

Министерство образования Республики Беларусь
Учреждение образования «Витебский государственный
университет имени П.М. Машерова»
Кафедра экологии и охраны природы

О.В. Мусатова
В.Я. Кузьменко

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ

*Методические материалы
к курсу лекций*

Витебск
УО «ВГУ им. П.М. Машерова»
2012

УДК 574.3(075)
ББК 28.081я73
М91

Печатается по решению научно-методического совета учреждения образования «Витебский государственный университет им. П.М. Машерова». Протокол № 1 от 13.09.2012 г.

Авторы: старший преподаватель кафедры экологии и охраны природы УО «ВГУ им. П.М. Машерова» **О.В. Мусатова**; декан биологического факультета УО «ВГУ им. П.М. Машерова», кандидат биологических наук, доцент **В.Я. Кузьменко**

Рецензент:
проректор по научной работе УО «ВГУ им. П.М. Машерова»,
доктор биологических наук, профессор *И.М. Прищепя*

Мусатова, О.В.
М91 Популяционная экология : методические материалы к курсу лекций / О.В. Мусатова, В.Я. Кузьменко. – Витебск : УО «ВГУ им. П.М. Машерова», 2012. – 50 с.

Издание включает выносимые на лекционные занятия системные представления о популяции, ее структуре, свойствах и динамике, вопросы взаимодействия между популяциями, разнообразия форм их эксплуатации и охраны, современные методы изучения природных популяций. Материалы структурированы по модульному принципу, включая блок контроля знаний, необходимый для решения практических задач в процессе самостоятельного изучения. Предназначены для преподавателей и студентов биологических специальностей университетов дневной и заочной форм обучения, преподавателей биологии школ и средних специальных учебных заведений.

УДК 574.3(075)
ББК 28.081я73

© Мусатова О.В., Кузьменко В.Я., 2012
© УО «ВГУ им. П.М. Машерова», 2012

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	4
Введение	5
1. Популяции и их свойства	6
1.1. Понятие популяции.....	6
1.2. Характеристики популяций.....	9
1.2.1. Статические характеристики популяций.....	9
1.2.2. Динамические характеристики популяции.....	16
2. Динамика популяций	18
2.1. Модели динамики численности.....	18
2.2. Типы динамики численности популяции.....	20
2.3. Регуляция численности популяций в биоценозах.....	22
2.4. Экологические стратегии.....	26
2.5. Гомеостаз природных популяций.....	29
3. Взаимодействия между популяциями	31
3.1. Модели взаимодействий между популяциями.....	31
3.2. Классификация взаимодействий между популяциями.....	32
3.2.1. Гомотипические реакции.....	34
3.2.2. Гетеротипические реакции.....	36
3.3. Экологическая ниша.....	38
3.4. Разнообразие форм эксплуатации.....	39
3.4.1. Хищничество как форма взаимодействия.....	40
3.4.2. Паразитизм как форма взаимодействий.....	42
3.5. Мутуализм и протокооперация.....	46
3.6. Комменсализм как форма взаимодействия популяций.....	47
3.7. Аменсализм и нейтрализм.....	48
Литература	50

ПРЕДИСЛОВИЕ

Эколого-эволюционное представление о популяции диктует необходимость изучения на завершающем этапе биологического образования курса «Популяционная экология», в котором целостно и системно излагается представление о популяции, ее структуре, свойствах и динамике, рассматриваются вопросы взаимодействия между популяциями, разнообразие форм эксплуатации и охраны популяций, освещаются современные методы изучения природных популяций.

Предлагаемое учебно-методические пособие включает материалы к курсу лекций, материалы для подготовки к лабораторным занятиям, тестовые задания для контроля самостоятельной работы, задания для самоконтроля, вопросов к зачету, позволяющие не только проверить себя, но и применить теоретические знания для решения практических задач.

Для удобства пользования учебно-методические материалы излагаются в двух отдельных брошюрах: методические материалы к лекционному курсу, в которых содержатся основные, наиболее общие и общепринятые сведения о популяции с учетом новейших достижений популяционной экологии и методические материалы к лабораторному практикуму. Материалы структурированы по модульному принципу, включая блок контроля знаний в объемах, предусмотренных типовой и рабочей учебными программами по курсу «Популяционная экология».

Для более детального изучения материалов каждой лекции и подготовки к лабораторным занятиям необходимо изучить рекомендованные литературные источники общего списка основной и дополнительной литературы, представленным в конце пособий.

Учебно-методические материалы предназначены для студентов, как дневного, так и заочного обучения специальностей 1-33 01 01 Биоэкология, 1-31 01 01-02 Биология (научно-педагогическая деятельность) университетов. С пользой они могут быть использованы также студентами учреждений образования сельскохозяйственного профиля, учителями школ при изучении биологии и на профильных факультативных занятиях.

Авторы выражают искреннюю признательность профессору И.М. Прищепе, доценту Л. М. Мержвинскому за ценные советы и доброжелательную критику в процессе подготовки рукописи.

ВВЕДЕНИЕ

Современная экология – комплексная наука, интегрирующая многочисленные направления естественнонаучных дисциплин, непрерывно развивающаяся, формирующая новые отрасли. В 20-е годы прошлого века начала оформляться новая область экологической науки – **популяционная экология**. Одной из важнейших задач популяционной экологии было выявление общих закономерностей динамики численности популяций – как отдельно взятых, так и взаимодействующих. В решение этой задачи внесли большой вклад ряд ученых: Т. Мальтус, описавший геометрический характер роста численности, П. Ф. Ферхюльст сформулировавший логистическую модель роста популяций. Р. Перль развивший идею логистического роста и рассматривающий ее как универсальный закон развития любой популяции.

Внедрение в практику экологии математических моделей началось с работ А. Лотки, В. Вольтерра и Г. Ф. Гаузе. Установленные им закономерности долгое время служили отправной точкой в обсуждении межвидовой конкуренции и ее роли в поддержании структуры экологических сообществ.

Представления о популяциях стали особенно энергично развиваться в экологии после того, как оформилась популяционная генетика, а в систематике вид стали рассматривать как сложную популяционную систему.

Большую роль в развитии популяционной экологии сыграли работы Ч. Элтона. Э. Макфедьена, Н.П.Наумова, благодаря которым центр внимания в экологических исследованиях переместился с особи на популяцию. Почетное место среди этих работ занимает цикл исследований С.С. Шварца, благодаря которому было сформулировано очень важное положение о том, что популяция – целостная система, элементарная единица эволюционного процесса.

В дальнейшем в развитие популяционной экологии большой вклад внесли С. А. Северцов, Г. А. Викторов, работы и школы которых во многом определяют современное состояние науки в этой области.

Популяционный подход в экологии долгое время развивался преимущественно зоологами. Начало исследований популяций у растений было положено трудами Е. Н. Синской (школа Н. И. Вавилова), ряд вопросов популяционной экологии растений были разработаны в трудах Т. А. Работнова, А. А. Уранова, Дж. Харпера и их последователей. Популяционно-экологический взгляд на растительное сообщество был развит российским экологом Л. Г. Раменским, Г. А. Глисоном. Настоящему работам по изучению популяций растений развернулись только в 1950-х и даже 1960-х годах. Изучение популяционных закономерностей по-новому помогло осознать роль видов в биоценозах, структурную организацию сообществ.

Таким образом, популяционная экология – весьма динамичная область науки, быстро развивающаяся, обогащающая смежные области науки, тесно связана с генетикой, физиологией, этологией, биогеографией, систематикой и демографией.

В современном понимании **популяционная экология** – раздел экологии, занимающийся комплексным следованием популяций. Важнейшими задачами дисциплины является изучение структуры и динамики популяций, механизмов взаимодействия популяций с факторами среды и друг с другом, причинной обусловленности процессов, протекающих на уровне популяций, а также экологических закономерностей гомеостаза.

В популяционной экологии *объектом исследования* является популяция. Основной *предмет* популяционной экологии – структура популяции и ее динамика, в конкретных природных условиях.

1. ПОПУЛЯЦИИ И ИХ СВОЙСТВА

1.1. Понятие популяции

Популяция – одно из центральных понятий в биологии и обозначает совокупность особей одного вида, которая обладает общим генофондом и имеет общую территорию. Как это часто бывает с ключевыми терминами, понятие **популяция** часто используется в различных смыслах.

К определению понятия «популяция», по Трояну, возможны формальный, конкретный и теоретический подходы.

Формальный: «популяция – группа живых особей, выделяемых в рамках пространства и времени».

Конкретный – примерно то же самое, но в приложении к полю исследования.

Теоретический (генетически-эволюционный). Популяция, как репродуктивная общность. Совокупность особей одного вида, воспроизводящих себя на протяжении ряда поколений, занимающих определенное местообитание и относительно изолированная от других аналогичных совокупностей.

Говоря о популяциях, можно упомянуть также концепцию **менделевской популяции** – изолированной панмиктической (свободно скрещивающейся) группы.

Популяция – «минимальная самовоспроизводящаяся группа особей одного вида, на протяжении эволюционно длительного времени населяющая определенное пространство, образующая самостоятельную генетическую систему и формирующая собственное экологическое пространство» (А.В. Яблоков).

Иными словами популяцию как структуру можно рассматривать в составе двух рядов иерархически соподчиненных биологических систем:

1) генетико-эволюционного: особь – популяция – вид – род – ... – царство, где популяция выступает как форма существования вида в конкретных условиях среды;

2) функционально-энергетического: особь – популяция – биоценоз – экосистема – биосфера. В этом ряду популяция – энергетическая подсистема конкретного сообщества.

В контексте системного подхода нас интересует именно последний ряд. С этой точки зрения можно считать наиболее удачным для определения популяции подход, приведенный (но не разделяемый) А.В. Яблоковым: **популяция – «пространственно единая группа особей одного вида, как целое реагирующая на действие различных факторов, форма существования вида в конкретных условиях»**. Следствием этого свойства популяции является сходство приспособлений составляющих ее особей. Среди объединяющих популяцию критериев можно назвать совместное существование индивидов, единообразие их приспособлений к среде, единство сезонных циклов и динамики численности, функциональное единство и

генетическое своеобразие. Еще одна интересная особенность популяции как уровня организации биосистем – то, что она обладает собственной эволюционной судьбой.

Говоря об экологических популяциях, необходимо отметить большое разнообразие их масштабов. У одного и того же вида в разной среде популяции могут сильно различаться. Эти различия обусловлены: площадью ареала популяции; количеством особей, образующих популяцию; количеством микропопуляций.

Таким образом, популяции представляют собой весьма разнообразные видовые группировки, количество и особенности которых соответствуют пестроте и условиям местообитания, специфическим свойствам среды и биологии самих животных.

Все это вызывает необходимость классификации популяций. Для этой цели экологи руководствуются различными принципами.

Рассматривая, как особи определенного вида населяют какую-то территорию, зачастую можно увидеть, что существует целая иерархия уровней популяций, причем популяции более низкого уровня являются частями более крупных популяций. В иерархии биосистем популяционному уровню организации может соответствовать несколько «этажей». Их количество зависит от особенностей популяционной биологии данных видов: характера их размножения, миграции и образования пар.

Н.П. Наумов, выделяя популяционные единицы, использовал *ландшафтно-биотопический* подход. Согласно ему наиболее крупные территориальные группировки вида – это подвиды, или географические расы. В пределах ареалов подвидов на территориях с однородными географическими условиями выделяются географические популяции, характеризующиеся общностью приспособлений к климату и ландшафту. Географические популяции, в свою очередь, подразделяются на более мелкие популяции, населяющие различные участки среды обитания. К популяциям низшего ранга применяются такие названия, как *экологические, биотические, местные, локальные, элементарные*. Чем ниже ранг популяции, тем сильнее связь с соседними популяциями, больше степень обмена особями, менее выражены отличительные особенности.

Для многих организмов, населяющих фрагментированную среду, характерно образование метапопуляций. *Метапопуляция* – длительно существующая совокупность субпопуляций, каждая из которых может существовать лишь недолгое время. Единство метапопуляций поддерживается обменом особями-мигрантами между *субпопуляциями*.

Если рассматриваемая популяционная система населяет определенный биогеоценоз (т.е. «экосистему в границах фитоценоза»), для ее обозначения можно использовать термин «*ценопопуляция*» (фитоценотическая популяция по Т.А. Работнову), особенно часто применяемый при изучении распространения растений.

Существенная специфика популяций растений заключается в том, что они составлены прикрепленным формами, что, с одной стороны, облегчает пространственное разграничение популяционных границ, а с другой – ставит проблему внутривидовых границ. Если у животных такой единицей в большинстве случаев является особь, то у растений, благодаря их способности к вегетативному размножению, структурным элементам популяций могут быть как особи семенного происхождения, так и вегетативного. Все это многообразие в фитоценологии сведено к двум типам внутривидовых границ:

1. *Морфологическая счетная единица* – целостный организм, характеризующийся физической непрерывностью. К ним относят стержне- и кистекорневые травянистые растения, одноствольные деревья. В англоязычной литературе синонимом является термин «рамета» - индивид вегетативного происхождения или его часть).

2. *Фитоценотическая единица*, или центр воздействия растения на среду. Удобна для изучения дерновинных, длиннокорневищных, корнеотпрысковых растений. В англоязычной литературе синонимом является термин «генета» - организм, или совокупность организмов, возникших из одной зиготы. Раметы, составляют часть генеты.

С.С. Щварцем и его последователями развивался другой подход – *историко-генетический*. По их мнению, популяции как генетическое единство можно выделять только у видов с половым размножением и перекрестным опылением. При этом обязательным признаком популяции является ее способность к самостоятельному существованию на данной территории в течение неопределенно долгого времени за счет размножения, а не притока особей извне.

По В.Н. Беклемищеву, важно учитывать многообразие взаимодействия организмов со средой. В соответствии с этим подходом популяции выделяются:

а) по способу размножения и степени генетической целостности: популяции с перекрестным оплодотворением; колониальные популяции; популяции, для которых характерно и перекрестное оплодотворение и размножение, присущее для колониальных организмов;

б) по способу поддержания численности и времени существования: постоянные популяции, способные к самовоспроизведению и не нуждаются в притоке особей извне для поддержания своей численности; временные популяции, существующие не только за счет внутреннего потенциала, но и в результате иммиграции особей извне;

в) по способности к самовоспроизведению: независимые популяции – способны воспроизводиться самостоятельно; приток особей в их репродукции не играет существенной роли; полузависимые популяции – могут самовоспроизводиться, но иммиграция особей заметно повышает численность; зависимые – смертность внутри популяции не компенсируется приплодом, без

иммиграции особей популяция вымирает; псевдопопуляции – совершенно не способны к самовоспроизведению, целиком зависят от притока извне; временные, или периодически возникающие популяции – образуются за счет выселения особей из постоянных популяций в малоблагоприятные местообитания в периоды резкого возрастания численности постоянных популяций; гемипопуляции, или полупопуляции – группировки особей, принадлежащие к отдельным возрастным фазам развития животных, при этом на разных этапах своего возрастного развития (онтогенеза) они имеют резкие различия как морфологические, так и экологические, т.е. занимающие разные экологические ниши.

1.2. Характеристики популяций

Популяции состоят из множества особей. Особенности их состава изучает *демография* (буквально – «народописание») – наука, методы которой развивались в первую очередь при описании динамики численности и состава поселений человека. Демографические характеристики популяций можно разделить на две группы: статические и динамические.

Статические характеристики популяций могут быть определены для конкретного момента *t*. Это количество особей в популяции, площадь ареала, половозрастной, плотность, характерное распределение особей в пространстве и некоторые другие параметры.

С другой стороны, эколога всегда интересуют изменения, которые происходят в популяции не только в пространстве, но и во времени. Именно такие наблюдения лежат в основе моделирования характера и степени устойчивости экосистем, зависимости поведения экосистем в условиях экологических кризисов, в том числе и антропогенных. Экологу очень важно знать с какой интенсивностью происходят все возможно наблюдаемые изменения в популяции. Следовательно, *динамические (временные) характеристики* популяций связаны с понятием скорости. К динамическим характеристикам относятся рождаемость, смертность, мгновенная скорость роста популяции, продолжительность жизни и кривые выживания. Динамические характеристики всегда строятся по конкретным изменениям, которые произошли в статических структурах. Поэтому классификация популяций по статическим структурам чрезвычайно важна.

Рассмотрим подробнее описанные характеристики популяций.

1.2.1. Статические характеристики популяций

Абсолютная численность популяции может определяться различными способами.

1. Для определения поголовья крупных, хорошо заметных организмов, образующих скопления на относительно небольших территориях, используют *прямой подсчет*. Так можно подсчитать гнездовые колонии птиц (грачей, уток), стада копытных (северных оленей).

1) *Методы оценки абсолютной численности, основанные на использовании индексов плотности*. Индексом плотности называется любая од-

нозначно и четко регистрируемая величина, эквивалентно связанная с численностью особей. Индексом плотности может быть и число фекалий животных на единицу маршрута, и количество силуэтов птиц, появляющихся на фоне диска Луны за единицу времени, и любая другая оценка плотности популяции линейно связанная с ее численностью. В основе данных методов лежит обязательное соблюдение наличия прямолинейной связи между индексом плотности и абсолютной численностью популяции.

2. *Метод неселективного изъятия.* Данный метод используется для оценки абсолютной численности животных, обитающих на ограниченной территории. Он может быть применен для оценки численности насекомых на определенном участке луга, млекопитающих в локальной популяции и т.п. В основе использования метода лежит явление постепенного снижения вероятности встречаемости животного в серии последовательных отловов, вызванное снижением численности популяции в результате изъятия из нее особей.

3. *Методы мечения, выпуска и повторного отлова (МВПО).* В их основе лежит предположение, что меченое животное имеет такую же вероятность быть отловленным, как и немеченое. В общем случае *мечение* представляет собой процедуру присвоения организму определенного признака (*метки*), отличающего его от другого (немеченого) животного. Метки могут быть либо *индивидуальными* (кодowo-номерными), либо *унифицированными* (единообразными) для группы животных в целом.

Методы МВПО используются чаще всего для относительно крупных организмов с продолжительным жизненным циклом, чью численность или плотность невозможно оценить другими способами. Помимо оценки численности данная группа методов также может быть использована для оценки целого ряда экологических характеристик популяции.

Более подробно описанные методы и специфика их применения будут рассмотрены в практической части курса.

Еще одной статической характеристикой является ***пространственное распределение*** особей и их групп. Занимаемое популяцией пространство предоставляет ей средство к жизни. Каждая территория или акватория может прокормить лишь определенное число особей. Однако полнота использования ресурсов зависит не только от общей численности особей популяции, но и от их размещения в пространстве.

Выделяют три основных типа пространственных распределений: ***случайное, регулярное и групповое*** (рис.1).

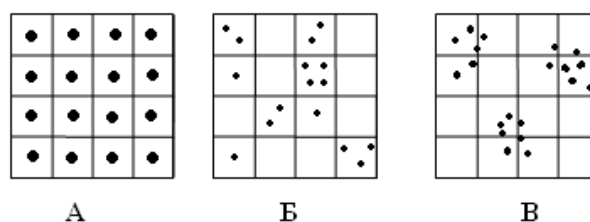


Рис. 1. Типы пространственного распределения особей в популяции:
А – равномерное; Б – случайное; В - мозаичное

При **случайном распределении** нахождение каждой особи никак не зависит от расположения других особей. В популяциях диффузного типа животные в пространстве распределены дисперсно, не образуя обособленных поселений. Статистически это выражается в том, что величина дисперсии примерно равна среднему расстоянию между особями: $\sigma/m \approx 1$. Такой тип распределения широко представлен среди растений животных, у которых социальная связность в пространстве выражена относительно слабо.

Регулярное распределение наблюдается в том случае, когда между особями действуют силы отталкивания (например, для них характерна защита индивидуальной территории). В практике принято считать равномерным пространственное распределение, при котором величина дисперсии меньше среднего расстояния между особями: $\sigma/m < 1$. Близкий к этому тип распределения свойствен, например, одновидовым зарослям некоторых растений, в уплотненных популяциях некоторых беспозвоночных животных. Такое размещение часто встречается в искусственно созданных экосистемах (парках, агросистемах).

При **групповом распределении** (пятнистом, агрегированном) вероятность нахождения пустых участков и участков с несколькими особями намного выше, чем при случайном распределении. Мозаичный тип размещения возникает тогда, когда пригодные для заселения места распределены в пространстве резко неравномерно. Дисперсия в этом случае превышает величину среднего расстояния между особями: $\sigma/m > 1$. Ярким его примером является расположение травянистых растений на болоте, когда они занимают возвышенные участки, образуя «пятнистые» скопления.

В каждом конкретном случае тип распределения в занимаемом пространстве оказывается приспособительным, т.е. позволяющим оптимально использовать имеющиеся ресурсы.

У оседлых видов пространственная структура популяции может быть **пульсирующей или циклической**.

Пульсирующий тип характерен для популяций с резким колебанием численности. В годы депрессий популяция состоит из обособленных поселений, в годы подъема – занимает всю пригодную территорию.

Циклический тип пространственной структуры характерен для оседлых животных, попеременно использующих разные участки в течение года (например, лемминги зимуют на сухих прибрежных возвышенностях, а летом переселяются на разнотравно-злаково-лишайниковые участки). Циклический тип освоения территории оседлыми животными сходен с использованием ресурсов кочевыми популяциями. Наиболее заметно кочевничество у тех млекопитающих, образ жизни которых требует обширных пространств, – слонов, медведей, копытных и т.д.

Как видно, пространственная структура популяций очень динамична. Она подвержена сезонным и другим адаптивным перестройкам. Однако масштабы возможных изменений и тип использования территории определяются биологическими особенностями вида.

Важной характеристикой популяции является ее **демографическая структура**, генетически обусловленная, специфичная для каждого вида. Демографическая структура включает в себя возрастную и половую структуры.

Возрастная структура – статистический параметр популяции, характеризующий соотношение различных возрастных групп организмов, определяющий тип ее размножения.

В каждой популяции можно выделить три экологических возраста:

- 1) *пререпродуктивный* (до половой зрелости),
- 2) *репродуктивный* (половая зрелость),
- 3) *пострепродуктивный* (доминирование старых, не способных к размножению особей).

Возрастная структура у многих видов отличается большой сложностью. Так, в популяциях растений выделяют четыре возрастные фазы:

- 1) *латентный период* – фаза первичного покоя. В эту группу входят семена, плоды и другие зачатки растений;
- 2) *виргинильный период*, охватывающий группу растений в период от прорастания зачатков до образования генеративных органов;
- 3) *генеративный период* – фаза размножения семенами или другими разносимыми зачатками, т.е. время полового размножения;
- 4) *сенильный, или старческий, период*, к которому принадлежат особи, закончившие половое размножение и способные только вегетировать.

На каждом возрастном этапе особи растений характеризуются определенными отношениями со средой. Они выражаются в различиях питания, строения и размерах вегетативного тела, протекании биохимических процессов и т.д.

Среди животных различают следующие возрастные группы:

- 1) *новорожденные*;
- 2) *молодые* – подрастающие особи, не достигшие половой зрелости;
- 3) *полувзрослые* – особи, близкие к половой зрелости;
- 4) *взрослые* – половозрелые животные, которые уже размножаются или физиологически способны к этому;
- 5) *старые* – переставшие размножаться особи, они часто играют заметную роль в жизни популяций, охраняя, воспитывая молодняк.

У долгоживущих и размножающихся многократно видов возникает относительно устойчивая структура популяции с длительным существованием различных поколений. У видов с непродолжительным периодом взрослого состояния ежегодно сменяется значительная часть популяции. Численность такой популяции неустойчива и может резко различаться в

отдельные годы, а возрастная структура популяции сильно варьирует (например, у полевки-экономки).

А. Лотка показал, что в популяции имеет место тенденция к установлению стабильной возрастной структуры. Если это стабильное состояние из-за временного притока или оттока особей нарушается, то при восстановлении нормальных условий возрастная структура вновь будет стремиться достигнуть прежнего состояния; более устойчивые изменения должны привести к возникновению нового стабильного распределения возрастов. Наибольший успех в природе будет иметь та популяция, которая представлена всеми возрастными группами в наиболее оптимальном соотношении. Обычно в быстро растущих популяциях значительную часть составляют молодые особи (*инвазионные популяции*), в стабильных популяциях распределение возрастных групп более равномерно (*нормальные популяции*), а в популяциях с уменьшающейся численностью больше старых особей (*регрессивные популяции*). Однако возрастная структура популяции может меняться и без изменения ее численности. Для каждой популяции характерна некоторая нормальная, или стабильная, возрастная структура, к достижению которой направлены все ее усилия.

Соотношение возрастных групп (классов) графически обычно представляется в виде возрастных пирамид (рис. 2), отражающих долю (%) особей каждого возраста. Форма пирамиды характеризует возрастную состав популяции и, как правило, перспективы ее существования.

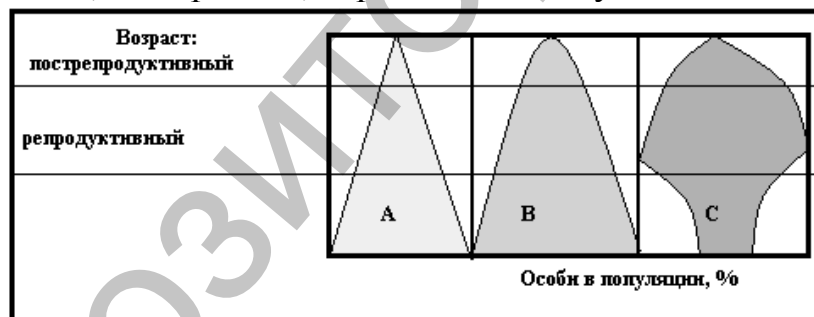


Рис. 2. Типы возрастных пирамид в популяции: А – растущая, В – стабильная, В - регрессирующая

Характер возрастного разнообразия популяции, можно охарактеризовать математически с использованием показателя возрастной гетерогенности: $\nabla = \frac{1}{\sum P_i^2}$, где P_i – доля особей i -той возрастной группы.

Как легко убедиться, показатель возрастной гетерогенности меньше 1, если популяция представлена одновозрастными особями, а для популяции с большим числом возрастных групп, представленных одинаковыми долями, этот показатель превышает 1.

Уровень возрастного разнообразия отражает реакцию популяции на пресс отбора. Высокое разнообразие способствует стабильности популяции, поскольку различные стадии жизненного цикла обладают различной устой-

чивостью к действию экологических факторов. В крайне нестабильных, маргинальных условиях существования (а также при сильном антропогенном стрессе) возрастное распределение может значительно упрощаться.

Возрастной состав популяции определяется несколькими причинами, среди которых можно указать на время достижения половой зрелости, общую продолжительность жизни, длительность периода размножения, продолжительность жизни поколения, частоту приплода, смертность, тип динамики численности.

Зная значения показателей выживаемости и плодовитости, зависящих от возраста, можно более подробно проанализировать возрастную структуру популяции, динамику численности, как отдельных возрастных групп, так и всей популяции в целом, рассчитать удельную скорость роста численности популяции (r) и многие другие характеристики. Наиболее часто такой анализ проводят для научно-обоснованной борьбы с видами-вредителями, расчетов оценки запасов и уровня добычи промысловых видов, разработке программ сбережения редких и исчезающих видов.

Методика расчетов основных демографических параметров популяции при построении таблиц выживания (или демографических таблиц) описана в ряде изданий. Более подробно с особенностями построения и анализа таблиц выживаемости мы ознакомимся в практической части курса.

Численное соотношение полов, т.е. **половая структура**, и особенно доля размножающихся самок в популяции, имеет большое значение для дальнейшего роста ее численности. Соотношение полов зависит, прежде всего, от биологии вида и сильно различается у моногамных и полигамных животных. Для первых нормой является соотношение полов 1:1. Для вторых типично преобладание самок. Среди моногамных животных почти постоянно имеются «резервные» самцы – половозрелые, но еще не размножающиеся животные.

Неравномерность гибели разных полов, неодинаковая их выживаемость распространены среди животных. Как правило, более жизнеспособными являются самки. Экологические и поведенческие различия между особями мужского и женского пола могут быть также сильно выражены: они различаются по таким физиологическим признакам, как темпы роста, сроки полового созревания, устойчивость к климатическим изменениям, голоданию и т.д.

О половой структуре популяции можно говорить, разумеется, только если речь идет о раздельнополом (бисексуальном) виде. Бисексуальность играет огромную роль в поддержании генетической разнокачественности особей популяции, ее устойчивости.

Принято выделять первичное, вторичное и третичное соотношение полов в популяции. *Первичное соотношение полов* определяется генетическими механизмами – равномерностью расхождения половых хромосом. В настоящее время общепризнанно, что у большинства видов животных и

растений основным механизмом, определяющим пол, является хромосомный. Поскольку в ходе гаметогенеза гаметы, содержащие X- или Y-хромосомы, производятся в равном числе, считалось, что этот механизм обеспечивает примерно равные доли полов при зачатии. Например, у человека XY-хромосомы определяют развитие мужского пола, а XX - женского. В этом случае первичное соотношение полов 1:1, то есть равновероятно.

Вторичное соотношение полов – это соотношение полов на момент рождения (среди новорожденных), может существенно отличаться от первичного. Оно зависит не только от пропорции гетерогамет, но и от многих других факторов. Например, от отношения скоростей старения и элиминации X- и Y-несущих спермиев в организме самца, от их способности достичь яйцеклетки и оплодотворить её, от родства яйцеклеток к X- или Y-спермиям, наконец, от жизнеспособности мужских и женских эмбрионов на разных стадиях эмбрионального развития, факторов внешней среды.

На вторичное соотношение полов влияют генетические факторы. Так, определение пола ребенка у человека не является чисто случайным событием. Исследованиями, проведенными в Саксонии в 1876–1885 гг. и позже в Англии, Франции, США и Финляндии, было установлено, что семьи, в которых превалирует один пол, появляются значительно чаще, а семьи, с равным соотношением полов - гораздо реже по сравнению с теоретическим ожиданием.

Например, в популяциях человека вторичное соотношение полов составляет 100 девочек/106 мальчиков; к 16–18 годам это соотношение выравнивается и становится равным 1:1, к 50 годам – 100 женщин/85 мужчин, а к 80 годам соотношение по полу становится 2:1 (100 женщин/ 50 мужчин).

Третичное соотношение полов – это соотношение полов среди взрослых животных, зависящее от неодинаковой выживаемости особей разного пола.

В ходе онтогенеза соотношение полов у многих видов растений, животных и человека понижается. Это связано с повышенной смертностью и повреждаемостью мужских систем по сравнению с соответствующими женскими. Эта картина наблюдается почти на всех стадиях онтогенеза и на всех уровнях организации, исследуем ли мы различные виды (человек, животные или растения), разные уровни организации (особь, орган, ткань или клетка) или устойчивость к разным вредным факторам среды (низкие и высокие температуры, голод, яды, паразиты, болезни и др.). Гамильтон приводит обзор дифференциальной смертности полов для 70 видов различных типов. Согласно этим данным, у 62 видов (89 %) средняя длительность жизни самцов короче, чем у самок. Можно заключить, что повышенная смертность мужского пола - общебиологическое явление, оно наблюдается у растений, животных и человека для всех уровней организации.

Количественно половую структуру характеризуют с помощью разнообразных индексов. Например, один из часто используемых индексов

определяется по формуле: $I = \frac{n_0}{N}$, где n_0 - число взрослых самок; N - численность популяции.

Часто половая структура характеризуется количественным показателем, определяемым по соотношению числа самцов на 100 самок в популяции.

Приведенным выше перечнем статические характеристики популяций не исчерпываются. Например, видам, для которых характерна внутри-популяционная иерархия (порядок подчинения), важна **иерархическая структура** популяций - отражение статуса отдельных особей и их отношений друг с другом.

1.2.2. Динамические характеристики популяции

Популяция – 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 это 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.

Важнейшие динамические характеристики популяции могут быть объединены в следующую простую формулу:

Изменение численности = (рождаемость + иммиграция) - (смертность + эмиграция)

В природных популяциях скорость эмиграции и миграции – трудно учитываемая величина, поэтому при построении динамических моделей часто считают их величины равновесными и пренебрегают ими.

Рождаемость (абсолютная, или максимальная рождаемость) определяют как число особей (яиц, семян и т.д.) – ΔN_n , родившихся (отложенных, продуцированных) в популяции за некоторый промежуток времени Δt . Абсолютная рождаемость – образование теоретически максимального количества новых особей в идеальных условиях (когда отсутствуют лимитирующие экологические факторы и размножение ограничивается только физиологическими факторами); для данной популяции это величина постоянная. Понятно, что популяции формируются и существуют в среде со значительными ограничениями, в силу чего реализация максимальной рождаемости крайне затруднена. Поэтому на практике экологи имеют дело с так называемой *экологической рождаемостью* - увеличением популяции при фактических или специфических условиях среды. Эта величина изменяется в зависимости как от размера и состава популяции, так и от сопутствующих факторов.

Для того чтобы удобнее было сравнивать между собой популяции разной численности, величину $\Delta N_n / \Delta t$ обычно относят к общему числу особей N в начале промежутка времени Δt . Полученную величину $\Delta N_n / N \Delta t$ называют *удельной рождаемостью*. Переходя на язык математики, можно записать, что при $\Delta t \rightarrow 0$ выражение $\Delta N_n / N \Delta t$ примет вид $b = \frac{dN_n}{N dt}$.

Полученную величину b называют также *мгновенной удельной рождаемостью*. Рождаемость по определению может быть величиной положительной или равной нулю.

Смертность может быть определена как число особей ΔN_m , погибших за время Δt . *Мгновенная удельная смертность* d выражается формулой $d = \frac{dN_m}{N dt}$.

Экологическая или реализуемая, смертность – гибель особей в данных условиях среды, величина, которая, не остается постоянной, а изменяется в зависимости от условий среды и состояния самой популяции. Существует некоторая теоретическая (*минимальная*) смертность – постоянная величина, характеризующая гибель особей в идеальных условиях, при которых популяция не подвергается лимитирующим воздействиям. По определению смертность может быть величиной положительной или равной нулю (последнее бывает редко и только в течение очень непродолжительного времени).

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 популяция находится в стационарном состоянии. Как правило, на небольших интервалах $b \neq d$. Очевидно, что скорость изменения численности может быть положительной величиной, отрицательной или равной нулю.

Скорость изменения численности можно оценить и непосредственно как изменение численности ΔN за промежуток времени Δt . Переходя к мгновенной удельной оценке, можно записать, что $r = \frac{dN}{N dt}$.

Процент особей, погибающих, не достигнув репродуктивного возраста (пререпродуктивная смертность), – один из ключевых факторов, определяющих размеры популяции, и для данного вида варьирует гораздо сильнее, чем рождаемость. Численность многих популяций практически не меняется многие годы.

Если взять за точку отсчета численность появившихся на свет особей, а затем отмечать через определенные интервалы времени, сколько из них осталось в живых, то получим *кривую выживания*. По оси ординат такого графика можно откладывать как абсолютные величины, так и процентные доли.

Кривые выживания разных видов неодинаковы. Некоторые типичные формы графиков приведены на рисунке 3.

Кривая I (тип дрозофилы) характерна для популяций, в которых большинство особей имеет продолжительность жизни, близкую к максимально возможной для данного вида, и умирают в течение короткого отрезка времени. Она свойственна насекомым, многим крупным млекопитающим, человеку.

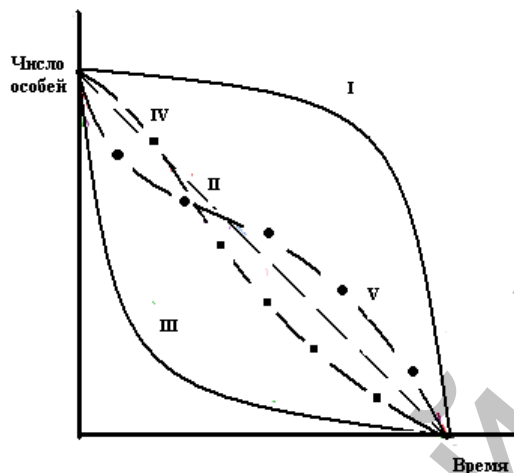


Рис. 3. Типы кривых выживания

Кривая II (тип гидры), теоретическая, отражает равную вероятность гибели особей в любом возрасте, то есть коэффициент смертности остается постоянным в течение всей жизни особей. Например, у многих природных популяций птиц и насекомых, постоянно находящихся в оптимальных условиях. *Кривая III* (тип устрицы) соответствует очень высокой смертности в раннем возрасте, а для особей, переживших этот период, вероятность смерти низка. К таким популяциям относятся многие растения, беспозвоночные и рыбы. В чистом виде такие стратегии в природе встречаются не часто, что обусловлено неодинаковой смертностью особей в разных возрастах, а также влиянием средовых факторов (кривые IV и V).

По кривым выживания можно определить смертность разных возрастных групп, т. е. определить, какие стадии их жизни наиболее уязвимы. Выявив факторы, вызывающие гибель на этих стадиях, нетрудно понять, как регулируется численность популяции.

2. ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ

2.1. Модели динамики численности

Любая популяция теоретически способна к неограниченному росту численности, если ее не лимитируют факторы внешней среды. В таком гипотетическом случае скорость роста популяции будет зависеть только от величины биотического потенциала, свойственного виду. Понятие биотического потенциала введено в экологию в 1928 г. Р.Чепменом. Этот показатель отражает теоретический максимум потомков от одной пары (или

одной особи) за единицу времени, например за год, или за весь жизненный цикл. Если бы все выживало, численность любой популяции через определенные интервалы увеличивалась бы в геометрической прогрессии. Опишем этот рост математически.

Прирост популяции пропорционален численности особей в ней, то есть $\Delta N \sim N$, где N - численность популяции, а ΔN - ее изменение за определенный период времени. Если этот период бесконечно мал, можно считать, что изменение численности равно ее производной и уравнение роста выглядит следующим образом: $\frac{dN}{dt} = rN$. Решение этого уравнения – функция: $N_t = N_0 e^{rt}$.

График этой функции и есть экспонента (рис. 1), отражающая биотический потенциал популяции, а модель роста численности носит название *экспоненциальная*. Модель предложена Мальтусом в 1798 г. в его классическом труде «О законе роста народонаселения».

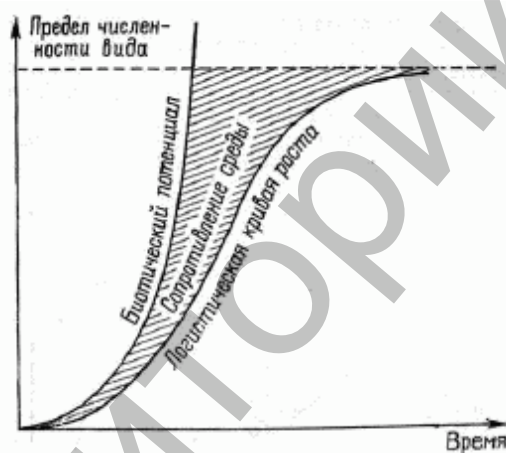


Рис. 1. Модели роста численности популяций (по Дажо, 1975)

Экспоненциальный рост возможен только тогда, когда r имеет постоянное численное значение. Если смертность выше рождаемости, то убывание численности тоже описывается уравнением (1), но с отрицательным r . Такой процесс называют *экспоненциальным затуханием численности*.

Однако биотический потенциал реализуется организмами со значительной степенью полноты только в отдельных случаях и в течение коротких промежутков времени. Например, если быстроразмножающиеся организмы осваивают какой-либо субстрат или среду, где нет конкурентов.

Вместе с тем ни одна популяция не размножается до бесконечности, должны существовать факторы, препятствующие такому неограниченному размножению. Среди этих факторов может быть нехватка ресурса, вызывающая конкуренцию внутри популяции за него, хищничество, конкуренция с другими видами. Результатом является замедление скорости роста популяции и выход ее численности на стационарный уровень.

Модель динамики численности популяции при ограниченных ресурсах предложил в 1845 г. бельгийский математик П.Ф. Ферхюльст. В логи-

стической модели вводится переменная K - *емкость среды* - равновесная численность популяции, при которой она потребляет все имеющиеся ресурсы. Эта величина, определяется ограниченностью пищевых ресурсов, мест для гнездования, многими другими факторами, которые могут быть различными для разных видов. Таким образом, емкость экологической ниши представляет собой системный фактор, который определяет ограниченность роста популяции в данном ареале обитания.

Прирост в *логистической модели* описывается уравнением

$$\frac{dN}{dt} = rN\left(\frac{K-N}{K}\right).$$

Пока N невелико по сравнению с K , то выражение в скобках близко к единице: при этом уравнение переходит в уравнение экспоненциального роста. График роста численности при малых N будет близок к экспоненте. Когда N становится достаточно высоким, на численность популяции начинает оказывать основное влияние сомножитель $(K-N)/K$ и рост популяции начинает замедляться. Когда $N=K$, $(K-N)/K=0$ и рост численности популяции прекращается, а кривая выходит на, так называемое, *плато логистического роста*. Ордината точки перегиба представляет собой половину максимальной численности, а абсцисса зависит как от емкости популяции K , так и от константы собственной скорости роста r .

Несмотря на схематичность положенных в основу модели представлений, логистическая кривая оказалась очень хорошим приближением для описания кривых роста численности многих популяций. В целом детерминированная модель гораздо более проста и наглядна, но применима для сообществ, численность которых велика.

2.2. Типы динамики численности популяции

В случае роста популяции в среде с ограниченными ресурсами численность через какое-то время достигает величины, близкой к предельной емкости среды. Однако это лабильная во времени величина, вокруг которой численность устойчивых популяций периодически или не периодически флуктуирует. Такие отклонения от средней численности имеют сезонный (как у многих насекомых), взрывной (как у некоторых грызунов - лемминги, белки) или сглаженный (как у крупных млекопитающих) характер. Численность при этом может существенно отличаться от средних значений.

Характер закономерных изменений численности видоспецифичен и, в целом, связан с особенностями биологии вида, его физиологии и места в естественных экосистемах. В наиболее обобщенном виде эта схема может быть представлена тремя фундаментальными типами динамики населения (рис. 2):

1. *Стабильный тип* характеризуется малой амплитудой и длительным периодом колебаний численности. Такой тип динамики свойственен крупным животным с большой продолжительностью жизни, низкой нор-

мой естественной смертности, поздним наступлением половозрелости и низкой плодовитостью. Примером могут служить копытные млекопитающие (период колебания численности 10-20 лет), китообразные, гоминиды, крупные орлы, некоторые рептилии и др.

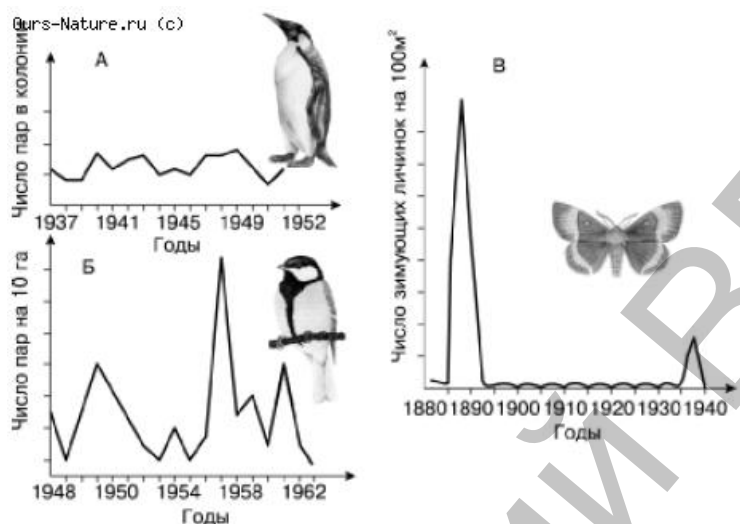


Рис. 2. Основные типы динамики численности популяций (по М. Уильямсону, 1975): А – пингвина великолепного; Б – большой синицы; В – зимующих гусениц соснового шелкопряда

2. **Лабильный тип** динамики отличается закономерными колебаниями численности с периодом порядка 5–11 лет и более значительной амплитудой (численность меняется в десятки раз). Такой тип динамики характерен для животных разного, но, как правило, не крупного размера с более коротким сроком жизни (до 10–15 лет), более ранним половым созреванием и более высокой плодовитостью, чем у представителей первого типа. При этом различают три фазы колебательного цикла: *нарастания, максимума, разрежения* численности. Возврат к стабильному состоянию происходит быстро. Такой ход численности широко распространен в разных группах животных: крупные грызуны, зайцеобразные, некоторые хищные; таков же общий характер динамики некоторых других животных.

3. **Эфемерный** тип динамики отличается резко неустойчивой численностью с глубокими депрессиями, сменяющимися вспышками «массового размножения», при которых численность возрастает подчас в сотни раз. Общая длина цикла обычно составляет до 4-5 лет, в течение которых «пик» численности занимает чаще всего не более одного года. Динамика численности складывается из циклов, в которых различают пять обязательных фаз: *нарастания численности, максимума, разрежения, депрессии, восстановления*. Такой тип характерен для короткоживущих (не более 3 лет) видов с несовершенными механизмами индивидуальной адаптации и, соответственно, с высокой нормой гибели: некоторые насекомые (саранчовые, усачи, короеды, ряд чешуекрылых и пилильщиков и др.), среди млекопитающих отмечен у многих видов мышевидных грызунов.

Тип динамики численности – скорее популяционная, но не видовая характеристика. Популяции одних и тех же видов в различных условиях могут характеризоваться разным ходом динамики численности. Это объясняется преимущественно тем, что среди регуляторных механизмов большую роль играют межвидовые взаимосвязи, которые в пределах ареала вида могут быть разной степени напряженности. Так, многие виды, которые в природных условиях сдерживались врагами, проявляют склонность к вспышкам массового размножения в садах и на полях, где ослаблен биологический контроль.

2.3. Регуляция численности популяций в биоценозах

Итак, любой популяции организмов в конкретных условиях свойствен определенный средний уровень численности, вокруг которого происходят колебания. Причины таких колебаний до конца не ясны. В одних случаях их связывают с пищевым фактором, в других – с погодными (климатическими) явлениями (например, для леммингов – с количеством тепла, приносимого Гольфстримом), в третьих – с солнечной активностью или комплексом взаимосвязанных факторов, что наиболее вероятно.

Какие же природные механизмы отвечают за регуляцию численности популяций, поддерживая их устойчивость? Современная теория рассматривает динамику численности популяций как авторегулируемый процесс.

Выделяют две принципиально разные стороны популяционной динамики: *модификацию* и *регуляцию*. *Модификация* – это случайное отклонение численности, возникающее в результате воздействия самых разнообразных факторов, *не связанных с плотностью популяции*. *Регуляция* – это возврат популяции после отклонения к исходному состоянию, совершающийся под влиянием факторов, сила действия которых *определяется плотностью популяции*.

Модифицирующие факторы (или факторы, не зависящие от плотности), вызывая изменение численности популяций, сами не испытывают влияния этих изменений. Действие их, таким образом, одностороннее. К ним относятся все абиотические влияния среды на организмы, на качество и количество их корма и т. п. Благоприятная погодная обстановка может послужить причиной массовой вспышки размножения вида и перенаселения занимаемой им территории, как, например, в случае стадных саранчовых. Отрицательное воздействие модифицирующих факторов, наоборот, снижает численность популяции иногда до полного ее исчезновения.

Климатические и погодные изменения оказывают и прямое, и опосредованное влияние на живые организмы. На популяциях это влияние проявляется через усиление или ослабление смертности. Так, в нераспаханных степях большим бедствием для копытных был «джут» – сочетание многоснежья с гололедицей. В такие зимы наблюдался массовый падеж скота, сайгаков, дроф, стрепетов, не способных добывать корм из-под сне-

га. Влияние модифицирующих факторов, не зависящих от плотности популяции, может вызывать резкий спад ее численности. В сельском хозяйстве чрезвычайно важно прогнозирование погодных условий для возможностей защиты урожая.

Численность многих видов проявляет прямую корреляцию с ходом температурных условий, что особенно наглядно для пойкилотермных. По этой теории именно вариации погодных факторов определяют пределы колебания численности видов. Однако дальнейшие исследования показали, что никакие комбинации случайных, односторонне действующих факторов не могут удерживать популяции в тех определенных границах, которые характерны для них в конкретных биоценозах. Факторы, действие которых проявляется на уровне организмов и не зависит от плотности популяций, не могут быть регуляторами их численности.

Регулирующие факторы (или факторы, зависящие от плотности) не просто изменяют численность популяции, а сглаживают ее колебания, приводя после очередного отклонения от оптимума к прежнему уровню. Это происходит потому, что работают они по принципу «обратной связи», а эффект их воздействия тем сильнее, чем выше плотность популяции. В качестве регулирующих сил выступают межвидовые и внутривидовые отношения организмов. Наиболее эффективные из них – трофические отношения организмов: хищничество, паразитизм, конкуренция и другие, как прямые, так и косвенные.

Прямые связи хищник – жертва – наиболее изученные регуляторные механизмы в сообществах. Увеличение численности жертв и хищников с некоторым запаздыванием по фазе происходит в сообществах циклично, при этом численности обеих популяций поддерживаются на определенном уровне. В природных условиях такие закономерные циклические изменения численности двух видов, связанных пищевыми отношениями, выявить трудно, так как на их размножение и гибель влияют взаимодействия со множеством других видов, а также абиотические изменения среды. Однако в ряде случаев и в природной обстановке удается заметить регулярные периодические изменения обилия хищников и их жертв.

Паразиты – также мощный фактор сдерживания численности хозяев. Они, как правило, редко вызывают массовую гибель пораженных особей. Но поскольку зараженность паразитами ослабляет организм хозяина, она приводит, как правило, к падению плодовитости или даже полной стерилизации, что имеет следствием снижение численности следующих поколений.

Возбудители инфекционных заболеваний также сильно зависят от плотности популяций поражаемых ими видов, так как при достижении последними определенного порога численности становится возможной легкая передача инвазионного начала. Поэтому инфекционные болезни (тоже основанные на трофических связях) распространяются, как правило, внезапно и взрывообразно.

Конкурененты также являются регуляторами плотности популяций в биоценозах, так как взаимно обуславливают численность друг друга, вынуждая ограничивать масштабы использования ресурсов.

Таким образом, регулирующие факторы, выравнивая случайные отклонения, стабилизируют численность на определенном уровне. Однако на разных уровнях численности популяции регулирующие факторы принципиально различны, например, многоядные хищники и паразиты на сравнительно низких ее уровнях (рис. 3). Специализированные хищники оказывают регулирующее действие в более широком диапазоне. При достижении популяцией жертвы еще более высокой численности создаются условия для распространения болезней, и, наконец, предельный фактор регуляции согласно излагаемой концепции – внутривидовая конкуренция, ведущая к исчерпанию доступных ресурсов и развитию стрессовых реакций.



Рис. 3. Включение разных регулирующих механизмов на разных уровнях численности популяций

Как видно, в данной схеме учитывается существование многозвенной буферной системы регуляции на основе биотических факторов среды, степень влияния которых зависит от плотности популяций

Кроме описанных внешних по отношению к популяции регуляторных механизмов существуют *внутренние механизмы* – это все те качественные изменения популяции в ответ на повышение плотности, которые рассматривались как механизмы ее гомеостаза. Многообразие этих механизмов (самоизреживание, каннибализм, территориальное поведение, расселительные инстинкты, фазовость насекомых, стресс-реакция млекопитающих, изменения плодовитости, агрессивности и т.п.) свидетельствует о том, что любой способ снятия угрозы перенаселения поддерживается естественным отбором как важная адаптация в жизни вида.

Таким образом, современное состояние концепции автоматического регулирования численности популяций базируется на сочетании двух принципиально различных явлений: модификаций, или случайных колеба-

ний численности, и регуляций, действующих по принципу кибернетической обратной связи и нивелирующих эти колебания.

В настоящее время концепция автоматического регулирования численности подверглась серьезным критическим замечаниям. В частности, при анализе динамики численности популяций массовых и редких видов насекомых вообще не было выявлено многозвенной буферной системы регуляции; характер отмечаемых флуктуаций и процесс их регуляции у тех и других видов оказались тождественными.

Не отрицая значения плотности популяции как важной характеристики ее состояния, следует признать, что изменения других популяционных характеристик не менее существенны: генофонда популяции, распределения по стадиям, структуры скрещиваний, миграций и многих других. Иными словами, объективное описание популяции невозможно, если влияния экологических факторов учитывают только посредством изменений ее плотности. Представление об учтенных нами факторах динамики численности популяций и взаимодействиях между ними дает схема, приведенная на рисунке 4.

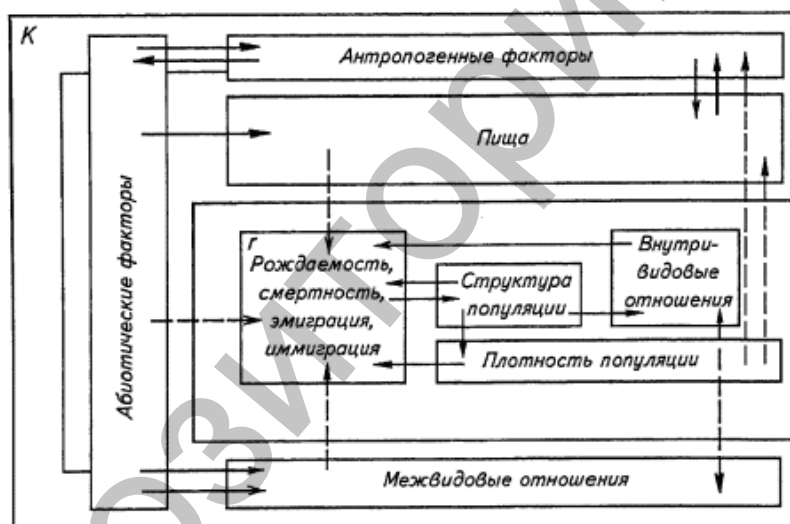


Рис. 4. Факторы динамики численности популяции

Выделение в данной схеме областей, соответствующих сопротивлению среды (K) и присущей популяции способности к росту (r), выражает взаимодействие основных факторов, противопоставление рождаемости и смертности (соответственно иммиграции и эмиграции) – возможность действия этих факторов через изменения либо рождаемости (иммиграции), либо смертности (эмиграции). Введение в схему нового компонента – структуры популяции – соответствует реальному многообразию связей и процессов в меняющихся численность популяциях. Именно их экологическая структура, опосредуя влияния разных факторов, определяет устойчивость популяций в сложнейших взаимодействиях факторов, внешних и внутренних по отношению к самой популяции.

2.4. Экологические стратегии

В предыдущем разделе мы установили, что факторы динамики действуют на популяцию, не избирательно (модифицирующие) или избирательно (регулирующие) изменяя уровень смертности особей. Следовательно, судьба популяции во многом определяется «качеством» каждой отдельной особи. Как определить ценность особи для популяции?

Чтобы поддержать существование популяции, особь должна выжить сама и оставить потомков, которые тоже смогут выжить. Поэтому приспособления особей в популяции, в конечном счете, направлены на повышение вероятности выживания и оставление потомства. Обратите внимание на двойственность этой задачи. Вероятно, наибольшие шансы на выживание будет иметь та особь, которая вообще не будет тратить ресурсы и полученную из них энергию на производство потомства. Но пройдет немного времени - и такая особь без следа исчезнет из популяции. На противоположном «полюсе» находится гипотетическая особь, которая сразу после своего появления начинает всю свою энергию направлять на производство потомков. Такое существо погибнет само и произведет потомков, которые не будут иметь шансов на выживание, если унаследуют столь же неэффективный способ распределения ресурсов.

Значит, наилучший вариант – компромисс: наибольшую ценность должна иметь особь, сочетающая затраты на собственное выживание и на производство потомков в оптимальном сочетании. Оценить, насколько это сочетание оптимально, можно. Мера, которая используется для этого в математической популяционной биологии, называется **репродуктивной ценностью**. Репродуктивная ценность – обобщенная мера выживаемости и плодовитости, учитывающая относительный вклад организма в будущее поколение. Для популяции наиболее благоприятен вариант, при котором все потомство в целом будет иметь наиболее высокую суммарную репродуктивную ценность.

Разные виды (и разные популяции) неодинаково перераспределяют энергию между самоподдержанием и размножением. Можно говорить о видовой стратегии, выражающейся в том, как представители вида добывают ресурсы и как они их тратят.

Американские экологи Р. Мак-Артур и Е. Уилсон описали в 1967 году два типа видовой стратегии, которые являются результатом двух разных типов отбора: **r-отбора**, и **K-отбора**.

Выбор между r-стратегией (повышение плодовитости) и K-стратегией (повышением конкурентоспособности) представляется достаточно простым, однако он затрагивает множество параметров организмов и их жизненных циклов. Сравним эти стратегии в их типичной форме (табл. 1).

Между этими стратегиями возможны переходы, но они носят промежуточный характер, а не объединяют типичные выражения двух форм.

Таблица 1

Особенности r- и K- отбора и стратегий

Параметры	r-отбор и r-стратегии	K-отбор и K-стратегии
Смертность	Катастрофическая, независимая от плотности популяции	Вызванная конкуренцией, зависящая от плотности популяции
Кривая смертности	Обычно типа устрицы	Обычно типа гидры, дрозофилы
Размер популяций	Изменчивый, неравновесный	Постоянный, близкий к предельной емкости среды
Свободные ресурсы	Появление свободных ресурсов, заполнение «экологического вакуума»	Свободных ресурсов почти не бывает, они заняты конкурентами
Внутри- и межвидовая конкуренция	Слабая	Острая
Онтогенетические особенности	Относительно мелкий размер, быстрое развитие, раннее наступление половой зрелости, высокая скорость размножения, ранее, часто однократное размножение, много потомков, короткая продолжительность жизни	Относительно крупный размер, медленное развитие, позднее многократное размножение, мало потомков высокая продолжительность жизни (больше 1 года)
Оптимизируется	Продуктивность	Эффективность

Э. Пианка подчеркнул, что «мир не окрашен только в черное и белое» и в природе преобладают организмы с переходными между r- и K- типами стратегий. У таких организмов отмечается некоторый компромисс между полярными составляющими трейдоффа, однако не существует организмов со стратегией, включающей целиком синдромы K-стратегов и r-стратегов («нельзя быть одновременно салатом и кактусом»).

Выдающийся российский эколог Л.Г. Раменский разделил все виды растений на три «ценотипа» (к тому времени термин «стратегия» еще не вошел в обиход экологов) – виолентов, пациентов и эксплерентов и дал им емкие образные эпитеты – «львы», «верблюды», «шакалы». Этой же проблемой занимался Дж. Грайм, также выделивший три адаптивные стратегии у растений. Сегодня эту систему стратегий называют «система Раменского – Грайма».

В отличие от одномерной системы r- и K-стратегов, система Раменского - Грайма двумерна и отражает отношение организмов к двум факторам – к обеспеченности ресурсами и к нарушениям. Эта система типов стратегий изображается в виде «треугольника Грайма» (рис. 5). Буквы в углах треугольника обозначают три первичных типа стратегии, сочетания из двух и трех букв – переходные (вторичные) типы. Несмотря на «растительное» происхождение, систему стратегий Раменского – Грайма успешно используют не только ботаники, но и зоологи, и микробиологи.



Рис. 5. «Треугольник Грайма» - классификация видовых стратегий

1. **Tun C** (*competitor*, конкурент), **виолент** по Раменскому; затрачивает большую часть энергии на поддержание жизни взрослых организмов, доминирует в устойчивых сообществах. Среди растений к этому типу чаще всего относятся деревья, кустарники или мощные травы (например, дуб, тростник). Виоленты всегда абсолютно доминируют в сообществах, и примесь других видов растений незначительна.

2. **Tun S** (*stress-tolerant*, стресс-толерант); **пациент** по Раменскому; благодаря специальным адаптациям выносит неблагоприятные условия; использует ресурсы там, где с ним за них почти никто не конкурирует. Обычно это медленно растущие организмы (например, сфагнум, лишайники). Растения-пациенты обитают при дефиците ресурсов или при наличии условий, которые ограничивают их потребление (засуха, засоление, дефицит света или ресурсов минерального питания, холодный климат и т.д.). Пациентами является большинство лишайников. Растения-пациенты не образуют сомкнутых сообществ, обычно их покров разрежен и число видов в этих сообществах небольшое. В некоторых сообществах пациенты обитают с виолентами, занимая ниши под их густым пологом.

3. **Tun R** (лат. *rudaris*, рудерал), **эксплерент** по Раменскому; использует временно не востребуемые другими видами ресурсы, производят множество семян, образующих банк семян в почве, или способны эффективно распространяться на значительное расстояние (например, одуванчик, иван-чай). К эксплерентам относятся и виды, которые периодически дают вспышки обилия в стабильных сообществах без нарушений: когда временно ослаблено конкурентное влияние постоянно обитающих в сообществах виолентов (весенние эфемероиды в лесах, которые развиваются до распускания листвы на деревьях); при постоянно ослабленном режиме конкуренции и внезапно резко увеличивающемся количестве ресурса.

Стратегия вида может быть пластичной. Так, черешчатый дуб – виолент в зоне широколиственных лесов и пациент в южной степи.

Многие виды имеют вторичные стратегии, т.е. сочетают признаки синдромов двух или трех первичных типов стратегий. Однако, синдромы

виолентности, пациентности и эксплерентности связаны как антиподы, а величина «суммарного адаптивного потенциала» ограничена. Поэтому ни один вид со вторичной стратегией не может обладать полным набором признаков двух и тем более трех первичных стратегий. Видов растений с вторичными типами стратегий больше, чем видов с первичными типами.

В целом экологические стратегии отражают разные типы динамики популяции и обеспечивают оптимальную численность для данного вида в конкретных условиях среды.

2.5. Гомеостаз природных популяций

Сообщество организмов и физическая среда развиваются и функционируют как единая система. Управление системой основано на обратной связи. Положительная обратная связь усиливает положительные отклонения и в значительной степени определяет рост и выживание организмов, хотя может приводить и к «расшатыванию» системы и нарушению равновесия. Для того чтобы осуществлять контроль, необходима отрицательная обратная связь, которая помогает, например, избегать перегрева, перепроизводства или перенаселения. Отрицательная обратная связь уменьшает отклонения на входе.

Для живых систем используют термин «гомеостатические механизмы», или «гомеостаз». *Гомеостаз* – это способность популяции или экосистемы поддерживать устойчивое динамическое равновесие в изменяющихся условиях среды. В основе гомеостаза и лежит принцип обратной связи. В отличие от созданных человеком кибернетических устройств, управляющие функции природных систем находятся внутри них, а поддержание гомеостаза происходит за счет саморегуляции. Гомеостатические механизмы функционируют в определенных пределах, обозначенных внешними или внутренними лимитирующими факторами. Для популяции поддержание гомеостаза имеет первостепенное значение.

Устойчивость популяции, ее самостоятельность и индивидуальность зависят от того, насколько структура и внутренние свойства популяции сохраняют свои приспособительные черты на фоне изменчивых условий существования. Именно в поддержании динамического равновесия со средой и заключается принцип гомеостаза популяции как целостной биологической системы.

Механизмы популяционного гомеостаза включают поддержание адаптивного характера пространственной структуры, поддержание генетической структуры и регуляцию плотности населения. Рассмотрим их подробнее.

Поддержание пространственной структуры. Видовые особенности питания, биологии размножения, отношения к абиотическим факторам формируют свойственный виду общий характер использования территории и тип социальных отношений.

Конкретные формы пространственного размещения особей в популяциях могут заметно изменяться в зависимости количества и распределения пищевых объектов, изменений микроклимата и т.д.

Механизмы «индивидуализации территории». Наиболее прямая форма территориальных взаимоотношений представлена генетически детерминированным стереотипом агрессивного поведения, направленного на особей своего вида, проникших на территорию участка. Территориальная агрессия в той или иной форме свойственна всем видам. Следует отметить, что проявление агрессии в форме нападений, схваток, преследований – относительно редкий в природе комплекс территориального поведения. Прямая агрессия чаще проявляется в виде ритуального поведения: позы угрозы, специфические звуковые сигналы, демонстрация нападения без доведения его до физического контакта. Такая условная форма агрессии широко распространена среди рыб, пресмыкающихся, некоторых млекопитающих. Наиболее мягкой формой территориального поведения является маркирование территории. У видов с хорошо развитым зрением нередко наблюдается визуальное мечение (яркая окраска многих коралловых рыб). У птиц используется акустическая маркировка с помощью песен и других звуковых сигналов. У большинства млекопитающих наиболее важное значение в маркировке территории имеют запаховые метки. Эффективность различных способов маркирования участков обеспечивается врожденными стереотипами негативной реакции на территориальный сигнал.

Механизмы поддержания иерархии. Формирование и поддержание иерархической структуры взаимоотношений – важный процесс, определяющий пространственную целостность и функциональную стабильность внутривидовых групп и популяции в целом. В основе формирования иерархии лежат сложные комплексы поведения и физиологических реакций. Во всех случаях формирование иерархии связано с индивидуальными различиями отдельных особей по ряду физиологических свойств. Доминирующее положение занимают особи с наиболее сильным типом ЦНС, эти животные в борьбе за лидерство проявляют агрессию, не сопровождающуюся развитием стресса. Животные со слабым типом ЦНС практически не участвуют в активной борьбе, занимают подчиненное положение. Кроме этого важное значение имеет возраст: у большинства изученных видов в борьбу за ранг включаются только половозрелые особи. В формировании этологической структуры часто важную роль играет внешняя морфология. Например, у птиц окраска оперения имеет значение в определении ранга. Для копытных большое значение имеет время рождения особей: родившиеся в начале сезона неизменно доминируют над сверстниками, ранговое положение родителей часто может определять ранг детей.

Поддержание генетической структуры. Специфика и сложность генофонда определяют не только микроэволюционные процессы, но и успешное существование популяции в разнообразных и динамичных услови-

ях среды. Чем генетически более разнородна популяция, тем выше ее экологическая пластичность. Высокая степень панмиксии в природных редко наблюдается, что связано с иерархической структурой и сложностью взаимоотношений между особями в популяциях высших животных. Популяции с высоким уровнем инбридинга могут стабильно существовать лишь в малодинамичных условиях среды. Для большинства естественных популяций поддержание высокого уровня гетерозиготности является залогом устойчивого существования группы. Этот уровень поддерживается комплексом специфических взаимоотношений.

Одним из механизмов у высших животных со сложной социальной структурой является нарушение доминантности. Физиологические механизмы сексуального доминирования биологически значимы, так как доминанты, несомненно, представляют собой наиболее адаптированные фенотипы, их преимущественное спаривание закрепляет полезные генотипы в популяции. С другой стороны такое спаривание снижает уровень гетерозиготности.

Гетерогенность в популяциях поддерживается также непрерывным расселением. Перемешивание особей в ходе расселения снижает уровень инбридинга и обогащает генофонд популяций.

Мощным фактором, нарушающим случайный характер спариваний, является избирательность по отношению к половым партнерам. Половая избирательность может быть выражена в разных формах, она выполняет 3 биологически важные функции: предотвращает слишком отдаленные скрещивания, закрепляет адаптивные свойства в пределах данной популяции и снижает частоту близкородственных скрещиваний.

Интересным механизмом снижения вероятности инбридинга является задержание полового развития животных, развивающихся в окружении родственников (полевки, мыши). Существенно разнообразит общий генофонд популяций так называемый возрастной кросс (спаривание особей, принадлежащих разным возрастным группам).

Гомеостатические функции свойственны популяциям всех групп живых организмов, но достаточно хорошо изучены лишь у животных.

3. ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ МЕЖДУ ПОПУЛЯЦИЯМИ

3.1. Модели взаимодействий между популяциями

Основателем современной математической теории популяций справедливо считается итальянский математик Вито Вольтерра, разработавший математическую теорию биологических сообществ, аппаратом которой служат дифференциальные и интегро-дифференциальные уравнения. В последующие десятилетия популяционная динамика развивалась, в основном, в русле высказанных в этой книге идей.

Системы, изученные Вольтера, состоят из двух или нескольких видов. В отдельных случаях рассматривается запас используемой пищи. По своей сути

модели В. Вольтерра оказались близки к модели, которую А.Лотка предложил в 1925 году для описания кинетики цепных химических реакций (где продукт одной реакции служит субстратом для следующей).

В нашем учебнике мы изложим модель Лотки-Вольтерра в той ее форме, в которой она развивает логистическую модель роста численности популяции: $\frac{dN}{dt} = r \cdot N \frac{(K - N)}{K}$.

Рассмотрим, например, два вида, 1 и 2, которые являются конкурентами и используют один и тот же ресурс. Опишем динамику этих видов с помощью логистических уравнений, но учтем в них как ограничения емкости среды, связанные с изъятием ресурсов особями своего вида, так и аналогичное воздействие со стороны особей чужого вида.

Сомножитель в правой части логистического уравнения $(K-N)/K$ показывает, что по мере роста численности (N) для популяции остается доступной все меньшая часть емкости среды (K), т.е. состояние внутривидовой конкуренции. Но если доступные ресурсы отнимают не только особи одного вида, но и особи вида-конкурента, этот эффект тоже можно учесть в модели, введя в уравнение для вида 1 элементы, описывающие влияние вида 2. Но и вид 2 находится в аналогичном положении - часть его ресурсов забирают особи вида 1. В основе модели лежит замена этого выражения таким, которое отражает еще и межвидовую конкуренцию:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 \cdot N_1 \frac{(K_1 - N_1 - \alpha N_2)}{K_1} \text{ для вида 1,}$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 \cdot N_2 \frac{(K_2 - N_2 - \beta N_1)}{K_2} \text{ для вида 2.}$$

Из этих двух уравнений состоит модель Лотки-Вольтерры, которая сыграла исключительную роль в развитии математической экологии. Как легко понять, на ее основе можно построить множество иных, более сложных моделей.

3.2. Классификация взаимодействий между популяциями

Взаимодействие между особями и популяциями в природе происходит с неизменным постоянством, а формы, в которых оно выражается, крайне разнообразны и связаны массой переходов.

Классифицировать отношения между популяциями непросто. Различные авторы используют разные классификации. В биологической литературе обычно классифицируют взаимодействия по участвующим в них механизмам. Разнообразие здесь огромно: различные трофические взаимодействия, химические взаимодействия, существующие между бактериями и планктонными водорослями, взаимодействия грибов с другими организмами, сукцессии растительных организмов, связанные в частности, с конкуренцией за солнечный свет и с эволюцией почв и т.д. Такая классификация кажется необозримой.

Вполне приемлемым классификационным признаком можно считать видовую принадлежность популяций. В самом общем виде выделяют:

1. **Гомотипические реакции** – взаимодействие между особями одного вида. Очень сильно зависят от численности и плотности популяций.

2. **Гетеротипические реакции** – взаимодействия между особями и популяциями разных видов. В синэкологии они подразделяются на совместную деятельность, определяемую термином симбиоз, межвидовую конкуренцию, хищничество, паразитизм и стохастические связи.

Классифицировать отношения между видами по влиянию, которое они оказывают друг на друга, предлагал известный американский эколог Ю.Одум. Он выделял три типа отношений популяций друг с другом: положительное влияние (+), отрицательное влияние (–) и отсутствие влияния (0). Однако корректно определить, что такое «положительное» или «отрицательное» влияние нелегко. Именно для того, чтобы не запутаться в таких подходах, мы предлагаем использовать формальный, но надежный способ разделения типов взаимодействия между популяциями, основанный на модели Лотки-Вольтерра: по тому, как изменится численность одной популяции в ответ на изменение численности другой.

Как вы помните, в соответствии с гипотезами Вольтерра взаимодействие двух видов, численности которых N_1 и N_2 , могут быть описаны уравнениями:

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = r_1 \cdot N_1 \frac{(K_1 - N_1 - \alpha N_2)}{K_1} \\ \frac{dN_2}{dt} = r_2 \cdot N_2 \frac{(K_2 - N_2 - \beta N_1)}{K_2} \end{cases},$$

где r_i – константы собственной скорости роста видов, K_i – константы внутривидовой конкуренции, α, β – константы взаимодействия видов.

Знаки этих коэффициентов определяют тип взаимодействия. Можно считать, что они имеют положительный знак, когда возрастание численности одного вида приводит к возрастанию численности другого, и отрицательный, если за возрастанием численности одного вида следует снижение численности другого.

Можно выделить 6 основных форм взаимодействия между видами. Кроме того, некоторые из этих форм можно разделить на дополнительные, как это показано в таблице 1. Значение приведенных в этой таблице терминов будет подробнее разъяснено позже.

Несколько слов следует сказать о термине «симбиоз». Разные авторы используют его в разных смыслах. В данном курсе этот термин используется в соответствии со смыслом, показанным в табл. Поскольку смысл этого термина может быть расплывчатым, возможно, лучшее решение состоит в том, чтобы вообще отказаться от его использования, заменив понятием «совместная деятельность».

Оригинальная классификация отношений между видами предложена российским зоологом В.М. Беклемишевым. Им выделялись *топические связи* (выражающиеся в изменении среды обитания), *трофические связи* (питание особей одного вида особями другого, а также их остатками и продуктами жизнедеятельности); *фабрические связи* (связанные с предоставлением среды или убежища) и *форические связи* (перенос особями одних видов особей других).

Таблица 1

Классификация отношений между популяциями

Знак		Тип взаимодействия	Подтип
α	β		
-	-	Конкуренция	эксплуатационная (без затрат энергии на взаимодействия)
			интерференционная (с затратой энергии)
+	-	Эксплуатация	голофагия, или истинное хищничество
			мерофагия, или пастбищное хищничество (питание частями)
			паразитоидность
			паразитизм
+	+	Симбиоз	протокооперация (факультативное, необязательное взаимодействие)
			мутуализм (облигатное, неразрывное взаимодействие)
-	0		Аменсализм
+	0		Комменсализм
0	0		Нейтрализм

Далее предлагаем подробнее ознакомиться с сущностью описанных взаимодействий.

3.2.1. Гомотипические реакции

К гомотипическим реакциям относят *внутривидовую конкуренцию*, которая обычно протекает острее межвидовой, так как потребности конкурентов совпадают. Результатом видовой конкуренции является дивергенция групп, завершающаяся формированием популяций.

Внутривидовая конкуренция протекает в двух формах: прямая (интерференция) и косвенная (эксплоатация). Прямая конкуренция может протекать в виде агрессии, аллелопатии, лишения доступа к пище, местам размножения и т.п. При косвенной конкуренции нет непосредственного взаимодействия между особями. Она реализуется через потребление одного и того же ресурса. Поэтому причиной этой формы конкуренции может стать любой лимитированный ресурс. В его качестве могут выступать и различные пищевые объекты, и элементы минерального питания, пространство для закрепления на субстрате, «пространство, свободное от хищников».

Конкуренция может быть симметричной, когда особи оказывают друг на друга равное отрицательное воздействие, или несимметричной.

В процессе эволюции у видов выработались приспособления, снижающие уровень внутривидовой конкуренции. Наиболее важное из них – территориальность, которая проявляется в охране индивидуальных участков. В самом общем виде это средство не допустить слишком высокой локальной плотности особей своего вида и тем самым сохранить кормовую базу для себя и потомков. Однако, не у всех видов этот механизм совершенен. У многих результатом конкуренции является гибель большого числа особей.

Важное значение в регуляции интенсивности конкуренции имеют такие явления как эффект группы и эффект массы.

Эффект группы – влияние числа особей на поведение, физиологию, развитие и размножение особей, вызванное восприятием присутствия особей своего вида через органы чувств. Например, многие насекомые, колониальные птицы, стадные млекопитающие лучше развиваются в составе группы определенного размера. Значение эффекта группы двояко. С одной стороны, относительно высокая плотность популяции повышает уровень конкуренции. Но с другой стороны, это уравновешивается повышением жизнеспособности группы, так как группа обладает большими возможностями.

Эффект массы вызывается изменениями в среде обитания, происходящими при увеличении численности особей и плотности. Эффект массы отрицательно сказывается на плодовитости, скорости роста, продолжительности жизни. Например, развитие мучного хрущака.

Степень агрегации, при которой наблюдается оптимальное функционирование популяции как системы, варьирует у разных видов и в разных условиях. Данное утверждение было разработано Олли и получило название принципа Олли:

для каждого вида существует определенный размер группы и оптимальная плотность популяции.

Кроме пространственной интеграции особей, которая позволяет наиболее эффективно использовать ресурсы среды, проблема внутривидовой конкуренции может быть решена путем пространственной дифференциации особей. Она различна у видов (животных) с разной степенью привязанности к территории: оседлых и кочующих. Оседлым видам свойствен *интенсивный тип использования территории*, при котором отдельные особи или их группировки длительно эксплуатируют ресурсы на относительно ограниченном пространстве. Кочующие виды используют территорию *экстенсивно*, постоянно перемещаясь группами в пределах обширной территории. Оба типа определяют характер пространственной структуры особей и особенности их взаимодействий, формируя пространственно-экологическую структуру популяций.

Степень интеграции и внутренней организации групп варьирует у разных видов животных. Различают стаи экvipотенциального типа, стада с лидерами, стада с вожаками.

3.2.2. Гетеротипические реакции

Межвидовая конкуренция – любое взаимодействие между популяциями двух видов, которое неблагоприятно сказывается на их росте и размножении. Как и внутривидовая, она подразделяется на прямую и косвенную. Межвидовая конкуренция часто бывает сильно асимметричной, т.е. ее последствия неодинаковы для обоих видов.

Самым важным прикладным и теоретическим вопросом в изучении межвидовой конкуренции является следующий: в каких условиях возможно сосуществование видов и какие условия приводят к конкурентному исключению? Решить этот вопрос пытаются с помощью математических моделей, в частности моделей Вольтерра.

Сущность выводов сводится к тому, что истребление особей одной популяции является функцией численности не только данной популяции, но и популяции вида-конкурента. Исход конкуренции можно определить, построив диаграммы, на которых могут быть изображены все возможные сочетания численности двух видов. На таких диаграммах численности вида 2 отложены по вертикали, вида 1 – по горизонтали. Для каждого вида можно построить изоклины – линии, вдоль которых не происходит изменения численности. По одну сторону такой изоклины будут лежать сочетания численности, ведущие к росту популяции, по другую – к снижению (рис. 1). Вниз и влево от этой изоклины численность обоих видов невелика, и вид 1, испытывая слабую конкуренцию, увеличивает свою численность. Вверх и вправо численности видов велики, и численность вида 1 снижается под конкурентным воздействием вида 2. Аналогично для вида 2.

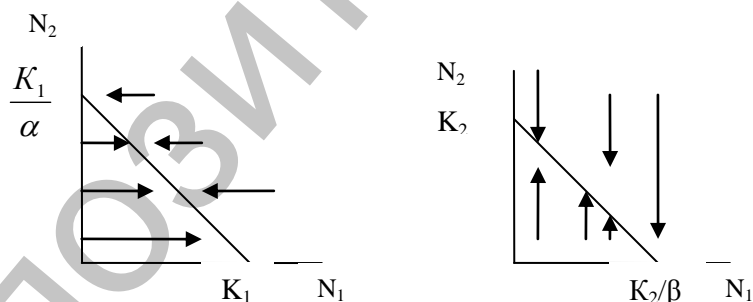


Рис. 1. Изоклины численности

Чтобы в этой модели определить исход конкуренции, следует объединить изоклины двух видов. При подобном объединении двух изоклин возможны 4 варианта исхода конкурентной борьбы (рис. 2). Если изоклины не пересекаются, то побеждает вид, изоклина которого дальше от начала координат.

а) $K_1/\alpha > K_2$ и $K_1 > K_2/\alpha$, где K_1/α – внутривидовая конкуренция вида 1, K_2 – влияние вида 2 на вид 1, K_2/α – внутривидовая конкуренция вида 2, K_1 – ингибирующее воздействие вида 1 на вид 2. Вид 1 является более сильным конкурентом в межвидовой борьбе, вытесняя вид 2.

б) $K_1/\alpha < K_2$ и $K_1 < K_2/\alpha$. Ситуация обратная. Исход конкуренции – вытеснение вида 1.

с) $K_2 > K_1/\alpha$ и $K_1 > K_2/\alpha$. Неустойчивая равновесная комбинация N_1 и N_2 в месте пересечения изоклин и две устойчивые точки. Одна из них соответствует максимальной численности вида 1 и вытеснению вида 2, другая – наоборот.

д) $K_2 < K_1/\alpha$ и $K_1 < K_2/\alpha$. Устойчивое равновесное состояние, к которому стремятся обе популяции.

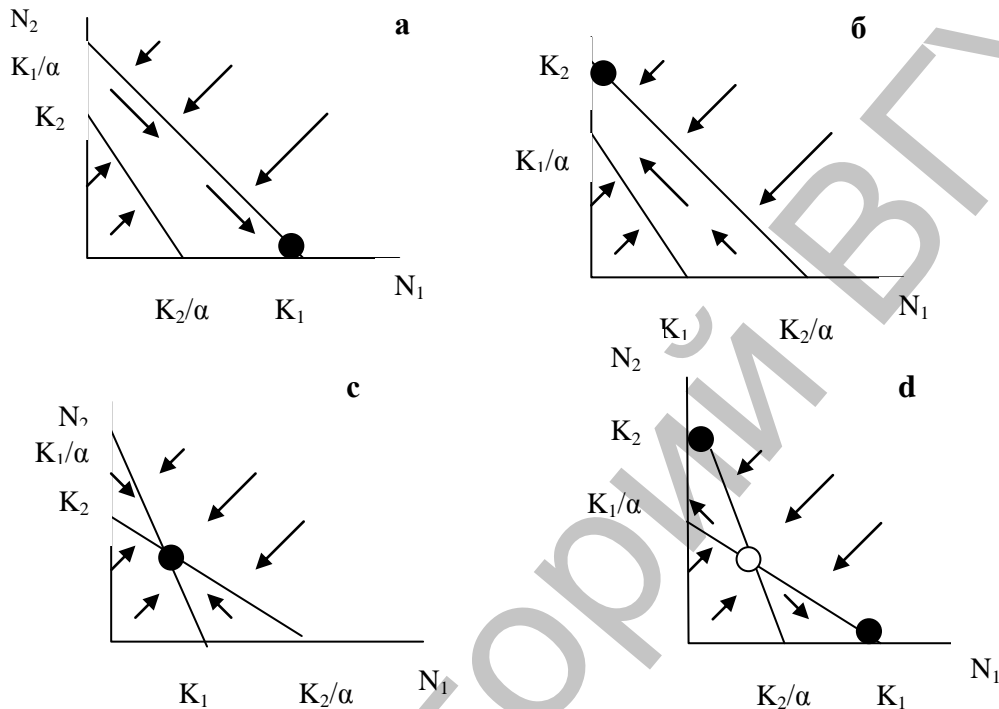


Рис. 2 - Графическое решение исхода конкурентной борьбы

Как видно, согласно модели Лотки-Вольтерры, устойчивое сосуществование конкурентных видов невозможно в трех случаях из четырех. Классическим примером, подтверждающим принцип конкурентного исключения, являются работы Г.Ф. Гаузе. В 1931–1935 годах он пытался экспериментально проверить уравнения конкуренции, выведенные В. Вольтерра.

На основании описанных наблюдений был сформулирован **принцип конкурентного исключения, или правило Гаузе: два вида, занимающие одну и ту же экологическую нишу, не могут устойчиво сосуществовать в одном местообитании, сосуществование видов возможно благодаря разделению их ниш.**

Правило конкурентного исключения является одной из возможных причин, объясняющих чрезвычайное разнообразие видов в природе. Если две популяции в одном местообитании не могут занимать одну нишу, им приходится ее разделять. Со временем каждая из таких популяций специализируется в своей нише и может дать начало новому специализированному виду. Между тем имеются исключения из данного принципа, послужившие основанием для пересмотра закона Гаузе и объяснения возможности сосуществования видов с очень сходными экологическими потребностями.

3.3. Экологическая ниша

Для описания отношения конкуренции очень полезным оказывается понятие *экологической ниши*. Термин экологическая ниша возник еще более полувека тому назад, однако в течение трех десятилетий трактовали понятие неоднозначно. Впервые словосочетание «экологическая ниша» употребил Дж. Гринелл в 1917 году. Он обозначил таким образом характерное местообитание вида, совокупность условий, в которых какой-то вид встречается в природе или, как это обозначается в современной экологии, *пространственную нишу*. В 1927 г. в трудах Ч.Элтона упоминается термин «ниша» в смысле «функционального статуса организма в сообществе». Элтон уделял большое внимание энергетическим отношениям, поэтому его вариант экологической ниши можно обозначить как *трофическую нишу*. Толчком к дальнейшему развитию представлений о межвидовой конкуренции послужила работа Дж. Хатчинсона в 1957 году, в которой была предложена многомерная модель экологической ниши: как совокупность всех значений экологических факторов, допускающих существование вида. Наконец, Ю. Одум пояснил, что ниша является характеристикой требований вида к окружающей среде и присущего ему образа жизни.

Объединяя столь разнородные подходы, мы можем сказать, что *экологическая ниша – это комплексная характеристика образа жизни вида, включающая потребляемые им ресурсы, а также те условия, при которых он может существовать*.

Идея модели многомерной ниши проста. Графически ее можно представить как проекция пределов выносливости вида к факторам, значения которых откладываются по осям. Ограниченное этими проекциями пространство и будет характеризовать экологическую нишу вида (рис. 3).

На самом деле жизненно важных факторов среды гораздо больше, то есть представление об экологической нише можно получить, только перейдя к гиперобъему, построенному в многомерном пространстве. Такова в общих чертах концепция экологической ниши Хатчинсона, которую называют гиперпространственной нишей. Ее можно описать с помощью количественных характеристик и оперировать с ней математически. Хатчинсон предложил различать *фундаментальную нишу* – наибольший абстрактно заселенный гиперобъем, соответствующий физиологическим пределам толерантности видов по отношению к факторам среды, и *реализованную* – меньшим гиперобъемом, занимаемым видом в условиях биотических ограничений.

Каково же соотношение мерности ниши и возможного числа обитающих совместно видов? Анализ случаев совместного обитания близких видов животных показал, что трех, а зачастую и двух, факторов бывает достаточно для расхождения ниш сосуществующих видов. Наиболее часто наблюдается расхождение в пространстве, реже – по пище, а наиболее редко – по времени активности.

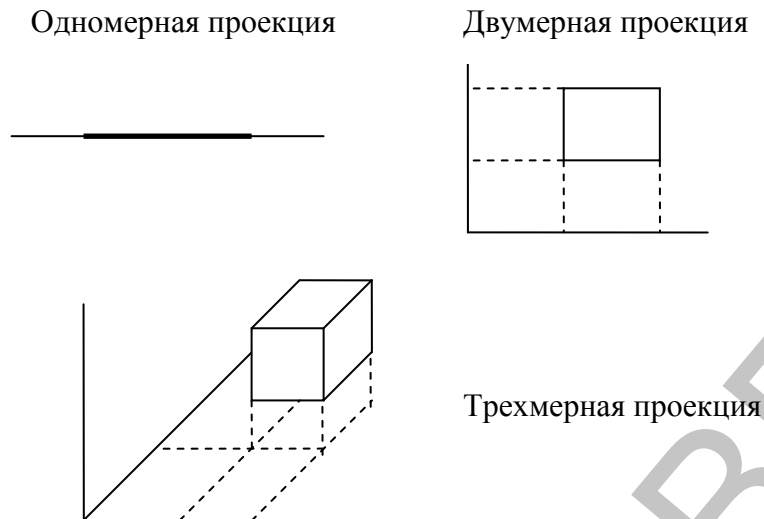


Рис. 3. Многомерная модель экологической ниши

Теперь вам станет ясно, почему мы заговорили о понятии ниши, когда говорили о конкуренции. Вопрос конкуренции решается только с использованием модели экологической ниши. Очевидно, что конкурентное вытеснение одного вида другим будет наблюдаться только в том случае, когда рост популяций конкурирующих видов ограничен именно нехваткой одного общего ресурса, по которому невозможно расхождение. Степень разделения экологических ниш растений в целом ниже, чем животных.

В заключении следует отметить, что экологическая ниша – отвлеченное понятие, обозначающее все, в чем нуждаются организмы, т.е. все условия среды, которые необходимы им для поддержания популяции, все необходимые для этого ресурсы, иными словами экологическая ниша – характеристика функциональной роли вида в сообществе.

Виды, занимающие одни и те же ниши в разных сообществах, называются *экологически эквивалентными, или викарирующими*. Например, крупные кенгуру Австралии экологически эквивалентны бизонам и антилопам Северной Америки.

3.4. Разнообразие форм эксплуатации

В нашем курсе мы рассмотрим широкую категорию отношений – *эксплуатацию* – и выделим 4 ее формы: истинное хищничество (голофагия), пастбищное хищничество (мерофагия), паразитоидность и паразитизм.

Голофаги, истинные хищники, убивают жертву сразу и съедают за свою жизнь множество жертв.

Мерофаги, пастбищные хищники, обычно съедают только часть жертвы, нанося ей при этом определенный, но не обязательно смертельный ущерб. За свою жизнь мерофаги эксплуатируют многих жертв, с которыми не имеют особо тесных связей.

Паразиты тесно связаны со своим хозяином, забирают у него лишь часть его ресурсов и не обязательно причиняют смерть. Их связь с хозяи-

ном очень тесна; в типичном случае особь паразита всю свою жизнь связана с одним-единственным хозяином.

Паразитоиды, для которых паразитизм обязателен лишь на определенной жизненной стадии (например, некоторые перепончатокрылые).

Легко понять, что выделенные здесь категории эксплуататоров не являются резко отграниченными друг от друга и связаны переходами. Моделирование отношений в соответствующих системах взаимодействий показывает, что между ними много общего. Рассмотрим подробнее каждую из форм эксплуатации.

3.4.1. Хищничество как форма взаимодействия

Хищничество – взаимодействие между двумя популяциями, результаты которых отрицательно сказываются на росте и развитии одной популяции и положительно – на другой. Если хищник – первичный консумент, то взаимодействие называют *растительоядностью*. Если одна популяция продуцирует вещества, вредные для конкурирующей популяции, взаимодействие обозначают термином *аллелопатия*, или *антибиоз*. Среди консументов выделяют *монофагов* (животных, питающихся одним видом жертвы), *олигофагов* (несколько видов одного семейства) и *полифагов*. Часто для удобства их делят на *специалистов* (моно- и олигофаги) и *универсалов*. Ширина спектра питания обусловлена эволюцией хищника и жертвы.

В биологии широко распространен тезис о том, что определенные пары хищник-жертва не только эволюционируют, но и коэволюционируют. Коэволюция способствует специализации диеты, сужению спектра пищевых объектов. Вместе с тем, строгих доказательств коэволюции не существует.

Влияние хищника на динамику популяций жертвы всегда неоднозначно. Существуют, например, бесспорные случаи, когда хищничество оказывает значительное повреждающее действие на жертву и наоборот. Кроме того, немало примеров свидетельствует об относительной устойчивости популяций хищника, несмотря на колебания численности жертвы и т.п. Для выяснения причин, определяющих взаимозависимость динамики численности популяций в таких системах, применяется немало подходов, но в основном две группы моделей.

Модель Лотки – Вольтерра. Основана на уже известных нам дифференциальных уравнениях. Крайне упрощена, но полезна в качестве отправной точки. Модель состоит из двух компонентов: N_1 – численность популяции жертвы, N_2 – хищника. Численность жертвы во времени будет определяться естественным приростом и величиной элиминации хищником: $\frac{dN_1}{dt} = r \cdot N_1 - p_1 N_1 N_2$, где p_1 – эффективности, с которой хищник находит и ловит жертву. Динамика численности хищника в модели определя-

ется уравнением: $\frac{dN_2}{dt} = fp_1N_1N_2 - dN_2$, где $p_1N_1N_2$ – скорость потребления пищи, f - эффективности, с которой пища переходит в потомство хищника. Из этих уравнений и состоит описываемая модель взаимодействия. Свойства этой модели можно исследовать, построив изоклины для двух взаимодействующих популяций (рис. 4) и совместить их.

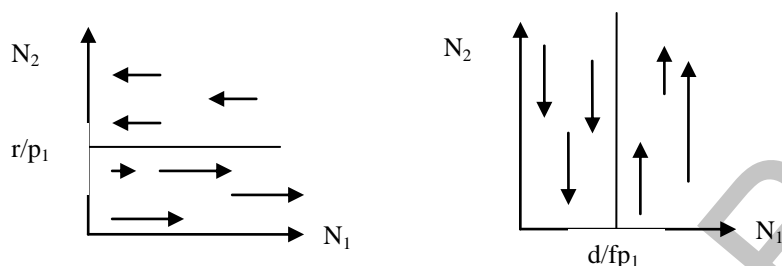


Рис. 4. - Изоклины хищника и жертвы

Совместив обе изоклины, получим картину взаимодействия популяций: их численность претерпевает неограниченные сопряженные колебания (рис. 5).

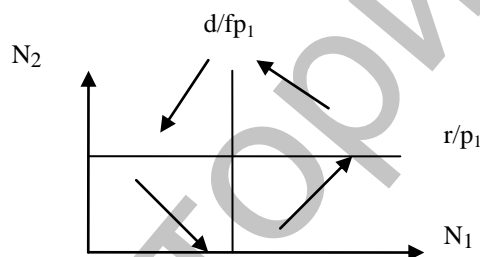


Рис. 5. Графическая модель взаимодействий в системе «хищник-жертва»

Популяция жертв сохраняет постоянную численность, если плотность хищника равна r/p_1 . Если плотность хищника ниже этого значения, то плотность жертвы растет. Для того чтобы постоянство сохраняла популяция хищника, плотность жертв должна быть равна d/fp_1 . Ниже этой плотности жертв плотность хищника всегда будет уменьшаться, выше – увеличиваться. Точка пересечения изоклин соответствует условию постоянства численности обеих популяций, другие точки на этой плоскости совершают движение по замкнутым траекториям, отражая регулярные колебания численности хищника и жертвы. Размах колебаний определяется начальным соотношением плотностей. Чем оно ближе к точке пересечения изоклин, тем меньше окружность, описываемая векторами, и соответственно меньше амплитуда колебаний.

Модель Лотки-Вольтерра послужила отправной точкой для разработки более реалистичных моделей системы хищник-жертва.

Эволюция любого хищника неотрывна от эволюции его жертв совершенно так же, как эволюция жертв обусловлена эволюцией хищников. Отставание в этой эволюционной гонке равносильно гибели. Неудиви-

тельно, что в ходе эволюции у хищников выработались достаточно эффективные средства нападения, а у жертвы – средства защиты. Средства защиты растений чрезвычайно разнообразны и могут быть объединены в следующие группы:

- 1) Анатомо-морфологические.
- 2) Биохимические.

В гетеротрофных системах консументов стратегии защиты не столь разнообразны, но весьма эффективны.

3.4.2. Паразитизм как форма взаимодействий

В традиционном понимании *паразит* – это организм, который получает необходимые питательные вещества от одного или очень небольшого числа организмов-хозяев, причиняя им обычно вред, но не вызывая немедленной гибели. Паразитизм как тип взаимоотношений весьма сходен с комменсализмом, однако принципиально отличаются эти взаимоотношения тем, что а) паразиты тесно связаны со своим хозяином и редко могут существовать изолированно; б) при регуляции своей среды обитания паразит зависит от хозяина; в) паразиты причиняют хозяину, по крайней мере, незначительный вред (снижают врожденную скорость популяционного роста хозяина и (или) его численность).

Разнообразие форм паразитов, способов их питания и объектов паразитизма очень высоко. Несмотря на это механизмы использования хозяев общие и для зоо- и для фитопаразитов. Наиболее удобно деление паразитических организмов на микро- и макропаразитов.

1) *Микропаразиты* непосредственно размножаются в теле хозяина (обычно внутри его клеток). Наиболее известными микропаразитами являются бактерии и вирусы, простейшие, низшие грибы.

Микропаразитов делят на передаваемых от одного хозяина к другому непосредственно и при участии другого вида – переносчика. Непосредственная передача бывает почти мгновенной. В другом случае паразит продолжительное время находится в покоящейся стадии и передается при физическом контакте хозяина с паразитом.

2) *Макропаразиты* растут в теле хозяина, но при размножении образуют особые инвазионные стадии, покидающие его, чтобы заселить новых хозяев. Они часто обитают в межклеточных пространствах или полостях тела, но, как правило, не внутри клеток. Как и в случае с микропаразитами, здесь можно выделить формы, передающиеся непосредственно (например, вши, фитопатогенные грибы, нематоды и др.) и те, которым для этого необходим переносчик (гельминты, клещи, блохи).

Размещение паразитов в популяции хозяина редко бывает случайным – обычно оно агрегированное, т.е. многие особи хозяина если и заражены, то небольшим числом паразитов, а немногие – большим. Наиболее широко используемый статистический показатель – **частота встречаемости заболевания**, т.е. доля (%) особей в популяции хозяев, зараженных

данном паразитом. Это удобно, так как самих паразитов подсчитать невозможно. А с другой стороны, масштабы заражения напрямую связаны с количеством паразитов в теле хозяина. Этот параметр называют **интенсивностью заражения**, т.е. средней интенсивностью заражения можно считать среднее число паразитов, приходящееся на одного хозяина во всей популяции (включая и незараженных особей).

Принципиальной особенностью местообитания паразитов является то, что эти биотопы способны к росту, реагированию, эволюции, а в случае многих животных – к подвижности, что сильно влияет на передачу паразита от одного потенциального хозяина к другому. Каждый организм представляет собой неоднородную среду, т.е. совокупность потенциальных местообитаний. Разные виды хозяев различаются по своим особенностям. Поэтому даже в пределах одного хозяина при полинвазии возникает экологическая специализация паразитов.

Своей жизнедеятельностью паразиты не могут не влиять друг на друга в жестко ограниченном пространстве тела хозяина. Между ними часто возникает конкуренция, рост, рождаемость и смертность зависят от плотности. Определить регуляцию микропаразитов внутри клеток хозяев крайне сложно. Регуляция конкуренции достигается различными путями: при росте численности снижается масса отдельных особей паразита; уменьшается доля паразитов, достигших половой зрелости; фаза образования яиц у паразита наступает значительно позже при высокой плотности. Кроме того, на исход конкуренции сильно влияет активная реакция самой среды обитания. Это обязательное условие паразитических взаимоотношений. Если реакции хозяина нет, значит, это не паразит, а комменсал.

Математический подход к изучению динамики популяций паразита и хозяина применяется более эффективно, чем в любой другой области экологии. Много сходного между динамикой взаимодействий паразит-хозяин и хищник-жертва, описываемых уравнениями Лотки-Вольтерры. Тем не менее, для разных групп паразитов общая модель динамики имеет свои специфические особенности.

1. **Микропаразиты, передаваемые прямым путем.** Во всех исследованиях по динамике популяций паразитов важнейший параметр – **основной коэффициент воспроизводства R_p** , который сходен с биотическим потенциалом в случае других природных популяций, но в случае паразитизма означает среднее число новых случаев заболевания, возникших в связи с каждым уже зараженным хозяином. Чтобы инфекция распространялась, должен быть превышен **порог передачи**, при котором $R_p=1$. При $R_p<1$ инфекция затухает, при $R_p>1$ – расширяется. Основными условиями, определяющими основной коэффициент воспроизводства в популяции паразита являются следующие:

– плотность популяции восприимчивых особей (N), с увеличением которой растет R_p ;

- скорость передачи инфекции (β), которая пропорциональна частоте контактов между особями хозяина и заразности заболевания, т.е. вероятности того, что при каждом контакте произойдет его передача;
- доля хозяев, живущих долго и являющихся переносчиками инфекции (f);
- средний период времени, в течение которого зараженный хозяин остается заразным (L).

Таким образом, $R_p = \beta \cdot N \cdot f \cdot L$.

Для большинства биотрофных паразитов L -это период всей жизни хозяина, а для некротрофов и некоторых биотрофов тело хозяина может оставаться источником заражения еще длительное время после смерти и даже разложения.

Плотность популяции, соответствующая порогу распространения, называется **критической плотностью** (N_T).

2. Микропаразиты, передаваемые переносчиком. В этом случае при расчете R_p учитываются характеристики жизненного цикла, как хозяина, так и переносчика. Уравнение в данном случае оказывается более

$$R_p = \beta^2 \cdot \frac{N_v}{N_h} \cdot f_v \cdot f_h \cdot L_v \cdot L_h,$$

где N_v, N_h – соответственно плотности популяций переносчика и хозяина;

f_v, f_h – доли зараженных переносчиков и хозяев, доживающих до момента, когда они сами становятся заразными;

L_v, L_h – периоды времени, в течение которых переносчики и хозяева остаются заразными;

β – эффективность передачи, имеет вторую степень в уравнении, так как при каждом контакте возбудители инфекции передаются как хозяину, так и переносчику.

Для того чтобы заболевание возникло и распространялось, соотношение численностей переносчика и хозяина должно превышать критический уровень, поэтому мероприятия по борьбе с инфекцией направлены обычно на уничтожение переносчиков, лишь косвенно влияя на самих паразитов.

3. Макропаразиты, передаваемые прямым путем. Поскольку при изучении макропаразитов единицей исследования является сама особь паразита, поэтому коэффициент воспроизводства будет соответствовать числу потомков, произведенных взрослым паразитом за всю его жизнь и перешедших к размножению. Порог передачи в данном случае также определяется соотношением $R_p=1$. Для макропаразитов животных математическая модель динамики описывается следующим выражением:

$$R_p = (\lambda \cdot L_a \cdot f_a) \cdot (\beta \cdot N \cdot L_1 \cdot f_1).$$

Величины в скобках отражают репродуктивные вклады взрослого паразита и его инвазионной стадии:

λ – скорость образования яиц взрослой особью;

β – скорость передачи;

N – плотность популяции хозяев;

L_a – средняя продолжительность жизни инвазионной стадии вне организма хозяина;

f_a – доля паразитов, достигающих половой зрелости в хозяине;

f_1 – доля особей на расселительной стадии, которая становится инвазионной.

Для многих видов макропаразитов (например, кишечных глистов) скорость передачи и средняя продолжительность жизни инвазионной стадии зависят от характера перемещений и поведения хозяев, поскольку и то и другое влияет на попадание яиц в рот с пищей, водой и т.д. По этим же причинам большинство передаваемых прямым путем паразитов чрезвычайно плодовиты. Следовательно, для этих паразитов критические пороговые плотности очень низки, и они устойчиво существуют в разреженных популяциях людей (например, охотников и собирателей).

При моделировании динамики растительных макропаразитов следует принимать во внимание такие обстоятельства, как латентный период между моментом заражения хозяина и началом спороношения на нем.

4. **Макропаразиты с непрямой передачей.** Основным коэффициентом воспроизводства таких паразитов зависит от большого числа величин и описывается уравнением

$$R_p = (\lambda_1 \cdot L_{a1} \cdot f_{a1}) \cdot (\beta_1 \cdot N_1 \cdot L_{i1} \cdot f_{i1}) \cdot (\lambda_2 \cdot L_{a2} \cdot f_{a2}) \cdot (\beta_2 \cdot N_2 \cdot L_{i2} \cdot f_{i2}),$$

где λ_1 и λ_2 – скорости образования яиц взрослой особью и скорость образования личиночных стадий в пром. хозяине;

N_1, N_2 – плотности популяций основного и промежуточного хозяев;

β_1, β_2 – скорости передачи личинок промежуточным и окончательным хозяевам;

L_{a1}, f_{a1} и т.д. – соответственно средняя продолжительность жизни и доля доживших до заразной стадии взрослых паразитов, зараженных переносчиков, и личиночных стадий, развивающихся в них.

Как и в случае с передаваемыми прямым путем микропаразитами, существенную роль играет зависимость паразитов от их плотности в теле хозяина. Однако в этом случае выживание паразита регулируется либо только в одном хозяине, либо в обоих. Макропаразиты, передаваемые переносчиками, могут длительно сохраняться в популяции хозяев, так как имеют большую продолжительность жизни, а переносчики, как правило, – огромные репродуктивные возможности.

Создание моделей взаимодействия в системе паразит-хозяин позволяет определять результат такого взаимодействия для популяций. В принципе, общий исход взаимодействий паразитов с хозяевами сходен с результатами хищничества. Теоретически предсказуемы несколько исходов взаимодействия: варьирующая степень сокращения плотности популяции хозяина, варьирующая степень устойчивости и амплитуды колебаний численности и даже множественных состояний равновесия.

Степень снижения плотности популяции хозяина зависит от плотности популяции паразита, от репродуктивных возможностей хозяев и от природы паразита.

Основная экологическая роль хищничества, паразитизма и других вариантов пищевых связей в сообществах заключается в том, что, следовательно питаясь друг другом, живые организмы создают условия для круговорота веществ, без которого невозможна жизнь. Вторая не менее важная роль этих отношений – взаимная регуляция численности видов.

3.5. Мутуализм и протокооперация

Ранее мы отметили, что *мутуализм* - это облигатные взаимовыгодные отношения между популяциями. Как установить, что определенные отношения являются облигатными? Если организмы, стоящие во взаимовыгодных отношениях, встречаются в естественных условиях только вместе, это свидетельствует о неразрывной характер их связи.

Преимущества, которые получает организм, вступающий в мутуалистические отношения, могут быть различны. Часто, по крайней мере, один из партнёров использует другого в качестве пищи, тогда как второй получает защиту от врагов или благоприятные для роста и размножения условия. В других случаях вид, выигрывающий в пище, освобождает партнёра от паразитов, опыляет растения или распространяет семена.

Мутуализм - распространенное явление. Например, развитая наземная жизнь существует лишь благодаря мутуалистическим отношениям. Образование значительной наземной биомассы планеты - результат мутуализма растений с грибами и бактериями. Но и потребление растительной биомассы в существенной степени связано с процессами из этой категории. Все растительноядные млекопитающие в той или иной степени используют эндосимбиотическую микрофлору своих кишечника.

Естественно, мутуализм распространен не только на суше. Для водных экосистем чрезвычайно характерен мутуализм животных с различными эндосимбиотическими водорослями. Например, благодаря эндосимбионтам существуют и рифообразующие кораллы, и крупнейшие из моллюсков – тридакны. Наконец, классическим примером мутуализма являются лишайники – лишенообразующие грибы.

Тесный контакт видов при мутуализме вызывает их совместную эволюцию. Характерным примером служат взаимные приспособления, которые сформировались у цветковых растений и их опылителей. Часто виды-мутуалисты совместно расселяются.

Условие, при котором может развиваться мутуализм и протокооперация, – различие ниш. Чаще мутуализм развивается тогда, когда каждый член пары видов отдает напарнику менее ценный для себя ресурс, а получает более ценный. Оптимальной является ситуация, при которой ресурсом для одних организмов являются отходы других, и наоборот.

Мутуализм очень мало изучался с помощью математического моделирования, хотя некоторые достижения здесь все же имеются. Действительно, при исследованиях экологии мутуализма больше внимания уделялось вопросам общебиологическим (физиологии, морфологии, поведению), а не динамке популяций.

На первый взгляд, создать математические модели мутуалистических взаимоотношений нетрудно. Для этого уравнения Лотки-Вольтерры, описывающие рост популяций видов, следует видоизменить, введя коэффициенты, определяющие эффективность роста численности видов в при-

существовании друг друга. Модель такого взаимодействия можно описать системой уравнений:

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = r_1(1 - N_1/K_1 + \beta_{12}N_2/K_1)N_1 \\ \frac{dN_2}{dt} = r_2(1 - N_2/K_2 + \beta_{21}N_1/K_2)N_2 \end{cases} .$$

Графическое решение модели – сопоставление изоклин обоих видов.

В этих уравнениях учитывается возможность увеличения численности каждого вида в присутствии другого вида, т. е. признак истинно мутуалистических отношений. Однако такая модель воспроизводит ситуацию, в которой численность обоих мутуалистов взрывообразно и неограниченно возрастает. Очевидно, что это нереалистично. Другие попытки моделирования мутуализма приводят к заключению, что такое взаимодействие довольно нестабильно. Но большая часть данных, полученных в естественных условиях, показывает его высокую устойчивость и способность быстро восстанавливаться после нарушений. Почти наверняка неудача этих моделей объясняется их подходом к мутуализму как к зеркальному отражению конкуренции; в них предусматривается, что ограничения роста популяции, существующие для отдельного вида, при мутуализме ослабляются. В действительности же большинство случаев мутуализма, вероятно, не ослабляет ограничения, а устраняет, замещая другими.

Безусловно, экологи недооценивали значение мутуализма даже в большей степени, чем паразитизма. Но изучение мутуализма затрагивает одну из наиболее фундаментальных проблем экологии.

Протокооперация – это факультативные взаимовыгодные отношения между двумя популяциями. Связанные этими отношениями виды могут встречаться как вместе, так и порознь. Вероятно, протокооперация распространена значительно шире, чем об этом принято думать. Зачастую грань между протокооперацией и мутуализмом провести весьма нелегко. Иногда наблюдаются промежуточные между этими двумя категориями отношения, когда один из видов может встречаться и без второго, а второй в своем распространении всецело зависит от первого.

Рассматриваемое нами отношение может быть связано непрерывным переходом не только с мутуализмом, но и с комменсализмом. В случае взаимовыгодных отношений, выгода, получаемая двумя видами, далеко не всегда является одинаковой. Если для одного из видов отношения становятся практически безразличными, их следует классифицировать как проявление комменсализма

3.6. Комменсализм как форма взаимодействия популяций

Комменсализмом называются прямые или опосредованные через среду отношения между двумя популяциями, от которых одна – популяция комменсала – получает выгоду (увеличивает свою численность в ответ на увеличение численности партнера), а другая – популяция хозяина – ин-

дифферентна к этим отношениям и не зависит от численности комменсала. Из этого определения следует, что выгода, которую получает комменсал, не связана с какими-то специальными затратами со стороны хозяина, а является следствием его нормальной активности или жизнедеятельности. Зачастую комменсализм связан почти непрерывными переходами с протокооперацией (если хозяин начинает получать выгоду от своего партнера) или с паразитизмом (если хозяин испытывает вред).

Основой формирования комменсализма могут быть различные типы биотических связей: трофические (комменсал может питаться отмершими хозяевами или их частями, а также отходами их жизнедеятельности), топические (комменсал использует другой вид как место обитания – *синойкия*), форические (комменсал обеспечивает распространение или расселение за счет другого вида – *зоохория*).

Моделирование взаимодействия между комменсалами и их хозяевами – задача, аналогичная рассмотренным нами для других типов взаимодействий. Логической основой является все то же уравнение Лотки-Вольтерра. Математическая модель взаимодействия имеет вид:

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = r_1(1 - N_1/K_1 + \beta_{12}N_2/K_1)N_1 \\ \frac{dN_2}{dt} = r_2(1 - N_2/K_2)N_2, \end{cases}$$

где $\beta_{12}N_2/K_1$ - компонент, отражающий положительное влияние хозяина или результатов его жизнедеятельности. Исход взаимодействия определяется графическим решением системы уравнений: $0 = K_1 - N_1 + \beta_{12}N_2$ и $0 = K_2 - N_2$.

Отношения типа комменсализма очень важны в природе, так как способствуют более тесному сожительству видов, более полному освоению среды и использованию пищевых ресурсов.

3.7 Аменсализм и нейтрализм

Аменсализм - тип межвидовых взаимоотношений, при котором один вид, именуемый аменсалом, претерпевает угнетение роста и развития, а второй, именуемый ингибитором, таким испытаниям не подвержен. Иногда аменсализм рассматривают как крайний случай конкуренции. Такие отношения возникают, когда один из конкурентов оказывается существенно сильнее другого.

Аменсализм широко распространен во взаимоотношениях видов растений и ингибирующим фактором является либо отрицательное средообразование (одностороннее или, реже, взаимное), либо выделение ингибитором в окружающую среду каких-либо прижизненных выделений, отрицательно воздействующих на растение-аменсал (аллелопатия).

Примером одностороннего отрицательного средообразования может служить влияние деревьев-доминантов на виды мохового и травяного ярусов. Пример взаимного отрицательного средообразования – отношения

сфагновых мхов и сосудистых растений на сфагновом болоте. Между сфагновыми мхами, неограниченно растущими вверх, и сосудистыми растениями - вересковыми (багульник, болотный мирт, андромеда, клюква), сосной и некоторыми осоками – складываются отношения взаимного аменсализма без конкуренции. В тропических океанах распространено явление, называемое «красным приливом». Планктонные панцирные жгутиковые водоросли динофлагелляты накапливают в себе токсины, которым подавляют конкурентов и защищаются от хищников. Когда этих водорослей становится много, вода приобретает красноватый оттенок и становится опасна для большинства живых организмов, включая рыб и донную фауну.

Динамика численности видов при взаимодействии по типу аменсализма описывается моделью вида:

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = r_1(1 - N_1/K_1 - \alpha_{12}N_2/K_1)N_1 \\ \frac{dN_2}{dt} = r_2(1 - N_2/K_2)N_2, \end{cases}$$

в которой компонент $-\alpha_{12}N_2/K_1$ отражает интенсивность ингибирования одного вида другим.

Исход взаимодействия определяется графическим решением системы уравнений: $K_1 - N_1 = 0$ и $K_2 - N_2 - \alpha_{21}N_1 = 0$.

Наконец, еще один тип взаимодействия, выделенный нами в общей классификации – **нейтрализм** – отношение, при котором популяции не влияют друг на друга. Сказанное означает, что эти две популяции как бы не существуют друг для друга.

Может ли такое явление наблюдаться вообще, когда речь идет о двух популяциях, населяющих одну экосистему? Строго говоря, нет. Каждый организм потребляет ресурс, рассеивает энергию, изменяет среду и тем самым, хотя бы в небольшой степени, влияет на все обитающие совместно с ним организмы. Но это влияние может быть очень малым – ниже некоего порогового значения, после которого рассматривать его становится незачем.

С этой точки зрения нейтрализм – не отсутствие влияния двух популяций друг на друга, а ситуация, когда таким влиянием можно пренебречь.

А в каком случае взаимодействие двух популяций в составе одной экосистемы будет минимальным? Когда между популяциями нет прямых связей, когда они принадлежат к разным трофическим цепям, каждая из которых хорошо зарегулирована. Вероятно, многоножка геофил, питающаяся мелкими беспозвоночными детритной пищевой цепи, и соя, питающаяся плодами и насекомыми в кронах деревьев, очень слабо влияют друг на друга, связи между ними могут быть опосредованными, трудно выявляемыми.

Все типы взаимодействия популяций решают важные экологические задачи: во-первых, стабилизируют популяции и сообщества, повышая их устойчивость; во-вторых, решают энергетическую проблему функционирования экосистем, прежде всего, за счет трофических связей между популяциями.

ЛИТЕРАТУРА

Основная:

1. Бигон М. Экология. Особи, популяции и сообщества: в 2-х т. / М. Бигон, Дж. Харпер, К. Таунсенд. – М.: Мир, 1989.
2. Галковская Г.А. Основы популяционной экологии: учеб. пособие / Г.А. Галковская. – Минск: Лексис. 2001.
3. Гиляров А.М. Популяционная экология / А.М. Гиляров. – М.: Изд-во МГУ, 1990.
4. Голубев А.П. Основы количественной экологии: курс лекций / А.П. Голубев. – Минск: МГЭУ им. А.Д. Сахарова, 2007.
5. Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша / П. Джиллер. – М.: Мир, 1988.
6. Одум Ю. Экология / Ю. Одум: в 2 т. – М.: Мир, 1986.
7. Яблоков А.В. Популяционная биология / А.В.Яблоков. – М.: Высшая школа, 1987.

Дополнительная:

1. Пианка Э. Популяционная экология / Э. Пианка. – М.: Мир, 1981.
2. Пианка Э. Эволюционная экология / Э. Пианка. – М.: Мир, 1981.
3. Риклефс Р. Основы общей экологии / Р. Риклефс. – М.: Мир, 1979.
4. Солбриг О. Популяционная биология и эволюция / О. Солбриг, Д. Солбриг. – М.: Мир, 1982.
5. Тимофеев-Ресовский Н.В. Очерк учения о популяции / Н.В.Тимофеев-Ресовский, А.В. Яблоков, Н.В. Готов. – М.: Наука, 1973.
6. Уильямсон М. Анализ биологических популяций / М. Уильямсон. – М.: Мир, 1975.
7. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы / Р. Уиттекер. – М.: Прогресс, 1980.
8. Яблоков А.В. Введение в фенетику популяций. Новый подход к изучению природных популяций / А.В. Яблоков, Н.И. Ларина. – М.: Высшая школа, 1985.

Учебное издание

МУСАТОВА Оксана Витальевна
КУЗЬМЕНКО Виталий Яковлевич

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ

Методические материалы к курсу лекций

Технический редактор *Г.В. Разбоева*
Компьютерный дизайн *Т.Е. Сафранкова*

Подписано в печать . Формат 60x84¹/₁₆. Бумага офсетная.

Усл. печ. л. 2,96. Уч.-изд. 2,86. Тираж экз. Заказ .

Издатель и полиграфическое исполнение – учреждение образования
«Витебский государственный университет им. П.М. Машерова».

ЛИ № 02330 / 0494385 от 16.03.2009.

Отпечатано на ризографе учреждения образования
«Витебский государственный университет им. П.М. Машерова».

210038, г. Витебск, Московский проспект, 33.