может объясняться как особенностями поведения и размножения

организмов, так и реакцией их на определенную неоднородность среды.

Среди факторов, определяющих распространение особей какого-либо вида, следующие: ограниченные возможности расселения организмов, активный выбор ими конкретных типов местообитания, биотические факторы (прежде всего пресс хищников и конкурентов) и абиотические (по каждому из которых для каждого организма или популяции имеется определенная зона толерантности). Последовательно выдвигая и отвергая гипотезы о значении тех или иных факторов, исследователь способен в принципе дать ответ на вопрос, что же определяет распространение популяции данного вида в том или ином конкретном местообитании.

Глава 3 ПОПУЛЯЦИЯ ВО ВРЕМЕНИ

Введение

Когда мы говорим о популяции, то обычно подразумеваем, что называемая так совокупность особей — это не только пространственная группировка, но и некоторая целостность, существующая во времени. Поскольку длительность существования популяции значительно превышает продолжительность жизни отдельных особей, в ней всегда происходит смена поколений, и если даже численность популяции постоянна, то постоянство это есть результат некоторого динамического равновесия процессов, обеспечивающих прибыль и убыль особей. Очевидно, что «прибыль» может происходить как за счет размножения организмов, так и за счет вселения их (иммиграции) из других областей (других популяций), а «убыль» — за счет гибели (смертности в широком смысле слова) организмов и (или) выселения (эмиграции) их в другие области. В самом общем виде соотношение процессов, определяющих динамику численности популяций, можно записать как:

$$\text{изменение численности популяции} = \left(\begin{array}{c} \text{отрождение особей} \\ + \\ \text{иммиграция особей} \end{array} \right) - \left(\begin{array}{c} \text{гибель особей} \\ + \\ \text{эмиграция особей} \end{array} \right).$$

Вычленив отдельные составляющие процесса динамики численности и изучая зависимость их от тех или иных факторов среды, биолог пытается понять, почему в данное время численность популяции меняется именно таким образом или сохраняется постоянной и на данном, а не на каком-либо другом уровне. Конечно, далеко не все процессы, протекающие в популяции и обеспечивающие определенную динамику ее численности, можно непосредственно увидеть, а тем более измерить. Количественная оценка тех или иных динамических показателей немислима без принятия некоторых априорных допущений (модели) о том, как должны проходить характеризующие этими показателями процессы.

Основные динамические характеристики популяции

Динамические характеристики популяции — это величины, оценивающие интенсивность происходящих в ней процессов. Обычная форма выражения такой характеристики — скорость. Так, например, скорость рождаемости, или просто «рождаемость», — это число особей, рождающихся в популяции за единицу времени. Однако иногда динамическую характеристику

удобно выражать как результат определенного процесса, протекавшего ранее в течение некоторого времени. Примером такой интегральной величины может быть продукция — сумма приростов массы всех особей (независимо от того, сколько они прожили) в популяции за определенный временной интервал.

Основное уравнение динамики численности записывается обычно так:

$$\text{скорость изменения численности} = \left(\begin{array}{c} \text{рождаемость} \\ + \\ \text{скорость иммиграции} \end{array} \right) - \left(\begin{array}{c} \text{смертность} \\ + \\ \text{скорость эмиграции} \end{array} \right)$$

Для простоты рассмотрим случай популяции, динамика которой определяется соотношением рождаемости и смертности, а процессы иммиграции и эмиграции в которой столь не существенны, что ими можно пренебречь.

Рождаемость, смертность, мгновенная скорость роста

Рождаемость определяют как число особей (яиц, семян и т. д.) — ΔN_n , родившихся (отложенных, продуцированных) в популяции за некоторый промежуток времени Δt . Для того чтобы удобнее было сравнивать между собой популяции разной численности, величину $\frac{\Delta N_n}{\Delta t}$ обычно относят к общему числу особей N

в начале промежутка времени Δt . Полученную величину $\frac{\Delta N_n}{N \Delta t}$ называют удельной рождаемостью. Поскольку в течение исследуемого промежутка Δt величина рождаемости может меняться, этот промежуток стараются сделать по возможности короче. Переходя на язык математики, можно записать, что при $\Delta t \rightarrow 0$ выражение $\frac{\Delta N_n}{N \Delta t}$ примет вид $\frac{dN_n}{N dt} = b$. Полученную величину b называют также мгновенной удельной рождаемостью. Размерность ее — «единица времени⁻¹». Конечно, единица времени, выбранная для оценки рождаемости в той или иной популяции, изменяется в зависимости от интенсивности размножения исследуемых организмов. Для растущей в оптимальных лабораторных условиях популяции бактерий такой единицей может быть час, для популяции планктонных водорослей — сутки, для многих насекомых — неделя или месяц, а для крупных млекопитающих — год. Рождаемость по определению может быть величиной положительной или равной нулю.

Смертность — величина, противоположная рождаемости, — может быть определена как число особей ΔN_m , погибших за время Δt . Так же как и при оценке рождаемости, смертность обычно относят к общему числу особей в популяции N , а промежуток Δt стараются брать по возможности короче. Мгновенная удель-

ная смертность d выражается²⁰ формулой $d = \frac{dN_m}{N dt}$. Размерность мгновенной удельной смертности такая же, как рождаемости, — «единица времени⁻¹». По определению смертность может быть величиной положительной или равной нулю (последнее бывает редко и только в течение очень непродолжительного времени). Необходимо сразу оговориться, что используемая в экологии величина смертности учитывает всех погибших особей независимо от того, умерли ли они от старости и болезней, были ли съедены хищником или погибли от каких-либо других неблагоприятных воздействий (например, отравлены пестицидами). Изучая причины смертности, исследователь обычно ищет корреляцию между интенсивностью воздействия предполагаемого фактора (например, активностью хищника) и величиной смертности его жертвы. Разность рождаемости и смертности — это скорость наблюдаемого изменения численности r . Соответственно основное уравнение динамики численности можно записать как $r = b - d$. Если рождаемость равна смертности ($b = d$), то численность остается постоянной, или, как говорят, популяция находится в стационарном состоянии. Как правило, на небольших интервалах $b \neq d$. Однако, что по определению скорость изменения численности может быть положительной величиной, отрицательной или равной нулю.

Скорость изменения численности можно измерить как разность рождаемости и смертности, но можно оценить и непосредственно как изменение численности ΔN за промежуток времени Δt . Переходя к мгновенной удельной оценке, можно записать, что

$\frac{dN}{N dt}$. Экологи часто сталкиваются с ситуацией, когда сравнительно легко по имеющимся данным оценить скорость изменения численности r и рождаемость b . В таких случаях смертность d — величину, наиболее трудную для непосредственного измерения, — можно рассчитать по разности рождаемости и скорости изменения численности: $d = b - r$.

Продолжительность жизни, таблицы и кривые выживания

Как это ни парадоксально, но разговор о росте численности популяции проще начинать с анализа смертности, в частности с рассмотрения того, как смертность в тех или иных популяциях определяется по возрастам.

Продолжительность жизни

Для каждого вида организмов существует некоторая максимальная возможная продолжительность жизни. В природе до воз-

²⁰ Традиционно величина смертности в экологической и демографической литературе обозначается буквой d от английского death-gate. При этом не следует путать d — смертность с d — знаком дифференциала в выражениях типа $\frac{dN}{dt}$.

раста, близкого к максимальному, доживает ничтожно малая доля особей, и поэтому при анализе динамики природных популяций величина максимальной продолжительности жизни представляет интерес только как крайняя точка отсчета при построении кривых и таблиц выживания (подробнее об этом ниже). По существующим оценкам максимальная продолжительность жизни варьируется очень широко: от десятков минут у бактерий²¹, находящихся в оптимальных лабораторных условиях, до нескольких тысячелетий у некоторых видов древесных растений (таковы, например, произрастающие в западной части Северной Америки

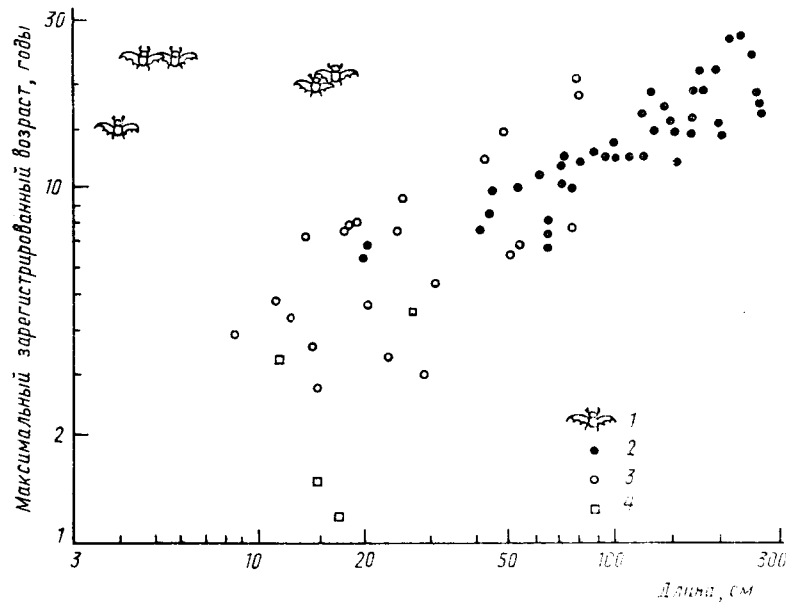


Рис. 17. Соотношение размеров тела и максимальной зарегистрированной продолжительности жизни для разных млекопитающих (по Hutchinson, 1978):
1 — рукокрылые; 2 — хищные; 3 — грызуны; 4 — насекомоядные

секвойя *Sequoiadendron giganteum* и сосна *Pinus longaeva* или росшее до 1868 г. на острове Тенериф «драконово дерево» *Dracaena draco*). Таким образом, диапазон известных значений максимальной продолжительности жизни изменяется в пределах девяти порядков — от 10^3 до 10^{11} с. Обычно продолжительность жизни крупных животных и растений существенно больше, чем мелких, но из этого правила в пределах самых разных групп организмов встречаются и исключения. На рис. 17 показано соотно-

²¹ Продолжительность жизни бактерий трактуется как время между двумя делениями. Время это сильно зависит от температуры.

шение размеров тела и максимальной зарегистрированной продолжительности жизни для различных представителей млекопитающих. Как видно из приведенного рисунка, указанная зависимость в целом проявляется, но рукокрылые из нее выпадают, так как в сравнении с другими мелкими млекопитающими могут жить довольно долго.

Продолжительность жизни организмов одного вида может сильно изменяться в зависимости от условий существования. Так, например, пойкилотермные животные, как правило, живут дольше при низкой температуре, чем при высокой (конечно, в том случае, если температуры эти не выходят за пределы толерантности). Для некоторых беспозвоночных, например ветвистоусых члеников дафний, известна зависимость максимальной продолжительности жизни от условий питания: при поддержании в эксперименте постоянной высокой концентрации пищи продолжительность жизни дафнии меньше, чем при умеренном кормлении, но больше, чем в условиях крайне низкой концентрации пищи, когда животные испытывают сильное голодание (Lynch, Ennis, 1933). Причины такого снижения не очень понятны, но не исключено, что оно связано с усилением функции размножения: укорачивание жизни есть «плата» за более интенсивное размножение.

Таблицы выживания

Средняя продолжительность жизни в сравнении с максимальной кажется показателем более информативным для эколога, но эта величина сама по себе не может заменить сведений о характере распределения смертности по возрастам, сведений, которые обычно представляют в форме таблиц выживания²². Попытка составить таблицы была предпринята одним из основателей демографии — английским исследователем Джоном Грантом (1620—1674). Исходным материалом для расчетов Грантом служили данные по смертности жителей Лондона, собранные церковных приходских сугубо практической целью — сообщать о начале эпидемий чумы. Динамика численности населения Лондона в то время определялась в значительной степени миграция из сельской местности, и поэтому полученные Грантом данные оказались трудными для интерпретации. Первая таблица выживания, похожая на современные, была составлена в 1693 г. английским астрономом Э. Галлеем (известным широкой публикой по имени описанной им кометы) для города Бреслау (ныне Вроцлав на территории Польши), численность населения в котором сохранялась стационарной.

²² Иногда их называют также «демографическими таблицами», «жизненными таблицами» (буквальный перевод английского life-tables) или «таблицами выживания».

В ряде случаев самый простой способ построения таблиц выживания — это подробное наблюдение за судьбой когорты, т. е. большой группы особей, отрожденных в популяции за короткий (относительно общей продолжительности жизни изучаемых организмов) промежуток времени, и регистрация возраста наступления смерти всех членов данной когорты. В первой графе демографической таблицы указывают возраст (точнее, возрастные интервалы, или «классы»), во второй — число доживших до этого возраста особей. В последующих графах — значения таких (вычисленных по данным первых двух граф) параметров, как доля особей, доживших до определенного возраста, удельная смерт-

Таблица 1

Таблица выживания популяции усонного ракообразного *Balanus glandula* (по данным Coppel, 1970)

Возраст, годы, x	Число живых особей в момент учета, n_x	Доля особей, доживших до начала возрастного интервала x , l_x	Число особей, погибших от начала интервала x до начала интервала $x+1$, d_x	Смертность в интервале x , q_x	Ожидаемая продолжительность жизни особей, доживших до начала интервала x , e_x
0	142	1,000	80	0,563	1,58
1	62	0,437	28	0,452	1,97
2	34	0,239	14	0,412	2,18
3	20	0,141	4,5	0,225	2,35
4	15,5*	0,109	4,5	0,290	1,89
5	11	0,077	4,5	0,409	1,45
6	6,5*	0,046	4,5	0,692	1,12
7	2	0,014	0	0,000	1,50
8	2	0,014	2	1,000	0,50
9	0	0,0	—	—	—

* В эти годы учет баянусов не проводили, а помещенные в таблицу и использованные для дальнейших расчетов цифры представляют собой средние величины из оценок за предыдущий и последующий годы.

ность в пределах каждого возрастного класса и ожидаемая для каждого возраста средняя продолжительность жизни (табл. 1). Полный вариант таблицы выживания содержит также сведения о распределении рождаемости по возрастам (об этом речь пойдет дальше).

Начальный, или «нулевой», возраст выбирается достаточно условно в зависимости от объектов и конкретных задач того или иного исследования. Так, например, изучая птиц, можно за «нулевой» возраст принять момент откладки яиц, но можно и момент вылупления птенцов или даже момент вылета их из гнезда. Размер начальной выборки, т. е. того реального числа особей «нулевого возраста», за дальнейшей судьбой которых будут вести наблюдения, стараются сделать по возможности большим. Так, в демографии фигурируют обычно выборки в 10 000 и даже в 100 000 особей, в экологии — чаще всего в 1000 особей, хотя,

очень, бывают случаи, когда исследователям приходится довольствоваться выборками в 100 особей. Численность когорты по определению со временем может только снижаться. Соответственно по мере увеличения возраста когорты должна снижаться и доля особей, доживших до данного возраста.

Выделение возрастных классов производят в зависимости от продолжительности жизни изучаемых организмов, а также особенностей их жизненного цикла. Так, например, для человека выбирают интервалы по 5 лет, для мелких грызунов это могут быть интервалы по одному или нескольку месяцев, для многих насекомых — около недели. В ряде случаев при разбивке всего жизненного цикла на отдельные возраста опираются не столько на «астрономический» возраст (измеряемый сутками, месяцами или годами), сколько на возраст «физиологический», определяемый достижением той или иной стадии развития. Так, например, у насекомых мы можем различить стадию яйца, личинки (во многих случаях также разных личиночных возрастов, отделяемых линями), куколки (у характеризующихся полным превращением) и взрослого организма (имаго).

В качестве примера построения таблицы выживания рассмотрим данные Дж. Коннела (Coppel, 1970), наблюдавшего в течение нескольких лет за когортой усонного ракообразного *Balanus glandula* в приливо-отливной зоне одного из островов у северо-западного побережья США. Свои наблюдения Коннел начал в 1959 г., спустя примерно 1—2 месяца после того, как произошло оседание личинок, а закончил в 1968 г., когда погибли последние особи из выбранной когорты. В первой графе указан возраст x в данном случае возрастной интервал соответствует одному году), во второй — число особей n_x , доживших до начала интервала x ; в третьей l_x — доля организмов, доживших до возраста x ; в четвертой d_x — число особей, погибших в течение интервала x в момент $x+1$; в пятой q_x — смертность в течение интервала x ; в шестой e_x — ожидаемая продолжительность жизни организмов, доживших до начала возрастного интервала x . По определению $n_{x+1} = n_x - d_x$; $q_x = \frac{d_x}{n_x}$; $l_x = \frac{n_x}{n_0}$, где n_0 — число особей на «нулевого», возраста. Чтобы рассчитать ожидаемую продолжительность жизни, необходимо сначала узнать среднее число особей, которые были живыми в течение интервала между возрастом x и возрастом $x+1$. Эта величина L_x определяется как $L_x = \frac{n_x + n_{x+1}}{2}$. Сумма значений L_x от конца таблицы до какого-то

определенного возраста x , т. е. $T_x = \sum_x L_x$ — это промежуточная величина (размерность ее — «особи × возраст»), необходимая для расчета средней ожидаемой продолжительности жизни e_x особей возраста x . Данная величина рассчитывается, как $e_x = \frac{T_x}{n_x}$

В табл. 2 приведены значения вспомогательных величин L_x и T_x для обсуждаемого выше примера с баянусами. Если, например, нам надо рассчитать значение ожидаемой продолжительности жизни баянусов, достигших двухлетнего возраста, мы должны сначала найти величину L_x для этого и последующего возрастов. Так, $L_2 = \frac{n_1 + n_2}{2} = \frac{62 + 34}{2} = 48$. Затем рассчитать $T_2 = L_2 + L_3 + L_4 + L_5 + L_6 + L_7 + L_8 = 27 + 17,75 + 13,25 + 8,75 + 4,25 + 2 + 1 = 74$ «баянусо-года», а потом уже определить величину e_2 : $e_2 = \frac{T_2}{n_2} = \frac{74}{34} = 2,18$ года. Обратите внимание на то, что величина ожидаемой продолжительности жизни меняется с возрастом, причем сначала она возрастает (из-за того, что очень много особей погибает в раннем возрасте, в течение первых двух лет), а затем падает.

Приведенная выше таблица выживания баянусов относится к типу так называемых «когортных» (или «динамических»), поскольку построена по данным наблюдений за динамикой смертности в одной конкретной когорте. Составить такие таблицы можно только в тех случаях, когда имеется реальная возможность проследить за индивидуальной судьбой всех членов достаточно большой выборки из определенной когорты. Сравнительно легко это было сделать для популяции баянусов, каждый из которых пожизненно прикреплен к скале, но и в этом случае потребовались регулярные обследования на протяжении 10 лет. Собрать аналогичный материал для организмов, ведущих подвижный образ жизни, или для организмов, характеризующихся большой продолжительностью жизни, гораздо труднее. Существует, однако, другой способ построения таблиц выживания. Вместо того чтобы наблюдать за отдельной когортой в

течение периода, приближающегося по времени к максимальной продолжительности жизни, исследователь может в течение относительно короткого промежутка времени наблюдать за смертностью в отдельных возрастных группах (т. е. в сосуществующих когортах), а зная численность этих групп, рассчитать специфическую для каждого возраста смертность. Таким способом нередко пользуются демографы, поскольку проследить на протяжении почти столетия за судьбой по крайней мере тысячи людей, относящихся к одной когорте, с момента их рождения до момента смерти достаточно сложно, а порой и невозможно.

Таблица выживания, построенная на основании краткосрочных наблюдений за смертностью во всех возрастных группах, называется статической. Табл. 3 является примером статической таблицы для женской части населения Канады в 1980 г. Статиче-

Таблица 3
Статическая демографическая таблица женского населения Канады на 1980 г. (по Krebs, 1985)

Возрастная группа	Количество человек в каждой возрастной группе	Число умерших в каждой возрастной группе	Смертность в расчете на 1000 человек, 1000 q_x
0—1	173 400	1 651	9,52
1—4	685 900	340	0,50
5—9	876 600	218	0,25
10—14	980 300	234	0,24
15—19	1 164 100	568	0,49
20—24	1 136 100	619	0,54
25—29	1 029 300	578	0,56
30—34	933 000	662	0,71
35—39	739 200	818	1,11
40—44	627 000	1 039	1,66
45—49	622 400	1 664	2,67
50—54	615 100	2 574	4,18
55—59	596 000	3 878	6,51
60—64	481 200	4 853	10,09
65—69	413 400	6 803	16,07
70—74	325 600	8 421	25,86
75—79	235 100	10 029	42,66
80—84	149 300	10 824	72,50
85 и больше	119 200	18 085	151,70

я демографическая таблица представляет собой как бы временной срез через популяцию. В том случае, когда в популяции в течение времени не происходит каких-либо существенных изменений в возрастной смертности (и рождаемости), статическая и когортная таблицы практически совпадают.

Нередко экологи имеют дело с таблицами выживания, по способу построения являющимися промежуточными между когортными и статическими. Так, например, в ряде учебников приводятся ставшим уже классическим примером таблицы (и кривых) выживания популяции снежного барана (*Ovis dalli dalli*) в районе национального парка Мак-Кинли (Аляска). Исходным материалом для этой таблицы послужили данные А. Мура, который по годовым кольцам нарастания рогов определил возраст 608 особей снежного барана, погибших в обследуемом районе. Время, в течение которого могут сохраняться эти остатки, превышает дли-

тельность одного поколения. Поэтому фактически собранный материал охватывал по крайней мере несколько когорт.

Кривые выживания

Если мы построим график зависимости доли доживших особей l_x от возраста x , то получим кривую, называемую кривой выживания (дожития), или просто « l_x -кривой». На рис. 18 показана кривая выживания самцов и самок снежного барана, полученная

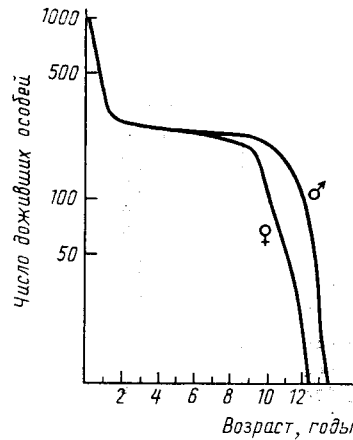


Рис. 18. Кривые выживания самцов и самок снежного барана (*Ovis dalli dalli*) (из Hutchinson, 1978, по данным Murie)

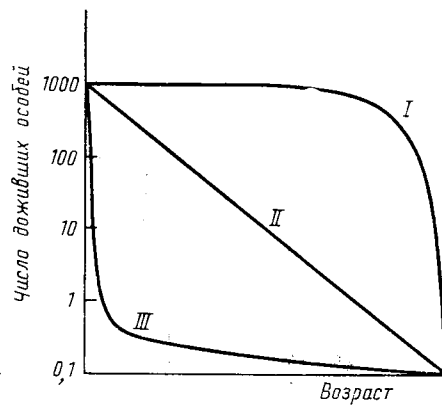


Рис. 19. Основные типы кривых выживания

по упомянутом выше данным А. Мура. Как видно из приведенного графика (по оси ординат — логарифмическая шкала!), смертность снежного барана велика в первые два года жизни (погибает более половины особей!), затем в течение нескольких лет она очень низка (почти 100%-ная выживаемость), но затем, на 9—10-й (для самок) или на 11—12-й (для самцов) год, она резко возрастает, и к 13 годам практически все особи погибают. Интересно, что высокая смертность снежного барана как в начале, так и в конце жизни обусловлена одним и тем же фактором — пресом хищника (волка). Кривая выживания снежного барана отражает, таким образом, возрастную динамику уязвимости этого вида к воздействию хищника.

В настоящее время исследователями собран большой материал по кривым выживания для представителей разных групп организмов. Р. Перль, введший в 1920-х гг. в экологию понятие о кривых выживания, выделил три основных типа их (рис. 19), связанных между собой всевозможными промежуточными вариантами.

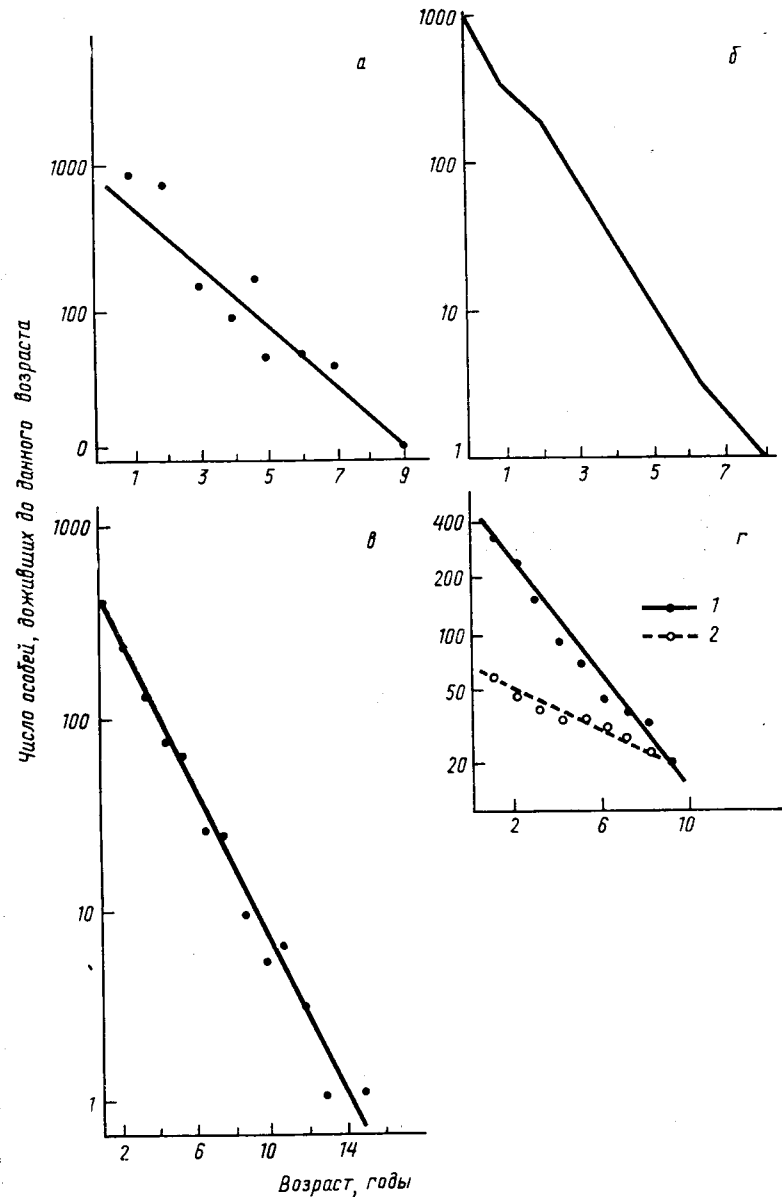


Рис. 20. Кривые выживания разных организмов:
 а — ельца (*Leuciscus leuciscus*); б — ящерицы *Sceloporus virgatus*;
 в — чибиса (*Vanellus vanellus*); г — лютиков (*Ranunculus acris* — 1
 и *Ranunculus auricomus* — 2) (по Hutchinson, 1978. Исходные данные
 из: а — Mann, 1974; б — Vinegar, 1975; в — Kraak et al., 1940; г —
 Работнов, 1950)

Кривая I типа (сильно выпуклая) соответствует ситуации, при которой смертность ничтожно мала в течение большей части жизни, но затем резко возрастает, и все особи погибают за короткий срок. Такое распределение смертности можно наблюдать у дрозофил, поденок и других насекомых, которые выходят из куколок, через некоторое время спариваются, а после откладки яиц в массе гибнут. Вслед за Перлем такую кривую называют иногда «кривой дрозофилы», но не следует забывать, что моментом «рождения» (нулевым возрастом) в данном случае условно считается вылупление взрослых (имагинальных) стадий. Если проанализировать также гибель яиц, личинок и куколок, то кривая выживания будет иметь более сложный вид, и только ее правая часть будет соответствовать кривой I типа. К кривой I типа приближается кривая выживания человека в развитых странах, а в некоторой степени и кривые выживания крупных млекопитающих.

Кривая III типа (сильно вогнутая) иллюстрирует другой крайний случай — массовую гибель особей в начальный период жизни, а затем относительно низкую смертность оставшихся особей. Данный тип кривой выживания иногда называют типом устрицы (*Ostrea*), поскольку у этого моллюска, ведущего во взрослом состоянии прикрепленный образ жизни, есть планктонная личинка, и именно на стадии личинки наблюдается чрезвычайно высокая смертность особей. Для тех же устриц, которые избежали гибели на личиночной стадии и успешно осели на субстрат, шанс выжить резко повышается. По-видимому, распределение смертности, описываемое кривой III типа, довольно широко распространено в природе. Оно свойственно не только устрицам и другим донным беспозвоночным, имеющим планктонных личинок, но и практически всем организмам, характеризующимся большой плодовитостью и отсутствием заботы о потомстве. Так, например, у широко распространенного вида морских рыб — макрели (*Scomber scombrus*) — в течение первых 50—70 дней (до достижения ими длины 50 мм) гибнет 99,9996% личинок. Если моментом начала жизни у макрели считать момент оплодотворения, то средняя продолжительность их жизни будет измеряться всего 12 ч, но у особей, достигших возраста 2—3 мес, имеется уже значительный шанс прожить еще несколько лет.

Кривая II типа (диагональная) соответствует постоянной, т. е. независимой от возраста, смертности в течение всей жизни. Другими словами, это значит, что в течение каждого возрастного интервала гибнет одна и та же доля от численности когорты в начале этого интервала²³. Хотя может показаться, что смертность,

²³ Обратите внимание на то, что диагональная прямая соответствует независимой от возраста смертности только в случае логарифмической шкалы по ординате. Если перейти к арифметической шкале, то независимая от возраста смертность будет изображаться уже некоторой вогнутой (описываемой отрицательной экспонентой) линией. Прямая диагональная линия при арифметической шкале соответствует ситуации, когда в единицу времени гибнет одно и то же число (а не доля!) особей.

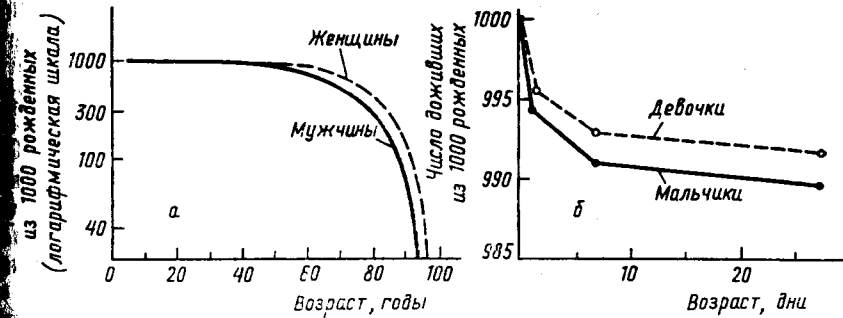


Рис. 21. Кривые выживания мужчин и женщин в США в 1978 г. (а). Отдельно показана выживаемость новорожденных в первый месяц жизни (б) (по Krebs, 1985)

зависимая от возраста, маловероятна, на самом деле существует довольно много свидетельств именно такого распределения смертности по возрастам для разных групп организмов. Так, например, диагональные кривые выживания встречаются среди рыб, пресмыкающихся, птиц, многолетних травянистых растений и т. д. (рис. 20). Правда, во всех этих случаях начало отсчета ведется от организмов, уже прошедших ранние, как правило, наиболее уязвимые стадии развития. Так, например, данные по птицам получены анализом гибели окольцованных птиц, но окольцовывают птиц обычно перед вылетом из гнезда, а гибель яиц и птенцов на ранних стадиях остается неучтенной.

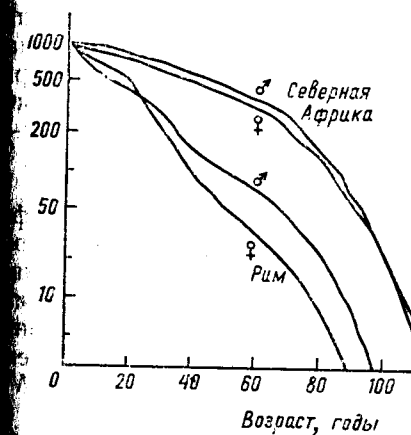


Рис. 22. Кривые выживания мужчин и женщин в Древнем Риме, построенные по материалам эпитафий. Отдельно приведены данные для города Рима и для провинции (Сев. Африка) (по Hutchinson, 1978, на основании данных Masdonell, 1913)

Реально встречающиеся кривые выживания нередко представляют собой некоторую комбинацию указанных выше «основных» типов. Так, например, характерная для крупных млекопитающих кривая I типа почти всегда в самом начале круто падает вниз, что соответствует значительной смертности сразу после рождения. Даже в современных популяциях людей в развитых странах сохраняется высокая смертность в первый год жизни (рис. 21).

Надо отметить, что кривая выживания человека далеко не всегда и не везде имела выпуклую форму, характерную для современных развитых стран. Так, например, проведенный по над-

писям на надгробных памятниках анализ дат жизни людей, живших в Римской империи в I—IV веках н. э., позволил построить кривые, оказавшиеся в некоторых случаях практически диагональными (рис. 22). Из приведенного рисунка следует, что в любом возрасте выживаемость как мужчин, так и женщин была выше в провинции (Северная Африка), чем в самом городе Рима. Кроме того, на данном рисунке видно, что наклон кривой выживания женщин Рима резко увеличивается (кривая пересекается с кривой выживания мужчин) примерно в двадцатилетнем возрасте, что, очевидно, соответствует высокой смертности в начале периода деторождения.

Экспоненциальная модель роста численности популяций

Формулировка модели и ее основные условия

Чтобы разобраться в основных закономерностях, определяющих рост численности популяций, обратимся к простому примеру. Пусть некий одноклеточный организм, размножающийся простым делением (например, какая-нибудь инфузория), совершает одно деление раз в 4 ч. Тогда в результате деления этого организма через 4 ч будет уже 2 особи, через 8—4, через 12—8, через 16—16, через 20—32, через 24—64, через 28—128, через 32 ч—256 и т. д. График, показывающий данный рост (рис. 23, а), — это кривая, описываемая так называемым экспоненциальным законом.

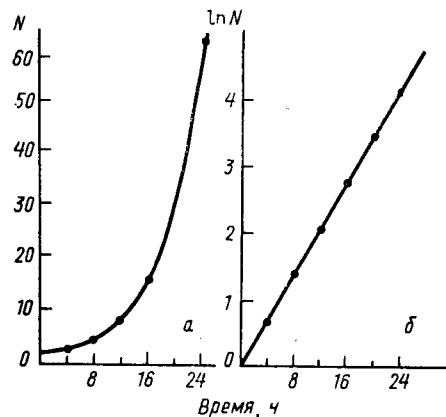


Рис. 23. Экспоненциальный рост гипотетической популяции одноклеточного организма, делящегося каждые 4 ч: а — арифметическая шкала; б — логарифмическая шкала

пуляционного роста). Для того, чтобы экспоненциальный рост численности продолжался в течение некоторого времени, необходимо только одно условие: постоянное значение показателя r .

Соответствующее уравнение имеет вид $N_t = N_0 e^{rt}$, где N_t — численность популяции в момент времени t , N_0 — численность популяции в начальный момент t_0 , e — основание натуральных логарифмов (2,7182), а r — показатель, характеризующий темп размножения особей в данной популяции (иногда этот показатель называют «специфической», или «врожденной», скоростью по-

Выше мы уже определяли мгновенную удельную скорость роста популяции как $r = \frac{dN}{Ndt}$. Это выражение можно записать и

как $\frac{dN}{dt} = rN$. В такой форме записи подчеркивается, что скорость роста численности популяции пропорциональна самой численности. Если $r = \text{const}$, то рост происходит по экспоненциальному закону. В том случае, когда величины численности приводятся в логарифмическом масштабе, график экспоненциального роста приобретает вид прямой линии (рис. 23, б). Поэтому иногда экспоненциальный рост называют логарифмическим. Уравнение экспоненциального роста в логарифмической форме имеет следующий вид: $\ln N_t = \ln N_0 + rt$, т. е., по сути, это просто уравнение прямой, причем коэффициент r характеризует угол наклона к осям.

Во многих популярных руководствах по экологии говорится, что экспоненциальный рост популяций возможен только в особом оптимальных условиях, при отсутствии каких-либо ограничивающих факторов. Это не совсем верно, поскольку, как уже подчеркивалось выше, единственным (необходимое достаточное) условие быстрого роста — постоянство коэффициента r , отражающего, по

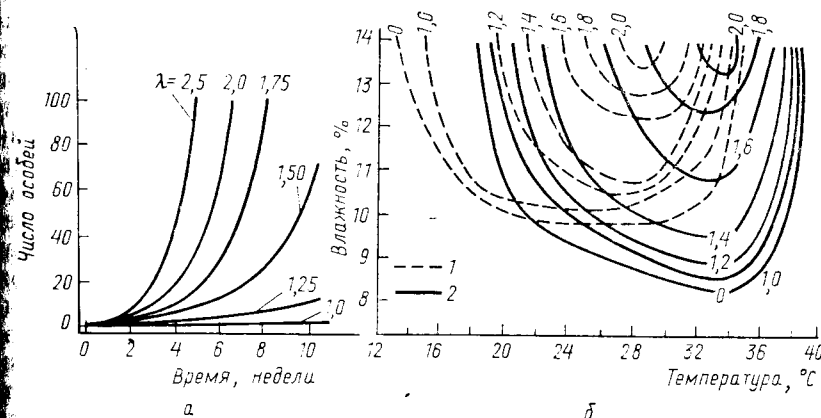


Рис. 24. Зависимость скорости экспоненциального роста от факторов среды: а — динамика экспоненциального роста гипотетических популяций, производящих от потомства одной самки. Разные кривые соответствуют разной скорости размножения (цифры около кривых — значения «конечной скорости роста» $\lambda = e^r$); б — экспериментально полученные зависимости скорости $\lambda = e^r$ (удельный прирост популяции на одну самку за неделю) жуков *Calandryzae* (1) и *Rhizopertha dominica* (2) от температуры и влажности среды (по Andrewartha, Birch, 1954)

ти дела, скорость размножения данных организмов. Так, например, проводя серию наблюдений за ростом популяций какого-либо одноклеточного организма в разных температурных условиях, нетрудно заметить, что с уменьшением температуры ско-

рость деления клеток падает, но экспоненциальный характер роста сохраняется во всех вариантах (рис. 24, а).

Скорость экспоненциального роста популяций может использоваться как показатель благоприятности условий среды для данных организмов. Очевидно, например, что с повышением температуры у пойкилотермных животных эта скорость растет, но с приближением к границе толерантности снижается. У разных видов характер этих изменений может быть различным. На рис. 24, б приведены экспериментальные оценки зависимости скорости популяционного роста двух видов жуков *Calandra oryzae* и *Rhizopertha dominica* от температуры и влажности.

Математические формулы, описывающие закономерности экспоненциального роста, были приведены А. Лоткой в 1920-х гг. (см. Lotka, 1925), но основной принцип экспоненциального роста (или, как его чаще называли, роста в геометрической прогрессии) был известен уже очень давно. О том, что принципиально такой рост возможен, упоминали Ж. Бюффон и К. Линней. До них, еще в конце XVII в. особенности экспоненциального роста были очевидны одному из основателей демографии — Дж. Гранту²⁴. О геометрической прогрессии как о некотором законе роста народонаселения писал и Томас Мальтус (1766—1834), труды которого оказали большое влияние на формирование взглядов двух исследователей, выдвинувших идею естественного отбора, — Ч. Дарвина и А. Уоллеса. Именно врожденная способность любой группы организмов неограниченно увеличивать свою численность по экспоненциальному закону служит одной из основных предпосылок теории естественного отбора. Известно, что сам Дарвин рассчитал потенциальные возможности роста популяций разных организмов. Так, согласно его оценкам, число потомков одной пары слонов — животных, размножающихся чрезвычайно медленно, — через 750 лет достигнет 19 млн. Если же обратиться к наиболее быстро размножающимся организмам и рассчитать возможные результаты их экспоненциального роста, то цифры получаются просто фантастические. Если, например, какая-нибудь бактерия в благоприятной питательной среде делится каждые 20 мин, то при сохранении таких темпов деления потомство одной бактериальной клетки через 36 ч дает массу, покрывающую весь земной шар сплошным слоем толщиной 30 см, а еще через 2 ч толщина этого слоя достигнет 2 м.

²⁴ Известно, например, что, опираясь на оценку темпов роста населения Лондона, Дж. Грант пытался определить численность, которой могло бы достичь все население Земли к концу XVII в. со времени Адама и Евы (что соответствует 3948 г. до н. э. по принятой тогда хронологии). Полученную им цифру Грант не приводит (расчеты, опирающиеся на его предположения, дают величину 10²⁰), но указывает, что она значительно больше того числа, которое реально может существовать на Земле. Очевидно, основной прирост численности жителей Лондона в XVII в. шел главным образом за счет иммиграции из других мест.

Поскольку ни бактерии, ни слоны не покрывают землю сплошным слоем, очевидно, что на самом деле в природе экспоненциальный рост популяций организмов или не происходит вообще, или же происходит, но в течение очень непродолжительного времени, сменяясь затем спадом численности или выходом ее на стационарный уровень. Предваряя возможный вопрос о том, зачем уделять столько внимания процессу, в природе практически не наблюдаемому, следует специально подчеркнуть, что модель экспоненциального роста используется в экологии в первую очередь для того, чтобы охарактеризовать (причем количественно!) потенциальные возможности популяции к росту. Оценивая разность между той численностью, которая могла бы быть достигнута популяцией при сохранении в течение некоторого времени экспоненциального роста, и той, которая реально наблюдалась через это время, можно практически измерить интенсивность смертности или эмиграции), а проанализировав информацию о динамике смертности, выявить и факторы, ограничивающие рост изучаемой популяции. Характерно, что уже исследователи XVII—XVIII вв. использовали представление об экспоненциальном росте именно для описания потенциальных возможностей популяций.

Повозрастная рождаемость и расчет скорости роста популяции

Чтобы получить полную картину динамики численности той или иной популяции, а также рассчитать скорость ее роста, наряду с данными о том, как распределяется по разным возрастам смертность, необходимо знать также, в каком возрасте особи начинают производить потомство и какова средняя плодовитость особей разного возраста. Поэтому в таблицы для расчета скорости роста популяции к графам, характеризующим выживаемость, добавляют графу, в которой записывают среднее число потомков, появившихся в течение данного возрастного интервала в расчете на одну особь родительского поколения. Для простоты представим себе гипотетический пример животного, начинающего размножаться на третьем году жизни и живущего, как правило, не более 10 лет. В первой графе табл. 4 запишем возраст (x), во второй — долю особей, доживших до данного возраста от начальной численности когорты (l_x), в третьей — среднее число потомков, появившихся на свет у особей данного возраста в расчете на одну родительскую особь (m_x), в четвертой — произведение доли доживших особей на среднюю их плодовитость ($l_x m_x$). Сумма последних величин по всему столбцу $R_0 = \sum_{x=0}^{\infty} l_x m_x$ есть величина, называемая чистой скоростью воспроизводства. Чистая скорость воспроизводства показывает, во сколько раз увеличивается численность популяции за одно поколение. Если $R_0 = 1$, то популяция стационарна — численность ее сохраняется постоянной, поскольку каждое последующее поколение точно замещает преды-

дущее. В демографии обычно составляют отдельные таблицы для женщин (тогда в графе m_x — среднее число дочерей, родившихся от матерей данного возраста) и для мужчин (в графе m_x — среднее число сыновей, появившихся у отцов данного возраста).

Величина R_0 сильно варьируется в зависимости от вида организмов, а также условий его существования. Так, например, для содержавшейся в хороших лабораторных условиях популяции пашенной полевки *Microtus agrestis* величина R_0 оказалась равной 5,90, а у лабораторной популяции рисового долгоносика *Calandra oryzae* — 113,48. Таким образом, за одно поколение в благоприятных условиях популяция пашенной полевки может увеличить свою численность примерно в 6 раз, а популяция рисового долгоносика — в 113 раз.

Таблица 4

Таблица расчета чистой скорости размножения популяции животных

x	l_x	m_x	$l_x m_x$
0	1,00	0	0
1	0,60	0	0
2	0,50	0	0
3	0,45	2,0	0,90
4	0,40	2,5	1,0
5	0,37	1,5	0,55
6	0,33	1,0	0,33
7	0,20	0,5	0,10
8	0,10	0,1	0,01
9	0,05	0	0
10	0,00	0	0
			$\Sigma l_x m_x = 2,89$

Уже из самого способа расчета R_0 ясно, что величина эта определяется комбинацией выживаемости (l_x -кривой) и плодовитости (m_x -кривой). Перемножая значения l_x и m_x для каждого возраста x , мы тем самым определяем площадь под кривой $l_x m_x$. Также как и l_x , величина m_x может сильно меняться в зависимости от вида организмов и условий его существования.

Использовать показатель R_0 при сравнении видов, характеризующихся разной продолжительностью жизни,

не всегда удобно. Гораздо лучше употреблять в таких случаях величину r показатель специфической скорости роста популяции. Чтобы установить связь между этими величинами, представим себе, что в течение промежутка времени, равного длительности одного поколения (= времени генерации) T , популяция растет экспоненциально²⁵. Тогда численность популяции к концу временного интервала T будет равной $N_T = N_0 e^{rT}$. Из последнего уравнения следует, что $\frac{N_T}{N_0} = e^{rT}$. Но ведь $\frac{N_T}{N_0}$ есть не что иное, как отношение численности особей в двух следующих друг за другом поколениях, или, другими словами, величина R_0 . Переписав это уравнение в несколько иной форме: $R_0 = e^{rT}$, мы можем определить из него и величину r по формуле $r = \frac{\ln R_0}{T}$.

²⁵ Поскольку продолжительность жизни одного поколения — это небольшой (относительно длительности существования популяции) отрезок времени, то такое предположение само по себе не должно вызывать особых возражений. Кроме того, на таких небольших промежутках времени разница между экспоненциальной моделью роста популяции и какой-либо другой (например, линейной) не будет существенной.

Приведенный способ оценки показателя r точен настолько, насколько точно определена длительность поколения T . В некоторых случаях вопрос о том, что такое длительность поколения, решается достаточно просто. Так, для некоторых лососевых рыб, например горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) или нерки (*Oncorhynchus nerka*), мечущих икру один раз в конце жизни и после того погибающих, длительность поколения — это, очевидно, время от откладки икры (или выклева из икры личинок) до размножения выросших из этих икринок (личинок) особей. Подобным образом раз в конце жизни происходит размножение у многих насекомых (достаточно вспомнить поденок) и ряда видов растений. Однако у многих животных и растений период размножения растянут во времени, причем в пределах того возраста, когда размножение возможно, среднее число потомков на родительскую особь меняется. В этом случае величину длительности поколения приблизительно можно рассчитать следующим образом:

$$T = \frac{\sum_{x=1}^{\infty} l_x m_x x}{\sum_{x=1}^{\infty} l_x m_x} = \frac{\sum_{x=1}^{\infty} l_x m_x x}{R_0}$$

Смысл подобного способа расчета легко уяснить, обратившись к механической модели (Dublin, Lotka, 1925), иллюстрирующей гальванический пример из человеческой популяции. Представим себе шкалу возраста матери (рис. 25) в виде горизонтальной планки, установленной как балансир на одной опоре в центре (по типу чашечек из доски, положенной на бревно). Начало отсчета (момент рождения матери) соответствует точке опоры, от которой

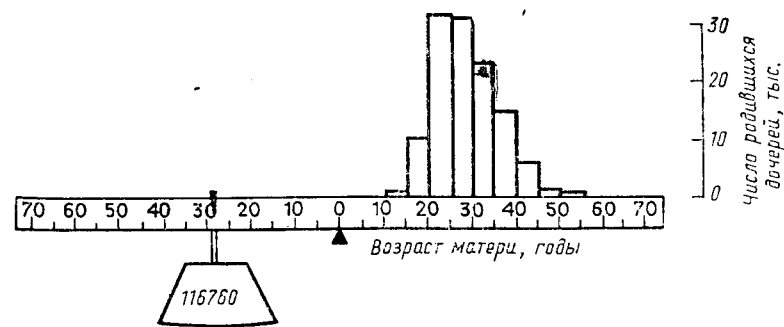


Рис. 25. Механическая модель определения длительности поколения по данным о рождении девочек в США в 1920 г. (общее число родившихся девочек от 100 000 матерей — 116 760; гистограмма справа показывает распределение этого числа по возрастам матерей; средний возраст матери, иначе, длительность поколения в данном случае 28, 46 лет) (по Dublin, Lotka, 1925)

идут симметричные шкалы влево и вправо по плечам балансира. На правое плечо нанесена гистограмма, показывающая число дочерей, родившихся у матерей данного возраста. Исходная выборка (а это реальные данные по демографии США в 1920 г.) составляет 100 000 матерей, а число их дочерей — 116 760. Чтобы уравновесить число дочерей (точнее, массу гистограммы) по левому плечу передвигается груз, равный массе гистограммы на правом плече. В приведенном примере равновесие было достигнуто, когда груз установлен на отметку 28,5 лет. Именно на этот возраст матери приходилось среднее для всей популяции рождение «среднего» ребенка (точнее, девочки) в США в 1920 г.

Поскольку скорость роста популяции находится в обратной зависимости от длительности поколения ($r = \frac{\ln R_0}{T}$), очевидно, чем раньше происходит размножение организмов, тем больше скорость роста популяции. Поясним это на воображаемом примере двух человеческих популяций²⁶, растущих по экспоненциальному закону. Предположим, что в первой популяции у каждой женщины в среднем по 5 детей, причем первый ребенок появлялся у них в 18 лет, а затем каждый год рождалось по одному ребенку (последний в 22 года). Предположим, что во второй популяции у каждой женщины в среднем по 10 детей, но появлялись на свет они позже, когда матери было от 30 до 39 лет (как и в предыдущем случае, в год по ребенку). Сначала может показаться, что вторая популяция растет в два раза быстрее первой. Но не будем торопиться с выводами и подсчитаем специфическую скорость роста r . Предположим, что девочки составляют половину всех родившихся детей. Тогда число девочек, приходящихся на одну мать, будет в первом случае 2,5, а во втором — 5. Напомним, что отношение численности дочернего поколения к численности материнского поколения есть не что иное, как R_0 — чистая скорость воспроизводства. Тогда для первой популяции $R_0 = 2,5$, а для второй $R_0 = 5$. Длительность поколения T в первой популяции будет составлять 20 лет, а во второй — 34,5 года. Соответственно значение r для первой популяции будет

$$r_1 = \frac{\ln 2,5}{20} = 0,046, \text{ а для второй } r_2 = \frac{\ln 5}{34,5} = 0,047.$$

Полученные величины практически одинаковы. Иными словами, женщины, родившие в возрасте от 18 до 22 лет 5 детей, вносят примерно такой же вклад в увеличение численности популяции, как и женщины, родившие в возрасте от 30 до 39 лет по 10 детей. Конечно, эти рассуждения справедливы только в том случае, если в обеих популяциях сохранится то же распределение рождае-

²⁶ Данный пример, заимствованный из книги Мак-Артура и Коннела (MacArthur, Connell, 1966), относится к категории «дурацких», но, как неоднократно подчеркивал в своих лекциях Н. В. Тимофеев-Ресовский, примеры «дурацкие» порой очень наглядно могут продемонстрировать суть какого-нибудь явления.

ности по возрастам, т. е. девочки, рожденные более молодыми матерями, сами начнут рожать с 18 лет, а те, что родились от матерей 30—39 лет, — только с 30 лет.

Из приведенного выше примера ясно, сколь важное значение демографической политике любого государства имеют законы, ограничивающие минимальный допустимый возраст вступления в брак, а также другие мероприятия, поощряющие деторождение только в определенном возрасте.

У многих животных возраст достижения половозрелости и возраст начала размножения могут сильно меняться в зависимости от конкретных условий существования. В менее благоприятных условиях размножение наступает позже, и, таким образом, скорость роста популяций снижается. Так, например, у полевки-кономки (*Microtus oeconomus*), численность которой регулярно колеблется, половозрелость может наступать на 20—25-й день в период нарастания численности или только на 9—11-й месяц в годы пиковой численности и в период депрессии. У планктонно-

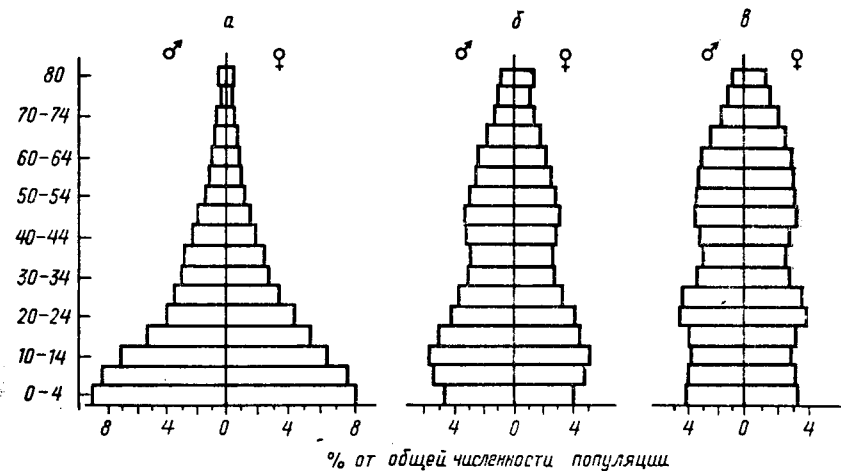


Рис. 26. Возрастная структура народонаселения в 1970 г. в трех странах, различающихся скоростью роста численности: а — Мексика (быстро растущая популяция); б — США (медленно растущая популяция); в — Швеция (стационарная популяция) (по Freedman, Berelson, 1974)

ветвистоусого рачка *Diaphanosoma brachyurum*, обычного в это время года в планктоне озер умеренной зоны, при обилии пищи откладка самками партеногенетических яиц наблюдается на 5—6-й день после рождения, тогда как при нехватке пищи размножение начинается только через 20—30 дней (при этом до данного возраста только небольшая часть популяции).

Важнейшая особенность популяции, растущей по экспоненциальному закону, — это стабильная возрастная структура, т. е. постоянное соотношение численностей разных возрастных групп. Справедливо и обратное утверждение: если в популяции поддерживается постоянное соотношение разных возрастных групп (а это соотношение в свою очередь есть следствие не меняющихся во времени распределений l_x и m_x), то такая популяция растет экспоненциально. Конечно, в популяциях, растущих экспоненциально, но с разной скоростью, возрастная структура различна: чем быстрее растет численность популяции, тем больше доля молодых особей (рис. 26). Как частный случай экспоненциального роста можно рассматривать стационарную популяцию, не ме-

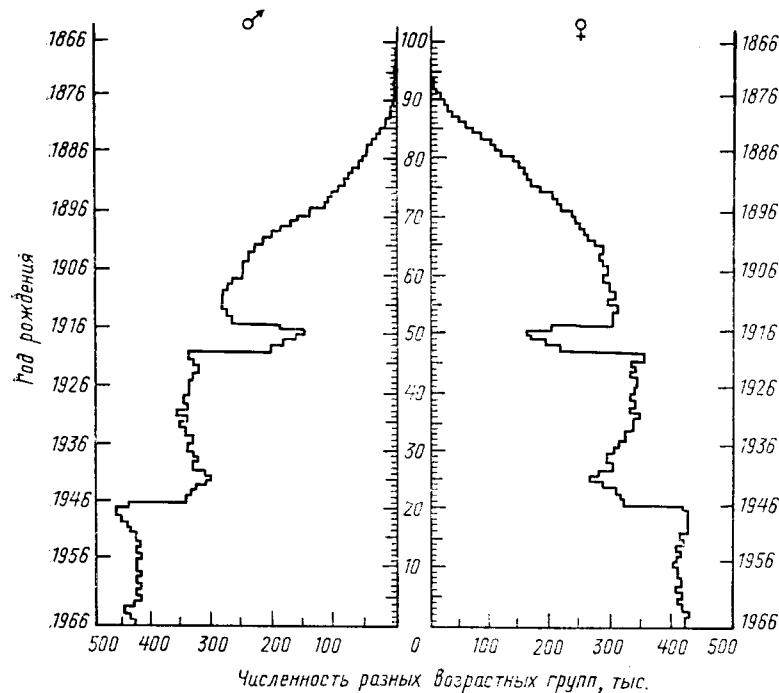


Рис. 27. Возрастная структура населения Франции по данным: на 1 января 1967 г. (слева — мужчины, справа — женщины). Пониженная численность мужского населения рождения 80—90-х гг. прошлого века — это результат массовой гибели во время первой мировой войны; «талиа», приходящаяся на 1916 г. рождения, — это результат резкого снижения рождаемости в годы первой мировой войны; вторая «талиа», приходящаяся на 40-е гг. рождения, — это результат снижения рождаемости в годы второй мировой войны; увеличение численности людей рождения 1946—1949 гг. — результат подъема рождаемости после массовой демобилизации. Непосредственные потери людей в годы второй мировой войны отражены прежде всего сокращением численности мужчин 1906—1926 гг. рождения (по Shryock et al., 1976; из Begon et al., 1986)

яющую свою численность во времени (т. е. $r=0$). В такой популяции также устанавливается стабильная возрастная структура.

Если наблюдать за возрастной структурой популяции какого-нибудь вида, продолжительность жизни которого по крайней мере несколько лет, можно заметить, как когорта молодых особей, появившихся на свет в благоприятный для размножения и (или) для выживания ранних стадий развития год, будучи многочисленнее других когорт, переходит из одной возрастной группы в другую. Такие «урожайные» поколения хорошо прослеживаются, например, в популяциях рыб.

В возрастной структуре населения европейских стран мощный след оставили две мировые войны. Например, на гистограмме возрастного распределения населения Франции в 1967 г. (рис. 27) хорошо видны две «талиа»: верхняя — это результат снижения рождаемости в годы первой мировой войны, а нижняя — результат снижения рождаемости в годы второй мировой войны. Каждый раз после окончания войны наблюдался подъем рождаемости.

Регуляция численности популяции

Примеры экспоненциального роста

Как уже подчеркивалось в предыдущем разделе, любая популяция в принципе способна экспоненциально увеличивать свою численность, и именно поэтому экспоненциальная модель используется для оценки потенциальных возможностей роста популяций. В некоторых случаях, однако, экспоненциальная модель оказывается пригодной для описания и реально наблюдаемых процессов. Очевидно, это возможно тогда, когда в течение достаточно продолжительного (относительно длительности поколения) времени ничто не ограничивает рост популяции и соответственно показатель его удельной скорости (r) сохраняет постоянное положительное значение.

Так, например, в 1937 г. на небольшой остров Протекшн (у северо-западного побережья США близ штата Вашингтон) были завезены 2 самца и 6 самок фазана (*Phasianus colchicus torquatus*), ранее на острове не встречавшегося. В том же году фазаны начали размножаться, а через 6 лет популяция, начало которой дали 8 птиц, насчитывала уже 1898 особей. Как следует из рис. 28 а, в течение по крайней мере первых 3—4 лет рост численности фазанов хорошо описывался экспоненциальной зависимостью (прямая линия при логарифмической шкале по ординате). К сожалению, позднее, в связи с началом военных действий, на острове были расположены войска, ежегодные учеты прекратились, а сама популяция фазанов была в значительной степени истреблена.

Другой известный случай экспоненциального роста популяции — увеличение численности популяции кольчатой горлицы (*Streptopelia decaocto*) на Британских островах в конце 1950-х — начале 1960-х гг. (рис. 28, б). Прекратился этот рост только через 8 лет, после того как все пригодные местообитания были заселены.

Список примеров экспоненциального роста популяций может быть продолжен. В частности, несколько раз экспоненциальное (или по крайней мере близкое к экспоненциальному) увеличение численности северного оленя (*Rangifer tarandus*) наблюдалось при интродукции его на различные острова.

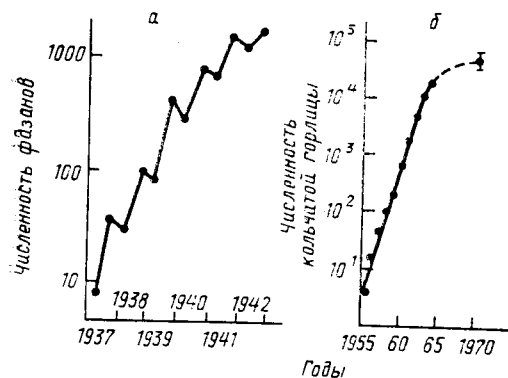


Рис. 28. Экспоненциальный рост численности островных популяций птиц:

а — фазана (*Phasianus colchicus torquatus*) на острове Протекшин; б — кольчатой горлицы (*Streptopelia decaocto*) на Британских островах. Учет фазанов проводили каждый год дважды — весной и летом. По ординате в обоих случаях логарифмическая шкала (по Лэк, 1957 и Hutchinson, 1978)

ки), интродуцированных на остров в 1944 г., дали популяцию, насчитывавшую в 1957 г. 1350 особей, а в 1963 г. — около 6 тыс. особей (площадь этого острова 332 км², что примерно в три раза больше площади острова Святого Павла). В последующие годы произошло, однако, катастрофическое снижение численности оленей — к 1966 г. их осталось только 42. В обоих вышеописанных случаях причиной резкого снижения численности была нехватка в зимнее время пищи, состоящей почти исключительно из лишайников.

Заметим, что все приведенные выше примеры — это случаи молодых, по сути только зарождающихся, островных (!) популяций, возникших от небольшого числа особей. Успех интродукции организмов какого-либо вида на определенный остров свидетельствует не только о подходящих климатических условиях, но также и о наличии некоторого запаса всех необходимых ресурсов. Именно наличие такого запаса обеспечивает в течение некоторого времени возможность увеличения численности с постоянной

удельной скоростью. Немаловажно и то, что на островах чаще, чем на материке, отсутствует сильный пресс хищников и паразитов.

В лаборатории можно создать условия для экспоненциального роста, если снабжать культивируемые организмы избытком ресурсов, обычно лимитирующих их развитие, а также поддерживать значение всех физико-химических параметров среды в пределах толерантности данного вида. Нередко для поддержания экспоненциального роста бывает нужно удалять продукты обмена веществ организмов (используя, например, проточные системы при культивировании различных водных животных и растений) или изолировать нарождающихся особей друг от друга, чтобы избежать их скученности (это важно, например, при культивировании многих грызунов и других животных с достаточно сложным поведением). Практически получить в эксперименте кривую экспоненциального роста несложно только для очень мелких организмов (дрожжевых грибов, простейших, одноклеточных водорослей и т. д.). Крупные организмы культивировать в больших количествах трудно по чисто техническим причинам. Кроме того, для этого требуется много времени.

Ситуации, при которых складываются условия экспоненциального роста, возможны и в природе, притом не только для островных популяций. Так, например, в озерах умеренных широт весной, после таяния льда, в поверхностных слоях содержится большое количество обычно дефицитных для планктонных водорослей биогенных элементов (фосфора, азота, кремния), и поэтому неудивительно, что сразу после прогревания воды здесь наблюдается быстрый (близкий к экспоненциальному) рост численности диатомовых или зеленых водорослей. Прекращается он лишь тогда, когда все дефицитные элементы окажутся связанными в клетках водорослей или же когда продукция популяций уравнивается выеданием их различными животными-фитофагами.

Хотя можно привести и другие примеры реально наблюдаемого экспоненциального увеличения численности, нельзя сказать, чтобы они были очень многочисленны. Очевидно, возрастание численности популяции по экспоненциальному закону если и происходит, то только очень короткое время, сменяясь затем спадом или выходом на плато (=стационарный уровень). В принципе возможны несколько вариантов прекращения экспоненциального роста численности. Первый вариант — это чередование периодов экспоненциального роста численности с периодами резкого (катастрофического) спада, вплоть до очень низких значений. Подобная регуляция (а под регуляцией численности мы будем понимать действие любых механизмов, приводящих к ограничению роста популяции) наиболее вероятна у организмов с коротким жизненным циклом, обитающих в местах с резко выраженными колебаниями основных лимитирующих факторов, например у насекомых, живущих в высоких широтах. Очевидно также то, что такие организмы должны иметь покоящиеся стадии, позволяю-

шие пережить неблагоприятные сезоны. Второй вариант — это резкая остановка экспоненциального роста и поддержание популяции на постоянном (=стационарном) уровне, вокруг которого возможны различные флуктуации. Третий вариант — это плавный выход на плато. Получающаяся при этом S-образная форма кривой указывает на то, что по мере увеличения численности популяции скорость роста ее не остается постоянной, а снижается. S-образный рост популяций наблюдается очень часто как в лабораторных экспериментах, так и при вселении видов в новые местообитания.

Логистическая модель роста популяции

Для описания S-образного роста может быть использовано множество различных уравнений, но наибольшую популярность получило самое простое из них — так называемое логистическое. Впервые предложенное как модель роста народонаселения в 1838 г. бельгийским математиком П.-Ф. Ферхюльстом (Verhulst, 1838)²⁷, оно было пероткрыто заново американскими исследователями Р. Перлем и Л. Ридом (Pearl, Reed, 1920) в 1920 г., которые, впрочем, уже через год признали приоритет Ферхюльста.

В основе логистической модели (рис. 29) лежит очень простое предположение, а именно линейное снижение скорости удельного роста $r_a = \frac{dN}{Ndt}$ по мере возрастания численности N , причем скорость эта становится равной нулю при достижении некоторой предельной для данной среды численности K . Следовательно, если $N=K$, то $r_a=0$. Логистическое уравнение нагляднее всего записать в дифференциальной форме:

$$\frac{dN}{dt} = r_{\max} N \left(\frac{K - N}{K} \right),$$

где r_{\max} — константа экспоненциального роста, который мог бы наблюдаться в начальный момент увеличения численности (теоретически при $N=0$, или, как говорят иногда, в «конкурентном

²⁷ Термин «логистическая кривая» был предложен П.-Ф. Ферхюльстом без каких-либо объяснений, но, поскольку во французском языке того времени слово «logistique» относилось к «искусству вычисления» (противопоставлялось «теоретической арифметике») и использовалось для обозначения особых логарифмов, употреблявшихся в астрономических расчетах, современные исследователи (Kingsland, 1985) полагают, что Ферхюльст хотел подчеркнуть этим названием возможность определения с помощью предлагаемой формулы предельной численности популяции и времени, необходимого для ее достижения. Поиски формального «закона» снижения скорости роста популяции по мере увеличения ее численности начались в демографии задолго до работ Ферхюльста. В частности, учитель Ферхюльста известный статистик А.-Л.-Ж. Кеттле (1796—1874), опираясь на аналогию из механики (движение крупного тела в вязкой жидкости), предполагал, что «...сопротивление росту популяции должно возрастать пропорционально квадрату скорости этого роста». Хотя в целом научное наследие П.-Ф. Ферхюльста получило высокую оценку современников, этого нельзя сказать о предложенных им моделях (логистической и некоторых других) динамики роста народонаселения. Возможно, что именно отсутствие физических аналогий считалось их слабым местом.

вакууме»). В популярных учебниках экологии иногда не совсем верно постоянный коэффициент из логистического уравнения r_{\max} приравнивают к показателю любого экспоненциального роста данной популяции, т. е. утверждается, что $r_{\max} = r_a$. На самом деле это не так: для соблюдения экспоненциального роста необходимо, чтобы показатель r_a был постоянной величиной ($r_a =$

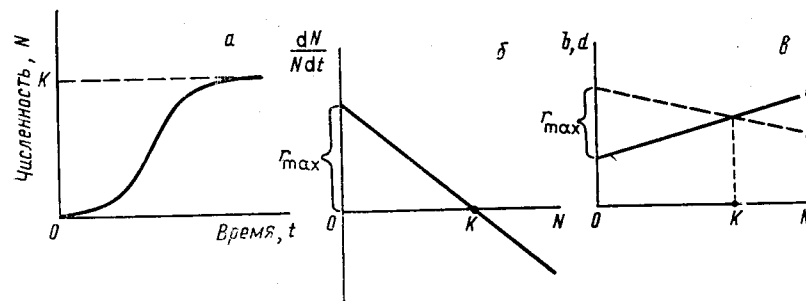


Рис. 29. Логистическая модель роста популяции: а — кривая роста численности (N); б — зависимость удельной скорости роста ($\frac{dN}{Ndt}$) от численности (N); в — зависимость рождаемости (b) и смертности (d) от численности. K — предельная численность

$= \text{const}$), для осуществления же логистического роста необходимо, чтобы показатель r_a снижался по линейному закону при увеличении численности N . Напомним, что r_a как в уравнении экспоненциальном, так и в уравнении логистическом равно разности удельной рождаемости и удельной смертности. При логистическом росте r_a почти равно r_{\max} только при численности, близкой к нулю, т. е. тогда, когда рождаемость b максимальна, а смертность d минимальна. Линейный характер изменения r_a при увеличении N подразумевает линейное изменение как рождаемости, так и смертности (см. рис. 29). В интегральной форме логистическое уравнение имеет вид $N_t = \frac{K}{1 + e^{-r_{\max} t}}$, где N_t — численность популяции в момент времени t , e — основание натуральных логарифмов, а a — «постоянная интегрирования». Величину K можно трактовать как меру «емкости среды» в отношении особей данного вида (точнее, данной популяции).

Многие экологи 20—30-х гг., особенно имевшие дело с лабораторными культурами организмов, отнеслись с большим энтузиазмом к использованию логистического уравнения для описания экспериментальных данных. Энтузиазм этот объяснялся, видимо, тем, что S-образный (в широком смысле этого слова) рост популяций действительно наблюдался очень часто, а логистическое уравнение, сколь бы ни было оно несовершенным²⁸, описывало

²⁸ Заметим, что основное предположение логистического уравнения — линейная зависимость удельной скорости популяционного роста от плотности попу-

этот рост и, таким образом, служило первой моделью динамики численности, позволяющей говорить об общих закономерностях этого процесса.

Р. Перль и Л. Рид предполагали, что логистическая кривая хорошо описывает рост народонаселения в США до того момента, когда они проводили свое исследование (т. е. до 1920 г., а в более поздней публикации — и до 1940 г.), но, как сейчас ясно, действительно наблюдавшееся тогда соответствие динамики населения логистической модели не могло служить основанием для прогноза дальнейшего хода этого процесса²⁹: численность населения США в последующие годы возрастала гораздо быстрее, чем этого следовало бы ожидать на основании логистической кривой.

Логистическая кривая не раз использовалась и при описании результатов лабораторных опытов по культивированию тех или иных мелких организмов в ограниченном пространстве (сосуде, садке и т. п.) при ограниченном поступлении пищевых ресурсов. Такие зависимости в 20—40-е гг. были получены для бактерий, дрожжей, простейших, мелких ракообразных и ряда насекомых. Изучая рост популяций дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* и *Schizosaccharomyces kephir*, Г. Ф. Гаузе показал, что значение предельной плотности (оцениваемой величиной K) для этих видов неодинаково: для *Saccharomyces* она в 2 раза выше, чем для *Schizosaccharomyces*, причем различие это, как выяснилось, связано с тем, что второй вид вырабатывает примерно в 2 раза больше этилового спирта, чем первый, а именно накопление спирта в среде и тормозит дальнейший рост дрожжей. Если продукты метаболизма удаляются из среды или не оказывают тормозящего действия на размножение организмов, то величина предельной плотности определяется соотношением интенсивности поступления в среду пищи и интенсивности потребления ее организмами (т. е. их рационом). На лабораторных культурах ветвистоусого рачка *Daphnia obtusa* Л. Слободкин (Slobodkin, 1954) показал, что, добавляя в разные варианты разное количество корма (взвеси одноклеточной водоросли *Chlamydomonas*), можно непосредственно влиять на предельную плотность K , причем величина этой плотности линейно возрастает при увеличении количества задаваемой пищи.

яции, довольно искусственно в том смысле, что не следует из каких-либо особенностей самих организмов. Экспоненциальная модель в этом отношении гораздо более «естественна».

²⁹ Данный пример должен настораживать тех, кто полагает, что наблюдаемые экологией процессы могут быть выражены простыми и достаточно универсальными зависимостями. Возможно, уместно напомнить здесь и о «парадоксе Рассела», который утверждает, что если вы каждое утро заказываете по телефону такси, а затем откладываете номера пришедших машин на график, то полученный для n дней график можно описать полиномом $(n-1)$ -й степени, но на основании этого полинома нельзя предсказать, какая машина придет завтра (цит. по Налимову, 1974).

Логистическая модель, как уже подчеркивалось выше, основывается на очень простых постулатах, которые не выводимы из свойств организмов, однако мы можем себе представить, какими чертами необходимо обладать организм, чтобы рост их популяции с большей вероятностью описывался логистической кривой. Во-первых, все особи популяции должны быть одинаковыми, т. е. потреблять одно и то же количество пищи (и других ресурсов), а при возрастании плотности популяции для них в равной степени должна возрастать вероятность гибели и (или) снижаться вероятность оставить потомство. Во-вторых, реакция этих организмов на возрастание плотности популяции, проявляющаяся в снижении рождаемости и увеличении смертности, должна быть практически мгновенной. Хотя ни один реальный вид организмов такими свойствами не обладает, очевидно, что простейшие или бактерии, т. е. существа мелкие и размножающиеся простым делением, ближе к такому идеалу, чем крупные многоклеточные организмы, характеризующиеся сложным циклом развития и сложной размерно-возрастной структурой популяции. Очевидно также, что, четко осознавая, чем и в какой степени реальные организмы отличаются от идеального объекта логистической модели, исследователь может сделать эту модель более реалистичной, вводя в нее те или иные усложнения, учитывая, например, размерную структуру популяции и эффект запаздывания.

Предположение о линейной зависимости скорости роста популяции от ее плотности (основное условие логистического роста) Ф. Смит (Smith, 1963) проверил экспериментально на лабораторной популяции рачка *Daphnia magna*. Увеличивая объем сосуда питательной средой, в котором содержались дафнии, Ф. Смит в течение некоторого времени поддерживал плотность растущей популяции на одном уровне. Определив таким образом при разных плотностях значения удельной скорости популяционного роста, Ф. Смит построил по экспериментальным данным график, отражающий взаимосвязь данных величин. В соответствии с логистической моделью ожидалось, что график этот будет прямой линией, однако на самом деле получилась вогнутая кривая, т. е. при низкой плотности популяция росла быстрее, чем это было бы при линейной зависимости, а при высокой — медленнее. Учтя эти данные и соответствующим образом модифицировав модель, Смит добился гораздо лучшего соответствия ее результатам эксперимента.

Чтобы логистическая модель была более реалистичной, в частности чтобы она лучше описывала динамику популяции не только на начальном этапе ее развития, необходимо учитывать и наблюдающееся практически в каждой популяции запаздывание реакции организмов (проявляющейся как их гибель или размножение) на изменения, произошедшие в окружающей среде. Так, например, у часто используемых в лабораторных экспериментах дафний самки отвечают на улучшение пищевых условий откладкой в выводковые камеры очередных порций партеногенетических

яиц. Эта реакция довольно быстрая, но не мгновенная: если ранее дафния голодала, то в ее теле сначала должны образоваться пузырьки с жироподобным веществом, которые затем сосредоточатся около яичников, и запас энергоемких веществ перейдет непосредственно в созревающие ооциты — на все это уйдет минимум 2—3 дня. После того как яйца отложены в выводковую камеру, пройдет еще время, в течение которого в них сформируются эмбрионы, и только спустя 2—5 сут (срок зависит от температуры) из них вылупятся молодые рачки, способные самостоятельно плавать и отфильтровывать пищу. Но за те несколько дней, которые минули с момента улучшения пищевых условий в окружающей среде до момента появления на свет молодых рачков, концентрация пищи в водоеме (или в экспериментальном сосуде) могла существенным образом измениться. Если она даже не изменилась к моменту выхода из яиц рачков, она с большой степенью вероятности может измениться (сократиться) после того, как масса недавно отрожденных особей приступит к самостоятельному питанию. К этому времени, однако, самки успеют отложить новые яйца, а вылупившиеся из них молодые рачки окажутся уже в явно неблагоприятных пищевых условиях. Ответом на наступившее голодание будет резкое сокращение интенсивности откладки яиц, а также гибель особей, причем в первую очередь молодых, характеризующихся более интенсивным удельным (на единицу массы тела) метаболизмом, но не имеющих значительных энергетических запасов (взрослые самки такими запасами обладают и при не очень сильном голодании могут спастись от гибели ценой прекращения размножения).

Очевидно, в популяциях дафний, существующих в условиях регулярного поступления постоянного количества корма, с большой степенью вероятности следует ожидать возникновения колебаний численности, которые по сути своей являются автоколебаниями, т. е. колебаниями, вызванными не изменениями факторов, внешних по отношению к системе «пища—потребитель», а колебаниями, связанными с несовершенством самого способа регуляции численности, точнее, установления соответствия численности (и биомассы!) популяции тому количеству пищи, которое имеется в данный момент в среде. Подобные автоколебания нередко действительно возникают в популяциях дафний, а также многих других животных, культивируемых в лабораторных условиях при регулярном снабжении постоянным количеством пищи.

Пожалуй, наиболее известный пример колебаний такого рода приведен австралийским энтомологом А. Никольсоном (Nicholson, 1954), экспериментировавшим с лабораторными популяциями падальной мухи *Lucilia cuprina*. Взрослые особи этого вида могут долго существовать в садке, питаясь только сахаром и водой, но, чтобы отложить яйца, им обязательно нужно потребить определенное количество белковой пищи. Личинки *L. cuprina* живут в природе в трупах животных, а в лаборатории их удается успешно доводить до окукливания на кусочках печени. В долго-

срочных (продолжающихся иногда более года) опытах, при условии ограниченного количества белковой пищи для взрослых и неограниченного — для личинок, вся популяция совершала правильные циклические колебания (рис. 30) с максимумами через каждые 30—40 дней. Механизм возникновения этих колебаний ясен: при достижении слишком высокой плотности вылетающим из куколок взрослым мухам не хватало белковой пищи, и поэтому только отдельным самкам удавалось отложить яйца. Соответ-

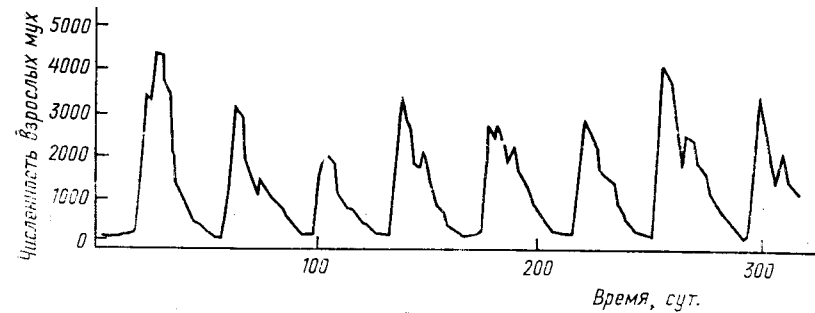


Рис. 30. Циклические колебания численности взрослых мух *Lucilia cuprina* в лабораторной популяции, культивируемой на постоянном количестве корма (по Nicholson, 1954)

венно резко снижалась численность следующего поколения. В условиях пониженной численности взрослых особей белковой пищи хватало практически на всех самок, и в последующий период происходило быстрое нарастание численности популяции, после чего снова начинало сказываться пищевое лимитирование, — и весь цикл повторялся. В других сериях опыта А. Никольсон снабжал взрослых мух избытком полноценной пищи, но строго ограничивал количество пищи для личинок. При этом также возникали колебания численности, вызванные тем, что при высокой плотности личинок подавляющему большинству из них не хватало пищи для завершения метаморфоза и превращения в куколку. Таким образом, основная причина возникновения колебаний при лимитировании пищей личинок — это периодическое повышение смертности, а при лимитировании пищей взрослых — периодическое снижение рождаемости.

Запаздывание (или, как иногда говорят, лаг-эффект) в реакции скорости роста популяции на ее плотность (подчеркнем, что речь идет о формальном выражении — на самом деле это может быть реакция не на саму плотность, а на количество пищи, приходящееся на одну особь) может быть учтено в логистической модели, которая примет следующий вид:

$$\frac{dN_t}{dt} = r_{\max} N_t \left(\frac{K - N_{t-\tau}}{K} \right),$$

где $\frac{dN_t}{dt}$ — скорость изменения численности в момент t , N_t —

численность в момент t , а $N_{t-\tau}$ — численность, наблюдавшаяся за время τ до момента t . В случае популяций дафний τ можно трактовать как промежуток времени между моментом образования яиц (в ответ на улучшение пищевых условий) и моментом выхода из этих яиц молоди. Теоретическое исследование логистической модели с запаздыванием показало, что ей свойствен колебательный режим, причем при увеличении времени запаздывания и величины максимальной скорости (r_{\max}) возрастают амплитуда и частота таких колебаний.

Существуют и более сложные модификации логистического уравнения, например описывающие динамику популяции с дискретными, перекрывающимися поколениями, или учитывающие влияние случайного (стохастически) меняющихся внешних условий на скорость роста популяции или на величину равновесной плотности (K). Порожденная такими моделями динамика численности может быть достаточно сложной и порой практически неотличимой от динамики, определяемой чисто стохастическими процессами.

Разные типы экологических стратегий

Константы « r » и « K » из логистического уравнения дали названия двум типам естественного отбора, выделив которые, американские исследователи Р. Мак-Артур и Э. Уилсон (MacArthur, Wilson, 1967) положили начало концепции, получившей позднее широкое признание (Пианка, 1981; Миркин, 1985). Согласно этой концепции среди множества разнообразных экологических стратегий, свойственных тем или иным организмам и направленных в конечном счете всегда на повышение вероятности выжить и оставить потомство, можно выделить два крайних типа. Так называемая r -стратегия определяется отбором, направленным прежде всего на повышение скорости роста популяции в начальный период увеличения ее численности, т. е. тогда, когда плотность мала и соответственно слабо еще выражено тормозящее действие конкуренции. K -стратегия связана с отбором, направленным на повышение выживаемости (а соответственно и величины предельной плотности K) в условиях уже стабилизировавшейся численности, при сильном воздействии конкуренции (как внутривидовой, так и межвидовой), а нередко и хищничества. Если r -отбор — это прежде всего отбор на такие качества, как высокая плодовитость, быстрое достижение половозрелости, короткий жизненный цикл, способность быстро распространиться в новые местообитания, а также способность пережить неблагоприятный период в состоянии покоящихся стадий, то K -отбор — это отбор на конкурентоспособность, повышение защищенности от хищников и паразитов, повышение вероятности выживания каждого продуцированного потомка, на развитие более совершенных внутривидовых механизмов регуляции численности.

Очевидно, что r -виды (точнее, виды, сформированные r -отбором) будут иметь преимущество на ранних этапах сукцессии, при заселении новых местообитаний, в молодых, не очень богатых видами сообществах, тогда как K -виды будут иметь преимущество в сложившихся зрелых сообществах, где для выживания любого вида определяющей является система биотических отношений. Конечно, не следует забывать, что выделение r - и K -стратегий в чистом виде есть условность. На самом деле каждый существующий на земле вид организмов испытывал и испытывает некоторую комбинацию r - и K -отбора, т. е. оставляемые отбором особи должны обладать как достаточно высокой плодовитостью, так и достаточно развитой способностью выжить при наличии конкуренции и пресса хищников. Но ясно также, что за любое эволюционное приобретение организм приходится чем-то «расплачиваться». Наличие довольно жестких ограничений, накладываемых на каждый организм его физиологическими и морфологическими особенностями, не позволяет преуспевать ему одновременно по всем направлениям. Так, например, нельзя иметь очень высокую плодовитость, продуцируя при этом потомков крупных, хорошо защищенных и снабженных большим количеством питательных веществ. Между количеством и качеством потомков приходится выбирать: эти свойства оказываются альтернативными, давая тем самым исходный материал для дивергенции в направлении r - или K -стратегии. Концепция r - и K -отбора позволяет выявлять разные типы стратегий и ранжировать виды по величинам r и K в пределах любой группы организмов, как таксономической (например, среди семейства сложноцветных или среди отряда грызунов), так и экологической (например, в сообществе луговой растительности или среди озерного зоопланктона).

Проблема жизненных, или, как иногда говорят, эколого-ценотических, стратегий³⁰ уже давно привлекала внимание специалистов-фитоценологов. Так, еще в 30-х гг. Л. Г. Раменский (1938) предложил различать три основных типа растений, названных им виолентами, пациентами и эксплорентами, различающихся стратегией выживания.

Виоленты (от латинского *violentia* — склонность к насилию), или силовики, — это виды, нередко определяющие облик общества, способные к подавлению конкурентов за счет более интенсивного роста и более полного использования территории. Как правило, у виолентов мощная корневая система и хорошо развитая надземная часть. Типичные виоленты — это многие деревья (особенно образующие коренные леса), но также травянистые растения, доминирующие в тех или иных сообществах, напри-

³⁰ Выражение «эколого-ценотическая стратегия», предложенное Б. М. Миркиным (1983), представляется нам наиболее удачным, поскольку отражает как экологические особенности вида (что ботаниками традиционно относится к экологии растений), так и его положение в сообществе (ценозе).

мер мох сфагнум (*Sphagnum* sp.) на сфагнумовых болотах или тростник (*Phragmites communis*), образующий сплошные заросли по мелководьям многих озер.

Пациенты (от латинского *patientia* — терпеливость, выносливость), или выносливцы, — это виды, способные выживать в неблагоприятной среде, там, где многие другие виды существовать просто не могут, например в условиях недостаточной освещенности, недостаточной увлажненности, бедности почвы элементами минерального питания и т. п. К пациентам относятся многие растения, считающиеся «сухотлюбивыми», «тенелюбивыми» или даже «солелюбивыми». При этом экспериментально показано, что многие из них (но не все!) в отсутствие конкурентов могут существовать и даже очень хорошо чувствуют себя в условиях большей влажности, большей освещенности и т. д.

Эксплеренты (от латинского *explere* — наполнять, заполнять), или «выполняющие», — это виды, быстро размножающиеся и быстро расселяющиеся, появляющиеся там, где нарушены коренные сообщества. К типичным эксплерентам относятся растения, поселяющиеся на вырубках и гарях, например иван-чай (*Chamaenerion angustifolium*) или осина (*Populus tremula*), а также ряд растений-сорняков, у многих эксплерентов семена способны долгое время сохранять всхожесть, будучи погребенными в почве и как бы ожидая случая нарушения коренного сообщества. В ходе сукцессии эксплеренты обычно вытесняются виолентами.

Надо подчеркнуть, что отнесение определенного вида растений к виолентам, пациентам или эксплерентам не может основываться только на его аутоэкологических (т. е. полученных вне естественного сообщества) характеристиках. Тип эколого-ценотической стратегии отражает также положение вида в сообществе. Неудивительно поэтому, что один и тот же вид, входя в разные сообщества, может относиться к разным эколого-ценотическим типам. Так, например, сосна (*Pinus sylvestris*), будучи типичным виолентом в сосновом бору, может быть пациентом на болоте.

Предложенная Л. Г. Раменским система эколого-ценотических стратегий (или, как он сам говорил, ценотипов) до недавнего времени была известна только специалистам. Внимание же широкого круга экологов было привлечено к ней, когда стали очень популярными представления о *r*-, *K*-отборе, а также после того, как независимо от работ Л. Г. Раменского почти идентичную классификацию жизненных стратегий растений предложил в 70-х гг. английский исследователь Дж. Грайм (Grime, 1979). Выделенные Дж. Граймом типы — это конкуренты (соответствуют виолентам), стресс-толеранты (=пациенты) и рудералы (примерно соответствуют эксплерентам). Очевидно, что, как и в случае с *r*- и *K*-стратегиями, не существует виолентов, пациентов и эксплерентов в «чистом виде». Каждый вид должен обладать определенной степенью «виолентности», «пациентности» и «экспле-

рентности», хотя соотношение этих качеств от вида к виду может сильно меняться. Схематически систему Раменского—Грайма можно изобразить в виде треугольника, углы которого заняты крайними типами, а точки, соответствующие тем или иным реальным растениям в реальных ценозах, изображаются на плоскости в пределах данного треугольника.

Система Раменского—Грайма разработана для растений, но ее можно использовать и для животных. Во всяком случае, недавно Ю. Э. Романовский (1989; Romanovsky, 1984) выделил эти типы среди планктонных ветвистоусых ракообразных. К виолентам он отнес крупные, быстро растущие и быстро размножающиеся виды (например, *Daphnia pulex*), способные на стадии взрослых особей (но не молоди!) переносить острую нехватку пищи причем сама концентрация пищи нередко определяется именно процессом выедания виолентов как наиболее эффективных фильтраторов). К пациентам были отнесены виды сравнительно мелкие например, *Diaphanosoma brachyurum*), медленно растущие и медленно размножающиеся, но откладывающие крупные яйца и потому способные жить и размножаться в условиях очень низкой концентрации пищи. Эксплеренты среди ветвистоусых — это виды мелкие, очень быстро растущие, быстро размножающиеся, но не переносящие низких концентраций пищи и потому вытесняемые виолентами или пациентами. Типичные представители эксплерентов среди ветвистоусых — это представители рода *Moina*, как правило, достигающие высокой численности только во временных водоемах.

Равновесная плотность. Регуляционизм и стохастизм

Логистическая модель популяционного роста исходит из предположения о том, что для каждой популяции в каждом конкретном местообитании существует определенный «равновесный» уровень плотности (=численности), т. е. уровень, при котором рождаемость равна смертности, а популяция, замещая саму себя за одно поколение, сохраняет постоянную численность (находится в стационарном состоянии). Если равновесный уровень превышен, согласно логике логистической модели что-то в самой популяции или в окружающей среде должно измениться таким образом, чтобы смертность стала больше рождаемости, а популяция соответственно начала сокращать свою численность. Наоборот, в случае понижения численности ниже равновесного уровня процессы, происходящие в популяции или в среде, должны привести к тому, чтобы рождаемость стала превышать смертность, а численность популяции соответственно расти.

Представление о том, что каждая популяция обладает равновесным уровнем плотности и существуют выработавшиеся в ходе эволюции внутривидовые (или внутрисистемные) механизмы, направленные на поддержание этой плотности, лежит в ос-

нове подхода, который наиболее точно можно охарактеризовать как регуляционизм.

Для формирования данного подхода большое значение имели выполненные в 30—50-х гг. теоретические и экспериментальные работы австралийского энтомолога А. Никольсона (Nicholson, 1933, 1957), подчеркнувшего, что динамика численности любой популяции есть автоматически регулируемый процесс, а действие факторов, контролирующих популяцию, управляется плотностью самой контролируемой популяции. Выше уже говорилось об опытах Никольсона с падающей мухой, наглядно продемонстрировавших механизм возникновения в популяциях автоколебаний численности.

Принципиально другой подход — это стохастизм³¹, уделяющий основное внимание факторам, случайно действующим, или, точнее, случайно распределенным во времени и в пространстве. Сторонники стохастизма обычно отрицают существование «равновесного» уровня, всякое отклонение от которого будто бы автоматически включает процессы, возвращающие популяцию к исходному уровню. С позиции стохастизма «равновесный уровень численности (т. е. тот, при котором $R_0=1$) есть просто артефакт усреднения за длительный срок: чем длиннее имеющийся ряд наблюдений за какой-нибудь популяцией, тем больше шансов утверждать, что средняя плотность, полученная за ряд лет, это и есть «равновесная» плотность, активно поддерживаемая специальными механизмами.

Спор сторонников регуляционизма и стохастизма достиг своей кульминации в конце 50-х гг., особенно после выхода в свет капитальной сводки «Распространение и обилие животных», принадлежащей перу австралийских исследователей Г. Андресварты и Л. Берча (Andrewartha, Birch, 1954). Проанализировав очень большой эмпирический материал (главным образом по насекомым), Андресварта и Берч пришли к выводу о том, что популяции животных в природе обычно ограничены: 1) нехваткой ресурсов (пищи, подходящих мест для гнездовий и т. д.); 2) недоступностью этих ресурсов вследствие ограниченных возможностей расселения животных; 3) кратковременностью периода, в течение которого скорость роста популяции r сохраняет положительное значение. По мнению сторонников стохастизма, распространение какого-либо вида организмов в пространстве и динамика численности его популяций во времени ограничены одними и теми же

³¹ Термины «регуляционизм» и «стохастизм», на наш взгляд, наиболее точно отражают суть двух крайних взглядов на проблему механизмов динамики численности природных популяций. Эти термины были предложены Г. А. Викторовым (1965, 1967), давшим для своего времени очень содержательный обзор различных концепций динамики численности. Строго говоря, в работах Г. А. Виктора речь шла только о насекомых, но исторически сложилось так, что именно энтомологам принадлежала тогда лидирующая роль в познании общих закономерностей динамики численности популяций.

факторами³², тогда как сторонники регуляционизма полагают, что распространение организмов лимитируется главным образом абиотическими (независимыми от плотности) факторами, а динамика численности — биотическими, как правило, зависимыми от плотности.

Факторами, зависимыми от плотности, в экологии называют такие, удельное (т. е. в расчете на одну особь) воздействие которых меняется при изменении плотности популяции, а независимыми от плотности — те, удельное воздействие которых при разном уровне плотности сохраняется одним и тем же. К примеру, если в популяции оленей ежегодно погибает от волков 30% всех особей (а абсолютное число погибших соответственно колеблется год от года в зависимости от колебаний численности популяции), то пресс хищников в данном случае выступает в качестве фактора, независимого от плотности. Если же, наоборот, доля погибших от волков оленей будет колебаться, достигая 50% в годы высокой численности и только 5% в годы низкой численности, то пресс хищников будет фактором, зависимым от плотности. Заметим, что чаще всего именно зависимым от плотности называется влияние хищников на популяцию. Сходным образом возрастает при увеличении плотности популяции воздействие на нее пресса паразитов, эпизоотий, внутривидовой конкуренции за пищу. Поскольку все эти факторы биотические, возникает мысль о том, что деление их на зависимые и независимые от плотности факторы совпадает с делением их на биотические и абиотические. На самом деле возможны ситуации, когда климатические, случайно меняющиеся во времени, факторы оказываются зависимыми от плотности популяции. Например, если какие-нибудь насекомые переживают зиму во взрослом состоянии, спрятавшись в укрытия, а количество таких укрытий ограничено и в каждом местообитании более или менее постоянно, то доля успешно перезимовавших (выживших) особей будет колебаться в зависимости от колебаний численности всей популяции. При высокой чис-

³² Это обстоятельство особо подчеркивается сторонниками концепции «распределения риска» (англ. spreading of risk), согласно которой численность лютого вида в природе поддерживается на определенном уровне (точнее, в определенных границах) постольку, поскольку риск гибели особей от каких-либо благоприятных факторов случайно распределен во времени и в пространстве. Важнейшее условие распределения риска — это гетерогенность, «неодинаковость» как конкретных местообитаний, так и самих особей. Концепция «распределения риска» была выдвинута голландскими исследователями П. Буром (den Boer, 1968, 1981) и Я. Реддингиусом (Reddingius, 1971), а затем поддержана Андресвартой и Л. Берчем (Andrewartha, Birch, 1984). Математическая модель, построенная на основе данной концепции (Reddingius, den Boer, 1970), показала принципиальную возможность довольно длительного (т. е. с малым сроком вымирания) существования популяции при регуляции ее только стохастически распределенными факторами. Особенно устойчивой, предсказывающей практически неограниченное во времени существование популяции, модель была тогда, когда в ней была введена зависимая от плотности регуляция (катастрофическое снижение численности при достижении ею некоторого крайне высокого порогового значения).

ленности доля перезимовавших будет мала, а доля не нашедших укрытия и потому погибших велика; при низкой численности доля выживших будет больше, а погибших — меньше.

Зависимая от плотности регуляция в той или иной мере проявляется в каждой популяции, хотя «степень совершенства» регулирующих механизмов может быть очень разной. Так, у некоторых животных (например, полевок или совершающих массовые миграции видов саранчи) процесс регулирования плотности довольно сложный, основывающийся на способности особей менять свое поведение и физиологию, непосредственно реагируя на изменения самой плотности популяции. У других же видов регуляция плотности может быть довольно «примитивным», проявляющимся, например, в массовой гибели особей при крайне высокой плотности популяции, после того как в окружающей среде уже произошли неблагоприятные изменения, вызванные этой высокой плотностью.

Наличие зависимой от плотности регуляции в любой длительно существующей популяции доказывается тем, что усредненное за продолжительное время значение ее чистой скорости воспроизводства (R_0) всегда равно 1. Простой гипотетический пример, приведенный когда-то известным английским генетиком Дж. Холдейном, свидетельствует о том, что другие варианты маловероятны. Предположим вслед за Дж. Холдейном, что популяция какого-либо насекомого, размножающегося раз в год и завершающего в течение года полный цикл своего развития, характеризуется средней чистой скоростью воспроизводства (R_0), равной не 1, а 1,01. Если обозначить численность популяции этого насекомого в n -й год как N_n , а численность популяции на следующий, $(n+1)$ -й год, как N_{n+1} , то можно записать, что $N_{n+1} = N_n R_0$. Соответственно численность популяции в $(n+2)$ -й год будет равна $N_{n+2} = N_{n+1} R_0 = N_n R_0^2$. Простой расчет показывает, что через 1000 лет данная популяция увеличит свою численность в 21 000 раз. Если же среднее значение положить равным 0,99, то через 1000 лет численность популяции будет составлять только 0,00043 от исходной численности. Поскольку большинство видов все-таки не вымирает столь быстро, а продолжает существовать, очевидно, что в среднем за ряд лет чистая скорость воспроизводства R_0 должна равняться единице.

Теоретически можно представить себе несколько способов регулирования численности через зависимые от плотности факторы (рис. 31). По мере того как растет плотность популяции, в ней может, во-первых, падать рождаемость, во-вторых, повышаться смертность, в-третьих, одновременно падать рождаемость и повышаться смертность. Заметим, что линии на рис. 31 только для простоты сделаны прямыми (т. е. предполагается линейная зависимость b и d от N). В принципе ничего не изменится в данной схеме, если мы эти прямые заменим какими-нибудь кривыми (возможно, это даже будет более отвечать действительности). Если из точки пересечения линий рождаемости и смертности опу-

сать перпендикуляр на ось абсцисс, то полученное значение N будет соответствовать равновесной плотности K .

Теперь предположим, что имеются две популяции, характеризующиеся сходной смертностью (и сходной зависимостью смерт-

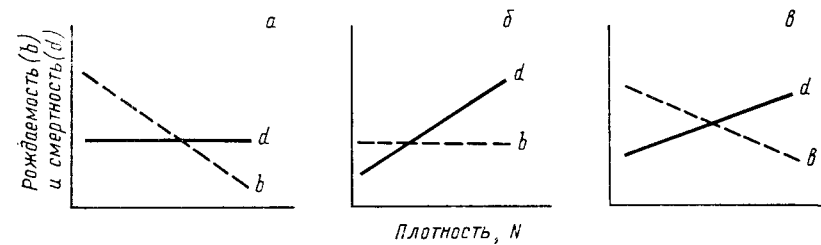


Рис. 31. Различные способы ограничения роста численности с помощью: а — зависимой от плотности (N) рождаемости (b); б — зависимой от плотности смертности (d); в — зависимых от плотности рождаемости и смертности

ности от плотности), но различающиеся величиной рождаемости (рис. 32). Естественно, что равновесные плотности в этих популяциях также будут различаться, а сделать их одинаковыми можно, только подняв смертность в одной популяции или снизив ее в другой. Отсюда, очевидно, следует, что при сравнении разных популяций само по себе равенство их численностей, даже равновесных (т. е. при $b = d$), ничего не говорит об интенсивности, а тем более о природе процессов, определяющих поддержание численности на данном уровне. По-видимому, сколь важное значение для познания механизмов регуляции численности имеет переход от рассмотрения динамики собственно численности к динамике рождаемости и смертности.

Детальный анализ рождаемости и смертности, в частности составление их сезонного хода с динамикой различных внешних факторов, предположительно влияющих на рождаемость и смертность, позволяет во многих случаях с достаточной определенностью ответить на вопрос, почему численность данной популяции на протяжении данного отрезка времени изменяется именно таким, а не каким-либо другим образом. Примером подобного исследования может служить работа Д. Холла (Hall, 1964) по выяснению факторов, определяющих сезонный ход динамики численности дафнии (*Daphnia galeata mendotae*) в небольшом озере на

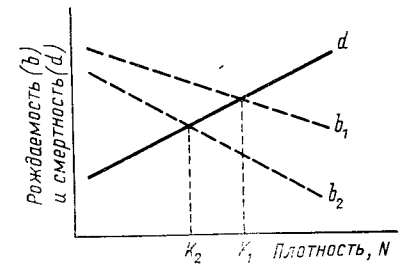


Рис. 32. Соотношение рождаемости (b) и смертности (d), определяющее величину предельной (равновесной) плотности (K) в двух популяциях, различающихся средней рождаемостью

северо-востоке США. Подробные наблюдения за этой популяцией дафний показали, что в течение года численность ее дает два пика (в конце весны и осенью), разделенные зимним и летним минимумами. Если причины зимнего минимума понятны (прежде всего это низкая температура воды и малое количество служащего им пищей фитопланктона), то летний спад численности происходит на фоне внешне благоприятных условий (достаточно высокая температура и обилие фитопланктона). Подобная двугорбая кривая хода численности дафний иногда наблюдалась и в

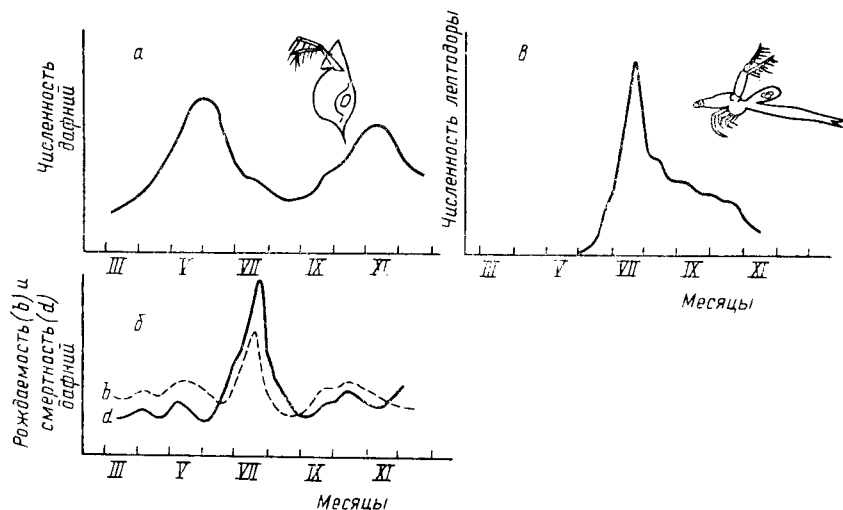


Рис. 33. Динамика численности (а), рождаемости и смертности (б) дафний, а также динамика численности поедающего ее хищника — лептодоры (в) (схематизировано по данным Hall, 1964)

других водоемах, причем для объяснения летнего спада предлагались равные гипотезы, например, утверждающие, что это результат угнетающего воздействия высокой температуры или влияния токсических веществ, выделяемых обычно обильными в середине лета сине-зелеными водорослями.

В динамике популяции дафний, обследованной Д. Холлом, многое прояснилось после того, как по имеющимся данным он рассчитал для каждой даты обследования значение рождаемости и смертности³³. Построив график сезонного хода этих величин

³³ Для популяций дафний и других ветвистоусых ракообразных рассчитать рождаемость в какую-то дату можно, зная среднее число яиц в выводковой камере одной самки и время развития яиц (зависящее почти исключительно от температуры). Подставив эти данные в формулу для оценки рождаемости и произведя необходимые расчеты, исследователь как бы предсказывает численность популяции через то время, когда из находящихся в выводковых сумках яиц вылупятся молодые особи. Разность же между тем, что должно было быть (т. е. рождаемостью b), и тем, что произошло (т. е. реальной скоростью изменения численности r), и дает оценку смертности (d).

(рис. 33), Холл показал, что физиологическое угнетение дафний во второй половине лета маловероятно, так как на это время приходится как раз максимум рождаемости. Провал же в кривой численности объясняется тем, что одновременно с максимумом рождаемости наблюдается максимум смертности, причем, по-скольку абсолютное значение смертности сильно превышает таковое рождаемости, результирующая их величина, скорость изменения численности (r), оказывается величиной отрицательной. Причиной же столь высокой смертности было выедание хищником — ветвистоусым рачком лептодорой (*Leptodora kindti*), максимум численности которой как раз предшествовал летнему минимуму численности дафний.

Надо подчеркнуть также, что, хотя в описанном выше случае и удалось выяснить причины определенной направленности сезонных изменений численности дафний, вопрос, почему средняя (а также максимальная и минимальная) за сезон численность исследуемой популяции дафний была именно такая, а не какая-либо иная, остался без ответа. Если бы в другом озере численность дафний была в несколько раз выше, но характер сезонного изменения рождаемости и смертности сохранялся таким же, как в описанном выше случае, исследователь, изучающий эту популяцию, возможно, пришел бы к тем же самым выводам. Очевидно, чтобы понять причины различий в абсолютной величине плотности разных популяций, необходим уже другой подход, основанный прежде всего на сопоставлении разных популяций. В частности, если говорить конкретно о дафниях, то есть достаточно оснований предполагать, что основной фактор, определяющий средний для вегетационного сезона уровень их численности в конкретном водоеме, — это продукция мелких одноклеточных водорослей, служащих им основной пищей. В пользу такого предположения свидетельствует, например, не раз показанная для больших совокупностей данных по разным озерам положительная корреляция между первичной продукцией фитопланктона и суммарной за сезон продукцией (а также средней биомассой) зоопланктона.

Случаи, когда средняя за сезон или за ряд лет численность популяции определяется одними факторами, а колебания относительно этой средней — другими, встречаются достаточно часто. Так, например, можно повысить плотность популяции птиц-дуплогнезdnиков (большой синицы, мухоловки-пеструшки и др.), развесив в лесу искусственные гнездовья, но колебания плотности (как до развески гнездовий, так и после) в ряду лет будут определяться в первую очередь количеством доступной пищи и климатическими условиями (особенно в зимний период).

Межгодовые колебания численности (как средней, так и максимальной за сезон), происходящие практически в любой популяции, часто оказываются тесно коррелированными с климатическими условиями, опосредованно или прямо воздействующими на изучаемые организмы. Хороший пример подобной сопряженности колебаний численности с меняющимися год от года погод-

ными условиями дан в ставшей уже классической работе Дж. Дэвидсона и Г. Андреварты (Davidson, Andrewartha, 1948), которые на протяжении 14 лет в одном месте в Южной Австралии вели подробнейшие наблюдения за динамикой численности трипсов (*Thrips imaginis*), мелких насекомых, кормящихся и размножающихся на цветах однолетних растений, но посещающих также цветы роз (на которые они, правда, не размножаются). Доля популяции трипсов, кормящихся на розах (выращиваемых в данной местности в качестве живых изгородей), была не известна, но предполагалось, что она более или менее постоянна. Стандартная процедура оценки численности состояла в том, что на 20 случайно выбранных цветках розы подсчитывали всех встреченных трипсов. В течение почти 7 лет Дж. Дэвидсон и Г. Андреварта учитывали трипсов ежедневно (за исключением воскресных и праздничных дней), а затем еще в течение 7 лет тоже ежедневно, но только в весенне-летний период. В течение большей части года численность трипсов была низка, но в конце весны — начале лета она резко возрастала, достигая максимума, абсолютная величина которого сильно изменялась год от года (рис. 34).

Чтобы вычленил факторы, определяющие динамику численности трипсов за ряд лет, Дж. Дэвидсон и Г. Андреварта использовали метод множественной регрессии, трактуя максимальную

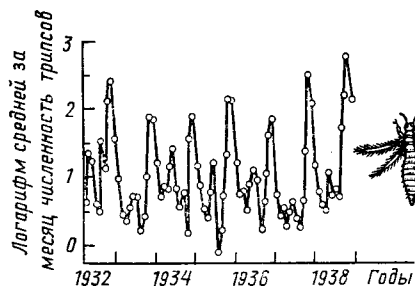


Рис. 34. Сезонные колебания численности трипсов (*Thrips imaginis*) за 7 лет. Каждая точка представляет собой усредненное за месяц (на основании ежедневных учетов) число трипсов, пойманных на одном цветке розы (шкала логарифмическая) (по Davidson, Andrewartha, 1948)

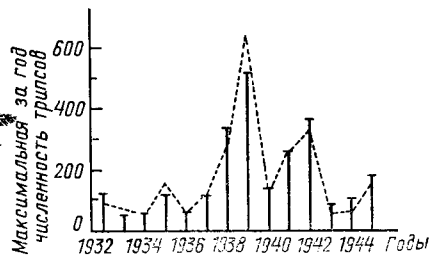


Рис. 35. Колебания максимальной за год численности трипсов, оцененной непосредственно по данным учета (вертикальные сплошные линии) и рассчитанной по регрессионной модели (пунктирная линия) (по Davidson, Andrewartha, 1948)

за год численность Y (точнее, средний логарифм численности за 30 дней, предшествующих пику) как линейную функцию нескольких независимых переменных. В качестве переменных фигурировали погодные условия в те или иные периоды, ключевые для развития кормовых растений трипсов. В качестве первой пере-

енной (x_1) использовали сумму эффективных температур³⁴ в период с начала прорастания семян кормовых растений однолетников до 31 августа (т. е. в конце зимы южного полушария), в качестве второй (x_2) — суммарное количество осадков в сентябре—октябре (весна южного полушария), в качестве третьей (x_3) — среднюю эффективную температуру в сентябре—октябре, а в качестве четвертой (x_4) — значение x_1 в предыдущий год. Полученное для ряда лет уравнение регрессии имело следующий вид:

$$\lg Y = -2,390 + 0,125 x_1 + 0,2019 x_2 + 0,1866 x_3 + 0,0850 x_4.$$

Наиболее важная переменная — x_1 , следующая за ней по важности — x_2 и т. д. Расчеты показывают, что 78% дисперсии максимальной достигнутой за год численности могут быть объяснены данным уравнением, т. е. определенным сочетанием климатических условий. Глядя на рис. 35, где приведены за ряд лет значения максимальной численности трипсов (Y), нетрудно заметить хорошее соответствие между величинами, полученными непосредственно по материалам учета, и величинами, рассчитанными исходя из климатических данных по регрессионной модели. Не следует забывать, правда, что регрессионная модель построена на основе тех эмпирических данных, с которыми она сопоставляется, и поэтому открытым остается вопрос, сможет ли эта модель предсказать динамику популяции трипсов даже в самом ближайшем будущем.

Корреляции между уровнем численности и климатическими факторами, подобные той, что описана выше, нередко выявляются для разных организмов, особенно если имеется многолетний ряд наблюдений. Исследователи, стоящие на позициях стоицизма, обычно трактовали эту корреляцию как свидетельство ведущей роли в ограничении роста популяций факторов климатических, как правило, не связанных с плотностью популяции. сторонники регуляционизма им возражали, указывая, в частности, на то, что подобные примеры фактически подтверждают только наличие зависимости достигнутого уровня численности от погодных условий, но ничего не говорят о самой регуляции. Регуляция же в данном случае происходит, по сути, тогда, когда каждый год после пика численности начинается ее спад (см. рис. 34), величина этого спада оказывается зависимой от достигнутого ранее максимума: после особо высокой численности доля погибших особей больше, чем после менее выраженного пика.

Резкие, повторяющиеся из года в год колебания численности свойственны многим быстро размножающимся и характеризующимся коротким жизненным циклом организмам, т. е. таким, ко-

³⁴ Под эффективной температурой понимается разность между наблюдаемой температурой (в данном случае — максимальной за день) и некоторой минимальной пороговой температурой, при которой исследуемый процесс, например рост растений, прекращается. В данном случае пороговая температура составила 9°.

торые могут быть отнесены к *r*-стратегам. В качестве еще одного примера можно привести колебания численности однолетнего растения проломника *Androsace septentrionalis*, произрастающего на песчаных дюнах. Длительные наблюдения за популяцией этого растения в Польше показали (Symonides, 1979 b), что каждый год весной из прорастающих семян образуется много молодых растений (150—1000 особей/м² обследованного участка), затем значительная часть их гибнет, но определенное количество (по крайней мере 50—100 особей/м²) доживает до плодоношения

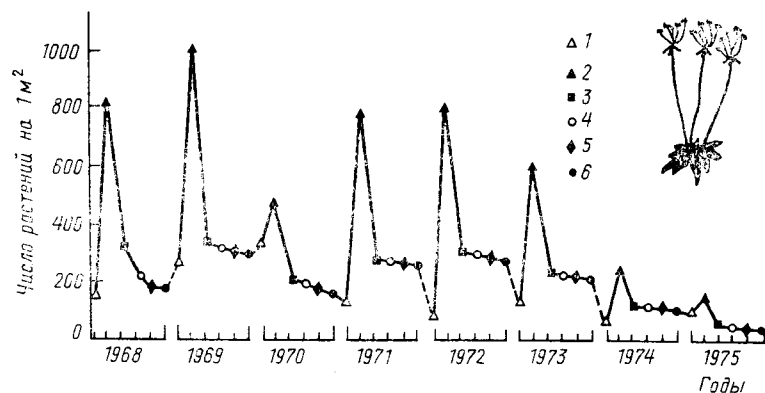


Рис. 36. Колебания плотности однолетнего растения проломника (*Androsace septentrionalis*):
1 — начало прорастания семян; 2 — максимальное прорастание;
3 — окончание стадии проростков; 4 — вегетативный рост; 5 — цветение; 6 — плодоношение (по Symonides, 1979b)

(рис. 36). Характерно, что, как и в случае с трипсами, межгодовые колебания максимальных за сезон значений численности выражены гораздо сильнее, чем колебания минимальных значений. На рис. 36 не показано количество образованных осенью семян, но имеющиеся данные свидетельствуют, что число проросших за весну и лето семян примерно в 100 раз меньше числа семян, образованных в предыдущем году. Однако, несмотря на то что основная гибель *Androsace* наблюдается именно на стадии семян, зависящая от плотности (т. е. регулирующая) смертность происходит на стадии проростков.

Зависимой от плотности смертности принадлежит важная роль в регуляции численности очень многих организмов, в том числе и высокоразвитых, обладающих, как правило, длительным циклом развития (т. е. *K*-стратегов). Так, например, работами Д. Лэка³⁵

³⁵ Английский исследователь Дэвид Лэк (1910—1973) немало сделал для укрепления позиций регуляционизма. Его книга «Природная регуляция численности животных» была опубликована в 1954 г. (русский перевод ее под несколько другим названием появился в 1957 г.), т. е. одновременно с упоминавшейся уже книгой Г. Андресварты и Л. Берча «Распространение и обилие животных», в которой отстаивалась позиция стохастизма. Хотя названия обеих

и его учеников (Лэк, 1957; Lack, 1966; Perrins, 1965) показано, что у большой синицы (*Parus major*) от плотности популяции слабо зависит среднее число яиц в кладке (хотя некоторая тенденция снижения размера кладки при возрастании плотности и есть), но очень сильно зависит смертность молодых птиц в первый год их жизни (особенно в период после вылета из гнезда до поздней осени). Причины высокой смертности молодых птиц до конца не ясны, но возможно она является непосредственным результатом нехватки пищи или же резко возросшей агрессивности в поведении птиц, стремящихся удержать определенную территорию. Отметим также, что при увеличении плотности популяции обычно снижается средняя масса покидающих гнездо птенцов, а их выживаемость в последующий период оказывается прямо зависящей от этой массы.

Концепция саморегуляции. Циклические колебания численности

Сколь бы ни велики были различия между стохастизмом и регуляционизмом, сторонники этих подходов сходились на том, что ведущая роль в ограничении роста численности популяций принадлежит факторам внешней среды, например таким, как нехватка пищи или неблагоприятные погодные условия. Однако в начале 60-х гг. была предложена завоевавшая вскоре большую популярность концепция саморегуляции популяций, согласно которой в процессе роста плотности популяции изменяется не только и не столько качество среды, в которой существует эта популяция, сколько качество самих составляющих ее особей. Это изменение свойств особей, направленное на то, чтобы затормозить дальнейший рост популяции, выражается в конечном счете в снижении плодовитости, удлинении сроков полового созревания, возрастании смертности и миграционной активности.

Как подчеркнул в свое время один из авторов этой концепции английский эколог Д. Читти (Chitty, 1960), любая популяция способна в принципе регулировать свою численность так, чтобы не подрывались возобновляемые ресурсы местообитания и не требовалось вмешательства каких-либо внешних факторов, например хищников или неблагоприятной погоды³⁶. Согласно концепции саморегуляции изменение качества особей, сказывающееся на росте численности, может быть как фенотипическим, так и ге-

ниги достаточно обобщающие, основное внимание в книге Лэка уделено птицам, а в книге Андресварты и Берча — насекомым. Очевидно, неизбежна определенная корреляция между теориями, выдвигаемыми теми или иными экологами, и особенностями излюбленных ими объектов.

³⁶ Концепция саморегуляции развивалась главным образом экологами, имеющими дело с наземными позвоночными. Так, Д. Читти опирался в основном на результаты исследования мышевидных грызунов. У нас в стране идея саморегуляции пропагандировалась С. С. Шварцем (1919—1976), основные труды которого также посвящены наземным и полуводным позвоночным.

нотипическим. В последнем случае оно проявляется чаще всего как сдвиг в количественном соотношении разных генотипов. В рамках подобной концепции теряет всякий смысл традиционное деление факторов на зависимые и не зависимые от плотности.

Основанием для выдвижения гипотезы саморегуляции послужили в первую очередь результаты наблюдений за колониями мышей и других грызунов, содержащихся в лаборатории. Выяснилось, что при возрастании плотности популяции, а точнее, частоты контактов между особями (понятно, что частота контактов зависит не только от абсолютной плотности зверьков, но и от того, как устроено их местообитание, в частности, насколько богато оно всевозможными укрытиями) у грызунов возникает состояние стресса, которое характеризуется рядом признаков, в том числе резким повышением активности надпочечников. Гормональные сдвиги, происходящие в организме под влиянием нервного возбуждения, тормозят деятельность половых желез, что в конечном счете приводит к более позднему половому созреванию, снижению плодовитости, а иногда даже к полному прекращению размножения и резорбции зародышей (Christian, 1950, 1971). Кроме того, резко возрастает и смертность как непосредственный результат стрессового состояния, а в природных условиях и как результат резко усилившейся миграции животных в новые местообитания, где больше риск гибели от самых разнообразных причин.

Критики «стрессового механизма» регуляции подчеркивали, что существование его доказано только для лабораторных условий, где возможно искусственное создание таких высоких плотностей, какие никогда не бывают в природе. В пользу того, что стрессовый механизм регуляции в природных популяциях возможен, свидетельствуют, во-первых, описанные случаи гибели в природе млекопитающих (в частности, зайца-беляка и некоторых грызунов) с явными признаками «шоковой болезни», а во-вторых, обнаруженная для некоторых грызунов корреляция между уровнем плотности популяции и характерными для стресса изменениями ряда физиолого-биохимических показателей у особей, входящих в данную популяцию. Кроме того, показано, что для возникновения стрессовой реакции в некоторых случаях и не требуется особо высокой плотности популяции. Так, например, заметного усиления активности надпочечников (а соответственно и торможения процессов размножения) у самок домовых мышей можно достичь, показывая им в течение недели одного агрессивно настроенного самца, причем длительность показа может быть ограничена минутой в день (Christian, Davis, 1964).

Среди механизмов, обеспечивающих саморегуляцию популяций, очень важное место принадлежит тем, которые непосредственно связаны с особенностями поведения отдельных особей. Поведение может сказываться на величине рождаемости и смертности через физиологические сдвиги в организме (как, например, в случае описанной выше стресс-реакции), а может через изменение пространственного распределения особей. Так, если живот-

ные защищают определенную территорию от вторжения чужаков, то при возрастании плотности популяции все большее число особей не могут удержать собственную территорию (или вытеснить ранее обосновавшихся конкурентов) и соответственно должны мигрировать в менее благоприятные места, где они чаще гибнут от хищников, нехватки пищи или воздействия абиотических факторов (Шилов, 1977).

Помимо поведенческих механизмов в ограничении роста численности важная роль может принадлежать сопряженным с плотностью изменениям генетического состава популяции. Очевидно, такой генетический механизм подразумевает наличие в популяции по крайней мере двух разных генотипов, один из которых имеет преимущество в условиях высокой плотности, а другой — низкой. Убедительных доказательств существования в природе регуляции численности популяций только за счет изменений в соотношении разных генотипов пока нет, но данные о том, что такие изменения происходят и они сопряжены с колебаниями плотности, есть. Так, например, канадский эколог Ч. Кребс вместе со своими сотрудниками показал (Krebs et al., 1973), что у пенсильванской полевки (*Microtus pennsylvanicus*) на пиках численности и в периоды депрессий между пиками доминируют разные генотипы: особи одного генотипа быстро размножаются, но плохо выживают при большой скученности (в период подъема численности они, как правило, мигрируют из основного местообитания), а особи другого — лучше переносят повышенную скученность, но характеризуются меньшей плодовитостью.

Генетический механизм регуляции численности скорее всего действует в совокупности с каким-нибудь другим, например с прессом хищников. Рассмотрим приведенный Д. Пайментлом (Pimentel, 1961) гипотетический пример такой взаимосвязи. Пусть какое-нибудь растение, поедаемое травоядными животными, имеет ген, контролирующий его выживаемость и одновременно пригодность в качестве пищи для травоядных. Пусть данный ген встречается в форме двух аллелей А и а, причем гомозиготы АА характеризуются высокой выживаемостью и одновременно съедобностью для травоядных, гомозиготы аа — низкой выживаемостью и практической несъедобностью для травоядных, а гетерозиготы Аа отличаются промежуточными свойствами. В итоге соотношение рассматриваемых свойств у трех возможных генотипов нашего гипотетического растения следующее:

	АА	Аа	аа
Выживаемость	высокая	низкая	очень низкая
Пригодность в качестве пищи для травоядных	пригоден	малопригоден	практически не пригоден

Если предположить, что содержащая смесь всех трех генотипов популяция подвергнется воздействию травоядных, то следует ожидать резкого повышения смертности генотипа АА и в значительно меньшей степени — генотипа Аа. Но очевидно также, что по мере потребления генотипа АА будет ослабляться внутривидовая конкуренция и повысятся шансы на выживание у генотипов Аа и аа. Увеличение доли этих генотипов будет продолжаться до тех пор, пока не ослабнет пресс травоядных (что неизбежно, поскольку доля съедобных растений будет снижаться). В условиях же ослабления выедания сможет утвердиться, а позднее занять и доминирующее положение генотип АА. Но как только это произойдет, сразу усилится пресс травоядных, и весь цикл начнется сначала. Математическая модель этого процесса показывает, что колебания долей разных генотипов действительно возникают, но вскоре они затухают, и соотношение генотипов устанавливается на некотором постоянном уровне, соответствующем заданной интенсивности выедания (Pimentel, 1961). Таким образом, важнейшим условием регуляции численности популяции оказывается разнокачественность составляющих ее особей.

Примером крайней выраженности такой разнокачественности может быть явление «фазовой изменчивости» у нескольких видов саранчи (*Schistocerca gregaria*, *Locusta migratoria*, *Nomodacris septemfasciata* и некоторых других), стаи которых время от времени совершают опустошительные налеты на посевы сельскохозяйственных культур в Африке и Азии. Хотя налеты саранчи известны с незапамятных времен, конкретные биологические механизмы, определяющие процессы увеличения численности и миграции, начали изучаться только в 20—30-е гг. нашего столетия, причем многие моменты и по сей день остаются неясными.

Известно, однако, что у всех перечисленных видов существуют две сменяющие друг друга формы (фазы) — одиночная и стадная, которые настолько сильно различаются (как морфологически, так и физиологически), что ранее их относили к разным видам³⁷. По сравнению с одиночной фазой стадная характеризуется более яркой окраской, несколько другими пропорциями тела (рис. 37), высокой двигательной активностью и некоторыми особенностями поведения, прежде всего стремлением собираться в стаи. Кроме того, у стадной фазы вылупляющиеся из яиц молодые особи (нимфы) лучше обеспечены запасами воды и питательных веществ; видимо, поэтому они отличаются более высокой выживаемостью и более быстрым развитием. Плодовитость стадной фазы меньше, чем одиночной, но яйца более крупные.

³⁷ Одиночные и стадные формы у саранчовых были открыты русским энтомологом Б. П. Уваровым, который в 1913 г. увидел, как из яиц, отложенных *Locusta migratoria*, развились особи, часть которых можно было отнести к типичным *Locusta danica*. В том же году взаимопревращение этих форм было доказано экспериментально В. И. Плотниковым. В последующие годы Б. П. Уваров, работая уже в Англии, детально изучил явление фазовой изменчивости (им же придумано это название) у саранчовых.

В периоды между опустошительными нашествиями мигрирующие виды саранчовых, представленные одиночной фазой, встречаются в небольших количествах на довольно ограниченной территории. Подробности жизни одиночной фазы саранчовых изучены явно недостаточно, но известно, что местообитания их представляют собой открытые, поросшие редкой травянистой расти-

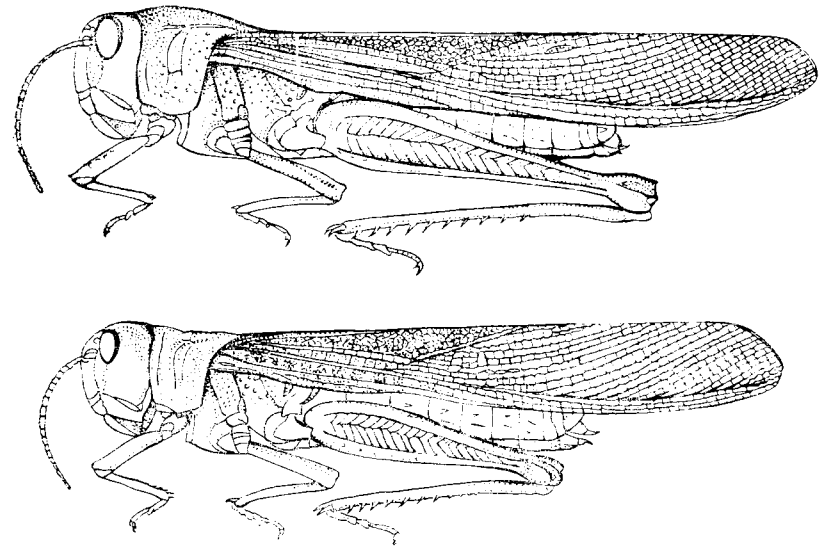


Рис. 37. Одиночная (вверху) и стадная (внизу) формы самки саранчи *Locusta migratoria* (по Uvarov, 1966)

тельностью пространства (обязательны участки голой земли, в которую саранча откладывает яйца), подверженные чередованию засушливых и дождливых периодов,

Так, например, одиночная фаза красной саранчи *Nomodacris septemfasciata* обитает в Центральной Африке на равнинах, открытых глинистыми почвами и заросшими злаками. Взрослые особи откладывают яйца в ноябре—декабре, после того как пройдут дожди и земля станет влажной. Примерно через месяц из яиц вылупляются нимфы, которые, претерпев ряд линек, через 2—2,5 месяца достигают взрослого состояния. На стадии нимф гибнет основная часть когорты, но в некоторые годы (которым предшествуют длительные засушливые периоды) выживаемость нимф резко повышается, и численность саранчи за одно поколение может увеличиться в 100 раз. Как это ни удивительно, но наиболее высокая выживаемость нимф достигается в те годы, когда растительности, служащей им пищей, бывает мало. Видимо, все дело в том, что скудная после сильной засухи растительность гораздо богаче питательными веществами (в частности, азотом)

по сравнению с той, что обильно развивается в условиях достаточной обеспеченности влагой.

Таким образом, не исключено, что именно определенное сочетание климатических условий служит первым толчком к будущей массовой миграции, поскольку приводит к повышению локальной плотности популяции, представленной изначально только особями одиночной фазы. Затем вследствие участвовавших контактов между особями (которые взаимодействуют тактильно, осязая друг друга усиками, или привлекают друг друга специальными химическими веществами — феромонами) начинается превращение одиночной фазы в стадную. А поскольку особи стадной фазы быстрее размножаются, а главное, имеют ярко выраженную тенденцию собираться в группы, процесс образования стаи идет очень быстро, с нарастающей скоростью. Мигрирующие по ветру стаи могут переноситься на громадные расстояния (так, например, область, в пределах которой встречаются стаи *N. septemfasciata*, в 1500 раз превышает по площади область постоянного обитания одиночной фазы). Биологический смысл образования стадной фазы и миграции, по-видимому, в том, чтобы избежать риска вымирания в крайне нестабильной среде и найти новое подходящее для размножения место. Если во время мигра-

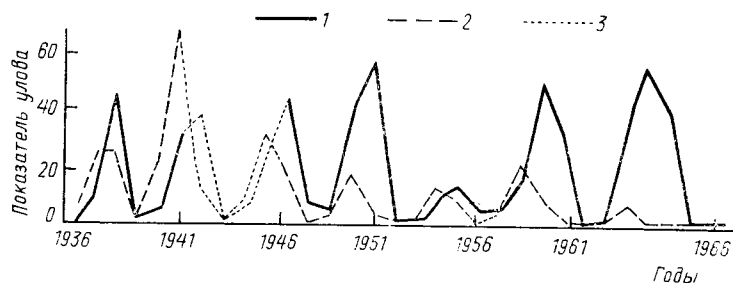


Рис. 38. Колебания численности грызунов в Лапландском (Кольский полуостров) заповеднике за 31 год наблюдений: 1 — красно-серой (*Clethrionomys rufocanus*) и 2 — рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*); 3 — интерполяция за 4 военных года, когда учеты не велись (даны средние показатели учета для соответствующих годов 4-летнего цикла) (по Семенову-Тян-Шанскому, 1970)

ции такое место найдено, размер стаи может увеличиваться и достигать громадных размеров. Так, стая *Schistocerca gregaria*, совершившая налет в Сомали в 1957 г., состояла из $1,6 \times 10^{10}$ особей, и масса ее достигала 50 тыс. т. Если учесть, что за день одна саранча съедает столько, сколько весит сама, то нетрудно представить себе колоссальные размеры бедствий.

Концепция саморегуляции популяций (в частности, представление о развивающемся при высокой плотности стрессе) была сразу же использована для объяснения циклических колебаний

численности, свойственных многим видам грызунов (прежде всего представителям родов *Microtus*, *Clethrionomys*, *Lemmus* и др.) и зайцеобразных в северных и умеренных зонах Евразии и Северной Америки (рис. 38). Один период колебаний, состоящий из стадии подъема численности, пика, спада и депрессии, обычно длится 3—4 года, но иногда 5—6 лет, а у зайцев — около 10 лет. Плотность популяции на пиках превышает плотность в периоды депрессии в десятки и даже сотни раз. Отметим, что далеко не у всех видов мышевидных грызунов и далеко не во всех популяциях наблюдаются подобные циклические колебания численности. Некоторым видам свойственны ежегодные колебания (с меняющейся амплитудой), а некоторым — сочетания ежегодных колебаний с циклическими (последние выявляются, поскольку у них значительно выше амплитуда). Хотя циклическим колебаниям численности посвящена громадная литература, единой общепринятой точки зрения на причины этих колебаний нет. Существует только целый ряд гипотез, которые, заметим, не всегда являются взаимоисключающими.

Так, в рамках представлений о саморегуляции возможны три гипотетических механизма торможения роста численности. Во-первых, при возрастании плотности популяции, а следовательно, и частоты контактов между особями может увеличиваться вероятность возникновения стрессового состояния, что в свою очередь приводит к резкому сокращению рождаемости и возрастанию смертности. Во-вторых, при возрастании плотности популяции может усиливаться миграция особей из основного местообитания в краевые, менее благоприятные, где смертность в силу самых разных причин гораздо выше³⁸. В-третьих, при возрастании плотности популяции могут происходить изменения ее генетического состава, в частности замена быстро размножающихся генотипов медленно размножающимися и склонными к миграциям.

Каждый из перечисленных механизмов самоограничения численности срабатывает с определенной задержкой, в силу чего во всех указанных случаях следует ожидать появления автоколебаний. Конечно, возникает вопрос: почему колебания численности грызунов и зайцев нередко одновременно охватывают громадные пространства? Ведь если бы циклы многих локальных популяций не были синхронизированы, то мы вряд ли могли бы наблюдать такие явления, как «мышинные нашествия» (вспышки численности мышевидных грызунов) или массовые миграции леммингов. Заметим, что нередко совпадающими по фазе оказываются циклические колебания не только разных популяций одного вида, но и разных видов, обитающих на одной территории (см. рис. 38).

³⁸ В пользу этого предположения свидетельствуют, в частности, результаты опытов Ч. Кребса: при исключении возможности миграций пенсильванской полевки (что достигалось огораживанием в местах их обитания участков площадью 1 га) нормальный трехгодичный цикл колебаний плотности нарушался, и колебания становились ежегодными, причем с большой амплитудой.

Роль синхронизирующего фактора могут играть условия внешней среды, например погода, воздействующая непосредственно или через биотические компоненты, прежде всего через пищу. Особо благоприятное или неблагоприятное сочетание погодных условий может как бы сбивать ранее существовавший в популяции ритм и синхронизировать циклы разных популяций. Кроме того, следует подчеркнуть уже упоминавшуюся в предыдущей главе связь между пространственной структурой популяции и колебаниями ее численности. Повышение численности, как правило, расширяет границы территорий, занимаемых отдельными локальными популяциями, усиливает миграцию особей и способствует учащению контактов между особями, относящимися к разным группировкам. Такое возрастание целостности крупных популяций или «популяционных систем» также способствует синхронизации циклов.

Помимо гипотез, исходящих из концепции саморегуляции, т. е. предположения о наличии в каждой популяции механизмов, способных затормозить рост плотности до наступления вызванных этим ростом неблагоприятных изменений среды, существуют гипотезы, объясняющие циклические колебания численности именно взаимодействием популяции с элементами окружающей среды. Так, согласно трофической гипотезе основная причина остановки роста и последующего спада численности популяций грызунов и зайцеобразных — это недостаточное количество пищи или неудовлетворительное ее качество. Представление о том, что решающим часто оказывается качество, а не количество пищи, основывается на следующем: при вспышках численности животных-фитофагов (особенно питающихся зелеными частями растений), как правило, не наблюдается какого-либо заметного сокращения массы кормовых растений. В то же время содержание в растениях азота, фосфора, натрия, калия и других необходимых для травоядных животных элементов может довольно сильно изменяться год от года, что заставляет предполагать о наличии связи этих вариаций с циклическими колебаниями численности фитофагов. Некоторые исследователи считают при этом, что колебания химического состава растений происходят вне зависимости от пресса на них фитофагов, т. е. динамика численности животных только следует за динамикой качества пищи, а, по мнению других, колебания как химического состава растений, так и численности фитофагов являются результатом взаимодействия их популяций. Например, есть гипотеза, что в экскрементах леммингов на длительное время задерживаются дефицитные для растений биогенные элементы, и только после того, как они входят в круговорот, возможно значительное улучшение качества растительной пищи для травоядных и в первую очередь для самих леммингов. Согласно другой гипотезе кормовые растения в ответ на усиление пресса фитофагов интенсивно синтезируют вещества, делающие ткани растений непригодными для потребления их фитофагами («невкусными» или даже вредными).

Каждая из упомянутых выше гипотез основывается на данных экспериментов или наблюдений, но результаты эти получены на ограниченном материале. Кроме того, предлагаемые разными гипотезами механизмы возникновения циклических колебаний не обязательно являются альтернативными. Так, например, гипотеза «стрессового механизма» регуляции не противоречит трофической гипотезе (в любой ее модификации). Не исключено, что в процессе регуляции численности одной популяции могут участвовать, взаимодополняя друг друга, разные механизмы, так же как не исключено, что отдельные виды и даже популяции могут ограничиваться разными способами. Детальные исследования некоторых популяций, проведенные в последнее время, свидетельствуют в пользу такого предположения. Так, например, с высокой степенью вероятности можно утверждать, что 8—11-летние циклы популяционной динамики зайцев (*Lepus americanus* в Северной Америке и *Lepus timidus* в Евразии) не связаны с поведенческим механизмом саморегуляции (столь обычным у мышевидных грызунов), а объясняются периодически возникающим дефицитом корма в зимнее время. Характерно, что наблюдаются эти циклы там, где в течение длительного времени зимой единственным доступным кормом являются побеги деревьев и кустарников, а синхронизация циклов достигается только на обширных территориях в зоне непрерывного ареала вида (Keith, 1983).

Зависимость способа регуляции численности от плотности популяции и положения организмов в трофической цепи

Обычно в учебниках экологии в разделах, посвященных проблемам регуляции численности популяций, основное внимание уделяется последовательному рассмотрению и классификации отдельных факторов и процессов. Рассмотрение это иллюстрируется рядом достаточно убедительных примеров, полученных при изучении тех или иных популяций разных видов организмов. У неподготовленного читателя на основании такой информации может сложиться впечатление, что рассматриваемые на примерах конкретных популяций те или иные факторы и процессы являются главными, а возможно, даже единственными средствами регуляции их численности. Однако тщательный анализ динамики любой природной популяции показывает, что на нее всегда влияет ряд внутривидовых и средовых факторов, которые могут сменять друг друга в течение сезона, по ходу развития когорты или в разных фазах многолетнего цикла численности.

Очевидно, существует также зависимость между способностью какого-то определенного фактора эффективно регулировать плотность популяции и самой величиной этой плотности. Так, например, поведенческие механизмы регуляции наиболее вероятны при достаточно высокой плотности, обеспечивающей частые контакты между особями. Также только при высокой плотности могут

значимо влиять на динамику популяции различные инфекционные заболевания. Вместе с тем известно, что при невысокой плотности популяций динамика их эффективно контролируется неспециализированными хищниками (незначительный рост плотности популяций какого-либо насекомого может сдерживаться насекомоядными птицами, потребляющими широкий спектр разных видов жертв). В ответ на повышение плотности жертв потребление их каждой особью хищника обычно возрастает, но лишь до определенного предела. Если же плотность жертв превысила этот предел, то сдержать дальнейший ее рост хищник может, только увеличив свою собственную численность. Способность же быстро реагировать ростом своей популяции на рост числа жертв наиболее выражена у специализированного хищника, прошедшего длительную совместную эволюцию (коэволюцию) со своей основной жертвой. Если продолжить пример с насекомыми, то для них специализированными хищниками часто являются представители того же класса, например различные перепончатокрылые. В частности, среди перепончатокрылых много так называемых паразитоидов, т. е. животных, личинки которых развиваются в организме хозяина (чаще всего находящегося тоже на личиночной стадии), приводя в конце концов к его гибели или кастрации. Специализированные хищники и паразиты могут сдерживать рост популяций в уже гораздо более широком диапазоне величин плотности, чем неспециализированные.

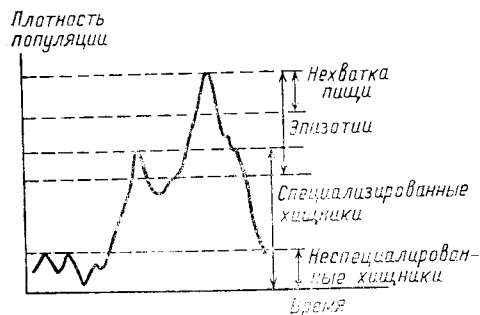


Рис. 39. Схема, показывающая соотношение диапазонов плотности, в пределах которых возможна регуляция разными факторами (по Викторову, 1967)

следователи не однажды задавались вопросом, нет ли каких-нибудь преимущественных способов регуляций у организмов, относящихся к той или иной экологической группе. Обсуждая этот вопрос, американские экологи Н. Хейрстон, Ф. Смит и Л. Слободкин (Hairston, Smith, Slobodkin, 1960) обратили внимание на то, что, несмотря на громадную величину первичной продукции наземных экосистем, а следовательно, и огромное количество ежегодно образующегося мертвого органического вещества, мы почти не наблюдаем

сколь-либо значительного накопления его в осадках (эвтрофные озера и сфагнумовые болота лишь немногие исключения из этого правила). Чрезвычайно высокая скорость разложения органического вещества — это прежде всего результат интенсивной жизнедеятельности сапротрофов, т. е. организмов, потребляющих отмершее органическое вещество. Плотность популяций этих организмов столь высока, что достаточно эффективным способом ее регуляции может быть простая внутривидовая конкуренция за пищу. Такая регуляция (примером ее может быть описанное выше лимитирование плотности популяции падальной мухи *Lucilia cuprina*) кажется, с нашей точки зрения, «несовершенной», поскольку приводит к массовой гибели особей от нехватки пищи, но она вполне допустима у сапротрофов прежде всего потому, что организмы эти не влияют непосредственно на возобновление своих ресурсов. Им не грозит подрыв собственной пищевой базы, поскольку организмы в природе умирают постоянно (как постоянно они образуют другой источник мертвого органического вещества — фекалии).

Другое дело — фитофаги и хищники (т. е. биотрофы, потребляющие вещество живых организмов): размножаясь неограниченно, они могут довольно быстро подрывать свои пищевые ресурсы, а затем погибнуть от голода. В природе, однако, такого не происходит по двум причинам. Во-первых, растения и потребляющие их фитофаги, как и все виды, соединенные отношениями типа хищник — жертва, прошли длительный путь совместной эволюции, в течение которой растения выработали средства защиты от потребителей (защитные покровы, химические вещества, делающие растения несъедобными для животных, и т. д.). Во-вторых, у животных-биотрофов существуют средства регуляции, подерживающие их плотность в пределах, не грозящих подрывом пищевых ресурсов. Ведь как бы ни были хорошо защищены растения, практически всегда находятся фитофаги, охотно их потребляющие, а порой даже специализирующиеся на питании только этими видами.

Поскольку, несмотря на большое количество растительных животных, масса наземных растений очень велика (на нее приходится даже основная доля всего живого вещества в биосфере), Хэйрстон с соавторами предположил, что численность фитофагов, как правило, лимитируется не нехваткой пищи, а какими-то механизмами, срабатывающими на значительно более низком уровне плотности, по-видимому, прессом хищников и паразитов. Что касается хищников, то они также легко могут подрывать свои пищевые ресурсы, и именно поэтому для хищников столь важны эволюционные механизмы ограничения плотности, в частности, связанные с территориальностью. Следует подчеркнуть, что указанная выше связь регуляции с положением вида в трофической цепи проявляется только в среднем (из нее есть исключения) и только в наземных экосистемах. В водной среде основные продуценты — микроскопические планктонные водоросли —

могут очень сильно выедаться зоопланктоном, причем численность последнего очень часто ограничена именно нехваткой пищи (Гилларов, 1987).

Взаимодействие факторов. Концепция жизненной системы

Взаимодействие различных экологических факторов может происходить как бы на разных уровнях. Например, погодные условия непосредственно влияют на скорость развития, плодовитость и выживаемость какого-либо насекомого-фитофага, но одновременно они влияют и на состояние его кормового растения, а это опосредованное влияние может оказаться не менее важным, чем прямое. Один фактор может также сильно менять чувствительность организмов к другому фактору. Так, образование на поверхности снежного покрова наста резко повышает шанс гибели лосей и косуль от волков. Подверженность многих растений заболеваниям нередко увеличивается при неблагоприятных погодных условиях. По сути дела, причина гибели любого конкретного организма всегда уникальна, и почти всегда она является результатом взаимодействия нескольких факторов (Шаров, 1985). Выделяя те или иные факторы как ключевые для определения динамики конкретной популяции, исследователь на самом деле всегда упрощает реальность, но иногда такое упрощение недопустимо (например, в случае массовой гибели особей, наступившей именно в результате взаимодействия нескольких факторов).

Попытки преодолеть противоречие между дискретностью выделения отдельных внутривидовых и средовых факторов, с одной стороны, и непрерывностью их взаимодействия — с другой, предпринимались не раз в истории экологии³⁹, в частности в последнее время большие надежды возлагаются на концепцию «жизненной системы» (Шаров, 1989), сформулированную в общих чертах в 60-х гг. Л. Кларком и П. Гейером (Clark et al., 1967). Жизненная система — это система, включающая в себя популяцию со всеми характерными особенностями составляющих ее индивидуумов и «эффективную среду», т. е. совокупность всех влияющих на данную популяцию ресурсов и условий. Само существование популяции и уровень достигаемой ею численности рассматриваются как результат взаимодействия врожденных свойств особей и свойств эффективной среды. По мнению сторонников концепции жизненной системы, она не содержит каких-либо априорных предположений относительно того, какими способами должна

³⁹ Уже в 20-х гг. У. Томпсон указывал, что контролирующие факторы (как биотические, так и абиотические) образуют некий неделимый комплекс, а несколько позже К. Фридрикс (1932) предложил концепцию «голощенного фактора» (или просто «голоцена»), под которым он понимает «комбинацию местных факторов, объединенных взаимодействием их друг на друга» (с. 113). В 40-х гг. Ф. Швердтфегер, изучая динамику лесных вредителей, подчеркнул значение опосредованных воздействий на насекомых климата и предложил термин «градоцен» для обозначения целой системы взаимосвязанных факторов, в которую включена та или иная конкретная популяция.

удерживаться в определенных границах колеблющаяся численность популяции. В рамках концепции жизненной системы очень важное значение придается месту, занимаемому изучаемой популяцией в сообществе. А. А. Шаров (1989) даже определяет жизненную систему как «экосистему, рассматриваемую в аспекте определенной популяции», подчеркивая, что «в аспекте разных популяций одна и та же экосистема имеет разный облик». Еще одна характерная особенность обсуждаемой концепции в том, что основное внимание она уделяет не факторам, а процессам, из взаимодействия которых складывается определенный механизм динамики популяций.

Заключение

Как метко заметил кто-то из экологов, понятие «популяция» должно ассоциироваться в нашем сознании не с застывшей музейной коллекцией, а с оживленным аэропортом, куда постоянно одни люди прибывают и откуда другие убывают, где вдруг может скопиться много народа из-за нечеткой погоды (или плохой работы аэропортных служб) и где число людей может уменьшиться, если улучшится погода и (или) деятельность аэропортных служб. Даже в тех редких популяциях, которые длительное время сохраняют свою численность стабильной, на самом деле постоянно происходят процессы размножения и гибели особей, их вселения (иммиграции) и выселения (эмиграции).

Если популяция не ограничена нехваткой жизненно важных ресурсов, численность ее увеличивается по экспоненциальному закону. При экспоненциальном росте популяции удельная скорость увеличения ее численности есть постоянная величина, определяемая врожденными свойствами самих организмов и условиями среды. Экспоненциальная модель используется прежде всего для оценки потенциальных возможностей популяции.

Очень часто рост популяции в ограниченном пространстве описывается S-образной кривой. Подобный рост может аппроксимироваться множеством различных функций, но наибольшую популярность получила логистическая модель, исходящая из предположения о линейном снижении удельной скорости роста популяции при увеличении ее плотности. Эта скорость становится равной нулю при некоей предельной для данного местообитания плотности, которая может быть мерилем его емкости. Если популяция на увеличение плотности популяции реагирует не мгновенно, а с некоторой задержкой, то в популяции автоматически возникают колебания численности. Подобного типа колебания могут наблюдаться как в лабораторных условиях, так и в природе.

В пределах любой таксономической или экологической группы организмов можно выявить некоторое разнообразие присущих отдельным видам типов популяционной динамики. Эти типы, сфор-

мированные в ходе эволюции, отражают разные направления жизненной (или эколого-ценотической) стратегии. Есть виды, типичные для незрелых или нарушенных сообществ, способные быстро размножаться и расселяться при наличии благоприятных условий, но не способные существовать в зрелых сообществах, при наличии сильного пресса конкурентов и хищников. Динамика таких видов характеризуется обычно резкими подъемами и спадами, чередующимися с периодами депрессии. Другие виды расселяются и размножаются медленно, но способны увеличивать свою численность и сохранять ее на довольно высоком стабильном уровне даже при сильном прессе конкурентов и хищников, т. е. в условиях, типичных для зрелых сообществ.

При изучении динамики любой популяции практически всегда возникают два вопроса: во-первых, почему численность популяции в каждый конкретный промежуток времени меняется именно таким, а не каким-либо другим образом; а во-вторых, что определяет абсолютную величину плотности, достигнутую той или иной популяцией в конкретный момент в конкретном месте? Среди экологов существуют разные взгляды на природу основных механизмов, удерживающих колеблющуюся численность популяции в определенных границах. Согласно точке зрения регуляционистов, для каждой популяции в каждом конкретном местообитании существует некоторая оптимальная равновесная плотность, отклонение от которой автоматически включает внутрипопуляционные и биоценотические механизмы, возвращающие плотность к исходному значению. Согласно точке зрения стохастиков, представление о равновесной плотности — это миф или артефакт усреднения, а каждое конкретное значение плотности, достигнутое той или иной популяцией в определенном местообитании, есть совокупный результат множества факторов. Факторы, не зависящие от плотности, по мнению сторонников стохастизма, имеют не меньшее значение для определения динамики численности, чем зависящие от плотности. Стохастизм обращает внимание прежде всего на факторы, определяющие абсолютную величину наблюдаемой в тот или иной момент численности, тогда как регуляционизм обращает преимущественное внимание на факторы, вызывающие изменения этой величины. Согласно концепции саморегуляции любая популяция способна ограничивать рост численности до того момента, когда из-за высокой плотности начнут сказываться неблагоприятные изменения среды. Это возможно потому, что по мере увеличения плотности популяции меняется не только и не столько качество среды, сколько качество образующих эту популяцию особей.

Ни один организм на земле не существует вне взаимосвязей с другими видами, и поэтому неудивительно, что взаимодействиям популяций разных видов экологи всегда уделяли много внимания. До некоторой степени условно в этом изучении взаимодействий можно выделить несколько направлений. Одно из них, ведущее начало от классических работ В. Вольтерры, А. Лотки и Г. Ф. Гаузе, делает основной упор на чисто теоретический анализ возможной динамики взаимодействующих популяций. Объектами исследования являются при этом математические модели и реже — экспериментальные системы из двух-трех видов, поддерживаемые в крайне упрощенных лабораторных условиях⁴⁰. В рамках данного направления показано, например, что результатом взаимодействия популяций хищника и жертвы могут быть циклические колебания их численности, причем для этого не требуется вмешательства каких-либо внешних по отношению к данной системе факторов.

Другое направление концентрирует основное внимание на изучении природных популяций, пытаясь вычлнить и количественно оценить межвидовые взаимодействия, определяющие динамику и распределение организмов того или иного вида. Работы подобного рода, отчасти уже затрагиваемые в предыдущих главах, являются традиционными для экологии.

Наконец, еще одно направление объединяет работы, в которых предприняты попытки проанализировать целую совокупность популяций разных видов. При этом конкретные механизмы взаимодействия тех или иных видов обычно игнорируются, а основное внимание уделяется конечным эффектам, а точнее, тому, как в результате этих взаимодействий формируется определенная структура сообщества. Наряду со статистическим анализом данных полевого обследования это направление широко использует мате-

⁴⁰ Подобное упрощение условий не следует трактовать как недостаток экспериментального метода. По меткому замечанию Н. С. Гаевской, «задача эксперимента — не только не подражание природе, но, наоборот, создание феномена, в природе не существующего» (цит. по Ивлеву, 1947). Поддержав эти слова, В. С. Ивлев подчеркнул даже неизбежность отличия результатов, полученных путем наблюдений в естественной обстановке или путем лабораторных экспериментов. Он заметил также, что различий этих не следует бояться, если четко осознана основная идея, «сущность изучаемого процесса», которая «должна равно подтверждаться и методом эксперимента, и путем наблюдения в природе» (Ивлев, 1947, с. 431).

матические модели, а иногда и лабораторные эксперименты на простых системах. Результаты этих исследований очень интересны, но мы их затронем только в малой степени, так как это уже сфера не столько экологии популяций, сколько экологии сообществ.

Выявление разных типов межвидовых взаимодействий и их классификация

Формы, в которых может проявляться взаимодействие природных популяций разных видов, крайне разнообразны. По сути дела, каждое конкретное взаимодействие уникально, а любая типология их и классификация всегда до некоторой степени условны. Сомнение может вызывать и само вычленение взаимодействия между двумя видами из целой сети реально существующих в экосистеме взаимосвязей. Ведь каждый член выделенной пары видов, как правило, связан с рядом других видов, и эти как бы «вторичные связи в совокупности своей могут существенно изменить характер «первичного» взаимодействия.

В качестве примеров сложных взаимоотношений разных видов в реальной природной обстановке рассмотрим два конкретных случая: первый из них касается взаимоотношений между несколькими видами животных и растений, обитающих на участке скалистой литорали Тихоокеанского побережья Северной Америки, а второй — взаимоотношений нескольких видов птиц и насекомых в тропическом лесу Центральной Америки.

Пример сообщества литорали

Организмы, обитающие на скалистой литорали, — это прикрепленные или малоподвижные формы, удобные для наблюдения и простых полевых экспериментов, в ходе которых исследователь может, например, удалять особей того или иного вида, а затем наблюдать за реакцией популяций остальных видов. Неудивительно поэтому, что именно на этих сообществах выполнено так много работ по изучению конкуренции и пресса хищников как факторов, определяющих динамику и распространение организмов. Одна из работ такого рода была проведена М. Дангэн (Dungan, 1986) на небольшом участке скалистой литорали в северо-западной части Калифорнийского залива, в месте, защищенном от сильного прибоя и расположенном выше среднего приливно-отливного уровня на 0,3—0,9 м. Доминирующие здесь виды — это живущий в крепком известковом домике усонгий рачок хтамалюс (*Chthamalus anisopoma*), брюхоногий моллюск колизелла (*Colisella strongiana*) из семейства Асмеиде и растущая коркой по поверхности скал (инкрустирующая) бурая водоросль *Ralfsia* sp. С помощью длительных наблюдений, а также экспериментов по удалению одного или другого компонента Дангэн обнаружил,

что между хтамалюсом и водорослью *Ralfsia* существует сильная конкуренция за пространство. Колизелла косвенно оказывает на хтамалюса положительное влияние, поскольку поедает водоросли и тем самым расчищает субстрат, пригодный для оседания его личинок. Что же касается обратного влияния, т. е. хтамалюса на колизеллу, то оно скорее отрицательное: при высокой численности хтамалюса численность колизеллы сокращается.

Среди разных форм воздействия хтамалюса на водоросль можно выделить прямое отрицательное (конкуренция за пространство) и опосредованное положительное (через отрицательное влияние на моллюска колизеллу, поедающего водоросли). Данные эффекты иногда компенсируют друг друга, и тогда удаление хтамалюса не приводит к каким-либо изменениям обилия водорослей. Интересно, что в этой системе трех видов устанавливается отрицательная обратная связь, способствующая стабилизации всего сообщества: удаление хтамалюса приводит к увеличению численности моллюска колизеллы, который в свою очередь выедает водоросль *Ralfsia* и тем самым улучшает условия для оседания личинок хтамалюса. Помимо этих трех наиболее обычных видов в исследуемое сообщество входят и другие, влияние которых иногда оказывается весьма существенным. Так, например, на хтамалюса нападает хищный брюхоногий моллюск *Acantina angelica*, и естественно, что пресс этого хищника отражается на всей системе взаимоотношений в данном сообществе.

Пример фрагмента сообщества тропического леса

Данный пример касается взаимоотношений обитающих в тропическом лесу Центральной Америки птиц из семейства Icteridae: тропендолы (*Zarhynchus wagleri*) и американской иволги (*Cacicus cela*) с их гнездовым паразитом, представителем того же семейства, большой воловьею птицей (*Scaphidura oryzivora*). Прежде чем перейти к описанию этих взаимоотношений, обстоятельно изученных Н. Смитом (Smith, 1968), необходимо сделать несколько общих замечаний по поводу гнездового паразитизма вообще. Явление это, хорошо известное большинству читателей по обыкновенной кукушке, возникло в процессе эволюции независимо в нескольких группах птиц. Как правило, наличие в гнезде яиц и птенцов чужого вида снижает выживаемость птенцов хозяина: последние могут быть просто выброшены из гнезда птенцом-паразитом (как, например, у обыкновенной кукушки), а если они остаются в гнезде, то на долю их приходится меньше приносимого родителями корма. Неудивительно, что в ходе эволюции у птиц-хозяев нередко вырабатывались поведенческие реакции, защищающие их от гнездовых паразитов. Многие птицы выбрасывают из гнезда посторонние предметы, в том числе и яйца других видов, если только они не относятся к категории миметических, т. е. очень схожих по своей окраске, форме и размерам с собственными. Миметическая окраска и форма яиц у гнездовых пара-

зитов также возникает в процессе естественного отбора. Как правило, гнездовые паразиты специализируются на определенных видах хозяев, причем в разных частях ареала хозяева могут быть разными.

В зоне Панамского канала, где проводилось данное исследование, оропендолы и иволги селятся большими, часто смешанными колониями, подвешивая свои изящные плетеные гнезда к тонким ветвям больших деревьев. Обследуя гнезда оропендолы и иволги, Н. Смит⁴¹ нередко находил в них яйца и птенцов воловьей птицы, причем выяснилось, что в одних колониях попадались только миметические яйца воловьей птицы (с трудом отличающиеся от яиц хозяев по толщине скорлупы), а в других — немиметические, резко отличающиеся от яиц хозяев по окраске. Соответственно среди хозяев можно было выделить птиц-дискриминаторов, выбрасывающих из гнезда все посторонние предметы, в том числе и яйца воловьей птицы, если только они не очень похожи на их собственные, и птиц-недискриминаторов, терпимо относящихся к различным посторонним предметам в гнезде, в том числе и к немиметическим яйцам воловьей птицы. Доля гнезд, содержащих яйца воловьей птицы, составляла для дискриминаторов 28%, а для недискриминаторов — 73%.

Н. Смит предположил, что отсутствие защитной реакции у хозяев-недискриминаторов, видимо, объясняется тем, что присутствующие в их гнездах птенцы воловьей птицы оказывают на них какое-то положительное влияние, полностью перекрывающее обычные негативные последствия гнездового паразитизма. Это предположение блестяще подтвердилось, когда выяснилось, что птенцы воловьей птицы хорошо защищают своих соседей по гнезду — птенцов оропендолы и иволги — от очень опасных паразитов — оводов *Philornis* sp., личинки которых вбуравливаются под кожу птенцов хозяев и при высокой зараженности вызывают их гибель. В тех гнездах, где есть птенцы воловьей птицы, зараженность птенцов оропендолы и иволги значительно ниже. Этому способствует то, что птенцы воловьей птицы вылупляются на несколько дней раньше, чем птенцы хозяев, а к моменту вылупления последние они уже активно склеивают всех движущихся около них насекомых, в том числе взрослых оводов и их личинок с голой кожи птенцов оропендолы и иволги (сами птенцы воловьей птицы покрыты густым пухом, который, видимо, защищает их от оводов). Обследовав очень большое число гнезд, Н. Смит доказал, что выживаемость птенцов хозяев-«недискриминаторов» максимальна при некотором умеренном уровне гнездового парази-

⁴¹ Практически выполнить эту задачу было очень нелегко, так как гнезда находились на большой высоте, и Н. Смигу приходилось, стоя на стремянке и орудуя различными инструментами, прикрепленными к длинным шестам, снимать гнезда, опускать их вниз, а затем снова прикреплять с помощью всяких зажимов к тем ветвям, с которых они были сняты. Вдобавок все это приходилось проделывать ночью, поскольку в противном случае птицы могли бы бросить гнезда. Подобным образом было обследовано более тысячи гнезд.

тизма (рис. 40), а в тех гнездах, где птенцов воловьей птицы нет совсем или много, выживаемость птенцов хозяев снижена.

Защищать птенцов оропендолы и иволги от оводов могут, однако, не только птенцы воловьей птицы, но и обитающие в тех же лесах осы (*Protopolybia* sp. и *Stelopolybia* sp.), а также не имеющие жала, но вооруженные мощными челюстями пчелы *Trigona* sp. На этих защитников полагаются прежде всего птицы-«дискриминаторы». Свои колонии (как правило, более компактные, чем у «недискриминаторов») они часто располагают вокруг осиных и пчелиных гнезд, причем наиболее защищенными оказываются кладки, находящиеся в центре колонии, ближе к гнездам перепончатокрылых. Неудивительно, что у «дискриминаторов» мы не обнаруживаем какого-либо заметного повышения выживаемости птенцов при наличии в гнезде птенцов воловьей птицы: скорее здесь можно говорить о снижении выживаемости по мере усиления гнездового паразитизма (см. рис. 40).

Таким образом, в данном случае мы видим удивительное сочетание разных типов взаимосвязей: обычного паразитизма, наносящего сильный вред хозяину (овод — оропендола, овод — иволга), хищничества (оса — овод, пчела — овод, воловьей птицы — овод) и гнездового паразитизма (оловьей птицы — оропендола, воловьей птицы — иволга). Последний тип включает прямое отрицательное воздействие паразита на хозяина и косвенное положительное (через истребление более опасного паразита — личинок овода). Такие взаимовыгодные отношения двух видов называют симбиозом, или мутуализмом. Безусловно, рассмотренные нами отношения оропендолы, иволги, воловьей птицы и перепончатокрылых не исчерпывают всего богатства связей данных организмов. Очевидно, что какие-то отношения помимо чисто топических (т. е. общности местобитания) должны существовать между оропендой и иволгой.

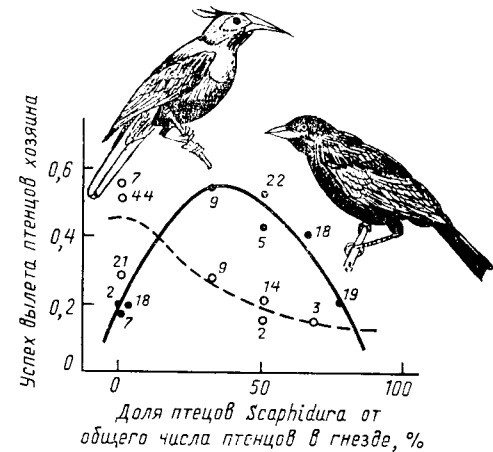


Рис. 40. Зависимость выживаемости птенцов *Zarhynchus wagleri* и *Cacicus cela* от наличия в их гнездах птенцов воловьей птицы (*Scaphidura oryzivora*), являющейся их гнездовым паразитом. Общее число яиц в кладке варьируется. Черные кружки и сплошная линия относятся к птицам-«недискриминаторам», а светлые кружки и пунктирная линия — к птицам-«дискриминаторам». Цифры около кружков — это процентная доля гнезд, попадающих в данную категорию (отдельно от общего числа гнезд «дискриминаторов» и «недискриминаторов») (по Smith, 1968)

Невыясненными остаются и отношения между разными видами перепончатокрылых, не говоря уже о пищевых связях каждого упомянутого вида.

Несмотря на всю условность вычленения отдельного взаимодействия и отнесения его к определенной категории, в экологии не раз предлагались различные системы типологии и классификации межвидовых связей. В основе такой системы могут лежать два разных подхода. Первый касается механизмов взаимодействий. Так, если особи одного вида поедают особей другого, мы говорим об отношениях типа хищник — жертва, а если особи одного вида потребляют какой-то дефицитный ресурс, которого не хватает другому виду, мы говорим о конкуренции. Второй подход касается результатов взаимодействия, проявляющихся на популяционном уровне или на уровне отдельных особей. Так, например, если в результате контакта двух популяций наблюдается сокращение скорости роста каждой из них (или сокращение средней массы особи в каждой из взаимодействующих популяций), то мы вправе говорить о конкуренции между ними. Отношения же хищник — жертва согласно классификации по результатам — это увеличение скорости роста одной популяции одного вида (хищника), сопряженное с уменьшением скорости роста популяции другого вида (жертвы)⁴². В данной главе мы рассмотрим только два типа межвидовых взаимодействий: отношения типа хищник — жертва и конкуренцию. Подобные взаимодействия очень важны, поскольку затрагивают практически каждую популяцию. К тому же они относятся к категории наиболее изученных.

Отношения хищник—жертва

Когда в присутствии людей, далеких от экологии, упоминают об отношениях хищник — жертва, то воображение их обычно рисует какого-нибудь крупного кровожадного хищника, например льва или тигра, преследующего и поедающего свою добычу. Действительно, взаимоотношения льва и антилопы-гну могут быть классифицированы как связь типа хищник — жертва, причем для

⁴² В учебниках экологии нередко приводится классификация взаимодействий именно по результатам. При этом положительное влияние обозначают знаком (+), а отрицательное — знаком (—). Тогда конкуренция кодируется как отношение (— —), а хищничество — как (+ —). Иногда принципы классификации не оговариваются, а предлагаемые схемы комбинируют механизмы взаимодействий с их результатами. Дав обстоятельный разбор принципов классификации взаимодействий популяций, П. Эбрамс (Abrams, 1987) пришел к выводу, что предпочтение должно отдаваться все-таки классификации по механизмам. П. Эбрамс подчеркнул также значение временного масштаба при изучении и классификации взаимодействий, показав, что даже вывод о том, является ли данное взаимодействие для той или иной конкретной популяции положительным или отрицательным, может меняться в зависимости от длительности охваченного наблюдениями периода.

эколога связь эта не ограничивается короткосрочным актом нападения хищника на жертву, т. е. тем, что мы наблюдаем на уровне особей, но включает также долгосрочные эффекты взаимодействия популяций хищника и жертвы, сказывающиеся на их динамике и распространении. Понятие связи хищник — жертва применяется в экологии по отношению не только к таким бесспорным хищникам и их жертвам, как лев и гну или щука и плотва, но также и к таким, как большая синица и насекомые, плотва и планктонные рачки дафнии, дафния и одноклеточные водоросли или даже гну и травянистые растения. Таким образом, в широком смысле слова отношения хищник — жертва охватывают все взаимодействия, при которых одни организмы используют в пищу другие.

Очевидно, взаимосвязи паразитов с хозяевами также попадают в разряд отношений хищник — жертва, хотя среди паразитов можно в свою очередь выделить несколько категорий. Так, микропаразиты, являющиеся возбудителями инфекционных заболеваний, — очень мелкие (относительно хозяина) организмы, чрезвычайно быстро размножающиеся и порой вызывающие в популяции хозяина значительную смертность. Макропаразиты — это организмы более крупные, чем микропаразиты, хотя обычно значительно уступающие по размерам хозяевам, быстро размножающиеся, но, как правило, не приводящие к значительной смертности в популяции хозяина. И наконец, еще одна категория паразитов — это паразитоиды, организмы, во взрослом состоянии близкие по размерам к хозяину, развивающиеся на личиночной стадии в организме хозяина и приводящие к его гибели или кастрации. Особенно много паразитоидов среди различных перепончатокрылых. Яйца свои они откладывают в других насекомых (на ранних стадиях их развития), а выходящие из яиц личинки в конце своего пребывания в организме хозяина вызывают его гибель. Таким образом, взаимоотношения паразитоидов с их хозяевами по результатам очень близки к классическому варианту отношений хищник — жертва. Что же касается типичных паразитов (или макропаразитов), то они по механизму воздействия напоминают фитофагов, питающихся за счет растений, но не вызывающих их гибели. Впрочем, в растениях могут жить и настоящие паразиты, например многие нематоды.

Иногда экологи предпочитают говорить не об отношениях хищник — жертва, а об отношениях потребитель (= консумент) — ресурс. При этом понятие «ресурс» включает в себя не только пищу, которая может быть и неживой (например, опавшие листья, поедаемые дождевыми червями, или ионы фосфора, потребляемые растениями), но и вообще любой потребляемый компонент среды, который может быть «отнят» одним организмом у другого. Ресурсом являются, например, свет, необходимый растениям для фотосинтеза, или чистая поверхность скалы в приливно-отливной зоне, необходимая усаоногим ракообразным для оседания личинок.

Такое объединение, в общем, очень разных взаимоотношений в одну категорию конечно искусственно, но в ряде случаев (особенно при построении моделей) оно оказывается целесообразным. Так, например, общий вид зависимости удельной скорости роста популяции от количества имеющихся пищевых ресурсов будет примерно одним и тем же для настоящих хищников, для животных-фитофагов и даже для растений, потребляющих компоненты минерального питания.

Реакция хищника на увеличение численности жертв

Ограничение роста популяции жертв хищниками возможно, если в ответ на увеличение численности жертв будет возрастать удельное (т. е. приходящееся в среднем на одну особь жертв) потребление их хищниками. Подобное усиление пресса хищников в принципе может происходить, во-первых, за счет возрастания среднего рациона одной особи хищника, а во-вторых, за счет увеличения численности популяции хищника. Очевидно, первый эффект, называемый функциональной реакцией, — краткосрочный, а второй, называемый численной реакцией, — долгосрочный.

Функциональная реакция хищника на увеличение численности жертв изучена довольно хорошо. В 50-х гг., изучая экспериментальными методами питание рыб, В. С. Ивлев показал, что индивидуальный рацион (т. е. количество пищи, потребленной за единицу времени) животного при увеличении плотности предлагаемых ему кормовых объектов растет, а затем выходит на плато. Математическая модель, предложенная В. С. Ивлевым (1955) для описания зависимости величины рациона от количества предложенной пищи, в дальнейшем стала широко применяться при изучении питания самых разных (преимущественно, правда, водных) животных. Немного позже функциональная реакция хищника была детально исследована канадским экологом К. Холлингом (Holling, 1965), показавшим, что рост потребления хищником своей добычи по мере увеличения ее количества может происходить по-разному. Так, например, у богомола *Hierodula crassa* при кормлении его мухами (*Musca domestica*) число съеденных жертв сначала быстро увеличивалось, а затем снижалось и выходило на плато (рис. 41, а). В то же время у оленьей мыши *Peromyscus maniculatus*, которой в качестве жертв предлагали коконы соснового пилильщика *Neodiprion sertifer* (насекомого из отряда перепончатокрылых), потребление жертв по мере увеличения их количества росло сначала медленно, потом быстрее, а затем, замедляясь, выходило на плато, т. е. описывалось S-образной кривой (рис. 41, б). Различия между этими кривыми, видимо, отражают разные эволюционно сложившиеся стратегии добывания пищи.

Беспозвоночные хищники, как правило, очень четко реагируют на строго определенные стимулы, специфически связанные с их жертвами. При увеличении плотности жертв хищник начинает

поедать их больше, поскольку они чаще ему встречаются. Таким образом, сначала рост рациона хищника пропорционален частоте его встреч с жертвами. Однако вскоре рост этот начинает замедляться, и кривая функциональной реакции выходит на плато. Происходит это по двум причинам. Во-первых, по мере того как хищник наедается, повышается порог возбуждения, при котором наблюдается его реакция на жертву. Так в опытах К. Холлинга

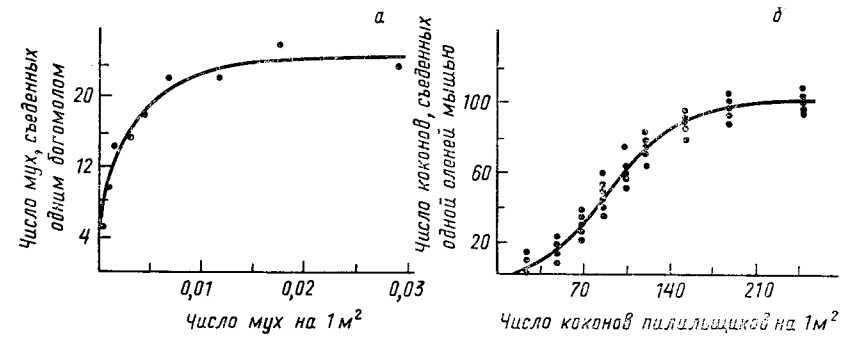


Рис. 41. Функциональная реакция хищника — зависимость среднего числа жертв, потребленных одной особью хищника, от количества предложенных жертв:

а — потребление богомолем *Hierodula crassa* комнатных мух; б — потребление оленьей мышью (*Peromyscus maniculatus*) коконов соснового пилильщика (*Neodiprion sertifer*) (по Holling, 1965)

наевшийся богомол реагировал на мух, находящихся на меньшем расстоянии, чем голодный. Во-вторых, сам процесс поимки добычи и поедания ее требует определенного времени, и хищник не может приступить к нападению на следующую жертву, пока он не съел предыдущую.

Позвоночные хищники, обладая высоко развитой нервной системой, могут реагировать на более широкий круг раздражителей, но порог возбуждения их при этом выше (т. е. хищник как бы не отвлекается по пустякам). Поэтому при незначительном увеличении плотности жертв интенсивность потребления их позвоночными хищниками возрастает медленно (заметим также, что хищнику невыгодно расходовать много энергии на малочисленную жертву). Однако при высокой численности жертв какого-то определенного вида позвоночные хищники могут быстро обучиться или «настроиться» на преимущественное потребление именно этого конкретного вида⁴³. Быстрому росту рациона соответствует

⁴³ При этом невольно снижается потребление других альтернативных видов жертв, имеющих в небольшом количестве. Подобное «переклечение» хищника на более массовый вид жертв способствует выживанию малочисленных видов жертв, хотя, конечно, не следует рассматривать данную ситуацию как проявление некоего межвидового альтруизма, направленного на «благо целого». Стратегиям поиска и выбора добычи посвящено очень много исследований.

средний, наиболее крутой участок S-образной кривой. В деталях форма кривой функциональной реакции может сильно варьировать от одного вида хищников к другому, а также в пределах одного вида в зависимости от возраста и физиологического состояния особей. Различия между функциональными реакциями беспозвоночных и позвоночных хищников не жесткое, а иногда S-образная кривая обнаруживается и у беспозвоночных хищников.

Степень проявления функциональной реакции (т. е. величина, показывающая, во сколько раз возрастает рацион при избытке пищи) у разных видов может сильно варьироваться. Так, наблюдения в природной обстановке показали (Holling, 1959), что при

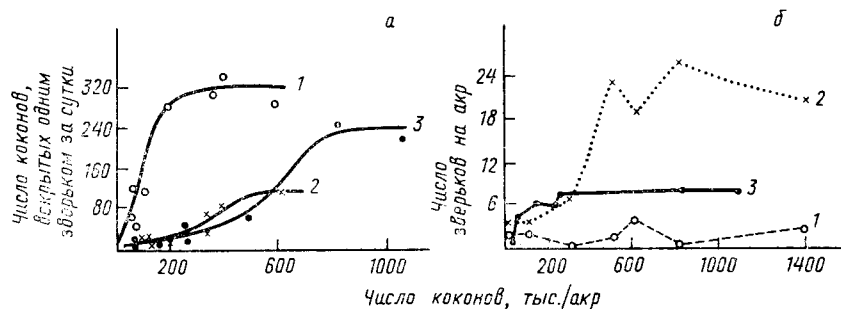


Рис. 42. Функциональная (а) и численная (б) реакция трех видов хищников на увеличение плотности жертв (коконов соснового пилильщика) в лесном питомнике Онтарио (по Holling, 1959):

1 — *Blarina brevicauda*; 2 — *Sorex cinereus*; 3 — *Peromyscus maniculatus*

увеличении числа коконов соснового пилильщика⁴⁴ среднее (приходящееся на одного хищника) потребление их короткохвостой бурозубкой (*Blarina brevicauda*) резко возрастает, а потребление обыкновенной бурозубкой (*Sorex cinereus*) остается на том же уровне (рис. 42, а).

В качестве теоретической базы их на протяжении последних двух десятилетий нередко служила концепция, известная как «теория оптимального добывания пищи» (optimal foraging theory — англ.). В основе ее лежит, в общем, очевидное предположение о том, что в ходе эволюции максимизируется количество энергии, получаемое животным за определенное время, или минимизируется время, потраченное на добывание пищи.

⁴⁴ Личинки соснового пилильщика *Neodiprion sertifer*, вылупившиеся из яиц весной, питаются хвоей сосны. В конце июня они падают на землю, образуют коконы и лежат до сентября, когда из них вылетают взрослые особи. Находящиеся на земле коконы нередко поедаются мелкими млекопитающими. В сосновом питомнике в юго-западной части провинции Онтарио (Канада), где проводил свои исследования К. Холлинг, такими млекопитающими оказались короткохвостая и обыкновенная бурозубки, а также оленья мышь. Каждый из этих видов вскрывает коконы соснового пилильщика своим особым способом, и поэтому по характеру повреждений коконов оказалась возможным оценить степень воздействия на популяцию жертв отдельно каждого хищника. Численность же самих «хищников», т. е. двух видов бурозубок и оленьей мыши, оценивалась традиционно с помощью отлова ловушками.

Численная реакция хищника на увеличение плотности популяции жертв также сильно изменяется от одного вида к другому. В частности, в той же работе К. Холлинга показано, что при увеличении числа коконов соснового пилильщика заметно возрастает численность обыкновенной бурозубки, тогда как численность другого вида землероек — короткохвостой бурозубки — остается почти неизменной (рис. 42, б). Иначе говоря, наблюдаемая ситуация обратна той, что отмечалась при сопоставлении функциональных реакций этих же видов. Что же касается реакции третьего изученного К. Холлингом вида — оленьей мыши (*Peromyscus*

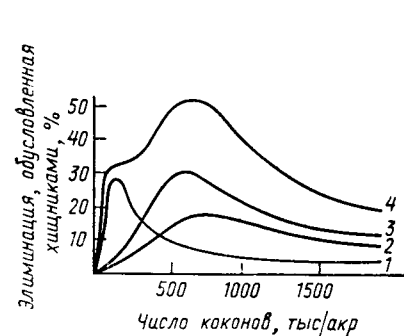


Рис. 43. Сила относительного воздействия трех видов хищника на популяцию жертв (коконов соснового пилильщика) в зависимости от их плотности:

— *Blarina brevicauda*; 2 — *Peromyscus maniculatus*; 3 — *Sorex cinereus*. Кривая для каждого хищника комбинирует функциональную и численную реакции. Верхняя кривая (4) суммирует эффект всех трех хищников (по Holling, 1959)

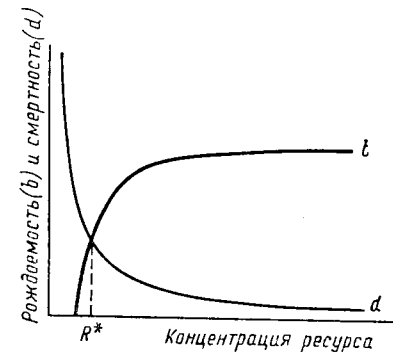


Рис. 44. Зависимость рождаемости (b) и смертности (d) от концентрации лимитирующего ресурса. Пересечению кривых (b=d) соответствует пороговая концентрация ресурса (R^*). При концентрации ниже пороговой данный вид длительно существовать не может, поскольку численность его сокращается

maniculatus), то его функциональная и численная реакции оказались промежуточными между отмеченными для обыкновенной короткохвостой бурозубки.

Зная функциональную и численную реакцию каждого из этих видов, оказалось возможным оценить их суммарный эффект на популяцию жертв. Выяснилось, что при незначительном подъеме плотности жертв существенная роль в ограничении их популяций принадлежит короткохвостой бурозубке, а при более значительном — обыкновенной бурозубке и оленьей мыши (рис. 43). Максимальный удельный (в расчете на одну особь жертвы) пресс хищников достигается при некоторой средней плотности жертв. При дальнейшем же возрастании плотности жертв доля популяции, изымаемая хищником, снижается, и фактически популяция не контролируется хищниками.

Если выход на плато кривой функциональной реакции понятен (не может же один человек, даже очень голодный, съесть за день слона), то причины остановки роста численности хищников при наличии избытка доступных жертв менее ясны. По-видимому, в самом общем виде можно предполагать, что численность популяции хищников начинает лимитироваться другими факторами, например поведенческими механизмами, обеспечивающими охрану своей территории от вторжения чужаков, нехваткой мест, пригодных для устройства гнезд и нор, или же инфекционными заболеваниями.

Зависимость силы влияния пресса хищников на популяцию жертв от плотности этой популяции была продемонстрирована (Messier, Grête, 1985) на примере волков и лосей в провинции Квебек (Канада). Выяснилось, что при численности лосей менее 0,2 особей/км² пресс волков ничтожен. Волки не заселяют местности со столь низкой плотностью лосей или же полагаются на другие виды жертв. Когда плотность лосей достигает 0,2—0,5 особей/км², пресс волков сильно возрастает и начинает играть важную роль в регуляции численности популяции. При дальнейшем же росте плотности популяции лосей (выше 0,5 особей/км²) она перестает контролироваться волками, видимо, из-за того, что во-первых, нарушается социально-этологическая структура популяции волков (т. е. сложившаяся система взаимоотношений между семьями и отдельными особями в пределах каждой семьи), а во-вторых, потребности хищников восполняются в значительной степени за счет больных, ослабленных и прочих «нестандартных» особей жертвы, которые в любом случае не вносят сколько-либо существенного вклада в размножение популяции или обеспечение ее более высокой выживаемости⁴⁵.

Возрастание среднего потребления пищи при увеличении количества ее в окружающей среде, как правило, имеет своим следствием повышение удельной рождаемости и снижение удельной смертности потребителя (хищника в широком смысле слова). Обе эти величины постепенно выходят на плато: максимальная рождаемость не может превышать некоторого предела, накладываемого допустимой частотой продуцирования потомков (детенышей,

⁴⁵ Представление о том, что пресс хищника направлен в первую очередь на тех особей в популяции жертв, которые вносят наименьший вклад в будущее увеличение ее численности, или, иначе говоря, обладают наименьшей репродуктивной ценностью (а это не обязательно большие особи, но часто просто молодые особи, средняя ожидаемая продолжительность жизни которых невелика, или же особи пожилые, уже выходящие из репродуктивного возраста), нашло свое отражение в гипотезе «благоразумного хищничества». Подчеркнем, что «благоразумное» поведение хищника, позволяющее эксплуатировать популяцию жертв так, чтобы не подрывалась способность этой популяции к дальнейшему росту, есть результат не столько эволюции хищников, сколько эволюции жертв, в процессе которой происходит снижение репродуктивной ценности возрастных групп, подверженных наиболее сильному прессу хищников (Slobodkin, 1968, 1974). О количественной оценке репродуктивной ценности см.: Пиванка, 1981.

яиц, семян, спор и т. д.), а минимальная смертность не может быть меньше некоторого уровня всегда существующей в популяции физиологической смертности. Описывающие эту зависимость кривые (подобные той, что изображены на рис. 44) можно сравнительно легко получить в эксперименте для мелких быстро размножающихся организмов, например коловраток, потребляющих одноклеточные планктонные водоросли, или же для самих планктонных водорослей, потребляющих ионы фосфора или азота. Точке пересечения кривых рождаемости и смертности (т. е. состоянию равенства рождаемости и смертности) соответствует некоторая пороговая концентрация пищи (R^*), при которой популяция сохраняет постоянную численность. При меньшей концентрации пищи численность популяции снижается (поскольку $b < d$), а при большей — растет (поскольку $b > d$). Подобные кривые нередко используются при анализе конкуренции между разными видами потребителей, и мы вернемся еще к их рассмотрению в соответствующем разделе данной главы.

Колебания системы хищник—жертва

Еще в 20-х гг. А. Лотка (Lotka, 1925), а несколько позднее независимо от него В. Вольтерра (1976) предложили математические модели, описывающие сопряженные колебания численности популяций хищника и жертвы. Рассмотрим самый простой вариант модели Лотки—Вольтерры. Если предположить, что популяция жертв в отсутствие хищника растет экспоненциально, а пресс хищников тормозит этот рост, причем смертность жертв пропорциональна частоте встреч хищника и жертвы (или иначе, пропорциональна произведению плотностей их популяций), то мгновенная скорость изменения численности популяции жертв $\frac{dN_1}{dt}$ может быть выражена уравнением $\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 - p_1 N_1 N_2$, где r_1 — удельная мгновенная скорость популяционного роста жертвы, p_1 — константа, связывающая смертность жертв с плотностью хищника, а N_1 и N_2 — плотности соответственно жертвы и хищника. Мгновенная скорость роста популяции хищника $\frac{dN_2}{dt}$ в этой модели принимается равной разности рождаемости (которая в свою очередь зависит от интенсивности потребления хищником жертв) и постоянной смертности:

$$\frac{dN_2}{dt} = p_2 N_1 N_2 - d_2 N_2,$$

где p_2 — константа, связывающая рождаемость в популяции хищника с плотностью жертв, а d_2 — удельная смертность хищника (принимается постоянной). Согласно приведенным уравнениям каждая из взаимодействующих популяций в своем увеличении ограничена только другой популяцией, т. е. рост числа жертв ли-

митируется прессом хищников, а рост числа хищников — недостаточным количеством жертв. Никакого самоограничения популяций не предполагается. Считается, например, что пищи для жертвы всегда достаточно. Также не предполагается и выхода из-под контроля хищника популяции жертв, хотя на самом деле такое бывает достаточно часто.

Несмотря на всю условность модели Лотки — Вольтерры, она заслуживает внимания уже хотя бы потому, что показывает, как даже такая идеализированная система взаимодействия двух популяций может порождать достаточно сложную динамику их численности. Решение системы этих уравнений (приводить которое мы здесь не будем) позволяет сформулировать условия поддержания постоянной (равновесной) численности каждого из видов. Популяция жертв сохраняет постоянную численность, если плотность хищника равна $\frac{r_1}{p_1}$, а для того чтобы постоянство сохраняла популяция хищника, плотность жертв должна быть равна $\frac{d_2}{p_2}$. Если на графике отложить по оси абсцисс плотность жертв N_1 , а по оси ординат — плотность хищника N_2 , то изоклины, показывающие условие постоянства хищника и жертвы, будут представлять собой две прямые, перпендикулярные друг другу и координатным осям (рис. 45, а). При этом предполагается, что ниже определенной (равной $\frac{d_2}{p_2}$) плотности жертв плотность хищника всегда будет уменьшаться, а выше — всегда увеличиваться. Соответственно и плотность жертвы возрастает, если плотность хищника ниже значения, равного $\frac{r_1}{p_1}$, и уменьшается, если она

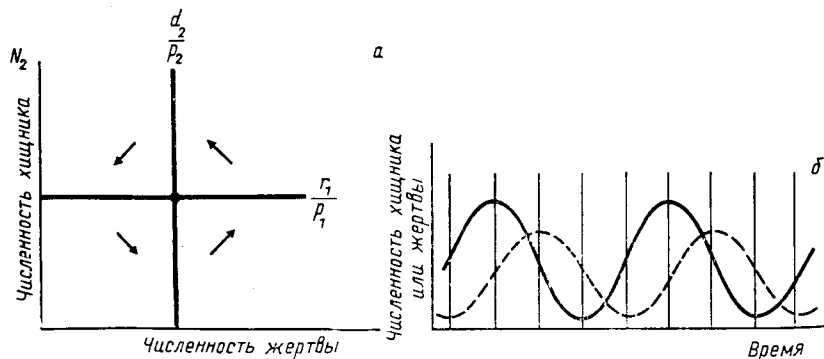


Рис. 45. Простая модель, показывающая возникновение устойчивых колебаний численности хищника и жертвы: а — положение изоклин, характеризующих условие постоянства численности хищника и жертвы. Стрелками показаны векторы изменения в соотношении численности хищника и жертвы; б — циклические колебания численности хищника (пунктир) и жертвы (сплошная линия), возникающие согласно данной модели

выше этого значения. Точка пересечения изоклин соответствует условию постоянства численности хищника и жертвы, а другие точки на плоскости этого графика совершают движение по замкнутым траекториям, отражая, таким образом, регулярные колебания численности хищника и жертвы (рис. 45, б). Размах колебаний определяется начальным соотношением плотностей хищника и жертвы. Чем ближе оно к точке пересечения изоклин, тем меньше окружность, описываемая векторами, и соответственно меньше амплитуда колебаний.

Одна из первых попыток получения колебаний численности хищника и жертвы в лабораторных экспериментах принадлежала Г. Ф. Гаузе (Gause, 1934). Объектами этих экспериментов были инфузория парамеция (*Paramecium caudatum*) и хищная инфузория дидиниум (*Didinium nasutum*). Пищей для парамеции служила регулярно вносимая в среду взвесь бактерий, а дидиниум питался только парамециями. Данная система оказалась крайне неустойчивой: пресс хищника по мере увеличения его численности приводил к полному истреблению жертв, после чего вымирала и популяция самого хищника. Усложняя опыты, Гаузе устраивал убежище для жертвы, внося в пробирки с инфузориями немного стеклянной ваты. Среди нитей ваты могли свободно перемещаться парамеции, но не могли дидиниумы. В таком варианте опыта дидиниум съедал всех парамеций, плавающих в свободной от ваты части пробирки, и вымирал, а популяция парамеции затем

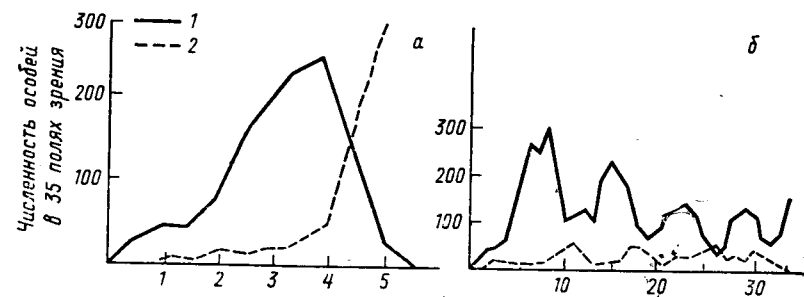


Рис. 46. Колебания численности двух инфузорий — *Paramecium aurelia* (1) и *Didinium nasutum* (2) — в условиях разной обеспеченности кормом *P. aurelia*: а — максимальное количество пищи; б — минимальное количество пищи (по Luckinbill, 1974)

восстанавливалась за счет размножения особей, уцелевших в убежище. Некоторого подобия колебаний численности хищника и жертвы Г. Ф. Гаузе удалось добиться только в том случае, когда время от времени вносил в культуру и жертву и хищника, имитруя таким образом иммиграцию.

Через 40 лет после работы Г. Ф. Гаузе его опыты были повторены Л. Лакинбиллом (Luckinbill, 1973), использовавшим в ка-

честве жертвы инфузорию *Paramecium aurelia*, а в качестве хищника того же *Didinium nasutum*. Лакинбиллу удалось получить несколько циклов колебаний численности этих популяций, но только в том случае, когда плотность парамеций была лимитирована нехваткой пищи (бактерий), а в культуральную жидкость добавляли метилцеллюлозу — вещество, снижающее скорость движения как хищника, так и жертвы и потому уменьшающее частоту их возможных встреч (рис. 46). Оказалось также (Lucinbill, 1974), что добиться колебаний хищника и жертвы легче, если увеличить объем экспериментального сосуда, хотя условие пищевого лимитирования жертвы и в этом случае обязательно. Если же к системе сосуществующих в колебательном режиме хищника и жертвы добавляли избыточную пищу, то ответом был быстрый рост численности жертвы, за которым следовало возра-

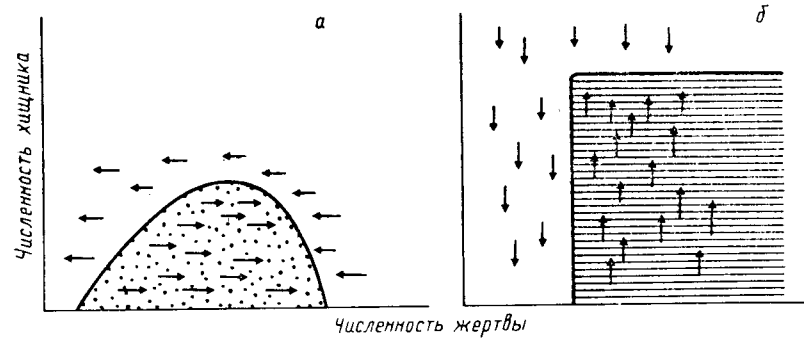


Рис. 47. Изоклины стационарных (сохраняющих постоянную численность) популяций жертвы (а) и хищника (б) (по Rosenzweig, MacArthur, 1963)

стание численности хищника, приводящее в свою очередь к полному истреблению популяции жертвы. Строго говоря, те опыты Л. Лакинбилла, в которых удалось добиться сосуществования парамеции и дидиниума, не могут рассматриваться как подтверждающие модель Лотки — Вольтерры, поскольку рост численности жертв в этих опытах лимитирован не только хищником, но и нехваткой пищи.

Модели Л. Лотки и В. Вольтерры послужили толчком для разработки ряда других более реалистичных моделей системы хищник — жертва. В частности, довольно простая графическая модель, анализирующая соотношение разных изоклин жертвы и хищника, была предложена М. Розенцвейгом и Р. Мак-Артуром (Rosenzweig, MacArthur, 1963). Согласно этим авторам, стационарная (= постоянная) численность жертвы в координатных осях плотности хищника и жертвы может быть представлена в виде выпуклой изоклины (рис. 47, а). Одна точка пересечения этой

изоклины с осью плотности жертвы соответствует минимальной допустимой плотности жертвы (ниже ее популяция подвержена очень большому риску вымирания хотя бы из-за малой частоты встреч самцов и самок), а другая — максимальной, определяемой количеством имеющейся пищи или поведенческими особенностями самой жертвы. Подчеркнем, что речь идет пока о минимальной и максимальной плотностях в отсутствие хищника. При появлении хищника и увеличении его численности минимальная допустимая плотность жертвы, очевидно, должна быть выше, а максимальная — ниже. Каждому значению плотности жертвы должна соответствовать некоторая плотность хищника, при которой достигается постоянство популяции жертвы. Геометрическое место таких точек и есть изоклина жертвы в координатах плотности хищника и жертвы. Векторы, показывающие направление изменения плотности жертвы (ориентированные горизонтально), имеют разную направленность по разные стороны от изоклины (см. рис. 47, а).

Для хищника в тех же координатах также построена изоклина, отвечающая стационарному состоянию его популяции. Векторы, показывающие направление изменения численности хищника, ориентированы вверх или вниз в зависимости от того, по какому

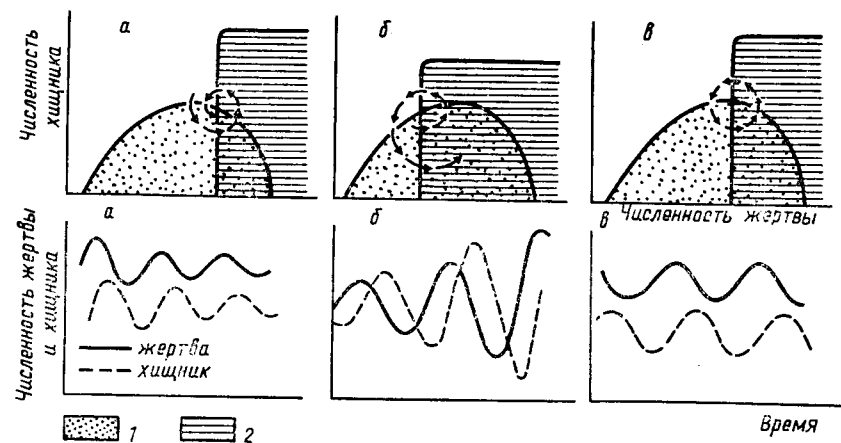


Рис. 48. Возникновение разных колебательных режимов в системе хищник — жертва в зависимости от взаиморасположения изоклины стационарной численности жертвы и хищника:

1 — область возрастания численности жертвы; 2 — область возрастания численности хищника (по Rosenzweig, MacArthur, 1963)

сторону от изоклины они находятся. Форма изоклины хищника, показанная на рис. 47, б, определяется, во-первых, наличием некоторой минимальной плотности жертвы, достаточной для поддержания популяции хищника (при более низкой плотности жертвы хищник не может увеличивать свою численность), а во-вторых, наличием некоторой максимальной плотности самого хищника,

при превышении которой численность будет снижаться независимо от обилия жертв.

При совмещении изоклин жертвы и хищника на одном графике возможны три различных варианта (рис. 48). Если изоклина хищника пересекает изоклину жертвы в том месте, где она уже снижается (при высокой плотности жертв), векторы, показывающие изменение численности хищника и жертвы, образуют траекторию, закручивающуюся во внутрь, что соответствует затухающим колебаниям численности жертвы и хищника (рис. 48, а). В том случае, когда изоклина хищника пересекает изоклину жертвы в ее восходящей части (т. е. в области низких значений плотности жертв), векторы образуют раскручивающуюся траекторию, а колебания численности хищника и жертвы происходят соответственно с возрастающей амплитудой (рис. 48, б). Если же изоклина хищника пересекает изоклину жертвы в области ее вершины, то векторы образуют замкнутый круг, а колебания численности жертвы и хищника характеризуются стабильной амплитудой и периодом (рис. 48, в).

Иными словами, затухающие колебания соответствуют ситуации, при которой хищник ощутимо воздействует на популяцию жертв, достигшую только очень высокой плотности (близкой к предельной), а колебания возрастающей амплитуды возникают тогда, когда хищник способен быстро увеличивать свою численность даже при невысокой плотности жертв и таким образом быстро ее уничтожить. В других вариантах своей модели М. Розенцвейг и Р. Мак-Артур показали, что стабилизировать колебания хищник — жертва можно, введя «убежище», т. е. предположив, что в области низкой плотности жертв существует область, где численность жертвы растет независимо от количества имеющихся хищников.

Стремление сделать модели более реалистичными путем их усложнения проявилось в работах не только теоретиков, но и экспериментаторов. В частности, интересные результаты были получены Хаффейкером (Huffaker, 1958), показавшим возможность сосуществования хищника и жертвы в колебательном режиме на примере мелкого растительноядного клеща *Eotetranychus sexmaculatus* и нападающего на него хищного клеща *Typhlodromus occidentalis*. В качестве пищи для растительноядного клеща использовали апельсины, помещенные на подносы с лунками (вроде тех, что используются для хранения и перевозки яиц). В первоначальном варианте на одном подносе было 40 лунок, причем в некоторых из них находились апельсины (частично очищенные от кожуры), а в других — резиновые мячики. Оба вида клещей размножаются партеногенетически очень быстро, и поэтому характер их популяционной динамики можно выявить за сравнительно короткий срок. Поместив на поднос 20 самок растительноядного клеща Хаффейкер наблюдал быстрый рост его популяции, которая стабилизировалась на уровне 5—8 тыс. особей (в расчете на один апельсин). Если к растущей популяции

жертвы добавляли несколько особей хищника, то популяция последнего быстро увеличивала свою численность и вымирала, когда все жертвы оказывались съеденными (рис. 49, а).

Увеличив размер подноса до 120 лунок, в которых отдельные апельсины были случайно разбросаны среди множества резиновых мячиков, Хаффейкеру удалось продлить сосуществование хищника и жертвы. Важную роль во взаимодействии хищника и

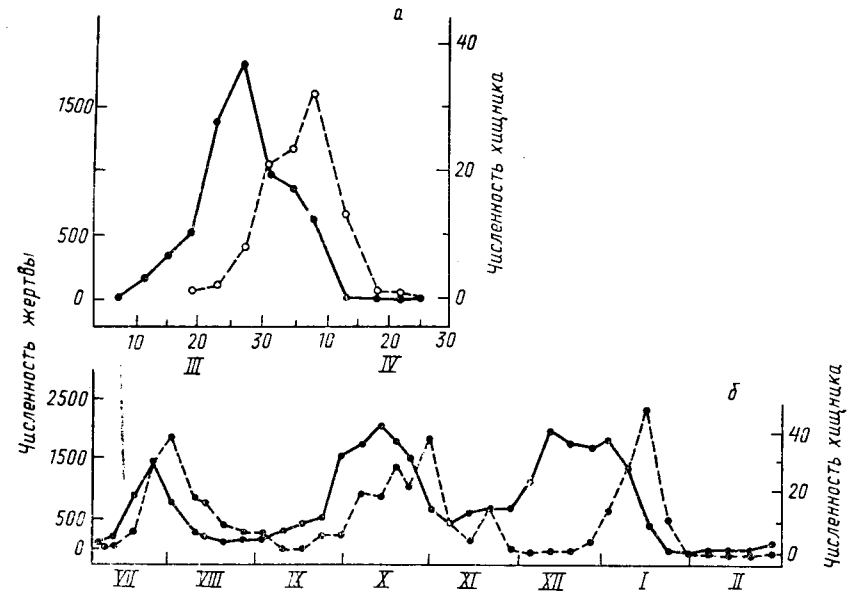


Рис. 49. Колебания численности растительноядного клеща *Eotetranychus sexmaculatus* и нападающего на него хищного клеща *Typhlodromus occidentalis* в лабораторной системе на лотках с апельсинами и резиновыми мячиками:

а — система из 40 лунок (20 — с апельсинами); б — система из 120 лунок (6 — с апельсинами), усложняющая передвижение хищника и облегчающая расселение жертвы. Численность приведена как среднее количество клещей, приходящихся на один апельсин (по Huffaker, 1958)

жертвы, как выяснилось, играет соотношение скоростей их расселения. Хаффейкер предположил, что, облегчив передвижение жертвы и затруднив передвижение хищника, можно увеличить время их сосуществования. Для этого на подносе из 120 лунок среди резиновых мячиков располагали случайным образом 6 апельсинов, причем вокруг лунок с апельсинами были устроены преграды из вазелина, препятствовавшие расселению хищника, а для облегчения расселения жертвы на подносе были укреплены деревянные колышки, служившие своего рода «взлетными площадками» для растительноядных клещей (дело в том, что этот вид выпускает тонкие нити и с помощью их может парить в воз-

духе, распространяясь по ветру). В таком усложненном местообитании хищник и жертва сосуществовали в течение 8 мес, продемонстрировав три полных цикла колебаний численности (рис. 49, б). Наиболее важные условия этого сосуществования следующие: гетерогенность местообитания (в смысле наличия в ней пригодных и непригодных для обитания жертвы участков), а также возможность миграции жертвы и хищника (с сохранением некоторого преимущества жертвы в скорости этого процесса). Иными словами, хищник может полностью истребить то или иное локальное скопление жертв, но часть особей жертвы успеет мигрировать и дать начало другим локальным скоплениям. До новых локальных скоплений хищник рано или поздно тоже доберется, но тем временем жертва успеет расселиться в другие места (в том числе и в те, где она обитала раньше, но потом была истреблена).

Нечто подобное тому, что наблюдал Хаффейкер в эксперименте, встречается и в природных условиях. Так, например, бабочка кактусовая огневка (*Cactoblastis cactorum*), завезенная в Австралию, значительно снизила численность кактуса опунция⁴⁶, но не уничтожила его полностью именно потому, что кактус успевает расселиться немного быстрее. Обычно эти бабочки откладывают яйца не на каждое попадающееся растение опунции, а на некоторые кусты, показавшиеся им в силу каких-то причин особо привлекательными. Вылупившиеся личинки при высокой плотности обычно полностью уничтожают свое кормовое растение, при этом много личинок гибнет, будучи не в состоянии расселиться на соседние кусты (если только они не расположены друг к другу ближе чем на 2 м). В тех местах, где опунция истребляется полностью, перестает встречаться и огневка. Поэтому, когда через некоторое время сюда вновь проникает опунция, то в течение определенного периода она может произрастать без риска быть уничтоженной огневкой. Со временем, однако, огневка снова здесь появляется и, быстро размножаясь, уничтожает опунцию. Приведенный выше пример — еще одно свидетельство важности учета расселения и вообще динамики пространственного распределения популяции при изучении динамики ее численности. Фактически эти два процесса в ряде случаев должны рассматриваться вместе как две стороны одного процесса — движения численности в пространстве — времени.

Говоря о колебаниях хищник — жертва, нельзя не упомянуть и о циклических изменениях численности зайца и рыси в Канаде,

⁴⁶ Опунция (*Opuntia stricta*) была завезена в Австралию в 1839 г. и вначале использовалась для живых изгородей. Однако постепенно она проникла на пастбище и уже к концу XIX в. распространилась на площади в 40 тыс. км². Поскольку очистка пастбищ от кактусов — это очень дорогостоящее дело, земли, заросшие опунцией, фактически оказались выведенными из хозяйственного пользования. Бабочка *C. cactorum*, личинки которой питаются стеблями кактусов (а поврежденные стебли легко поражаются бактериальными и грибковыми инфекциями), была завезена в Австралию из Северной Аргентины в конце 20-х гг. и оказалась очень эффективным агентом в борьбе с опунцией.

прослеженных по материалам статистики заготовок пушнины компанией Гудзон-Бэй с конца XVIII вплоть до начала XX в. (рис. 50). Этот пример нередко рассматривался как классическая иллюстрация колебаний хищник — жертва⁴⁷, хотя на самом деле мы видим только следование роста численности популяции хищника (рыси) за ростом численности жертвы (зайца). Что же касается снижения численности зайцев после каждого подъема, то

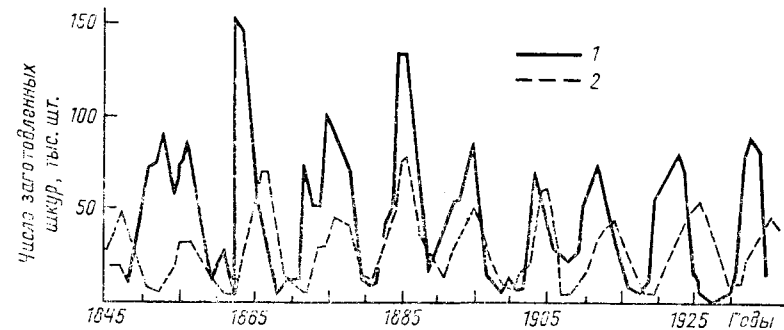


Рис. 50. Колебания численности зайца (*Lepus americanus* — 1) и рыси (*Lynx lynx* — 2) в Канаде по материалам заготовки шкур компанией Гудзон-Бэй (по MacArthur, Connell, 1966)

оно не могло объясняться только возросшим прессом хищников, а было связано с другими факторами, по-видимому, прежде всего нехваткой корма в зимний период. К такому выводу пришел, в частности, М. Джилпин (Gilpin, 1973), пытавшийся проверить, могут ли быть описаны эти данные классической моделью Лотки—Вольтерры. Результаты проверки показали, что удовлетворительного соответствия модели нет, но как ни странно, оно становилось лучше, если хищника и жертву меняли местами, т. е. трактовали рысь как «жертву», а зайца — как «хищника». Подобная ситуация нашла свое отражение и в шутовском названии статьи («Едят ли зайцы рысей?»), по сути своей очень серьезной и опубликованной в серьезном научном журнале.

Козволюция хищника и жертвы

Взаимодействия типа хищник — жертва существуют почти столь же долго, сколь существует на Земле жизнь. Более того, эволюция любого хищника не отрывна от эволюции его жертв

⁴⁷ В свое время были попытки интерпретировать эти колебания как результат влияния периодических изменений солнечной активности. Сейчас, однако, эта гипотеза имеет мало сторонников.

совершенно также, как эволюция жертв неотрывна от эволюции хищника. Отставание в этой эволюционной гонке равносильно гибели, и поэтому оно недопустимо ни для хищника, ни для жертвы. Неудивительно, что в процессе их совместной эволюции (коэволюции), у хищника выработались достаточно эффективные средства нападения, а у жертв — достаточно эффективные средства защиты. Эти средства чрезвычайно разнообразны, а порой просто изощренны. В качестве возможной иллюстрации рассмотрим некоторые примеры разных способов защиты наземных растений от травоядных и защиты планктонных животных от нападающих на них хищников.

Защита наземных растений от выедания фитофагами

На долю наземных растений приходится большая часть массы всего живого вещества биосферы. Известно также, что большая часть продукции наземных растений попадает в так называемые детритные пищевые цепи, т. е. потребляется животными, бактериями и грибами в виде уже отмерших тканей. Наличие очень большого количества органического вещества, которое содержится в тканях живых растений и которое, как нам кажется, не используется фитофагами, заставляет предположить одно из двух: либо рост популяций фитофагов жестко ограничен какими-нибудь иными, отличными от нехватки пищи факторами, например пресом хищников и паразитов, либо в массе своей растения достаточно надежно защищены от большинства фитофагов. Если раньше более популярным было первое предположение, то в последние годы все больше подтверждений получает и второе.

Средства защиты растений от поедающих их животных чрезвычайно разнообразны и включают не только всем известные шипы, колючки и толстую кору, но также и многочисленные химические вещества (вторичные продукты метаболизма), делающие ткани растений несъедобными или даже ядовитыми для подавляющего большинства фитофагов. Среди этих веществ есть алкалоиды (например, всем известный никотин, синтезируемый в листьях табака), таннины, различные смолы, стероиды и ряд других. Некоторые исследователи полагали, что большая часть этих веществ представляет собой просто вредные продукты метаболизма, которые растения накапливают в листьях прежде всего для того, чтобы вывести их совсем из организма при листопаде. Существует, однако, и другая точка зрения, согласно которой растения специально затрачивают энергию на синтез этих веществ (или, во всяком случае, значительной части их), поскольку это оказывается жизненно важным для обеспечения защиты растений от многочисленных потенциальных потребителей-фитофагов.

Обсуждая представление о разных эколого-ценотических стратегиях, мы уже подчеркивали, что организм в ходе эволюции не

может эффективно специализироваться сразу по нескольким направлениям. В частности, за хорошую защищенность от хищников и высокую конкурентоспособность нередко приходится расплачиваться сокращением скорости популяционного роста (альтернатива *r*- и *K*-отбора). Основываясь на этих соображениях, Р. Кейтс и Г. Орианс (Cates, Orians, 1975) предположили, что виды растений, преобладающие на поздних этапах сукцессии (и соответственно, существующие в сообществе длительное время), должны быть лучше защищены от неспециализированных фитофагов, чем растения, типичные для начальных этапов сукцессии, т. е., как правило, быстро размножающиеся, но не способные вынести пресс конкурентов и фитофагов. Для проверки своей гипотезы Р. Кейтс и Г. Орианс в лабораторных условиях оценили поедаемость двумя видами слизней (являющимися неспецифическими, обладающими широкими спектрами фитофагами) примерно сотни различных видов травянистых растений, произрастающих в штате Вашингтон. Методика опыта была достаточно простой: в садок со слизнями помещали на ночь стандартного размера кружки, вырезанные из листьев испытуемых растений, вперемежку с такого же размера кружками, вырезанными из эталонного вида растения, охотно поедаемого обоими видами слизней. Отношение общей площади съеденных частей испытуемого растения к площади съеденных частей эталонного растения служило показателем съедобности для слизней того или иного вида растений. В соответствии с мнением ботаников, изучавших сукцессию в данном месте, все испытанные «на съедобность» растения были разделены на три группы: раннесукцессионные, среднесукцессионные и позднесукцессионные. Оказалось, что средняя поедаемость слизнями представителей этих трех групп растений достоверно различалась, причем, как и ожидалось, в наибольшей степени потреблялись растения, типичные для начальных этапов сукцессии, т. е. *r*-виды, или эксплеренты, по терминологии Л. Г. Раменского, а в наименьшей — растения поздних этапов сукцессии (*K*-виды, или виоленты).

Некоторые вторичные метаболиты по характеру своего воздействия на фитофагов не отличаются особой видоспецифичностью, а просто делают ткани растения малосъедобными для широкого круга потенциальных потребителей. Концентрация таких веществ в тканях должна быть достаточно высокой. Но есть среди вторичных метаболитов и вещества, характеризующиеся высокой специфичностью, а также вещества сильно ядовитые, делающие растение несъедобным даже при незначительном содержании в тканях. Один из наиболее удивительных примеров — это синтез бальзамической пихтой (*Abies balsamea*) вещества, являющегося химическим аналогом так называемого ювенильного гормона, синтезируемого в теле личинок насекомых для регулирования их роста и перехода к очередной линьке. В ходе нормального развития насекомых останковка синтеза ювенильного гормона приводит к тому, что активными становятся другие гормоны, способствующие нор-

мальному завершению метаморфоза⁴⁸. Если же в организм личинки, заканчивающей свое развитие, продолжает поступать ювенильный гормон (или его аналог), то она не может закончить метаморфоз и погибает, нередко претерпев при этом одну или две дополнительные личиночные линьки. Ряд исследователей полагают, что образование бальзамической пихтой и некоторыми другими видами растений ювабиона (химического аналога ювенильного гормона) — это эволюционно возникший способ защиты от насекомых-фитофагов. Но существует и другая точка зрения, согласно которой химическое сходство настоящего ювенильного гормона и ювабиона не что иное, как простая случайность. В пользу того, что это все-таки не случайность, вероятно, может служить обнаружение в тканях некоторых растений и таких веществ, которые стимулируют не затягивание ювенильного развития, а преждевременный метаморфоз личинок, что также приводит к гибели насекомых-фитофагов (Розенталь, 1986).

Как бы ни были ядовиты некоторые растения, почти всегда находятся фитофаги, выработавшие в процессе эволюции способность переносить или нейтрализовать их токсическое воздействие. Так, например, личинки крошечного жука *Caryedes brasiliensis* из семейства зерновок (Bruchidae) развиваются внутри семян бобового растения *Dioclea megacarpa*, ядовитых для большинства насекомых из-за содержащегося в них L-канаванина, аминокислоты, обладающей сильным инсектицидным действием. Личинки *C. brasiliensis* способны, однако, не только жить в окружении этого вещества, но и потреблять его в качестве богатого источника азота (Розенталь, 1984).

Некоторые фитофаги способны накапливать в своих тканях полученные от растений токсины и таким образом приобретать несъедобность или ядовитость для хищников. Классический пример подобного рода — встречающаяся в Северной Америке ба-

⁴⁸ Интересна история открытия аналога ювенильного гормона. Все началось с того, что в 1964 г. чехословацкий энтомолог Карел Слама привез в Гарвардский университет в США излюбленный объект своих лабораторных исследований — клопа-солдатика *Pyrhocoris apterus*. Выяснилось, однако, что в лаборатории Гарвардского университета личиночные стадии этого клопа не могли нормально завершить свой метаморфоз: 5-я личиночная стадия, вместо того чтобы, перелиняв, превратиться во взрослое насекомое, давала гигантских размеров 6-ю личиночную стадию, которая в некоторых случаях линяла, давая 7-ю стадию. В конце концов, все эти личиночные стадии погибали, так и не превратившись во взрослых особей. Поскольку условия содержания насекомых в лаборатории Гарварда и Праги были практически одинаковыми, исследователи предположили, что все дело, по-видимому, в кусочках бумажных полотенец, использовавшихся в качестве субстрата в чашках Петри, где содержались клопы-солдатики (в Праге Слама использовал фильтровальную бумагу). И действительно, замена этого субстрата на фильтровальную бумагу, сделанную в Европе, сразу сняла неблагоприятный эффект. Вскоре из большого количества бумажных полотенец был экстрагирован так называемый «бумажный фактор» — вещество, которое позднее было названо ювабионом и которое, как выяснилось, содержится в древесине канадской бальзамической пихты, используемой в качестве основного сырья при производстве бумаги в Северной Америке.

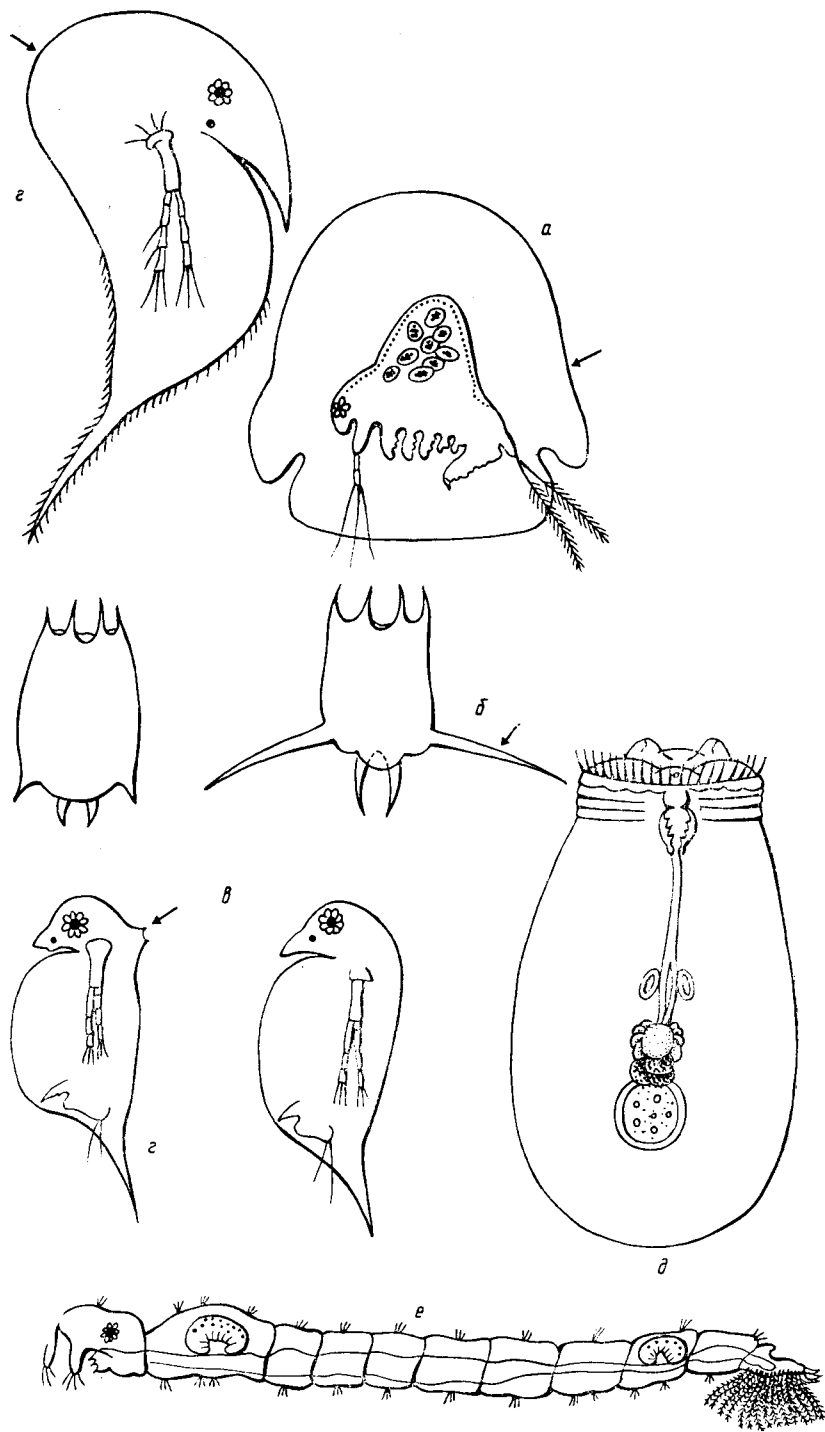
бочка монарх (*Danaus plexippus*), гусеницы которой питаются на растениях ваточника (*Asclepias* spp.), содержащих карденолиды — вещества, вызывающие серьезные нарушения сердечной деятельности птиц и млекопитающих. Неопытная птица, случайно схватившая гусеницу или бабочку *D. plexippus*, обычно выплевывает добычу и больше ее не хватает. Интересно, что гусениц *D. plexippus* можно выкормить на некоторых растениях, не содержащих карденолиды. Такие, выращенные на специальной диете насекомые могут без всякого вреда потребляться птицами, если их, конечно, удастся приучить к этому корму. Надо сказать, что некоторые птицы, например черноспинный трупал, могут поедать взрослых бабочек *D. plexippus*, но при этом они осторожно выклеивают содержимое брюшка, не трогая кутикулярные покровы и крылья, т. е. те части насекомого, в которых и сосредоточены в основном токсичные карденолиды.

Несколько видов произрастающих в Центральной Америке акаций (например, *Acacia cornigera* и *Acacia collinsi*) не имеют химических средств защиты от фитофагов. Тем не менее эти акации надежно защищены от своих врагов и конкурентов с помощью муравьев (*Pseudomyrmex* spp.), которые находят на акации не только удобные убежища — большие полые колючки, но и специальную приманку в виде модифицированных листочков (так называемых телец Бельта), богатых белком и жирами, и нектарников, богатых сахарами. Даже в сухое время года, когда другие деревья сбрасывают листву, акации продолжают образовывать листочки, используемые в пищу муравьями. Муравьи, живущие на акации, держат под своим контролем ствол и крону, уничтожая не только всех попадающих сюда насекомых, но также подгрызая листья и побеги других растений, если те касаются акаций. В результате такой деятельности муравьев вокруг акаций и под ней образуется зона, свободная от растительности. Как показали специальные исследования (Janzen, 1966), искусственное уничтожение муравьев приводит к резкому снижению выживаемости акаций.

Защита планктонных животных от выедания хищниками

Обитающих в пресных водах планктонных ракообразных и коловраток поедают рыбы, а также целый ряд относительно мелких беспозвоночных хищников (ветвистоусый рачок *Leptodora kindti*, многие веслоногие ракообразные, личинки некусающегося комара *Chaoborus* и др.). У нападающих на «мирный» зоопланктон рыб и беспозвоночных хищников разные стратегии охоты и разная наиболее предпочтительная добыча.

В процессе охоты рыбы обычно полагаются на зрение, стараясь выбрать добычу максимального для них размера: для подросших рыб это, как правило, самые крупные из встречающихся в пресных водах планктонных животных, в том числе и беспозвоночные хищники-планктофаги. Беспозвоночные хищники напа-



дают преимущественно на мелких или среднего размера планктонных животных, поскольку с крупными они просто не могут справиться. В процессе охоты беспозвоночные хищники ориентируются, как правило, с помощью механорецепторов, и потому многие из них в отличие от рыб могут нападать на своих жертв и в полной темноте. Очевидно, сами беспозвоночные хищники, будучи наиболее крупными представителями планктона, могут легко стать жертвами рыб. Видимо, поэтому им «не выгодно» быть особо крупными, хотя это и позволило бы расширить размерный диапазон их потенциальных жертв.

Чтобы защититься от беспозвоночных хищников, планктонным животным выгоднее обладать более крупными размерами, но при этом сразу же возрастает опасность стать хорошо заметной, а потому и легко доступной добычей для рыб. Компромиссным решением этих, казалось бы несовместимых, требований было бы увеличение реальных размеров, но за счет каких-либо прозрачных выростов, не делающих их обладателей особо заметными. И действительно, в эволюции разных групп планктонных животных наблюдается возникновение подобных «механических» средств защиты от беспозвоночных хищников. Так, ветвистоусый рачок *Holopedium gibberum* образует вокруг своего тела шарообразную студенистую оболочку (рис. 51), которая, будучи совершенно бесцветной, не делает его особо заметным для рыб, но в то же время защищает от беспозвоночных хищников (например, от личинок *Chaoborus*), поскольку им просто трудно ухватить такую жертву. Защитную функцию могут выполнять и различные выросты панциря дафний и коловраток, причем, как выяснилось, некоторые из этих образований развиваются у жертв под влиянием определенных веществ, выделяемых находящимися неподалеку хищниками. Сначала подобное явление было обнаружено (Beauchamp, 1952; Gilbert, 1967) у коловраток: самки жертвы — коловратки брахионус (*Brachionus calyciflorus*), выращиваемые в воде, в которой ранее содержали хищных коловраток рода аспланхна (*Asplanchna* spp.), продуцировали молодь с особо длинными боковыми шипами панциря (см. рис. 51). Эти шипы сильно мешали аспланхнам заглатывать брахионусов, так как те в буквальном смысле вставали у них поперек горла.

Позднее различные выросты тела, индуцированные хищниками, были обнаружены и у ракообразных. Так, в присутствии хищ-

Рис. 51. Различные морфологические образования (показаны стрелками) пресноводных планктонных животных, защищающие их от беспозвоночных хищников:

а — студенистый шар *Holopedium gibberum*; б — боковые выросты панциря коловратки *Brachionus calyciflorus* (слева показана обычная форма); в — зубовидный вырост молодой особи *Daphnia pulex* (справа показана обычная особь); г — вырост панциря *Daphnia carinata*. Показаны также два хищника, индуцирующие рост защитных образований; д — коловратка *Asplanchna*; е — личинка комара *Chaoborus* (по разным авторам)

ных личинок *Chaoborus* у молодых особей *Daphnia pulex* отрастал на спинной стороне «зубовидный» вырост, существенно снижающий вероятность успешного поедания их этими хищниками (Krueger, Dodson, 1981; Havel, Dodson, 1984), а у некоторых австралийских *Daphnia carinata* в присутствии хищных клопов *Anisops calcareus* (сем. Notonectidae) на спинной стороне образовывался прозрачный гребень, по-видимому, также сильно мешающий хищнику в схватывании и поедании добычи (см. рис. 51).

От большинства рыб подобные выросты защитить не могут, и потому планктонным ракообразным при наличии в водоеме рыб чрезвычайно важно сохранять незаметность и (или) избегать непосредственных встреч с ними, особенно в условиях хорошей освещенности. Поскольку концентрация пищи планктонных ракообразных максимальна как раз у поверхности, неудивительно, сколь часто обнаруживаем мы у них существование вертикальных суточных миграций, выражающихся как подъем ночью в богатые пищей поверхностные слои и опускание на день в более глубокие, где слабая освещенность, а также возможность снизить локальную плотность посредством рассеяния в большем объеме препятствуют выеданию их рыбами.

Сами по себе вертикальные миграции требуют определенных энергетических затрат. Кроме того, малое количество пищи и низкая температура на большой глубине приводят к снижению интенсивности размножения и замедлению развития рачков, а следовательно, в конечном счете к уменьшению скорости их популяционного роста. Это отрицательное для популяции следствие вертикальных миграций обычно рассматривают как «плату» за защиту от хищников. Вопрос о том, стоит ли подобным способом «расплачиваться» за защиту от хищников, может в эволюции решаться по-разному. Так, например, в глубоком Боденском озере на юге ФРГ обитают два внешне похожих вида дафний: *Daphnia galeata* и *Daphnia hyalina*, причем первый вид постоянно держится в верхних, прогреваемых слоях водной толщи (эпилимнионе), а второй — летом и осенью совершает миграции, поднимаясь в эпилимнион ночью и опускаясь на большие глубины (в гиполимнион) днем. Концентрация пищи обоих видов дафний (главным образом это мелкие планктонные водоросли) достаточно высока в эпилимнионе и очень низка в гиполимнионе. Температура в середине лета в эпилимнионе достигает 20°, а в гиполимнионе едва доходит до 5°. Исследователи из ФРГ Х. Штих и В. Ламперт (Stich, Lampert, 1981, 1984), подробно изучившие дафний Боденского озера, предположили, что миграции *D. hyalina* позволяют ей в значительной мере избежать пресса рыб (сигов и окуня), а *D. galeata*, оставаясь все время в эпилимнионе, в условиях сильного пресса рыб способна противостоять ему очень высокой рождаемостью. Свою гипотезу о разных стратегиях выживания этих дафний Х. Штих и В. Ламперт проверяли в лабораторных условиях, когда в отсутствие хищника для обоих видов имитировали условия постоянного пребывания в эпилимнионе (постоянно под-

держиваемая высокая температура и большое количество пищи) и условия вертикальных миграций (меняющийся в ходе суток температурный режим и меняющееся количество пищи). Оказалось, что в таких искусственно созданных условиях эпилимниона оба вида прекрасно себя чувствовали и имели высокую рождаемость. В случае же имитирования условий вертикальных миграций выживаемость и интенсивность размножения обоих видов были существенно ниже, но интересно, что *D. hyalina* характеризовалась при этом гораздо лучшими показателями выживаемости и размножения, чем *D. galeata*. При имитировании же условий эпилимниона некоторое преимущество (правда, незначительное) оказывалось у *D. galeata*. Таким образом, различия в пространственно-временном распределении этих видов дафний отвечали различиям их физиологических особенностей.

В пользу предположения о том, что именно пресс рыб-планктонофагов является фактором, ответственным за возникновение у планктонных животных вертикальных миграций, свидетельствуют и данные, полученные польским гидробиологом М. Гливичем (Gliwicz, 1986). Обследовав ряд небольших озер в Татрах, Гливич обнаружил, что часто встречающийся в них представитель веслоногих ракообразных циклоп *Cyclops abyssorum* совершает суточные вертикальные миграции в тех озерах, где есть рыбы, но не совершает там, где рыбы отсутствуют. Интересно, что степень выраженности вертикальных миграций циклопов в том или ином конкретном водоеме зависела от того, сколь долго существует в нем постоянное рыбное население⁴⁹. В частности, слабые миграции отмечены в одном озере, куда рыбы были занесены только за 5 лет до проведения обследования, а значительно более сильные там, где рыбы появились 25 лет назад. Но наиболее четко миграции циклопов были выражены в том озере, где рыбы, насколько известно, существовали очень давно, по-видимому, уже несколько тысячелетий. Еще одним дополнительным доводом в пользу обсуждаемой гипотезы может служить установленный М. Гливичем факт отсутствия в одном озере миграции циклопов в 1962 г., спустя всего несколько лет после запуска туда рыб, и наличие там же четких миграций их в 1985 г. после 25-летнего существования с рыбами.

Конкуренция

Конкуренция — это взаимодействие организмов (одного или разных видов), проявляющееся как взаимное угнетение друг друга и возникающее из-за того, что им нужен один и тот же имею-

⁴⁹ В большинстве альпийских (расположенных в горах выше границы леса) озер Европы рыбы отсутствовали со времени последнего оледенения. С конца XIX в., но особенно интенсивно с середины XX в., во многие такие озера завезли рыб (в Татры преимущественно гольца *Salvelinus fontinalis*) с целью развития спортивного рыболовства.

щийся в недостаточном количестве ресурс, или же из-за того, что организмы эти даже в условиях обилия общего ресурса снижают его реальную доступность, активно мешая друг другу⁵⁰. Таким образом, при конкуренции обязательно не только наличие какого-либо общего ресурса (=потребляемого компонента среды), но и его нехватка или ограниченная доступность. В качестве «ресурса» могут выступать и различные пищевые объекты для животных, и элементы минерального питания для растений, и пространство для закрепления на субстрате, и места, удобные для устройства гнезд и нор, и т. д. Иногда различают даже такой объект конкуренции, как «пространство, свободное от хищников». Заметим, что приведенное выше определение конкуренции относится не столько к популяциям, сколько к особям. Именно поэтому оно в равной степени приложимо к особям одного и разных видов. Действительно, на уровне особей внутривидовая и межвидовая конкуренции нередко совпадают. Например, любая клетка любого вида планктонных водорослей, находящаяся в смешанной, состоящей из разных видов, культуре, конкурирует за элементы минерального питания (соединения азота, фосфора, кремния и др.) с другими клетками собственного и чужого видов.

Конкуренция (межвидовая и внутривидовая) может быть симметричной, когда две популяции (или две особи) оказывают друг на друга примерно равное отрицательное воздействие, а может быть и несимметричной, когда одна популяция (или одна особь) оказывает на другую сильное влияние, а обратное влияние слабое.

Об интенсивности внутривидовой конкуренции можно судить по тому, как снижается скорость роста популяции (падает рождаемость и растет смертность) при увеличении ее плотности. Конечно, широко могут использоваться в этом случае и данные о среднем состоянии особей в исследуемой популяции.

Об интенсивности межвидовой конкуренции судят обычно по степени подавления скорости роста каждой популяции или же по изменению состояния особей, образующих данную популяцию (например, по уменьшению их размеров). Не следует забывать и о том, что скорость роста популяции — это интегрирующий показатель, вместо которого можно использовать и отдельные его составляющие, т. е. рождаемость и смертность. Очевидно, что влияние конкуренции может проявляться в снижении рождаемости и (или) в возрастании смертности.

Поскольку внутривидовая конкуренция на том или ином этапе существования вида встречается почти всегда, неудивительно,

⁵⁰ Данное определение в модифицированном виде заимствовано из работы австралийского эколога Л. Берча (Birch, 1957). По сути своей оно близко определению, предложенному еще в 1939 г. Ф. Клементсом и В. Шелфордом: «...конкуренция есть более или менее активная потребность двух или более организмов в каких-либо материальных благах или условиях существования в количестве, большем, чем имеющееся в наличии» (Clements, Shelford, 1939, p. 159).

что в процессе эволюции у организмов выработались приспособления, снижающие ее интенсивность. Пожалуй, наиболее важное из них — это способность к расселению потомков, свойственная практически всем живым существам. Среди других приспособлений следует упомянуть охрану границ индивидуального охотничьего участка (территориальность). В большинстве случаев территориальность — это средство не допустить слишком высокой локальной плотности особей своего вида и тем самым сохранить кормовую базу для себя и своих потомков в период их выкармливания. Конечно, у многих организмов регуляция локальной плотности не столь совершенна, и в результате внутривидовой конкуренции гибнет порой большое число особей (как, например, в уже обсуждавшейся выше популяции падальной мухи *Lucilia cuprina*), но вымиранием это виду не грозит, а следовательно, не столь актуально для него и ослабление отрицательных последствий конкуренции.

Другое дело — межвидовая конкуренция. Она также может возникнуть в процессе эволюции каждого вида, но в разных частях ареала и (или) в разные моменты времени она может сильно варьироваться (как по природе оспариваемого ресурса, так и по механизмам взаимодействия), поскольку в каждом конкретном случае представители данного вида могут вступать в конкуренцию с разными видами. Именно поэтому возможность коэволюции конкурирующих видов вызывает среди экологов споры, хотя никто не сомневается в важности коэволюции организмов, связанных такими отношениями, как хищник — жертва, паразит — хозяин или опыляемое растение — опылитель. Очевидно, что если какой-то вид конкурирует с другими в процессе своей эволюции, то выжить он может, либо избегая конкуренции (например, перейдя на другой ресурс или мигрируя в другое местообитание), либо развивая свою конкурентоспособность и усиливая давление на конкурентов.

Изучение межвидовой конкуренции представляет собой редкий для экологии случай сочетания теоретического подхода, выразившегося в построении математических моделей разной степени сложности, и экспериментального, проявившегося в постановке опытов, лабораторных и полевых, проводимых *in situ*. Что касается непосредственных наблюдений за конкуренцией в природе, то, несмотря на огромный объем полученной информации (представленной, правда, почти исключительно косвенными свидетельствами), мы пока не можем на основании ее сделать обобщающих выводов относительно значения конкуренции для формирования наблюдаемой картины распространения и динамики организмов.

Основные формы конкуренции

Согласно общежитейским представлениям конкуренция нередко ассоциируется со схваткой двух индивидуумов за кусок пищи,

самку или удобное место для устройства гнезда. Хотя такие сражения действительно бывают, в подавляющем большинстве случаев конкурентная борьба и особенно борьба представителей разных видов протекает внешне бескровно. Более того, организмы, испытывающие неблагоприятное воздействие конкуренции, могут «не знать» о наличии конкурентов или же, «зная», старательно избегать контактов с ними.

Конкуренцию, являющуюся результатом простого использования двумя или большим числом видов одного ресурса, имеющегося в ограниченном количестве, обычно называют эксплуатацией, а конкуренцию, при которой один вид активно мешает другому (или оба мешают друг другу) в добывании данного ресурса, — интерференцией⁵¹. В качестве примера эксплуатации можно назвать конкуренцию планктонных водорослей за биогенные элементы. Преимущество в такой конкуренции на начальном этапе (при большом количестве ресурсов) обычно бывает у вида, способного быстрее поглощать из среды дефицитный элемент и быстрее развиваться, переводя усвоенные питательные вещества в тела себе подобных. На последних этапах преимущество, как правило, оказывается у вида, имеющего более низкую пороговую концентрацию дефицитного ресурса. Однако даже у таких сравнительно просто устроенных организмов, как одноклеточные водоросли, возможна настоящая интерференция, проявляющаяся в выделении клетками специальных веществ, активно тормозящих рост других видов (Федоров, Кафар-Зале, 1976). Всем известные антибиотики, выделяемые грибами и актиномицетами, также есть не что иное, как средство их борьбы в интерференции с другими видами.

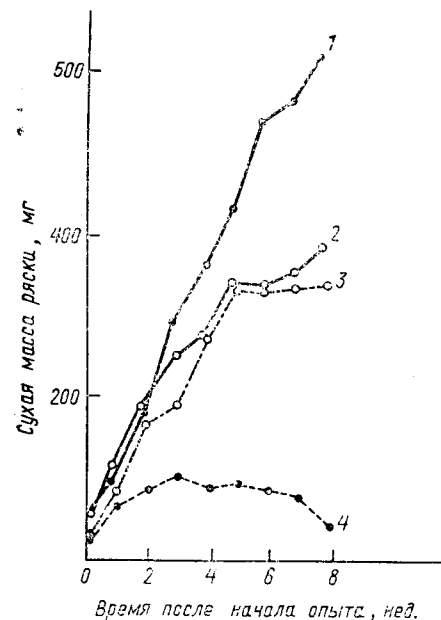


Рис. 52. Рост рясок *Lemna gibba* и *Lemna polyrrhiza* в чистых и смешанных культурах:

- 1 — *L. polyrrhiza* в чистой культуре;
- 2 — *L. gibba* в чистой культуре;
- 3 — *L. gibba* в присутствии *L. polyrrhiza*;
- 4 — *L. polyrrhiza* в присутствии *L. gibba* (по Харперу, 1964)

интерференция, проявляющаяся в выделении клетками специальных веществ, активно тормозящих рост других видов (Федоров, Кафар-Зале, 1976). Всем известные антибиотики, выделяемые грибами и актиномицетами, также есть не что иное, как средство их борьбы в интерференции с другими видами.

⁵¹ Закрепившиеся в мировой литературе термины «эксплуатация» и «интерференция» были предложены Т. Парком (Park, 1954). Однако несколько раньше на необходимость разделения двух подобных типов конкуренции указал В. С. Ивлев (1947), называвший их «простой» и «осложненной» конкуренциями.

Если эксплуатация и может наблюдаться в природе в чистом виде, то интерференция, как правило, сочетается с эксплуатацией. Интерференция может наблюдаться и среди животных, и среди растений. Хороший пример интерференции можно найти в работе Дж. Клэтуорси (цит. по: Харпер, 1964), экспериментировавшего с двумя видами ряски: *Lemna polyrrhiza* и *Lemna gibba*. Оба вида хорошо растут на искусственных средах при отдельном культивировании, причем *L. polyrrhiza* наращивает биомассу быстрее, чем *L. gibba* (рис. 52). Однако в ходе конкуренции, возникающей при смешанном культивировании, *L. polyrrhiza* неожиданно быстро прекращает свой рост, а победителем оказывается, как ни странно, медленно растущая *L. gibba*. Кажущаяся парадоксальность такого результата объясняется тем, что *L. gibba* в условиях загущения развивает воздухоносную ткань — аэренхиму, придающую ей большую плавучесть и позволяющую притопить и затенить конкурирующий вид.

Теоретический подход к изучению конкуренции

Первые математические модели конкуренции были предложены в конце 20-х гг. В. Вольтеррой (1976), а несколько позднее независимо от него А. Лоткой (Lotka, 1925). Предпосылки, лежащие в основе моделей Вольтерры и Лотки, очень близки, как и сами дифференциальные уравнения, описывающие изменения численности конкурирующих видов. Согласно В. Вольтерре, скорости роста популяций двух видов, потребляющих одну и ту же пищу, можно записать следующими уравнениями:

$$\frac{dN_1}{dt} = [\varepsilon_1 - \gamma_1 F(N_1 N_2)] N_1,$$

$$\frac{dN_2}{dt} = [\varepsilon_2 - \gamma_2 F(N_1 N_2)] N_2,$$

где N_1 и N_2 — численности 1-го и 2-го видов, а выражения в квадратных скобках суть коэффициенты прироста популяций, представленные как разности между показателями, характеризующими рост популяций при отсутствии лимитирования по пище (ε_1 и ε_2 соответственно для 1-го и 2-го видов), и показателями, характеризующими ограничение роста недостатком пищи: $\gamma_1 F \times (N_1 N_2)$ для 1-го вида и $\gamma_2 F(N_1 N_2)$ — для 2-го. Ограничение роста популяции, вызванное увеличением собственной численности и численности конкурента, для обоих видов описывается в уравнениях Вольтерры одной и той же функцией $F(N_1 N_2)$, а что касается коэффициентов γ_1 и γ_2 , то они характеризуют только количественное выражение (интенсивность) этого процесса.

Уравнения В. Вольтерры, равно как и близкие к ним уравнения А. Лотки, довольно трудно интерпретируются в обычных понятиях, используемых биологами при анализе роста популяций.

Поэтому в экологической литературе значительно большую популярность получила модификация данных уравнений, предложенная в 30-х гг. Г. Ф. Гаузе (1935).

Данная модификация уравнений Вольтерры — Лотки исходит из простого логистического уравнения, но в добавление к тормозящему влиянию, которое оказывает на скорость роста популяции ее собственная плотность, учитывает тормозящее влияние другого вида, конкурирующего с первым.

Если N_1 и N_2 — численности 1-го и 2-го видов в рассматриваемый момент времени t , r_1 и r_2 — показатели максимальной скорости их роста при значениях плотности, близких к нулю, а K_1 и K_2 — асимптоты логистического роста каждой из популяций в отсутствие конкурентов, то наблюдаемая скорость роста популяции 1-го вида в момент времени t согласно уравнению Вольтерры — Лотки — Гаузе будет

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \frac{K_1 - N_1 - \alpha_{12} N_2}{K_1}, \quad (4.1)$$

а 2-го вида:

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \frac{K_2 - N_2 - \alpha_{21} N_1}{K_2} \quad (4.2)$$

или в расчете на одну особь:

$$\frac{dN_1}{N_1 dt} = \frac{r_1}{K_1} (K_1 - N_1 - \alpha_{12} N_2), \quad (4.3)$$

$$\frac{dN_2}{N_2 dt} = \frac{r_2}{K_2} (K_2 - N_2 - \alpha_{21} N_1). \quad (4.4)$$

Каждое из этих уравнений отличается от уравнения логистического роста, описанного в гл. 3, только тем, что в числителе его помимо собственной численности (N_1 или N_2) фигурирует также со знаком минус численность конкурента (N_2 или N_1), предварительно умноженная на некоторый коэффициент α_{12} или α_{21} . Коэффициент α_{12} , переводя число особей 2-го вида в число «занятых ими мест 1-го вида», оценивает, таким образом, степень влияния 2-го вида на недоиспользованную возможность роста 1-го вида. Или, иначе говоря, коэффициент α_{12} показывает, во сколько раз тормозящее действие, оказываемое на рост популяции 1-го вида особью 2-го вида, отличается от аналогичного действия, оказываемого особью собственного (т. е. в данном случае 1-го) вида. Если $\alpha_{12} = 1$, то скорость роста популяции 1-го вида реагирует на увеличение численности 2-го вида совершенно так же, как на увеличение собственной численности. Аналогичным образом коэффициент α_{21} оценивает тормозящее воздействие 1-го вида на рост 2-го в сравнении с воздействием особей 2-го вида. В случае, когда $\alpha_{12} = \alpha_{21}$, конкуренты угнетают друг друга в равной степени.

Хотя уравнения (4.1) и (4.2) не решаются, так как остаются неизвестными функции $N_1(t)$ и $N_2(t)$, их можно представить в графической форме, во всяком случае для популяций стационарных, т. е. не меняющих свою численность. Для этого на оси абсцисс отложим численность 1-го вида N_1 , а на оси ординат — численность 2-го вида N_2 (рис. 53). Изменения численности 1-го вида в любой точке данного поля координат будем изображать го-

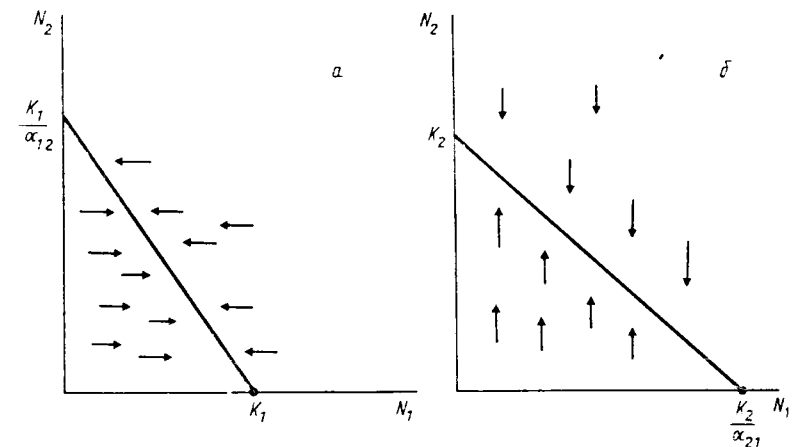


Рис. 53. Изоклины стационарных популяций 1-го (а) и 2-го (б) видов, конкурентное взаимодействие которых описывается уравнением Вольтерры — Лотки — Гаузе

ризонтальным вектором, а численность 2-го вида — вертикальным. Стационарная численность 1-го вида, равная асимптоте логистического роста K_1 , может быть показана точкой на оси абсцисс $N_1 = K_1$, а стационарная численность 2-го вида, равная K_2 , — точкой на оси ординат $N_2 = K_2$.

Наличие коэффициентов α_{12} и α_{21} позволяет выразить численность каждого из видов через численность другого. Так, например, поскольку $N_1 = \alpha_{12} N_2$, а в интересующем нас случае стационарных популяций $N_1 = K_1$, численность 2-го вида равна $N_2 = \frac{K_1}{\alpha_{12}}$. Геометрическим местом точек, соответствующих стационарной (= постоянной) численности 1-го вида, равной K_1 , будет прямая, соединяющая точку K_1 на оси абсцисс ($N_1 = K_1$) с точкой $\frac{K_1}{\alpha_{12}}$ на оси ординат (т. е. $N_2 = \frac{K_1}{\alpha_{12}}$). Такая линия называется изоклиной.

В том, что данная изоклина будет действительно прямой, нас убеждает следующее рассуждение. Если численность 1-го вида

стабильна, то это значит, что $\frac{dN_1}{dt} = 0$, а следовательно, уравнение (4.1) может быть приравнено нулю. Поскольку величины r_1 , K_1 и N_1 явно не равны нулю, мы можем записать, что $K_1 - N_1 - \alpha_{12}N_2 = 0$, или $N_1 = K_1 - \alpha_{12}N_2$ (4.5). Последнее уравнение — это не что иное, как уравнение прямой, пересекающей ось N_1 при $N_1 = K_1$ и ось N_2 при $N_2 = \frac{K_1}{\alpha_{12}}$. На поле графика слева от данной прямой численность 1-го вида будет расти, а справа — уменьшаться, что и показано векторами на рис. 53. Аналогично рассуждая, можно построить график, на котором показана зона увеличения численности 2-го вида (рис. 53). Изоклиной, соответствующей стационарной численности 2-го вида, будет прямая, соединяющая точку $N_1 = \frac{K_2}{\alpha_{21}}$ на оси абсцисс с точкой $N_2 = K_2$ на оси ординат.

Графики с изоклинами для 1-го и 2-го видов могут быть объединены на одном координатном поле. Вектор, показывающий в любой точке этого поля направление и величину изменения численности сразу двух видов, строится как результирующий двух векторов — горизонтального, соответствующего 1-му виду, и вертикального, соответствующего 2-му виду.

При подобном объединении двух видов на одном координатном поле возможны четыре варианта взаимного расположения изоклин (рис. 54). Если изоклины не пересекаются, то выигрывает тот вид, изоклина которого идет дальше от начала координат, например в случае (а) 1-й вид вытесняет 2-й благодаря своей способности увеличивать численность после того, как уже достигнута предельная численность 2-го вида; в случае (б) 1-й вид вытесняется 2-м. При пересечении изоклин возможно либо стабильное равновесие, когда векторы изменения численности направлены к точке пересечения (в), либо нестабильное равновесие, когда векторы направлены от точки пересечения (г). В последнем случае сосуществование практически не наблюдается, а исход конкуренции целиком определяется начальным соотношением численностей рассматриваемых видов. Таким образом, в трех из четырех обсужденных вариантов конкурентная борьба заканчивается элиминацией одного вида. Случай сосуществования соответствует ситуации, когда рост популяции каждого вида в гораздо большей степени зависит от собственной численности, чем от численности конкурирующего вида. Значения как α_{12} , так и α_{21} должны быть при этом обязательно меньше единицы.

Условия конкурентного вытеснения или сосуществования видов можно сформулировать и рассуждая несколько по иному (MacArthur, 1972). Скорее всего 1-й вид окажется более конкурентноспособным, если сможет внедриться в то конкретное местообитание (биотоп), где его потенциальный конкурент, 2-й вид, уже достиг стационарной численности, т. е. когда $N_2 = K_2$. Естественно, что скорость роста популяции 1-го вида $\frac{dN_1}{Ndt}$ при

этом должна быть положительной величиной. Обратившись к уравнению (4.3), мы можем записать это условие как

$$\frac{r_1}{K_1} (K_1 - N_1 - \alpha_{12}K_2) > 0.$$

Поскольку величины r_1 и K_1 положительные по определению, то $K_1 - N_1 - \alpha_{12}K_2 > 0$, а так как численность 1-го вида в момент вселения ничтожно мала, то можно принять ее равной нулю и запи-

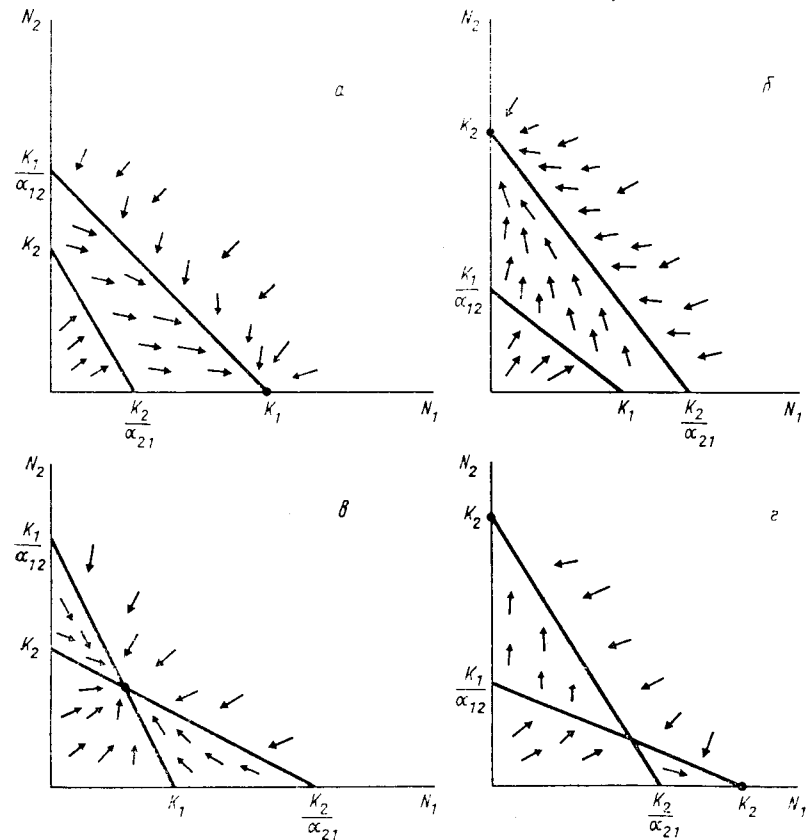


Рис. 54. Различные варианты взаимного расположения изоклин стационарных популяций, находящихся в состоянии конкуренции. Во всех случаях по оси абсцисс — численность 1-го вида, а по оси ординат — численность 2-го вида

сать $K_1 - \alpha_{12}K_2 > 0$. Аналогично рассуждая, предположим, что 2-й вид победит в конкуренции, если сможет внедриться в местообитание, где популяция 1-го вида уже достигла равновесия, т. е.

когда $N_1 = K_1$. Данное условие можно записать как

$$\frac{r_2}{K_2} (K_2 - N_2 - \alpha_{21} K_1) > 0,$$

из чего следует $K_2 - \alpha_{21} K_1 > 0$, или $K_2 > \alpha_{21} K_1$. Комбинируя условия выживания каждого вида, получим соотношение коэффициентов конкуренции и величин предельных численностей, допускающее сосуществование видов: $\frac{1}{\alpha_{21}} > \frac{K_1}{K_2} > \alpha_{12}$. Из этого неравенства следует, что чем ближе α_{12} и α_{21} к 1, тем меньше допустимые пределы изменений для величины $\frac{K_1}{K_2}$. Так, если $\alpha_{12} = \alpha_{21} = 0,9$, то величина $\frac{K_1}{K_2}$ должна заключаться в пределах $\frac{1}{0,9} = 1,1$ и 0,9. Если принять $\alpha_{12} = \alpha_{21} = 0,2$, то нетрудно показать, что отношение $\frac{K_1}{K_2}$ может меняться в более широких пределах — от 5 до 0,2. Из приведенных соотношений ясно, что для конкурирующих видов, характеризующихся величинами α_{12} и α_{21} около 1 (т. е. для экологически близких видов, влияющих друг на друга примерно также, как на самих себя), состояние равновесия значительно труднее достижимо, нежели для видов, имеющих низкие значения α_{12} и α_{21} .

Условия соотношения величин α_{12} ; α_{21} ; $\frac{K_1}{K_2}$ и $\frac{K_2}{K_1}$, определяющие победу одного из конкурентов или их сосуществование, могут быть легко получены непосредственно из приведенных выше графиков (рис. 54). Так, в случае победы 1-го вида (а) должны соблюдаться неравенства $\frac{K_1}{\alpha_{12}} > K_2$ и $\frac{K_2}{\alpha_{21}} < K_1$. Учитывая, что $\alpha_{12} > 0$ и $\alpha_{21} > 0$, и проделав простые преобразования с неравенствами, можно записать, что $\alpha_{12} < \frac{K_1}{K_2}$ и $\alpha_{21} > \frac{K_2}{K_1}$. Для случая победы 2-го вида (б) получим $\alpha_{12} > \frac{K_1}{K_2}$; $\alpha_{21} < \frac{K_2}{K_1}$. Устойчивому сосуществованию (в) будут соответствовать неравенства $\alpha_{12} < \frac{K_1}{K_2}$; $\alpha_{21} < \frac{K_2}{K_1}$, полученные нами ранее несколько иным способом. При неустойчивом равновесии (г) должны соблюдаться соотношения $\alpha_{12} > \frac{K_1}{K_2}$ и $\alpha_{21} > \frac{K_2}{K_1}$.

Прежде чем говорить о соответствии описанной выше модели Вольтерры — Лотки — Гаузе данным экспериментов и наблюдений, необходимо еще раз подчеркнуть заложенные в ней предпосылки. Во-первых, поскольку модель эта исходит из предположения о логистическом характере роста каждой популяции в отсутствие конкурирующего вида, в ней должны соблюдаться все исходные предпосылки логистической модели, а именно: линейное снижение удельной скорости популяционного роста по мере ро-

ста ее численности, наличие предельной численности K , при которой скорость эта становится равной нулю, отсутствие каких-либо временных задержек (лаг-эффектов) в реакции скорости роста популяции на изменение численности. Во-вторых, предполагается, что тормозящее влияние, оказываемое популяцией одного вида на рост другого, также описывается линейной зависимостью. Соответственно коэффициенты конкуренции α_{12} и α_{21} предполагаются постоянными величинами, а изоклины, отвечающие стационарному состоянию популяции (см. рис. 54), — прямыми.

Надо сказать, что сомнения относительно неизменности коэффициентов α_{12} и α_{21} в ходе роста численности конкурирующих популяций возникли уже при первых попытках экспериментальной проверки обсуждаемой модели. Так, Г. Ф. Гаузе (Gause, 1934), изучая конкуренцию между разными видами инфузорий, показал, что коэффициенты α_{12} и α_{21} могут даже менять свой знак по мере роста популяций. В частности, в первые дни совместного культивирования *Paramecium aurelia* и *Paramecium caudatum* коэффициент α_{21} , показывающий влияние *P. aurelia* на *P. caudatum*, близок к -1 , т. е. вместо $-\alpha_{21} N_1$ в уравнении (4.1) получаем $+\alpha_{21} N_1$. Иными словами, присутствие *P. aurelia* способствовало росту популяции *P. caudatum*. Г. Ф. Гаузе поясняет, что этот неожиданный эффект, по-видимому, связан с установлением более оптимального для *P. caudatum* соотношения между плотностью используемых в качестве корма бактерий и плотностью самих инфузорий. При дальнейшем росте обоих видов стимулирующее действие *P. aurelia* на *P. caudatum* сменяется угнетающим, что отражается увеличением коэффициента α_{21} , который становится равным $+0,61$.

Процедура оценки коэффициентов межвидовой конкуренции для растущих популяций сама по себе сложна и обычно связана с введением ряда новых допущений. Гораздо более надежная экспериментальная проверка модели возможна для случаев устойчивого сосуществования видов (т. е. отвечающих ситуации, изображенной на рис. 54, в). В частности, в начале 70-х гг. американский исследователь Ф. Айала (Ayala, 1968, 1970) использовал данную модель для интерпретации результатов экспериментального изучения конкуренции между двумя близкими видами дрозофил: *Drosophila pseudoobscura* и *Drosophila serrata*. В ходе этих опытов выяснилось, что при температуре 19° *D. pseudoobscura*, будучи более конкурентоспособной, вытесняет *D. serrata*, но при температуре 25° более конкурентоспособной оказывается *D. serrata*, вытесняющая *D. pseudoobscura*. При температуре 23,5° эти виды сосуществовали, причем соотношение их численностей в отдельных опытах изменялось, завися главным образом от используемой генетической линии *D. pseudoobscura*⁵². Определив непо-

⁵² В этих экспериментах использовали одну линию *D. serrata* и две линии *D. pseudoobscura*, известные под названиями «Chiricahua» (CH) и «Arrowhead» (AR). В случае устойчивого сосуществования *D. serrata* и *D. pseudoobscura* AR

средственно по результатам опытов численности *D. pseudoobscura* и *D. serrata* в условиях сосуществования (т. е. величины N_1 и N_2), а также предельные численности этих видов при изолированном культивировании (т. е. величины K_1 и K_2), Ф. Айала смог найти величины α_{12} (влияние *D. serrata* на *D. pseudoobscura*) и α_{21} (обратное влияние) по уравнениям

$$\alpha_{12} = \frac{K_1 - N_1}{N_2} \text{ и } \alpha_{21} = \frac{K_2 - N_2}{N_1}.$$

При сосуществовании *D. serrata* и *D. pseudoobscura* линии СН выяснилось, что $\alpha_{12} = 0,858$, а $\alpha_{21} = 5,327$.

Согласно классическому варианту модели Вольтерры — Лотки — Гаузе при устойчивом сосуществовании видов должны соблюдаться неравенства

$$\alpha_{12} < \frac{K_1}{K_2} \text{ и } \alpha_{21} < \frac{K_2}{K_1}.$$

Однако в экспериментах с *D. serrata* и *D. pseudoobscura* СН это условие не соблюдалось: $\frac{K_1}{K_2} = 0,482$, а $\frac{K_2}{K_1} = 2,075$. Таким образом, оказалось, что $\alpha_{12} > \frac{K_1}{K_2}$ и $\alpha_{21} > \frac{K_2}{K_1}$. При использовании другой линии *D. pseudoobscura*, линии AR, также не подтвердились предсказываемые моделью неравенства $\alpha_{12} < \frac{K_2}{K_1}$ и $\alpha_{21} < \frac{K_1}{K_2}$.

В серии опытов с *Drosophila willistoni* и *Drosophila pseudoobscura* Ф. Айала и его коллеги (Ayala et al., 1973) добились сосуществования, но при этом обнаружилось, что изоклины, соответствующие стационарным численностям этих видов, на самом деле не прямые, а вогнутые. Надо сказать, что некоторые исследователи давно уже понимали условность представления о линейном характере зависимости интенсивности конкуренции от плотности и предлагали соответствующие модификации модели Вольтерры — Лотки (Hutchinson, 1947).

Ф. Айала с соавторами (Ayala et al., 1973) предложили 7 моделей конкуренции, из которых 5 представляли ту или иную модификацию модели Вольтерры — Лотки — Гаузе. В частности, хорошее соответствие результатам экспериментов с *D. willistoni* и *D. pseudoobscura* показала модель

$$\frac{dN_i}{dt} = r_i N_i \frac{K_i^{\theta_i} - N_i^{\theta_i} - \alpha_{ij} N_j / K_i^{1-\theta_i}}{K_i^{\theta_i}} \quad (4.5)$$

их стационарные численности были примерно равны или *D. serrata* была слегка более многочисленна. Но при сосуществовании *D. serrata* и *D. pseudoobscura* СН численность *D. serrata* была в 4—5 раз выше численности *D. pseudoobscura* СН.

В этой модели показатель степени θ_i меняет функцию зависимости скорости роста популяции i -го вида от его плотности. В традиционной логистической модели эта функция симметрична относительно $K/2$, т. е. именно при $K/2$ достигается максимальная абсолютная скорость прироста $\frac{dN}{dt}$, но в модели (4.5) это ограничение снимается. Если $\theta_i < 1$, то максимальная скорость роста популяции достижима при плотности, меньше, чем $K/2$, что чаще всего и наблюдается в реальных экспериментах.

Помимо моделей, представляющих собой то или иную модификацию уравнений Вольтерры — Лотки, в настоящее время широкое распространение получили модели, рассматривающие скорость изменения численности конкурирующих популяций не как функцию достигнутых ими значений плотности, а как функцию количества поступающего в среду лимитирующего ресурса. Однако прежде чем переходить к этим моделям, рассмотрим некоторые следствия, вытекающие из модели Вольтерры — Лотки и экспериментов, проводимых в рамках концепции, сложившейся под непосредственным влиянием этой модели.

Принцип конкурентного исключения: теория и эксперименты. Экологическая ниша

Если мы еще раз обратимся к графической интерпретации модели Вольтерры — Лотки — Гаузе (см. рис. 54), то увидим, что устойчивое сосуществование видов невозможно в трех из четырех вариантов взаиморасположения изоклин нулевого прироста популяций. Непосредственно из уравнений В. Вольтерры следует также, что два вида, конкурирующие за одну и ту же пищу и в своем развитии именно этой пищей лимитированные, не могут сосуществовать неограниченно долго. Анализируя этот теоретический вывод, а также результаты собственных экспериментов, Г. Ф. Гаузе (Gause, 1934) сформулировал правило, гласящее, что два вида, занимающие одну и ту же экологическую нишу, не могут устойчиво сосуществовать, поскольку в результате конкуренции один из видов будет вытеснен другим⁵³.

Классическим примером работы, подтверждающей справедливость принципа конкурентного исключения, обычно считается про-

⁵³ Это правило впоследствии стало широко известно как закон Гаузе (а также как принцип Вольтерры — Гаузе, или принцип конкурентного исключения). Сам Г. Ф. Гаузе, по-видимому, не претендовал на формулировку нового закона, принимая это правило как уже известное, однако термин «экологическая ниша», заимствованный им из книги Ч. Элтона (Elton, 1927), в таком контексте использован был впервые. Помимо результатов собственных экспериментов и знакомства с теоретическими работами В. Вольтерры и А. Лотки на Г. Ф. Гаузе оказали большое влияние беседы с зоологом А. Н. Формозовым, не раз наблюдавшим наличие тонких экологических различий между близкими видами, сосуществующими в условиях одного биотопа (подробнее см.: Галл, 1984).

веденное Г. Ф. Гаузе экспериментальное исследование конкуренции двух видов инфузорий: *Paramecium caudatum* и *Paramecium aurelia*. Инфузорий этих видов культивировали раздельно и вместе, используя в качестве пищи бактерий *Bacillus pyocyaneus*, которых давали ежедневно в строго определенном количестве. При раздельном культивировании в данных условиях оба вида демонстрировали типичный S-образный рост (рис. 55). При совместном содержании каждый вид вначале очень быстро увеличивал свою численность, суммарная биомасса обоих видов достигала максимума, а затем уже начиналось собственно конкурент-

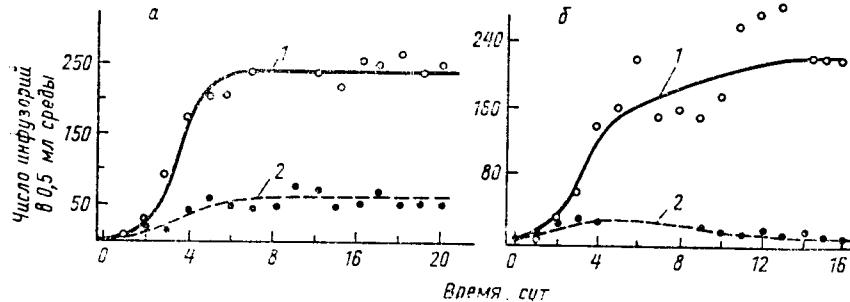


Рис. 55. Динамика популяций инфузорий *Paramecium aurelia* (1) и *Paramecium caudatum* (2), культивируемых при регулярном добавлении в среду одного и того же количества пищи: а — изолированные популяции каждого вида; б — совместно культивируемые популяции (по Gause, 1934)

ное вытеснение, обычно заканчивающееся победой *P. aurelia* (см. рис. 55). Существенно, что процесс конкурентного вытеснения в данном случае целиком определялся разной скоростью размножения инфузорий, компенсирующего регулярное изъятие экспериментатором некоторого числа особей обоих видов. Такое изъятие в размере 0,1 от общего объема среды (а соответственно и численности инфузорий каждого из видов) проводилось ежедневно с целью поддержать постоянное состояние популяции и избежать достижения стационарного состояния, которое, как считал Г. Ф. Гаузе, могло бы сильно изменить важные особенности популяций.

Поражение *P. caudatum* в конкурентной борьбе объяснялось тем, что она плохо переносила накопление в среде вредных продуктов метаболизма бактерий. Если же в качестве корма использовали дрожжи *Saccharomyces exiguus* или бактерий другой линии — *B. pyocyaneus*, а также если чаще промывали среду, то побеждала в конкуренции *P. caudatum*, скорость размножения которой в данных условиях была выше.

Ряд опытов, демонстрирующих сам факт конкурентного вытеснения одного вида другим и вместе с тем возможность влиять на исход конкуренции посредством изменения внешних условий, был проведен на нескольких видах мелких жуков, легко культивируемых в муке. Так, например, было показано (Birch, 1953), что *Calandra oryzae* в ходе опыта, проводимого при температуре

29°, всегда вытесняет *Rhizopertha dominica*, но если в опыте поддерживается температура 32°, то победителем всегда оказывается *R. dominica*. В опытах с монокультурами тех же видов выяснилось, что удельная скорость популяционного роста (r) при температуре 29° выше у *C. oryzae*, а при 31° — у *R. dominica*. Следовательно, в данном случае исход конкуренции можно было предсказать, зная характеристики отдельных видов.

Проведя очень большую серию опытов по изолированному и совместному культивированию мучных жуков *Tribolium confusum* и *Tribolium castaneum*, Т. Парк (Park, 1954) обнаружил, что устойчивое сосуществование этих видов недостижимо. При высокой

Таблица 5

Исход конкуренции между мучными жуками *Tribolium confusum* и *Tribolium castaneum* в зависимости от условий культивирования (по Park, 1954)

Температура, °C	Относительная влажность, %	Соотношение максимальных численностей видов при их раздельном культивировании	Смешанная культура, % побед	
			confusum	castaneum
34	70	confusum = castaneum	0	100
34	30	confusum > castaneum	90	10
29	70	confusum < castaneum	14	86
29	30	confusum > castaneum	87	13
24	70	confusum < castaneum	71	29
24	30	confusum > castaneum	100	0

температуре и высокой влажности победителем всегда оказывается *T. castaneum*, а при низкой температуре и небольшой влажности — *T. confusum*. При промежуточных значениях температуры и влажности в одних опытах побеждал *T. castaneum*, а в других — *T. confusum*. Поскольку каждый опыт ставили в 20—30 повторностях, можно было провести статистическое сравнение частот побед того или иного вида и дать их вероятностное предсказание. Ниже приведены результаты (табл. 5) этих опытов вместе с данными по соотношению максимальных численностей *T. confusum* и *T. castaneum*, достижимых при их раздельном культивировании в определенных условиях температуры и влажности.

Очевидно, что в большинстве случаев (но не всегда!) исход конкуренции можно было предвидеть по тому, насколько благоприятно для каждого из видов определенное сочетание температуры и влажности.

Следует подчеркнуть, что, хотя описанные выше результаты опытов с *Tribolium* традиционно рассматриваются как иллюстрация конкурентного вытеснения и жуки эти действительно конкурируют за одну и ту же пищу и пространство, основной механизм ограничения роста их популяций — непосредственное поедание личинками и взрослыми особями неподвижных стадий (яиц и куколок) как своего вида (т. е. каннибализм), так и чужого (т. е.

хищничество). Можно, конечно, трактовать такое взаимодействие и как крайнюю форму интерференции. Наблюдаемое в опытах конкурентное вытеснение одного вида другим свидетельствует о реальности закона Гаузе, являющегося, таким образом, не только чисто теоретическим заключением, полученным из анализа математических моделей, но и эмпирическим обобщением⁵⁴.

Вместе с тем нельзя не сказать и о не столь уж редких, противоречащих этому принципу случаях длительного сосуществования конкурирующих экологически близких видов. Выше мы уже упоминали о том, что при определенных условиях удалось добиться устойчивого сосуществования двух видов дрозофил, хотя изменения температуры всего на 1,5° было достаточно для того, чтобы сосуществование сменилось конкурентным вытеснением. Сосуществование конкурирующих видов простейших наблюдал в своих опытах и Г. Ф. Гаузе: не вытесняя друг друга обитали *Paramecium caudatum* и *Styloichia mytilus*, а также *P. caudatum* и *Paramecium bursaria*. В последнем случае сосуществование инфузорий было легко объяснимо: пищей им служила смесь бактерий и дрожжей, которые неравномерно распределялись в толще культуральной жидкости: дрожжевые клетки оседали на дно пробирки, а бактерии скапливались в верхней ее части. Разным было и распределение инфузорий: *P. caudatum* доминировала в верхних слоях, но не могла обитать около самого дна, где наблюдался дефицит кислорода; *P. bursaria*, будучи более слабым конкурентом, держалась около дна, где питалась преимущественно дрожжевыми клетками. Дефицит кислорода для *P. bursaria* не был страшен, поскольку в ее теле содержится так называемые «зоохлореллы» — симбиотические водоросли, способные снабжать ее достаточным количеством кислорода. Данный пример Г. Ф. Гаузе трактовал как типичный случай сосуществования двух видов, занимающих разные экологические ниши. Экологическая ниша *P. bursaria* позволяла этому виду обитать в таких условиях, в которых другой вид — *P. caudatum* — выжить просто не мог. Но в иной обстановке, при достаточном количестве

⁵⁴ Закон Гаузе оказал существенное влияние на формирование экологической мысли 40—50-х гг. В частности, аргументы «за» и «против» этого правила не раз возникали в ходе дискуссии на состоявшемся в 1944 г. в Оксфорде симпозиуме по экологии близкородственных видов. Д. Лэк, ознакомившись с работами Г. Ф. Гаузе, переделал свою книгу о выюрах Галапагосских островов, уделив гораздо больше внимания межвидовой конкуренции как фактору, формирующему экологические ниши близких видов (подробнее см.: Галл, 1984). «Закон Гаузе» получил широкое признание также и потому, что соответствовал не раз уже отмечаемому натуралистами XIX — начала XX в. правилу пространственной разобщенности близкородственных видов, которое трактовалось как средство ослабления межвидовой конкуренции. Так, например, американский натуралист Дж. Гринелл, автор термина «экологическая ниша», писал в 1904 г.: «...только приспособлениями к разной пище или к способам ее добывания достигается то, что более чем один вид может занимать одно местообитание. Маловероятно, чтобы два вида приблизительно одинаковых пищевых потребностей долго обитали в одном районе. Один вытеснит другого» (Grinnell, 1904, p. 377).

кислорода, именно *P. caudatum* оказывалась более конкурентоспособной.

Один из наиболее часто обсуждаемых примеров несоблюдения закона Гаузе — так называемый «планктонный парадокс» — существование многих видов мелких планктонных водорослей в верхних, хорошо перемешиваемых (и потому достаточно однородных) слоях водной толщи озер и морей. Данное явление было названо Дж. Хатчинсоном (Hutchinson, 1961) парадоксом, так как все эти виды сосуществуют, несмотря на то что экологически очень сходны и в развитии своем лимитированы светом и одним и тем же набором из нескольких биогенных элементов.

Общее увлечение законом Гаузе, наблюдавшееся в 40—50-х гг., позднее несколько ослабло. И дело здесь не только в накоплении достаточно противоречивых эмпирических данных, но также и в тавтологическом характере этого «закона». Ведь о принадлежности разных видов к одной экологической нише нередко судят именно на основании того, что один вид в ходе конкуренции вытесняет другой. Если же виды устойчиво сосуществуют, то всегда можно утверждать, что они занимают разные экологические ниши, поскольку нет абсолютно идентичных организмов. Внимательное изучение даже очень близких видов обязательно выявит какие-нибудь экологические различия. Эти различия можно трактовать как различия экологических ниш, и, по сути дела, на них всегда можно сослаться, объясняя механизмы сосуществования.

Неудивительно, что со временем формулировка «закона Гаузе» претерпела значительные изменения. Но прежде чем ее рассматривать, необходимо хотя бы в самых общих чертах обрисовать концепцию экологической ниши.

Термин «экологическая ниша» был введен в научную литературу независимо двумя исследователями — американским зоологом-натуралистом Дж. Гринеллом (Grinnell, 1914) и английским экологом Ч. Элтоном (Elton, 1927)⁵⁵. Надо сказать, что ни Гринелл, ни Элтон не дали четкого определения этому понятию, используя его просто как разговорную метафору. Однако из контекста ясно, что оба автора подразумевали под экологической нишей место, занимаемое каким-либо видом в сообществе. При этом Дж. Гринелл уделял большее внимание чисто пространственному распределению видов относительно друг друга, а Ч. Элтон — положению вида в цепях питания. В 40—50-х гг. понятие «экологическая ниша» чаще всего использовалось при обсуждении закона Гаузе.

Мощным толчком к дальнейшему развитию представлений о нише и межвидовой конкуренции послужила работа Дж. Хатчин-

⁵⁵ Как сейчас выяснилось, был случай и более раннего (в 1910 г.) использования выражения «экологическая ниша», но в научный обиход оно вошло прежде всего благодаря книге Ч. Элтона и в меньшей степени благодаря статьям Дж. Гринелла (хотя последний и раньше употреблял этот термин). Подробнее об истории понятия «экологическая ниша» см.: Гиляров, 1978; Hutchinson, 1978; о современном состоянии концепции см.: Шенброт, 1986.

сона (Hutchinson, 1957), в которой была предложена многомерная модель экологической ниши. Идея этой модели достаточно проста: если на ортогональных осях отложить значения интенсивности отдельных факторов среды, а из точек, соответствующих пределам (нижнему и верхнему) толерантности рассматриваемых организмов к тому или иному фактору, восстановить перпендикуляры, то ограниченное ими пространство и будет отвечать экологической нише данного вида. Иными словами, экологическая ниша какого-либо конкретного вида — это область таких комбинаций значений различных факторов среды, в пределах которой данный вид может существовать неограниченно долго.

На рис. 56 показана схема двумерной экологической ниши: на осях могут быть, например, отложены величины температуры и влажности (если речь идет о каком-то наземном растении) или же величины солености и концентрации кислорода (если речь

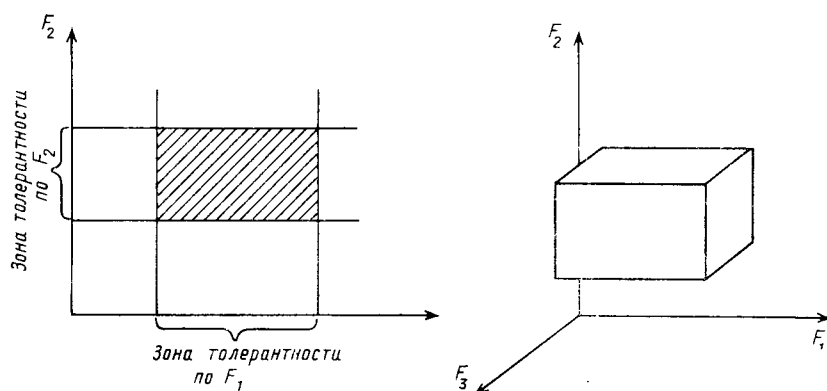


Рис. 56. Модель экологической ниши по Хатчинсону. По осям — отдельные факторы

идет о каком-то морском животном). Подобную схему можно легко превратить в трехмерную, проведя третью ортогональную ось и отложив на ней значения еще одного фактора. Поскольку на самом деле жизненно важных факторов среды, видимо, гораздо больше, то, очевидно, полное представление об экологической нише можно получить, только перейдя к гиперобъему, построенному в многомерном пространстве. Мы не можем изобразить такую нишу на схеме, но это не должно нас смущать, поскольку разработанные математиками методы многомерной статистики позволяют легко оперировать с подобными данными.

Экологическую нишу, определяемую только физиологическими особенностями организмов, Дж. Хатчинсон назвал фундаментальной, а ту, в пределах которой вид реально встречается в приро-

де, — реализованной. Реализованная ниша как бы вложена в фундаментальную: она почти всегда меньше фундаментальной из-за наличия биотических взаимодействий (хищничества и конкуренции), приводящих к тому, что в некоторых конкретных местообитаниях данный вид не может существовать, хотя условия в них и не выходят за пределы фундаментальной ниши.

Хатчинсоновская модель экологической ниши содержит ряд допущений, которые, впрочем, были сразу же оговорены ее автором. Во-первых, предполагается, что реакция популяции на один фактор не зависит от воздействия другого фактора. На рис. 56 это обстоятельство отражено прямыми углами пересечения линий, ограничивающих экологическую нишу. В действительности же, реакция отдельного организма или популяции на какой-либо отдельный фактор всегда в той или иной мере зависит от благоприятности (или неблагоприятности) остальных условий. Поэтому скорее всего углы прямоугольника, изображающего двумерную нишу (см. рис. 56), должны быть закруглены.

Во-вторых, предполагается, что пространство внутри ниши однородное, характеризующееся одинаковой степенью благоприятности среды для организмов. Очевидно, что на самом деле это не так: ближе к центру условия обычно более благоприятны, чем на периферии. В качестве показателя благоприятности условий можно использовать разные величины, в том числе и скорость роста популяции. Рассмотренная в предыдущей главе зависимость скорости популяционного роста двух видов жуков от температуры и влажности на самом деле может быть использована как мера благополучия этих популяций в различных точках двумерной ниши.

В-третьих, модель предполагает независимость самих факторов друг от друга, что и отображается ортогональностью осей нишевого пространства. На самом деле различные факторы среды между собой очень часто коррелируют. В таких случаях анализ ниши может быть упрощен, поскольку некоторые переменные могут не рассматриваться.

Многомерность ниши, подразумеваемая в модели Хатчинсона, первоначально препятствовала ее широкому внедрению в практику экологических исследований. Однако постепенно эта боязнь многомерности прошла, что, видимо, отчасти объяснялось освоением экологами методов многомерной статистики, но главным образом следующим: практическое использование концепции экологической ниши и, в частности, многомерной модели ниши ограничивалось, по сути дела, случаями анализа межвидовой конкуренции и структуры сообществ. Основные усилия исследователей были направлены при этом не на попытки дать исчерпывающую полную характеристику ниш отдельных видов, а на познание тех аспектов ниши, которые могут помочь в объяснении механизмов сосуществования видов или конкурентного вытеснения одного вида другим. Неудивительно, что мерность ниши в основном стала трактоваться как минимальное число осей (факторов), позволяю-

щее видам достаточно различаться между собой, чтобы сосуществовать.

Каково же соотношение мерности ниши и возможного числа обитающих совместно видов? Если представить себе, что по каждой оси могут расходиться только два вида, предпочитающие соответственно низкие и высокие значения каждого фактора (например, меньшую и большую влажность или меньшую и большую соленость), то ясно, что при комбинации двух факторов могут сосуществовать 4 вида, трех — 8, четырех факторов — 16 видов, т. е., в общем, 2^n , где n — число осей ниши. Из этого следует, что не такой уж и большой должна быть мерность нишевого пространства, чтобы могли в ней «разойтись» десяток или даже несколько десятков конкурирующих видов. А если учесть, что по одной оси могут расходиться не два, а три и большее число видов, то предположение о невысокой мерности ниши становится еще более реальным.

Проведенный Т. Шенером (Schoener, 1974) анализ 81 описанного в литературе случая совместного обитания близких видов животных показал, что трех, а зачастую и двух факторов бывает достаточно для разделения ниш сосуществующих видов. Надо отметить, правда, что используемые Т. Шенером «факторы» (местообитание, пища, время активности) сами по себе обобщают целый ряд более элементарных биотических и абиотических показателей среды или взаимоотношений организмов со средой. По подсчетам Шенера, наиболее часто наблюдается расхождение видов в пространстве, реже — по пище, а наиболее редко — по времени активности.

В заключение данного раздела подчеркнем еще одно важное обстоятельство, которое всегда надо учитывать, применяя закон Гаузе для объяснения той или иной конкретной ситуации. Конкурентное вытеснение одного вида другим будет наблюдаться только в том случае, когда рост популяций конкурирующих видов ограничен именно нехваткой одного общего ресурса или каким-либо другим одним фактором, сила воздействия которого зависит от плотности контролируемой популяции (Дегерменджи, 1981; Романовский, 1989). В качестве такого зависящего от плотности фактора могут выступать и пресс хищников, приходящийся на более сильного конкурента, и какой-либо метаболит, вырабатываемый одним видом для подавления своих конкурентов. Если же динамика разных популяций лимитируется разными факторами (разными типами пищи, разными хищниками, или одного — нехваткой пищи, а другого — прессом хищников), то виды могут сосуществовать, несмотря на принадлежность их к одной или по крайней мере к очень близким нишам. Отсюда следует еще одно определение закона Гаузе (=принципа конкурентного исключения): число видов, неограниченно долго сосуществующих в постоянных условиях гомогенного местообитания с постоянными численностями, не может превышать числа плотностнозависимых факторов, лимитирующих развитие их популяций».

Межвидовая конкуренция в природе

В последние два десятилетия в экологической литературе ведутся ожесточенные споры по поводу того, какова роль конкуренции в ограничении распространения и динамики природных популяций разных видов, а следовательно, и в определении структуры сообществ. По мнению одних исследователей, популяции, входящие в естественные сообщества, достаточно строго контролируются системой конкурентных отношений, иногда, правда, модифицируемых воздействием хищников. Другие же полагают, что конкуренция между представителями разных видов наблюдается в природе только эпизодически, а популяции, в большинстве своем будучи ограничены другими факторами, как правило, не достигают тех плотностей, при которых конкурентные отношения становятся определяющими. Существует также и не лишенная оснований компромиссная точка зрения, предполагающая наличие некоторого континуума реальных природных сообществ, на одном конце которого — сообщества, стабильные во времени, богатые, или, точнее, насыщенные видами, жестко контролируемые биотическими взаимодействиями, а на другом — сообщества нестабильные (в большинстве случаев из-за того, что не стабильны абиотические условия в их местообитаниях), не насыщенные видами (т. е. допускающие вселение новых видов) и контролируемые, как правило, плохо предсказуемыми изменениями внешних условий.

Получить прямые доказательства важности роли конкуренции в определении динамики и распределения популяций в природе весьма нелегко. Обычно мы можем судить об этом только на основании косвенных свидетельств, но заметим, что сам по себе косвенный характер тех или иных свидетельств не должен служить основанием для их игнорирования. В тех случаях, когда ряд независимо полученных косвенных свидетельств выстраивается в логически обоснованную и не противоречащую здравому смыслу схему, не следует отвергать эту схему на том лишь основании, что отсутствуют прямые доказательства. Надо также подчеркнуть, что непосредственно наблюдать в природе сам процесс конкуренции удается не так уж часто. Основная же масса имеющихся свидетельств конкуренции касается такого распределения видов относительно друг друга в пространстве или времени, которое может быть трактовано как результат конкуренции. Ниже мы приведем несколько примеров подобного распределения.

Исследуя изменения видового состава птиц в Перуанских Андах по мере подъема в горы, Я. Терборгх (Terborgh, 1971) обнаружил, что виды одного рода очень четко сменяют друг друга, причем границы распространения часто не связаны с вертикальной поясностью растительности, а определяются, вероятно, только конкуренцией между близкими видами. На схеме (рис. 57), заимствованной из работы Я. Терборгха видно, что чем больше видов одного рода встречено на всем обследуемом диапазоне высот, тем меньший интервал высот приходится в среднем на один

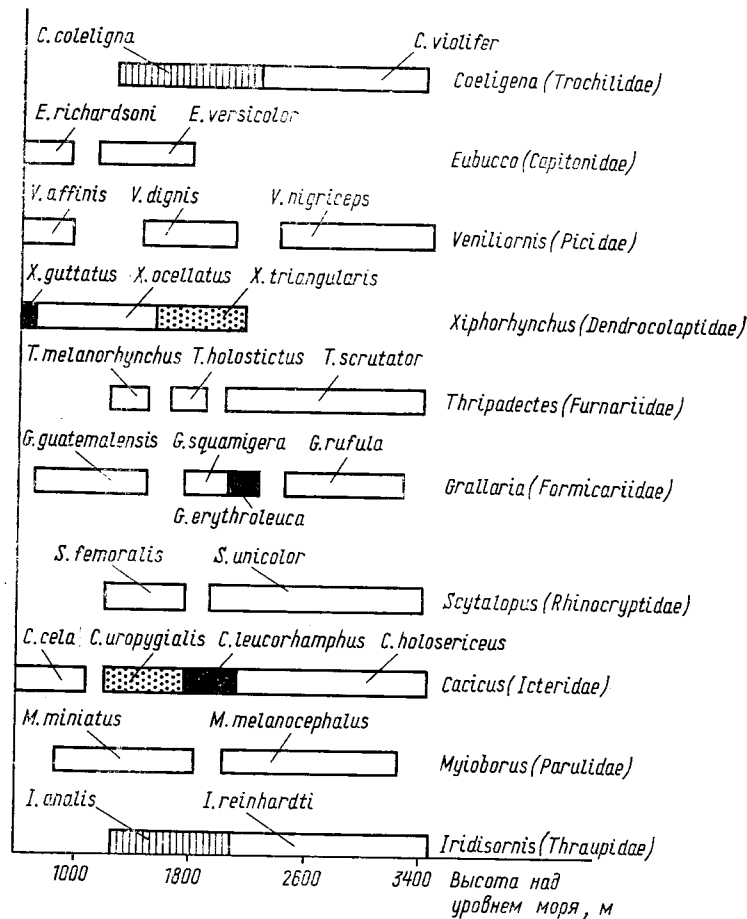


Рис. 57. Смена видов одного рода в зависимости от высоты над уровнем моря, прослеженная в Андах для представителей 10 семейств птиц (по Terborgh, 1971)

вид. Так, если от высоты 1000 до высоты 3400 м встречаются два представителя одного рода, то на каждого приходится интервал в 1200 м, а если в таком же диапазоне высот обитают три вида одного рода, то на каждый вид приходится в среднем по 800 м. Подобное распределение явно указывает на конкуренцию, и оно вряд ли может быть объяснено без учета межвидовых взаимодействий (MacArthur, 1972). Важные дополнительные свидетельства наличия конкуренции в случае, описанном Я. Терборгом, были получены при изучении вертикального распределения птиц, проведенном при участии того же автора (Terborgh, Weske, 1975) в Андах, но не на основном хребте, а на небольшом изоли-

рованном горном массиве, расположенном от него в 100 км. Число обитающих здесь видов было значительно меньше, чем на хребте, но те же самые виды встречались в большем диапазоне высот, указывая на то, что именно конкурентные отношения, а не абиотические факторы ограничивают их распространение на основном хребте.

Много примеров межвидовой конкуренции дает островная фауна (Майр, 1968), представители которой нередко демонстрируют взаимоисключающее распределение, хотя на материке живут бок о бок. Так, М. Радованович (Radovanović, 1959; цит. по: Майр, 1968), изучив распространение ящериц рода *Lacerta* на 46 островах Средиземного моря около побережья Югославии, выяснил, что на 28 островах встречалась только *Lacerta melisellensis*, а на остальных — только *Lacerta sicula*. Нет ни одного острова, на котором оба вида обитали бы вместе.

В более редких случаях исследователи могли непосредственно наблюдать расширение области распространения одного вида, сопровождающееся исчезновением или сокращением численности в этой области другого вида, являющегося его потенциальным конкурентом. Так, с конца XIX вплоть до середины XX в. в Европе было замечено резкое сокращение ареала широкопалого рака (*Astacus astacus*) и соответствующее расширение на северо-запад ареала близкого вида — длиннопалого рака (*Astacus leptodactylus*), захватившего весь Волжский бассейн, а затем проникшего в бассейн Невы и Северского Донца (Бириштейн, Виноградов, 1934). В настоящее время оба вида встречаются в Прибалтике и Белоруссии, однако случаи их нахождения в одном водоеме очень редки (Цукерзис, 1970). Механизм вытеснения одного вида другим не ясен, за исключением тех немногих случаев, когда длиннопалый рак был специально запущен в те водоемы, где широкопалый погиб при эпизоотии «рачьей чумы» — грибкового заболевания, способного полностью уничтожить популяцию речных раков. Вполне вероятно, что успешному расширению ареала *A. leptodactylus* способствовало и то, что по сравнению с *A. astacus* он быстрее растет, отличается большей плодовитостью и способностью питаться круглосуточно, а не только ночью, как широкопалый рак.

На территории Британских островов было замечено резкое сокращение ареала обыкновенной белки (*Sciurus vulgaris*) после завоза из Северной Америки близкого к ней вида каролинской белки (*Sciurus carolinensis*), хотя природа конкурентного вытеснения осталась неизвестной. Виды, обитающие на островах, особенно страдают от вселенцев с материка, которые, как правило, оказываются более конкурентоспособными. Как отмечает Э. Майр (1968), большинство видов птиц, исчезнувших за последние 200 лет, были островными.

Очевидно, что увеличение области распространения одного вида, совпадающее с одновременным сокращением области распространения другого экологически близкого вида, вовсе не обя-

зательно должно быть следствием конкуренции. На подобный сдвиг границ зон обитания могут влиять также иные биотические факторы, например деятельность хищников, доступность кормовых объектов или изменение абиотических условий. Так, в качестве примера конкурентного вытеснения рассматривалось ранее изменение распространения на Ньюфаундленде двух видов зайцев: полярного зайца (*Lepus arcticus*) и американского зайца-беляка (*Lepus americanus*). Более ста лет тому назад на острове обитал только полярный заяц, который населял самые различные биотопы, как в горах, так и в лесных долинах. Завезенный на остров в конце прошлого века заяц-беляк распространился по лесным долинам, а полярный заяц стал встречаться только в горных безлесных районах. Была предложена простая гипотеза конкурентного вытеснения одного вида другим, но затем выяснилось (Bergeud, 1967), что в исчезновении полярного зайца из лесных районов виновен хищник — рысь (*Lynx lynx*), численность которой резко возросла после вселения на остров зайца-беляка. Косвенным доводом в пользу того, что пресс хищников сыграл в данном случае решающую роль, служит исчезновение полярного зайца из тех районов, куда не проник заяц-беляк, но которые по характеру растительности удобны для преследования зайцев рысью. Таким образом, гипотеза конкурентного исключения в данном случае, хотя и не была отвергнута полностью, должна была уступить гипотезе, учитывающей взаимоотношения трех видов: двух потенциальных конкурентов и одного хищника.

Сосуществование конкурирующих видов. Модели динамики, определяемой концентрацией ресурсов

Если достоверно доказанных случаев конкурентного вытеснения одного вида другим в природных условиях весьма немного, а о значении конкуренции как фактора, определяющего динамику популяций и сообществ, ведутся нескончаемые дискуссии, то сами по себе многочисленные факты сосуществования экологически близких и потому скорее всего конкурирующих видов сомнения не вызывают. Так, выше мы уже упоминали о «планктонном парадоксе», но с наименьшим основанием можно говорить и о «парадоксе луга», поскольку ряд видов травянистых растений, ограниченных светом, влагой и одним и тем же набором элементов минерального питания, произрастают бок о бок в одном месте, хотя и находятся в конкурентных отношениях.

В принципе сосуществование конкурирующих видов (т. е. несоблюдение закона Гаузе) может быть объяснено следующими обстоятельствами: 1) популяции разных видов ограничены разными ресурсами; 2) хищник преимущественно выедает более сильного конкурента; 3) конкурентное преимущество видов изменяется в зависимости от непостоянства внешних условий (т. е. конкурентное вытеснение каждый раз не доходит до конца, сменяясь периодом, благоприятным для вида, ранее вытесняемого);

4) популяции разных видов на самом деле разделены в пространстве — времени, и то, что представляется наблюдателю одним местообитанием с точки зрения изучаемых организмов содержит целый набор разных местообитаний:

Чтобы объяснить сосуществование видов, конкурирующих за ограниченное число ресурсов, необходимо хотя бы вкратце рассмотреть модель динамики популяций, лимитированных в своем развитии количеством имеющегося ресурса. В основе этой модели лежит уже упоминавшееся выше представление о так называемой пороговой концентрации ресурса R^* , т. е. той минимальной концентрации, при которой рождаемость точно уравновешана смертностью (см. рис. 44), а популяция сохраняет стационарную численность. Очевидно, у разных видов, зависящих от одного ресурса, значения пороговых концентраций могут не совпадать, но если ресурса в окружающей среде много, то оба вида растут с максимальными скоростями, и быстрее наращивает свою численность тот вид, у которого больше при данной концентрации разность рождаемости и смертности (т. е. величина $b-d$). Очевидно, однако, что в природной обстановке по мере увеличения количества организмов, потребляющих данный ресурс, концентрация его в среде снижается, а когда она достигает пороговой для данного вида организмов величины, численность популяции начинает падать. В результате конкуренции двух видов за один ресурс побеждает тот, для которого ниже пороговая концентрация ресурса⁵⁶.

Теперь рассмотрим модель с двумя ресурсами, величины концентраций которых в среде R_1 и R_2 отложим на двух ортогональных осях (рис. 58). В координатном пространстве этих ресурсов проведем линию, соответствующую тем значениям концентраций первого и второго ресурсов, при которых популяция сохраняет свою численность постоянной ($\frac{dN}{Ndt} = 0$). Эта линия, называемая изоклиной нулевого прироста, фактически соответствует пороговым для данного вида комбинациям концентраций первого и

⁵⁶ Конечно, возможен и другой исход событий, а именно вид, имеющий более высокую скорость роста, может на некоторое время уменьшить концентрацию лимитирующего ресурса до уровня ниже не только собственного порога, но и более низкого порога конкурента, а наступивший в результате этого период острой нехватки пищи пережить, не размножаясь, в состоянии покоящихся или каких-либо других устойчивых к таким условиям стадий. Как заметил Ю. Э. Романовский (1989), в сообществе пресноводного зоопланктона такая стратегия свойственна, например, крупным видам дафний (*Daphnia pulex* и др.): при обилии пищи они благодаря высокой плодовитости могут быстро размножиться и снизить концентрацию пищи (планктонных водорослей) до такого низкого уровня, при котором не способна выжить их собственная молодежь. Взрослые же особи, будучи гораздо более устойчивыми к нехватке пищи, могут пережить неблагоприятный период, прекратив откладывать яйца. В это же самое время какой-либо другой вид планктонных ракообразных (например, *Diaphanosoma brachyurum*), обладающий более низкой пороговой концентрацией пищи, может быть вытеснен из планктонного сообщества, если у него не было такой устойчивой к нехватке пищи стадии.

второго ресурсов. Если точки, соответствующие наблюдаемым в среде концентрациям ресурсов, лежат от этой линии ближе к началу координат, то численность популяции при данных значениях концентраций будет падать. Если же они лежат за изоклиной, то численность популяции будет расти.

Заметим, что прямой изоклина на рассматриваемом графике проведена только для простоты. Этот случай соответствует взаимозаменяемости ресурсов, т. е. возможности вида успешно суще-

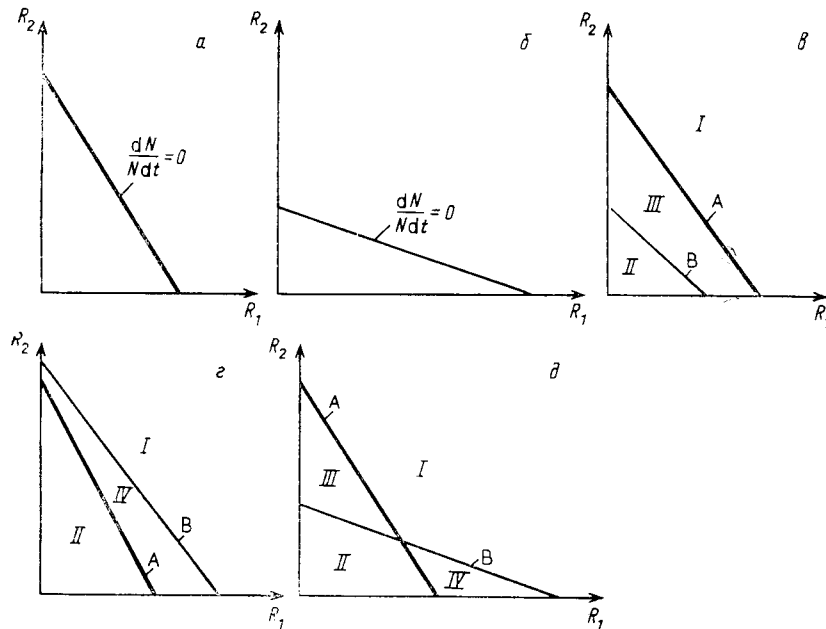


Рис. 58. Изоклины нулевого прироста популяций одного (а, б) и двух (в, г, з) видов в координатах концентраций двух взаимозаменяемых ресурсов (I — оба вида сосуществуют; II — ни вид А, ни вид В существовать не могут; III — побеждает вид В; IV — побеждает вид А)

ствовать, потребляя только один из ресурсов или довольствуясь какой-нибудь их комбинацией. На самом деле, изоклина может быть вогнутой (комплементарность ресурсов) в тех случаях, когда, питаясь смесью разных компонентов, организм потребляет их в сумме меньше, чем при питании каждым из этих компонентов по отдельности, и выпуклой, например при синергизме воздействия токсических веществ, потребляемых с разными пищевыми компонентами. Обратите внимание на то, что для поддержания постоянной численности одному виду (рис. 58, а) требуется гораздо больше второго ресурса, чем первого, но другой вид

(рис. 58, б) может быть более эффективным потребителем именно второго ресурса, которого требуется ему соответственно меньше, чем первого.

Попробуем теперь на том же графике провести изоклину нулевого прироста для второго вида. Очевидно, что если изоклина вида В пройдет ближе к началу координат, чем изоклина вида А (рис. 58, в), то победителем в конкуренции будет вид В, поскольку он «доведе» концентрацию обоих ресурсов до такого низкого уровня, при котором стационарная популяция вида А существовать не сможет. Если же изоклина вида В пройдет дальше от начала координат, чем изоклина вида А, то победителем в конкуренции окажется именно вид А (рис. 58, г). Если изоклины двух видов пересекаются, то при определенном соотношении ресурсов в среде виды могут сосуществовать, а при другом — может наблюдаться вытеснение одного вида другим. Так, например, в ситуации, изображенной на рис. 58, д, при высокой концентрации второго ресурса и низкой концентрации первого конкурентное преимущество оказывается у вида А, а при высокой концентрации первого ресурса и низкой концентрации второго преимущество оказывается у вида В.

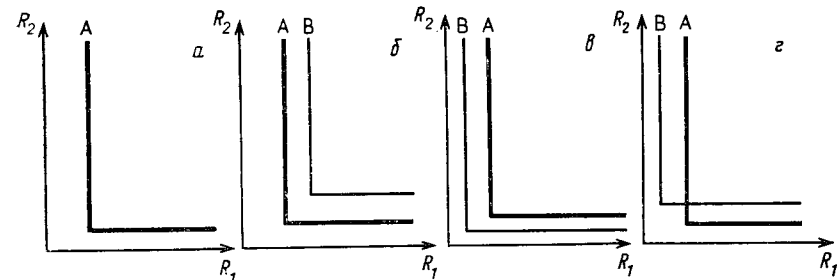


Рис. 59. Изоклины нулевого прироста одного (а) и двух (б—г) видов в координатах концентраций незаменимых ресурсов: б — побеждает вид А; в — побеждает вид В; г — виды сосуществуют (по Tilman, 1982)

Рассмотренный выше пример соответствовал ресурсам, полностью взаимозаменяемым. Однако для большинства организмов существует некоторое число ресурсов незаменимых. Так, например, как бы ни было хорошо обеспечено какое-либо растение азотом, оно не сможет расти и развиваться, если в его питательной среде не будет фосфора. В координатных осях двух ресурсов изоклина нулевого прироста популяции, ограниченной такими двумя ресурсами, будет изображаться линией, изогнутой под прямым углом, т. е. так, что она оказывается состоящей из двух ветвей, параллельных осям графика (рис. 59, а). Положение каждой ветви отвечает пороговой концентрации первого или второго ресурса. Если за два незаменимых ресурса конкурируют два вида,

то так же, как в случае с взаимозаменяемыми ресурсами, возможны разные варианты расположения относительно друг друга изоклин нулевого прироста этих видов. Очевидно, что в ситуации, изображенной на рис. 59, б, победителем будет вид А, а в изображенной на рис. 59, в — вид В. При пересечении изоклин (рис. 59, г) может быть достигнуто сосуществование обоих видов, так как для каждого из них лимитирующими оказываются разные ресурсы.

Последнему случаю есть и экспериментальное подтверждение. Так, Дэвид Тильман (Tilman, 1982), внесший большой вклад в развитие современных представлений о конкуренции за ресурсы, провел серии экспериментов с двумя видами диатомовых планктонных водорослей *Asterionella formosa* и *Cyclotella meneghiniana*

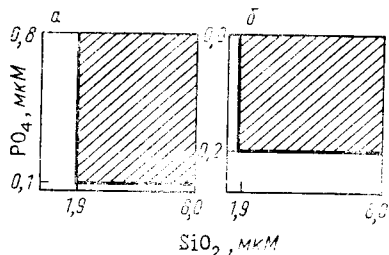


Рис. 60. Экспериментально полученные изоклины нулевого прироста популяций диатомовых водорослей *Asterionella formosa* (а) и *Cyclotella meneghiniana* (б). В заштрихованной зоне популяции увеличивают свою численность (по Tilman, 1982)

и на основании полученных данных построил для них изоклины нулевого прироста в зависимости от концентрации двух незаменимых ресурсов — фосфора и кремния (рис. 60). В рамках данной модели сравнительно легко объяснить сосуществование разных видов, если они лимитированы разными ресурсами. Однако само понятие «разные ресурсы» нуждается в уточнении. Так, наверное, все согласятся с тем, что разные виды растений для животных-фитофагов могут рассматриваться как разные ресурсы. С несколько меньшими основаниями, но, видимо, можно говорить и о том, что разные части одного растения могут трактоваться как разные ресурсы. Однако количество элементов минерального питания, необходимых растениям наряду со светом и влагой очень ограничено. Во всяком случае, оно значительно меньше числа видов планктонных водорослей, обитающих в пределах небольшого объема воды (вспомните «планктонный парадокс»), или числа видов травянистых растений, произрастающих на одном луку. Попытка объяснить сосуществование многих видов, конкурирующих за небольшое число общих ресурсов, была предпринята Д. Тильманом (Tilman, 1982). Чтобы пояснить суть его рассуждений, необходимо внести некоторые уточнения в описанную выше модель.

Начнем с того, что все предыдущие рассуждения основывались на предположении о стабильных концентрациях ресурсов. Ясно, однако, что на самом деле ресурсы, как и потребляющие их популяции, находятся в постоянной динамике или, во всяком случае, в состоянии динамического равновесия, при котором потребление ресурса уравнивается притоком его в среду. Если

мы представим себе, что потребителей можно изъять из среды, то, очевидно, в ней установятся какие-то более высокие концентрации лимитирующих ресурсов. Точку, соответствующую концентрациям ресурсов в отсутствие потребления, Д. Тильман предложил называть точкой снабжения (англ. supply point). Фактически в неявном виде мы уже использовали это понятие, когда обсуждали модели, изображенные на рис. 58—59, и говорили о той или иной наблюдаемой в среде концентрации ресурсов. На рис. 61 в пространстве двух незаменимых ресурсов нанесена точка снабжения (ее координаты S_1, S_2) и изоклина нулевого прироста для одного вида. В каждой точке, находящейся на данной изоклине, рождаемость, по определению, равна смертности, но это не означает, что соотношение в потреблении двух ресурсов обязательно точно равно их соотношению при поступлении в среду. Из каждой точки мы можем провести вектор потребления C , показывающий то направление, в котором популяция стремится сдвинуть пороговую концентрацию, и вектор снабжения \vec{U} , направленный к точке снабжения и показывающий то соотношение ресурсов, которое установилось бы в среде при некотором ослаблении его потребления данной популяцией. Вектор потребления и вектор снабжения могут быть направлены в строго противоположные стороны (под углом 180°): в этом случае соответствующая точка

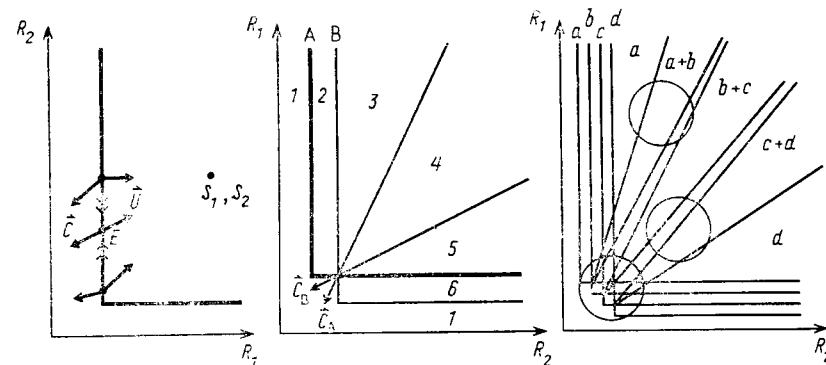


Рис. 61. Изоклина нулевого прироста популяции в координатах незаменимых ресурсов (по Tilman, 1982)

Рис. 62. Изоклины двух видов, ограниченных двумя незаменимыми ресурсами:

C_A и C_B — векторы потребления (по Tilman, 1982)

Рис. 63. Изоклины четырех видов (а, б, с, д), ограниченных двумя ресурсами. Каждый из кружков показывает определенную вариabельность в количественном соотношении данных ресурсов в среде (по Tilman, 1982)

на изоклине будет называться точкой равновесия ресурсов (точка E на рис. 61). В других точках изоклины вектор потребления и вектор снабжения могут находиться под углом, меньшим чем 180° : такое соотношение ресурсов будет неравновесным.

21
24
26
31
39
17
19
51
39
17
0
7
9
5
6

В случае пересечения изоклин двух видов, конкурирующих за два независимых ресурса, точка равновесия ресурсов — это как раз точка пересечения изоклин. На рис. 62 показаны векторы потребления (и продолжающие их векторы снабжения), исходящие из точки равновесия. Сосуществование видов в данном случае устойчиво, поскольку каждый из конкурирующих видов в большей степени потребляет тот ресурс, который сильнее ограничивает рост его собственной популяции. В частности, на рис. 62 вид А больше потребляет второй ресурс, а вид В — первый. Если бы ситуация была обратной, то сосуществование видов было бы неустойчивым. Если обратиться к схеме, изображенной на рис. 62, где цифрами обозначены отдельные области, ограниченные изоклинами и векторами, то в области 1 ни вид А, ни вид В существовать не могут, в области 2 А может существовать, а В не может; в области 6 наблюдается обратное положение — В может существовать, а А не может; в области 4 оба вида успешно сосуществуют; в области 3 А конкурентно вытесняет В, а в области 5 В конкурентно вытесняет А.

Вместо двух видов в пространстве двух ресурсов мы можем изобразить изоклины ряда видов и из точек пересечения этих изоклин провести векторы снабжения, ограничивающие области, в которых возможно сосуществование каждой пары видов (рис. 63). В разных точках этого пространства могут обитать один вид, два вида или ни одного. Иными словами, при точно определенном количественном соотношении двух ресурсов в каждом конкретном случае строго выполняется принцип конкурентного исключения: число сосуществующих видов не превышает числа лимитирующих ресурсов. Но если от идеализированной модели мы обратимся к природе, то обнаружим, что даже близко расположенные точки в любом реальном пространстве какого-либо местообитания (как наземного, так и водного) достаточно сильно различаются по количественному соотношению лимитирующих ресурсов. Кроме того, определенное для любой точки соотношение это может сильно меняться во времени. Так, например, проведенное Д. Тильманом очень подробное исследование распределения содержания азота в почве участка размером 12×12 м показало вариацию в 42%, а вариация в содержании магния на том же участке достигала 100%. Пространственно-временную вариабельность в поступлении ресурсов в среду на рис. 63 можно изобразить кружком определенного диаметра. Как видно из схемы, если этот кружок поместить в область высоких концентраций, то сосуществовать при таких вариациях могут не более двух видов, но если этот же кружок поместить в область низких значений, то он может покрыть область сосуществования сразу целого ряда видов. Иными словами, при очень низких концентрациях лимитирующих ресурсов даже весьма незначительной изменчивости их от одной точки пространства к другой или от одного момента времени к другому достаточно, чтобы обеспечить реальную возможность сосуществования сразу большого числа видов (во всяком случае, гораздо

большего, чем число лимитирующих ресурсов). Из этого следует еще один любопытный вывод: при обогащении среды ресурсами мы вправе ожидать уменьшения видового разнообразия. Такое сокращение количества видов и усиление численного преобладания немногих видов действительно наблюдаются как в водной среде (явление эвтрофирования), так и в наземной (обеднение видового состава лугов при длительном их удобрении).

Заключение

В природе любая популяция вида организмов вступает в сеть взаимосвязей с популяциями других видов. Отношения типа хищник — жертва (или ресурс — потребитель) и конкурентные отношения — одни из наиболее важных в жизни любых организмов и в то же время одни из наиболее изученных. При возрастании численности жертв наблюдается как функциональная реакция хищника (т. е. увеличение числа жертв, потребляемых в единицу времени одной особью хищника), так и численная (т. е. увеличение численности популяции хищника). Благодаря способности хищников к функциональной и численной реакции пресс их на популяцию жертв выступает как фактор, зависящий от плотности и потому обладающий регуляторным воздействием.

Согласно теории, разработанной математиками, система взаимосвязанных популяций хищника и жертвы скорее всего должна демонстрировать колебательный режим, но даже в лабораторных условиях получить устойчивые колебания хищник — жертва практически очень трудно. В тех же случаях, когда это удается, исследователи, как правило, ограничивают количество пищи для жертвы или же создают сложное гетерогенное местообитание, в котором жертва и хищник могут мигрировать, причем скорость расселения жертвы несколько больше скорости расселения хищника. В природных условиях мы обычно видим только следование численности хищника за колебаниями жертвы, определяемыми другими факторами, не связанными непосредственно с воздействием данного хищника.

Эволюция хищника и эволюция жертвы всегда теснейшим образом взаимосвязаны. Один из возможных в эволюции путей защиты жертвы от прессы хищников — увеличение рождаемости (компенсирующее соответствующее возрастание смертности от хищника). Другие возможные пути: это стратегия избегания встреч с хищником или стратегия выработки морфологических, физиологических и биохимических средств защиты от него. Обе эти стратегии, направленные на непосредственное снижение смертности от хищника, сопряжены для жертвы с определенными тратами, которые в конечном итоге выражаются в снижении рождаемости. Эволюция хищника направлена на повышение собственной рождаемости и (или) снижение смертности, что почти всегда связано с возрастанием эффективности использования жертв.

Конкурентные отношения между популяциями разных видов возникают тогда, когда они остро нуждаются в одном ресурсе, имеющемся в недостаточном количестве. Протекать конкуренция может по типу эксплуатации, т. е. простого использования дефицитного ресурса, или же по типу интерференции, при которой особи одного вида создают помехи особям другого в использовании общих ресурсов.

В экологии существует давняя традиция теоретического исследования конкуренции. Согласно математической модели Вольтерры — Лотки, позднее развитой и подтвержденной экспериментально Г. Ф. Гаузе, два вида, конкурирующие за один ресурс, как правило, не могут устойчиво сосуществовать в гомогенной среде, а исход конкуренции определяется соотношением интенсивности самоограничения каждой из популяций и их взаимограничения. Это правило, известное также как закон Гаузе, или принцип конкурентного исключения, в результате всестороннего изучения теоретиками и экспериментаторами претерпело определенное развитие. В современной формулировке оно гласит, что число видов, неограниченно долго сосуществующих в постоянных условиях гомогенного местообитания, не может превышать числа плотностно-зависимых факторов, лимитирующих развитие их популяций.

Закон Гаузе продолжает сохранять эвристическое значение для натуралистов, изучающих конкуренцию в природе. Прямые доказательства важности роли межвидовой конкуренции в природе получить неизмеримо труднее, чем в лаборатории. Поэтому, как правило, о значении конкуренции в качестве фактора, определяющего динамику и распределение природных популяций, судят по совокупности косвенных свидетельств.

В ряде случаев число сосуществующих видов, конкурирующих за общие, лимитирующие их развитие ресурсы, явно больше, чем число таких ресурсов (примером может быть сообщество планктонных водорослей или сообщество луговых растений), что противоречит закону Гаузе. Это противоречие снимается, однако, теорией, учитывающей пространственную и временную вариабельность в обеспеченности конкурирующих видов лимитирующими ресурсами.

Литература

- Абатуров Б. Д., Лопатин В. Н. Связь уровня потребления пищи с размерами тела у растительноядных млекопитающих//Журн. общ. биологии. 1987. Т. 48, № 6. С. 763—770.
- Беклемишев В. Н. Пространственная и функциональная структура популяций//Бюл. МОИП. Отд. биол. 1960. Т. 65, № 2. С. 41—50.
- Бирштейн Я. А., Виноградов Л. Г. Пресноводные Decapoda СССР и их географическое распространение//Зоол. журн. 1934. Т. 13, № 1. С. 39—70.
- Вайскопф В. Физика в двадцатом столетии. М.: Атомиздат, 1977. 270 с.
- Викторов Г. А. Колебания численности насекомых как регулируемый процесс//Журн. общ. биологии. 1965. Т. 26, № 1. С. 43—55.
- Викторов Г. А. Проблемы динамики численности насекомых на примере вредной черепашки. М.: Наука, 1967. 271 с.
- Винберг Г. Г. Многообразие и единство жизненных явлений и количественные методы в биологии//Журн. общ. биологии. 1981. Т. 42, № 1. С. 5—18.
- Вольтерра В. Математическая теория борьбы за существование. М.: Наука, 1976. 286 с.
- Галл Я. М. Популяционная экология и эволюционная теория, историко-методологические проблемы//Экология и эволюционная теория. Л.: Наука, 1984. С. 109—152.
- Гаузе Г. Ф. Исследования над борьбой за существование в смешанных популяциях//Зоол. журн. 1935. Т. 14, № 2. С. 243—270.
- Гиляров А. М. Современное состояние концепции экологической ниши//Успехи совр. биологии. 1978. Т. 85, № 3. С. 431—446.
- Гиляров А. М. Динамика численности пресноводных планктонных ракообразных. М.: Наука. 1987. 189 с.
- Дегерменджи А. Г. Проблема сосуществования взаимодействующих проточных популяций//Смешанные проточные культуры микроорганизмов. Новосибирск, 1981. С. 26—106.
- Заренков Н. А. Некоторые следствия из теории естественного отбора Ч. Дарвина//Журн. общ. биологии. 1984. Т. 45, № 1. С. 49—58.
- Ивлев В. С. Некоторые вопросы пищевой конкуренции животных//Успехи совр. биологии. 1947. Т. 24, № 6. С. 417—432.
- Ивлев В. С. Экспериментальная экология питания рыб. М.: Пищепромиздат, 1955. 2-е изд. Киев, 1977. 272 с.
- Либих Ю. Химия в приложении к земледелию и физиологии. М., Л., 1936. 407 с.
- Лэк Д. Численность животных и ее регуляция в природе. М.: ИЛ, 1957. 303 с.
- Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 597 с.
- Миркин Б. М. О типах эколого-ценотических стратегий у растений//Журн. общ. биологии. 1983. Т. 44, № 5. С. 603—613.
- Миркин Б. М. Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука, 1985. 136 с.
- Мур Дж. Паразиты, которые изменяют поведение своего хозяина//В мире науки. 1984. № 7. С. 48—55.
- Налимов В. В. Вероятностная модель языка. М.: Наука, 1974. 272 с.
- Наумов Н. П. Пространственные особенности и механизмы динамики численности наземных позвоночных//Журн. общ. биологии. 1965. Т. 26, № 6. С. 625—633.
- Новиков Г. А. Очерк истории экологии животных. М.: Наука, 1980. 286 с.
- О'Брайен С. Дж., Уилдт Д. Э., Баш М. Гепард в генетической опасности//В мире науки. 1986. № 7. С. 46—55.

Одум Ю. Экология. М.: Мир, 1986. Т. 1. 328 с.; Т. 2. 376 с.
 Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 399 с.
 Раменский Л. Г. Введение в комплексное почвенно-ботаническое исследование земель. М., 1938. 620 с.
 Розенталь Дж. Адаптация жуков-зерновок к ядовитым семенам//В мире науки. 1984. № 1. С. 60—67.
 Розенталь Дж. А. Химические средства защиты у высших растений//В мире науки. 1986. № 3. С. 56—62.
 Романовский Ю. Э. О зависимости выборочной дисперсии от размера проб и пространственного размещения организмов//Журн. общ. биологии. 1979. Т. 40, № 1. С. 67—74.
 Романовский Ю. Э. Конкуренция за флуктуирующий ресурс: эволюционные и экологические последствия//Журн. общ. биологии. 1989. Т. 50, № 3.
 Семенов-Тянь-Шанский О. И. Цикличность в популяциях лесных полевков//Бюл. МОИП. Отд. биол. 1970. Т. 75, № 2. С. 11—26.
 Скворцов А. К. Логика и аналогии в теории эволюции//Природа. 1988. № 1. С. 16.
 Федоров В. Д., Кафар-Заде Л. Экспериментальное исследование физиологической активности метаболитов (фильтратов) планктонных водорослей как регуляторов их численности в смешанных культурах//Человек и биосфера. М.: Изд-во Моск. ун-та. 1976. Вып. 1. С. 175—195.
 Фридерикс К. Экологические основы прикладной зоологии и энтомологии. Л.; М., 1932. 672 с.
 Харпер Дж. Некоторые подходы к изучению конкуренции у растений//Механизмы биологической конкуренции. М.: Мир, 1964. С. 11—54.
 Цукерзис Я. Биология широкопалого рака (*Astacus astacus* L.). Вильнюс, 1970. 204 с.
 Шаров А. А. Принципы анализа взаимодействующих факторов динамики численности насекомых//Журн. общ. биол. 1985. Т. 46, № 5. С. 590—595.
 Шаров А. А. Жизненная система популяций — новые возможности старой концепции//Журн. общ. биол. 1989. Т. 50, № 3. С. 293—303.
 Шварц С. С. Эволюционная экология животных//Тр. Ин-та экологии растений и животных. 1969. Вып. 65. 199 с.
 Шенброт Г. И. Экологические ниши, межвидовая конкуренция и структура сообществ наземных позвоночных//Итоги науки и техники. Сер. Зоология позвоночных. М.: ВИНТИ. 1986. Т. 14. С. 5—70.
 Шилов И. А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1977. 261 с.
 Элтон Ч. Экология животных. М.; Л., 1934. 83 с.
 Элтон Ч. Экология насекомых животных и растений. М.: ИЛ, 1960. 230 с.
 Яблоков А. В. Популяционная биология. М.: Высшая школа, 1987. 303 с.
 Абрамс Р. А. On classifying interactions between populations//Oecologia. 1987. Vol. 73, N 2. P. 272—281.
 Andrewartha H. G. Introduction to the study of animal populations. Chicago. Univ. Chicago Press, 1961.
 Andrewartha H. G., Birch L. C. The distribution and abundance of animals. Chicago: Univ. Chicago Press, 1954. 782 p.
 Andrewartha H. G., Birch L. C. The ecological web: More on the distribution and abundance of animals. Chicago: Univ. Chicago Press, 1984.
 Ayala F. J. Genotype, environment and population numbers//Science. 1968. Vol. 162. P. 1453—1459.
 Ayala F. J. Competition, coexistence, and evolution//Essays in evolution and genetics in honor of Theodosius Dobzhansky//Eds. M. K. Hecht, W. C. Steere. Amsterdam: North-Holland Publ. 1970. P. 121—158.
 Ayala F. J., Gilpin M. E., Ehrenfeld J. G. Competition between species: Theoretical models and experimental tests//Theor. Popul. Biol. 1973. Vol. 4, N 3. P. 331—356.
 Bartolomew G. A. The role of physiology in the distribution of terrestrial vertebrates//Zoogeography/Ed. C. L. Hubbs. Amer. Assoc. Adv. Sci Publ. Washington, D. C. 1958. N 51. P. 81—95.
 Beauchamp P. de. Un facteur de la variabilité chez les rotifères du genre *Brachionus*//C. r. Acad. Sci. Paris, 1952. Vol. 234. P. 573—575.

Begon M., Harper J. L., Townsend C. R. Ecology (Individuals, populations, communities). Oxford: Blackwell Publ., 1986. 876 p.
 Bergerud A. T. The distribution and abundance of Arctic Hares in Newfoundland//Can. Field Natur. 1967. Vol. 81. P. 242—248.
 Birch L. C. Experimental background to the study of the distribution and abundance of insects. III. The relations between innate capacity for increase and survival of different species of beetles living together on the same food//Evolution. 1953. Vol. 7. P. 136—144.
 Birch L. C. The meanings of competition//Amer. Natur. 1957. Vol. 91, N 856. P. 5—18.
 Birkeland C. Terrestrial runoff as a cause of outbreaks of *Acanthaster planci* (Echinodermata: Asteroidea)//Mar. Biol. 1982. Vol. 69, N 2. P. 175—185.
 Boer P. J. den. Spreading of risk and stabilization of animal numbers//Acta Biotheor. Ser. A. 1968. Vol. 18, N 1/4. P. 165—194.
 Boer P. J. den. On the survival of populations in a heterogeneous and variable environment//Oecologia. 1981. Vol. 50, N 1. P. 39—53.
 Burdon J. J. Intra-specific diversity in a natural population of *Trifolium repens*//J. Ecology. 1980. Vol. 68. P. 717—736.
 Cahn M. A., Harper J. L. The biology of leaf mark polymorphism in *Trifolium repens* L. I. Distribution of phenotypes at a local scale//Heredity. 1976a. Vol. 37. P. 309—325.
 Cahn M. A., Harper J. L. The biology of leaf mark polymorphism in *Trifolium repens* L. 2. Evidence for the selection of leaf marks on white clover (*Trifolium repens* L.) by rumen fistulated sheep//Heredity. 1976b. Vol. 37. P. 327—335.
 Carlquist S. Island biology. New York: Columbia Univ. Press. 1974. 660 p.
 Cates R. G., Orians G. H. Successional status and the palatability of plants to generalized herbivores//Ecology. 1975. Vol. 56, N 2. P. 410—418.
 Chitty D. Population process in the vole and their relevance to general theory//Canad. J. Zool. 1960. Vol. 38, N 1. P. 99—113.
 Christian J. J. The adreno-pituitary system and population cycles in mammals//J. Mammal. 1950. Vol. 31, N 3. P. 247—259.
 Christian J. J. Population density and reproductive efficiency//Biol. Reprod. 1971. Vol. 4, N 3. P. 248—294.
 Christian J. J., Davis D. E. Endocrines, behaviour and population//Science. 1964. Vol. 146, N 3651. P. 1550—1560.
 Clark R. R., Geier P. W., Hughes R. D., Morris R. F. The ecology of insect populations in theory and practice. London: Methuen, 1967. 232 p.
 Clements F. E., Shelford V. E. Bio-Ecology. N. Y.: Wiley, 1939.
 Connell J. H. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*//Ecology. 1961. Vol. 42, N 4. P. 710—723.
 Connell J. H. A predator—prey system in the marine intertidal region. I. *Balanus glandula* and several predatory species of *Thais*//Ecol. Monogr. 1970. Vol. 40. P. 49—78.
 Davidson J., Andrewartha H. G. The influence of rainfall, evaporation and atmospheric temperature on fluctuations in the size of a natural population of *Thrips imaginis* (Thysanoptera) //J. Anim. Ecol. 1948. Vol. 17. P. 200—222.
 Dublin L. I., Lotka A. J. On the true rate of natural increase (As exemplified by the population of the United States, 1920)//J. Amer. Statist. Ass. 1925. New Ser. N. 150 (Vol. 20). P. 205—339.
 Dungan M. L. Three-ways interactions: barnacles, limpets, and algae in a Sonoran desert rocky intertidal zone//Amer. Natur. 1986. Vol. 127, N 3. P. 292—316.
 Elton C. Animal ecology. London. Sidgwick a. Jackson, 1927. 207 p.
 Freedman R., Berelson B. The human population//Sci. Amer. 1974. Vol. 231, N 3. P. 31—51.
 Gause G. F. The struggle for existence. Baltimore: Williams a. Wilkins, 1934 (nepenev.: New York: Dover, 1971).

Gilbert J. J. *Asplanchna* and posteriolateral spine production in *Brachionus calyciflorus*//Arch. Hydrobiol. 1967. Bd 64, N 1. S. 1—62.

Gill F. S., Wolf L. L. Economics of feeding territoriality in the Golden-winged Sunbird//Ecology. 1975. Vol. 56, N 2. P. 333—345.

Gilpin M. E. Do hares eat lynx?//Amer. Natur. 1973. Vol. 107, N 957. P. 727—730.

Gittleman J. L., Harvey P. H. Carnivore home-range size, metabolic needs and ecology//Behav. Ecol. a. Sociobiology, 1982. Vol. 10, N 1. P. 57—63.

Gliwicz Z. M. A lunar cycle in zooplankton//Ecology. 1986a. Vol. 67, N 4. P. 883—897.

Gliwicz Z. M. Predation and the evolution of vertical migration in zooplankton//Nature. 1986b. Vol. 320. P. 746—748.

Grace J. B., Wetzel R. G. Habitat partitioning and competitive displacement in cattails (*Typha*): Experimental field studies//Amer. Natur. 1981. Vol. 118, N 4. P. 463—474.

Grime J. P. Plant strategies and vegetation processes. New York: John Wiley, 1979. 222 p.

Grinnell J. The origin and distribution of the chestnut-backed chickadee//Auk. 1904. Vol. 21. P. 364—382.

Grinnell J. An account of the mammals and birds of the Lower Colorado Valley//Univ. Calif. Publ. Zool. 1914. Vol. 12. P. 51—294.

Hairston N. G., Smith F. E., Slobodkin L. B. Community structure, population control, and competition//Amer. Natur. 1960. Vol. 94, N 879. P. 421—425.

Hall D. J. An experimental approach to the dynamics of a natural population of *Daphnia galeata mendotae*//Ecology. 1964. Vol. 45, N 1. P. 94—112.

Harestad A. S., Bunnell F. L. Home range and body weight — a reevaluation//Ecology. 1979. Vol. 60, N 2. P. 389—402.

Havel J. E., Dodson S. I. *Chaoborus* predation on typical and spined morphs of *Daphnia pulex*: Behavioral observations//Limnol. Oceanogr. 1984. Vol. 29, N 3. P. 487—499.

Hebert P. D. N., Crease T. J. Clonal coexistence in *Daphnia pulex* (Leydig): Another planktonic paradox//Science. 1980. Vol. 207, N 4437. P. 1363—1365.

Holling C. S. The components of predation as revealed by a study of small-mammal predation of the European pine sawfly//Canad. Entom. 1959. Vol. 91, N 5. P. 293—320.

Holling C. S. The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation//Mem. Entomol. Soc. Canada. 1965. N 45. P. 1—60.

Huffaker C. B. Experimental studies on predation: dispersion factors and predator—prey oscillations//Hilgardia. 1958. Vol. 27, N 14. P. 343—383.

Hutchinson G. E. A note on the theory of competition between two social species//Ecology. 1947. Vol. 28, N 3. P. 319—327.

Hutchinson G. E. Concluding remarks//Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 1957. Vol. 22. P. 415—427.

Hutchinson G. E. The paradox of the plankton//Amer. Natur. 1961. Vol. 95. P. 137—145.

Hutchinson G. E. The concept of pattern in ecology//Proc. Acad. Natl. Sci. (Phila). 1953. Vol. 105. P. 1—12.

Hutchinson G. E. An introduction to population ecology. New Haven: Yale Univ. Press, 1978. 260 p.

Keith L. B. Role of food in hare population cycles//Oikos. 1983. Vol. 40, N 3. P. 385—395.

Kerfoot W. C. The divergence of adjacent populations//Ecology. 1975. Vol. 56, N 6. P. 1298—1313.

Kerfoot W. C. Competition in cladoceran communities: the cost of evolving defenses against copepod predation//Ecology. 1977. Vol. 58, N 2. P. 303—313.

Janzen D. H. Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America//Evolution. 1966. Vol. 20, N 3. P. 249—275.

Kingsland S. E. Modeling nature (Episodes in the history of population ecology). Chicago. Univ. Chicago Press, 1985. 267 p.

Krebs C. J. Ecology (The experimental analysis of distribution and abundance) 3d ed. N. Y.: Harper a. Row. 1985. 800 p.

Krebs C. J., Gaines M. S., Keller B. L. et al. Population cycles in small rodents//Science. 1973. Vol. 179, N 4068. P. 35—41.

Krebs J. R. Territory and breeding density in the great tit, *Parus major* L.//Ecology. 1971. Vol. 52, N 1. P. 2—22.

Krueger D. A., Dodson S. I. Embryological induction and predation ecology in *Daphnia pulex*//Limnol. Oceanogr. 1981. Vol. 26, N 2. P. 219—223.

Lack D. Population studies of birds. N. Y.: Oxford Univ. Press, 1966.

Lindstedt S. L., Miller B. J., Buskirk S. W. Home range, time, and body size in mammals//Ecology. 1986. Vol. 67, N 2. P. 413—418.

Lotka A. Elements of physical biology. Baltimore: Williams and Wilkins, 1925 (перепеч. под назв. Elements of mathematical biology. N. Y.: Dover, 1956).

Luckinbill L. S. Coexistence in laboratory populations of *Paramecium aurelia* and its predator *Didinium nasutum*//Ecology. 1973. Vol. 54, N 6. P. 1320—1327.

Luckinbill L. S. The effect of space and enrichment on a predator-prey system//Ecology. 1974. Vol. 55, N 5. P. 1142—1147.

Lynch M., Ennis R. Resource availability, maternal effects, and longevity//Exp. Gerontology. 1983. Vol. 18. P. 147—165.

MacArthur R. H. Geographical ecology (Patterns in the distribution of species). N. Y.: Harper a. Row, 1972. 269 p.

MacArthur R. H., Connell J. H. The biology of populations. N. Y. J. Wiley, 1966. 200 p.

MacArthur R. H., Wilson E. O. The theory of island biogeography. Princeton (N. J.): Princeton Univ. Press, 1967. 203 p.

Margalef R. Perspectives in ecological theory. Chicago: Univ. Chicago Press, 1968. 111 p.

May R. M. How many species are there on earth?//Science. 1988. Vol. 241, N 4872. P. 1441—1449.

Messier F., Crête M. Moose-wolf dynamics and the natural regulation of moose populations//Oecologia. 1985. Vol. 65, N 4. P. 503—512.

Neill W. E. Experimental studies on factors limiting colonization by *Daphnia pulex* Leydig of coastal montane lakes in British Columbia//Can. J. Zool. 1978. Vol. 56, N 12. P. 2498—2507.

Nicholson A. J. The balance of animal populations//J. Anim. Ecol. 1933. Vol. 2, N 1. P. 132—178.

Nicholson A. J. An outline of the dynamics of animal populations//Austr. J. Zool. 1954. Vol. 2, N 1. P. 9—65.

Nicholson A. J. The self-adjustment of populations to change//Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 1957. Vol. 22. P. 153—173.

Nilsson N.-A., Pejler B. On the relation between fish fauna and zooplankton composition in North Swedish lakes//Inst. Freshwat. Research, Drottningholm. 1973. Rep. N 53. P. 51—77.

Park T. Experimental studies of interspecies competition. II. Temperature, humidity, and competition in two species of *Tribolium*//Physiol. Zoology. 1954. Vol. 27, N 3. P. 177—238.

Pearl R. On biological principles affecting populations: human and other//Amer. Natur. 1937. Vol. 71, N 1. P. 50—68.

Pearl R., Reed L. J. On the rate of growth of the population of the United States since 1790 and its mathematical representation//Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 1920. Vol. 6. P. 275—288.

Perrins C. M. Population fluctuations and clutch—size in the great tit, *Parus major* L.//J. Anim. Ecol. 1965. Vol. 34. P. 601—647.

Peters R. H., Wassenberg K. The effect of body size on animal abundance//Oecologia. 1983. Vol. 60, N 1. P. 89—96.

Pimentel D. Animal population regulation by the genetic feed-back mechanism//Amer. Natur. 1961. Vol. 95. P. 65—79.

Reddingius J. Gambling for existence: A discussion of some theoretical problems in animal population ecology//Bibl. Biotheor. 1971. N 12. P. 1—208.

Reddingius J., den Boer P. J. Simulation experiments illustrating sta-

21
24
26
31
39
47
49
51
59
57
70
77
79
35
36

bilization of animal population numbers by spreading of risk//Oecologia. 1970. Vol. 5, N 3. P. 240—284.

Romanovsky Y. E. Individual growth rate as a measure of competitive advantage in cladoceran crustaceans//Intern. Revue Ges. Hydrobiol. 1984. Bd 69, N 5. S. 613—632.

Rosenzweig M. L., MacArthur R. H. Graphical representation and stability conditions of predator—prey interactions//Amer. Natur. 1963. Vol. 97, N 895. P. 209—223.

Schoener T. W. Resource partitioning in ecological communities//Science. 1974. Vol. 185, N 4145. P. 29—39.

Silvertown J. W. Introduction to plant population ecology. N. Y.: Longman, 1982. 209 p.

Slobodkin L. B. Population dynamics in *Daphnia obtusa* Kurz//Ecol. Monogr. 1954. Vol. 24, N 1. P. 69—88.

Slobodkin L. B. How to be a predator//Amer. Zool. 1968. Vol. 8. P. 43—51.

Slobodkin L. B. Prudent predation does not require group selection//Amer. Natur. 1974. Vol. 108. P. 665—678.

Smirnov N. N. The basic features of the biocenosis of Lake Glubokoe (Moscow region, Eastern Europe) with a list of the animals and plant recorded//Hydrobiologia. 1986. Vol. 141. P. 153—164.

Smith F. E. Population dynamics in *Daphnia magna* and a new model for population growth//Ecology. 1963. Vol. 44, N 4. P. 651—663.

Smith N. G. The advantage of being parasitized//Nature. 1968. Vol. 219, N 5155. P. 690—694.

Stenson J. A. E. Relations between vertebrate and invertebrate zooplankton predators in some arctic lakes//Astarte. 1978. Vol. 11, N 1. P. 21—26.

Stich H.-B., Lampert W. Predator invasion as an explanation of diurnal vertical migration by zooplankton//Nature. 1981. Vol. 293, N 5831. P. 396—398.

Stich H.-S., Lampert W. Growth and reproduction of migrating and non-migrating *Daphnia* species under conditions of diurnal vertical migration//Oecologia. 1984. Vol. 61, N 2. P. 192—196.

Symonides E. The structure and population dynamics of psammophytes on inland dunes. I. Population of initial stages//Ekol. Pol. 1979a. T. 27. N 1. S. 3—37.

Symonides E. The structure and population dynamics of psammophytes on inland dunes. III. Populations of compact psammophyte communities//Ekol. Pol. 1979b. T. 27. S. 235—257.

Terborgh J. Distribution on environmental gradients: theory and a preliminary interpretation of distributional patterns in the avifauna of the Cordillera Vilcabamba, Peru//Ecology. 1971. Vol. 52, N 1. P. 23—40.

Terborgh J., Weske J. S. The role of competition in the distribution of Andean birds//Ecology. 1975. Vol. 56, N 3. P. 562—576.

Tilman D. Experimental tests of resource competition theory using four species of Lake Michigan algae//Ecology. 1981. Vol. 62, N 3. P. 802—815.

Tilman D. Resource competition and community structure. Princeton (N. J.): Princeton Univ. Press, 1982. 296 p.

Turkington R., Harper J. L. The growth, distribution and neighbour relationships of *Trifolium repens* in a permanent pasture. IV. Fine-scale biotic differentiation//J. Ecology. 1979a. Vol. 67, N 1. P. 245—254.

Turkington R., Harper J. L. The growth, distribution and neighbour relationships of *Trifolium repens* in a permanent pasture. I. Ordination, pattern and contact//J. Ecology. 1979b. Vol. 67, N 1. P. 201—218.

Verhulst P.-F. Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement//Corresp. mathém. physique. 1838. Vol. 10. P. 113—121.

Uvarov B. Grasshoppers and locusts. Cambridge: University Press. 1966. 481 p.

Wright S. J., Howe H. F. Pattern and mortality in Colorado Desert plants//Oecologia. 1987. Vol. 73, N 4. P. 543—552.

Abies balsamea 141
Acacia collinsi 143
Acacia cornigera 143
Acanthaster planci 33—35
Acantina angelica 121
Acinonyx jubatus 29
Agrostis tenuis 30—32
Alces alces 12, 47
Androsace septentrionalis 104
Anisops calcareus 146
Asclepias 143
Asplanchna 145
Astacus astacus 169
Astacus leptodactylus 169
Asterionella formosa 174

Bacillus pyocyaneus 160
Balanus balanoides 45, 56
Balanus glandula 66, 68
Bosmina longirostris 14—15, 35—36
Blarina brevicauda 128—129
Brachionus calyciflorus 145
Bythotrephes longimanus 54

Cacicus cela 121—123, 168
Cacicus holosericeus 168
Cacicus leucorhamphus 168
Cacicus uropygialis 168
Cactoblastis castorum 138
Calandra oryzae 75—76, 78, 160, 161
Canis familiaris dingo 54
Caryedes brasiliensis 142
Chamaenerion angustifolium 94
Chaoborus 13, 143—146
Chlamydomonas 88
Chrysolina quadrigemina 21—22
Chthamalus anisopoma 120
Chthamalus stellatus 56
Cinara pini 11
Clethrionomys glareolus 11, 47, 110
Clethrionomys rufocanus 110
Clethrionomys spp. 111
Coeligena coeligena 168
Coeligena violifer 168
Colisella strongiana 120
Coregonus 54
Corynephorus canescens 44—45
Cyclops abyssorum 147
Cyclotella meneghiniana 174
Cynosurus cristatus 30—31

Danaus plexippus 143
Daphnia carinata 146
Daphnia galeata 146—147
Daphnia galeata mendotae 99
Daphnia hyalina 146—147

Daphnia longispina 54
Daphnia magna 89
Daphnia obtusa 88
Daphnia pulex 35, 54, 95, 145—146, 171
Daphnia pulicaria 54
Diaphanosoma brachyurum 81, 95, 171
Diaphanosoma excisum 14
Didinium nasutum 133—134
Dioclea megacarpa 142
Dracaena draco 64
Drosophila pseudoobscura 157—158
Drosophila serrata 157—158
Drosophila willistoni 158

Elodea canadensis 26
Eotetranychus sexmaculatus 136—137
Epischura nevadensis 35—36
Eubucco richardsoni 168
Eubucco versicolor 168
Eudiaptomus 14, 15

Fragillaria crotonensis 55

Grallaria erythroleuca 168
Grallaria guatemalensis 168
Grallaria rufula 168
Grallaria squamigera 168
Guehea seemanni 8

Heterocope saliens 54
Hierodula crassa 126—127
Holcus lanatus 30—32
Holopodium gibberum 145
Homo sapiens 27
Hypericum perforatum 20—21

Iridisornis analis 168
Iridisornis reinhardti 168

Lacerta melisellensis 169
Lacerta sicula 169
Lemmus 111
Lemna gibba 150—151
Lemna polyrrhiza 150—151
Leptodora kindtii 101, 143
Lepus americanus 113, 139, 170
Lepus arcticus 170
Leuciscus leuciscus 71
Limnothrissa miodon 14—15
Locusta danica 108
Locusta migratoria 108—109
Lolium perenne 30—31
Loxodonta africana 48
Lucilia cuprina 90—91, 115, 149
Luscinia luscinia 18
Lynx lynx 139, 170

Macropus rufus 54
Mesocyclops leuckarti 15
Microtus agrestis 78
Microtus oeconomus 81
Microtus pennsylvanicus 107
Microtus spp. 111
Moina 95
Mus musculus 19
Musca domestica 126
Mustela nivalis 47
Myioborus miniatius 168
Myioborus melanocephalus 168

Nectarinia reichenowi 50
Neodiprion sertifer 126—128
Nomodarcis septemfasciata 36, 108—110

Oncorhynchus gorbuscha 79
Oncorhynchus nerka 79
Ondatra zibethica 28
Opuntia stricta 138
Ostrea 72
Ovis dalli dalli 69—70

Paramecium aurelia 133—134, 157, 160
Paramecium bursaria 162
Paramecium caudatum 133, 157, 160, 162—163
Parus major 46—47, 105
Peromyscus maniculatus 126—129
Phasianus colchicus torquatus 83—84
Philornis 122
Phragmites communis 94
Pinus longaeva 64
Pinus sylvestris 94
Pagiorhynchus cylindraceus 52
Populus tremula 94
Protopolybia 123
Pseudomyrmex 142
Pyrhocoris apterus 142

Quercus robur 46

Ralfsia 120—121
Rangifer tarandus 84
Ranunculus acris 71
Ranunculus auricomus 71
Rhizopertha dominica 75, 161
Rhombotus opimus 36

Saccharomyces cerevisiae 88
Saccharomyces exiguus 160
Saccharomyces sp. 19
Salvelinus alpinus 54
Salvelinus fontinalis 147
Scaphidura oryzivora 121, 123
Sceloporus virgatus 71
Schistocerca gregaria 108, 110
Schizosaccharomyces kephir 88
Schoenophilus pedestris 51
Sciurus carolinensis 169
Sciurus vulgaris 169
Scomber scombrus 72
Scytalopus femorales 168
Scytalopus unicolor 168
Sequoiadendron giganteum 64
Sorex cinereus 128—129
Sphagnum 94
Stelopolybia 123
Streptopelia decaocto 84
Sturnus vulgaris 28
Stylochichia mytilus 162
Synedra filiformis 55

Taraxacum officinalis 26
Thais lapillus 57
Thripadectes holostictus 168
Thripadectes melanorhynchus 168
Thripadectes scrutator 168
Thrips imarginis 102
Tribolium castaneum 161
Tribolium confusum 19, 161
Trifolium repens 29—32
Trigona 123
Typha angustifolia 57
Typha latifolia 57
Typhlodromus occidentalis 136—137

Vanellus vanellus 71
Veniliornis affinis 168
Veniliornis dignis 168
Veniliornis nigriceps 168
Vulpes vulpes 49

Xiphorhynchus guttatus 168
Xiphorhynchus ocellatus 168
Xiphorhynchus triangularis 168

Zarhynchus wagleri 121, 123

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

Автоколебания численности 91, 111
 Агрегированное распределение — см. Пятнистое распределение
 Биогенные элементы 54—55, 85

Биогеоценоз 7
 Биогеоценология 7
 Биотрофы 115
 «Благоразумное хищничество» 130

Вертикальные миграции планктона
 — сезонные 100—104
 — циклические 91, 110—112, 138—139
 — рыб 15
 Взаимодействие факторов 116
 Взаимозаменимые ресурсы — см. Заменяемые ресурсы
 Виоленты 93, 141
 Возраст достижения половозрелости 81
 Возрастная структура популяций 81—82
 Возрастные классы 67
 Вольтерры — Гаузе принцип — см. Гаузе закон
 Время генерации — см. Длительность поколения
 Врожденная скорость популяционного роста — см. Специфическая скорость популяционного роста
 Выживания кривые 70—72

Гаузе закон 159, 162—163, 166, 170—171
 Гемипопуляция 33
 Геотическая изменчивость 27, 29
 Генотипический состав популяции 29, 107
 Гиполимнион 6, 146
 Гнездовой паразитизм 121—122
 Голоценовый фактор (голоцен) 116
 Градоцен 116

Демографические таблицы — см. Таблицы выживания
 Динамика численности
 — основное уравнение 61—63
 — концепции 95—97, 105
 Длительность поколения 79—80
 Дожития таблицы — см. Таблицы выживания

Емкость среды 87

Жизненная система 116

Зависимые от плотности факторы динамики численности 90—91
 Заменяемые ресурсы 55, 172—173
 Запаздывание в динамике численности 90—91

Индивидуальный участок 48
 Интерференция 150
 Интродукция 53

Каннибализм 20, 61
 Карденолиды 143
 Климатические факторы 97, 101—103
 Клон 29, 35
 Когорта 66
 Колебания численности

— сезонные 100—104
 — циклические 91, 110—112, 138—139
 Конкурентного исключения принцип — см. Гаузе закон
 Конкурентное вытеснение 160—161, 169—170
 Конкуренты (в системе Грайма) 94
 Конкуренция 147—148
 — влияние на исход внешних условий 160—161
 — внутривидовая 148
 — за пространство 56
 — за ресурсы 148, 171—176
 — коэффициенты 152—158
 — межвидовая 149
 — модель Вольтерры — Лотки 151
 — модель Вольтерры — Лотки в модификациях 152—159
 — модель Тильмана 174—176
 — несимметричная 148
 — ослепленная 150
 — простая 150
 — симметричная 148
 Коэволюция хищника и жертвы 139—147

Лар-эффект — см. Запаздывание в динамике численности
 Либиха закон (правило) 55
 Литораль 56, 120
 Логистическая модель популяционного роста 86—89
 — история 86
 — предпосылки 87
 — приложимость к реальным популяциям 88—89
 — эффект задержки 89—90
 Лотки — Вольтерры уравнение — см. Хищник — жертва отношения
 Лунный цикл колебания численности 14—16

Макропаразиты 125
 Межвидовые взаимодействия 120—124
 Метаболиты вторичные 140—141
 Мечение для оценки численности 39
 Микропаразиты 125
 Миметические яйца 121
 Минимума закон — см. Либиха закон
 Мутуализм 123

Независимые от плотности факторы динамики численности 97
 Незаменимые ресурсы 55—56, 173—174
 Немиметические яйца 122
 Нехватка пищи 54, 81, 84, 95
 Ниша — см. Экологическая ниша

Общая численность популяции 38—39
 Одиночная фаза саранчовых 110
 Оптимального добывания пищи теория 127—128
 Органицизм 17

Паразит — хозяин отношения 125
 Паразитиды 125
 Пациенты 94
 Планктонный парадокс 163, 170
 Планктонофаги 144—147
 Плотность популяции 39—40, 49
 Поголовье — см. Общая численность популяции
 Популяционный подход 10—11
 Популяция
 — динамические характеристики 61—63
 — генетическая неоднородность 26
 — групповые характеристики 16
 — определение 25—26, 36, 38
 — пространственная структура 36—37
 — статические характеристики 38—40
 Пороговая концентрация ресурса (пищи) 131, 171
 Приспособленность 22
 Продолжительность жизни
 — в зависимости от условий питания 65
 — ожидаемая 67—68
 — максимальная 64
 — средняя 65
 Продукция 62
 Пространственное распределение 41—43
 Пятнистое распределение 42

Равновесная плотность 95—96
 Размеры тела
 — связь с продолжительностью жизни 64
 — связь со средней плотностью популяции 49—50
 Разнокачественность особей в популяции 107—108
 Распределение риска 44, 97
 Расселение 28, 50—51
 Регулярное распределение 42, 45—47
 Регуляционизм 96
 Регуляция численности
 — генетический механизм 107
 — зависимость от плотности 114
 — в разных трофических группах 114—116
 Редукционизм 17
 Ресурсы 7, 54—56, 125
 — влияние на рождаемость и смертность 129, 131
 Рождаемость 62
 — зависимость от плотности 99

— распределение по возрастам 77
 — сезонная динамика 99—100
 Рудералы 94

Саморегуляция численности 105
 Сапротрофы 115
 Синхронизация колебаний численности 111—112
 Скорость изменения численности 63
 Случайное распределение 41
 Смертность 62
 — зависимость от плотности 99
 — распределение по возрастам 65
 — сезонная динамика 99—101
 Сорняки 94
 Существование конкурирующих видов 154, 157—158, 163, 170—176
 Специфическая скорость популяционного роста 74—75, 78
 Среды компоненты 13—16
 Стабильная возрастная структура 82
 Стадная фаза саранчовых 108
 Стационарное состояние популяции 63, 95
 изоклина жертвы 132, 134—135
 — изоклина конкурента 153—155, 171—176
 — изоклина хищника 132, 134—135
 Стация переживания 37
 Стохастизм 96
 Стохастические факторы 44, 97
 Стратегии эколого-ценологические
 — система Мак-Артура — Уилсона 92
 — система Раменского — Грайма 93—95

Стресс-толеранты 94
 Стрессовый механизм регуляции численности 106
 Структура сообществ 167
 Сукцессия 93—94, 141
 Сумма эффективных температур 103

Таблицы выживания 65—69
 — когортные 66—68
 — статические 69
 Территориальность 17
 Типологическое мышление 17
 Толерантность 59, 149, 164

Условия существования 7, 58—59

Феромоны 110
 Фитофаги
 — защита от хищников 142—143
 — избирательность питания
 — козволюция с растениями 140—143
 — регуляция численности 115
 Фитоценология 8
 Фотопериод 19
 Функциональная реакция хищника 126—128

Хищник — жертва отношения 124—125
 модель Лотки—Вольтерры 131—132
 — модель Розенцвейга — Мак-Артура 134—136
 — эксперименты в лаборатории 133—134, 136—138

Хищники
 — неспециализированные 114
 — планктонофаги 144—147
 — специализированные 114
 — средства защиты 145—146

Хищников пресс
 — влияние на кривую выживания 70
 — зависимость от плотности 130
 — как фактор, ограничивающий распространение 54
 — как фактор, определяющий вертикальные миграции планктона 146—147

Ценопопуляция 32
 Ценотип 94

Численная реакция хищника 129—130
 Чистая скорость воспроизводства 77, 98

Экологическая ниша 159, 162—166
 — многомерная модель 164—166

— реализованная 165
 — фундаментальная 164

Экология
 — определение 3, 7, 10
 Экономия природы 53
 Экосистема 5—10
 — в аспекте определенной популяции 11—12, 117
 — границы 5—6
 — классификация 9
 Экосистемный подход 5—10
 Эксплеренты 94, 141
 Эксплуатация 150
 Экспоненциальный рост численности 74—77
 — в лаборатории 85
 — в природе 84—85
 — зависимость скорости от абиотических факторов 75—76
 — история изучения 76
 — необходимое и достаточное условие 75
 — островных популяций 83—84
 Эпилимнион 6, 164
 Эффективная среда 116
 Эффективная температура 103

Ювенильный гормон насекомых 141—142

Ядовитость 141—143

ОГЛАВЛЕНИЕ

Глава 1. Экология — экосистемный и популяционный подходы	3
Что такое экология?	3
Разнообразие проблем современной экологии	4
Экосистемный подход	5
Популяционный подход	10
Объяснительное начало экологии	18
Заключение	23
Глава 2. Популяция в пространстве	25
Определение популяции	25
Почему существуют разные взгляды на популяцию?	25
Традиционный взгляд генетиков на популяцию. Генетическая структура популяции	26
Взгляд на популяцию экологов. Определение популяции, принимаемое в настоящей работе	32
Статические показатели популяции	38
Общая численность (поголовье) популяции	38
Плотность популяции и способы ее выражения	39
Пространственное распределение особей и популяций	40
Основные типы пространственного распределения особей	41
Механизмы, поддерживающие определенное пространственное распределение организмов	43
Размеры индивидуального участка и средняя плотность популяции как функция размера животных	47
Факторы, ограничивающие распространение особей и популяций	50
Заключение	59
Глава 3. Популяция во времени	61
Введение	61
Основные динамические характеристики популяции	61
Рождаемость, смертность, мгновенная скорость роста	62
Продолжительность жизни, таблицы и кривые выживания	63
Экспоненциальная модель роста численности популяций	74
Формулировка модели и ее основные условия	74
Повозрастная рождаемость и расчет скорости роста популяции	77
Регуляция численности популяции	83
Примеры экспоненциального роста	83
Логистическая модель роста популяции	86
Разные типы экологических стратегий	92
Равновесная плотность. Регуляционизм и стохастизм	95
Концепция саморегуляции. Циклические колебания численности.	105
Зависимость способа регуляции численности от плотности популяции и положения организмов в трофической цепи	113
Взаимодействие факторов. Концепция жизненной системы	116
Заключение	117
Глава 4. Взаимодействие популяций	119
Выявление разных типов межвидовых взаимодействий и их классификация	120
Пример сообщества литорали	120

Пример фрагмента сообщества тропического леса	121
Отношения хищник — жертва	124
Реакция хищника на увеличение численности жертв	126
Колебания системы хищник — жертва	131
Ковэволюция хищника и жертвы	139
Конкуренция	147
Основные формы конкуренции	149
Теоретический подход к изучению конкуренции	151
Принцип конкурентного исключения: теория и эксперименты.	159
Экологическая ниша	167
Межвидовая конкуренция в природе	167
Сосуществование конкурирующих видов. Модели динамики, определяемой концентрацией ресурсов	170
Заключение	177
Литература	179
Указатель латинских названий родов и видов, упомянутых в тексте	185
Предметный указатель	186

Учебное издание

Гиляров Алексей Меркурьевич

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ

Зав. редакцией *Н. М. Глазкова*

Редактор *Г. М. Полехова*

Художественный редактор *Н. Ю. Калмыкова*

Оформление художника *Ю. И. Артюхова*

Технический редактор *Г. Д. Колоскова*

Корректоры *И. А. Мушеникова, Т. И. Милякова*

ИБ № 3728

Сдано в набор 07.08.89.

Подписано в набор 07.08.89.

Формат 60×90/16 Бумага офс. № 1.

Гарнитура литературная.

Высокая печать.

Усл. печ. л. 12,0. Уч.-изд. л. 14,02.

Тираж 10300 экз. Заказ 149. Изд. № 1071.

Цена 45 коп.

*Ордена «Знак Почета» издательство
Московского университета.*

103009, Москва, ул. Герцена, 5/7

*Типография ордена «Знак Почета» изд-ва МГУ.
119899, Москва, Ленинские горы*