

Принципы популяционной экологии

5

ВВЕДЕНИЕ

В каждом поколении у организмов, размножающихся половым путем, происходит смешение генетического материала. Этот общий генетический материал называется *генофондом*, а совокупность всех организмов, объединенных генофондом, именуется *менделевской популяцией*. По сравнению с отдельными клетками или организмами популяции представляют собой более абстрактные концептуальные сущности; в некотором смысле они менее конкретны, но тем не менее они вполне реальны. Генофонд характеризуется непрерывностью как в пространстве, так и во времени, и, следовательно, организмы, принадлежащие к данной популяции, или имеют общего предка, или потенциально способны к скрещиванию. Популяция иначе может быть определена как группа особей, вероятность скрещивания которых друг с другом велика по сравнению с вероятностью скрещивания с представителями какой-либо другой группы. Менделевские популяции как таковые — это совокупности организмов со значительным генетическим обменом. Подобные совокупности называют также *демами*, а изучение статистики их жизни — *демографией*.

На практике провести границу между популяциями крайне трудно, за исключением лишь некоторых необычных случаев. Несомненно, что воробы, завезенные из Англии в Австралию, больше не обмениваются генами с воробьями, завезенными в Северную Америку, и, следовательно, каждая из этих групп функционально представляет собой отдельную популяцию. Хотя потенциально они, наверное, и способны к скрещиванию, вероятность такового ничтожно мала из-за их географической разобщенности. Подобные различия существуют также и в меньших масштабах на более локальных уровнях — как между отдельными местообитаниями, так и в их пределах. Например, воробы, завезенные из Англии в Восточную и Западную Австралию, образуют отдельные популяции, так как разделены пустыней, в которой они жить не могут.

В соответствии с приведенным выше определением организмы, размножающиеся неполовым путем (например, растения, отпочекивающие от себя дочерние особи), строго говоря, не образуют истинных популяций; в этом случае нет общего генофонда, нет скрещивания и все потомство генетически в значительной степени

идентично. Однако даже такие нескрещивающиеся растения и животные часто образуют группировки, обладающие целым рядом свойств, присущих типичным популяциям организмов с половым размножением. Многие из изученных видов животных и растений хотя бы периодически размножаются половым путем, смешивая в некоторой степени свои гены и образуя настоящие менделевские популяции. Популяции различаются по размерам от очень малых (несколько индивидуумов на заселяемом острове) до очень больших, насчитывающих миллионы особей, как, например, популяции некоторых широко распространенных видов мелких насекомых. Чаще встречаются популяции, численность которых измеряется сотнями или тысячами особей. Одновременное рассмотрение на популяционном уровне организмов, размножающихся как половым, так и бесполым путем, часто позволяет нам удивительным образом углубить наши представления о роли особей в популяциях.

Способность особи сохранить свои гены в генофонде целой популяции, или, иначе, ее успех в размножении, оценивается величиной приспособленности. Для каждого члена популяции характерна своя относительная приспособленность, которая частично определяет и приспособленность других членов популяции. Дать определение понятию приспособленности и понять его суть можно, только рассматривая организм в среде его обитания.

Характеристика на уровне популяции любого непрерывно изменяющегося метрического признака особи, например роста или веса, всегда включает две величины: *среднее* и *дисперсию* (статистическую меру разброса данных, основанную на оценке среднего квадрата отклонений от среднего). Каждая отдельно взятая особь характеризуется только одной величиной измеряемого признака, но популяция описывается двумя — средним и дисперсией (практически мы обычно оцениваем среднее и дисперсию только для выборки). Данные показатели являются *популяционными параметрами* и их немыслимо определить, не рассматривая популяции. Популяции присущи и другие свойства, например рождаемость, смертность, возрастная структура, соотношение полов, частоты генов, генетическое разнообразие, скорость роста, форма кривой роста, плотность и т. д. Отдельные популяционные показатели будут рассмотрены ниже.

ТАБЛИЦЫ ВЫЖИВАНИЯ И ТАБЛИЦЫ РАЗМНОЖЕНИЯ

Страховые компании при расчете страховой суммы полагаются на результаты статистической обработки обширной выборки данных об определенных событиях, произошедших в прошлом, что позволяет этим компаниям судить о средней частоте этих событий. Затем, обеспечив себя соответствующей прибылью и определенной

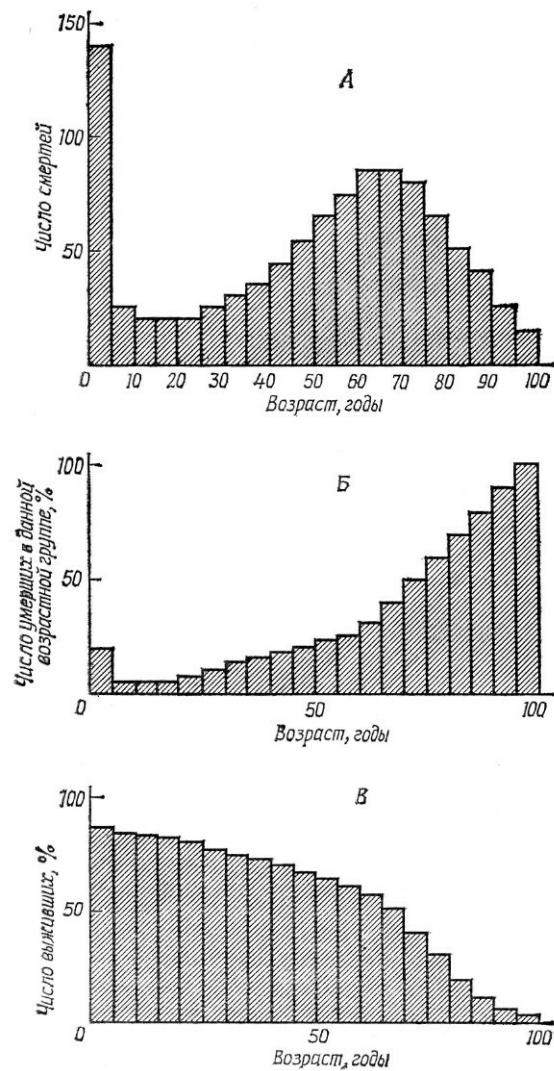


Рис. 5.1. Гипотетические данные, характеризующие смертность в некой популяции человека, используемые при расчете страховой суммы (сведения по каждому полу в принципе должны рассматриваться отдельно). А. Необработанные данные, показывающие распределение общего количества смертей по разным возрастам для выборки в 1000 индивидуумов. Для удобства сведения о числе смертей объединены по возрастным группам за каждые 5 лет. Б. Смертность (q_x) в разном возрасте, выраженная в процентах индивидуумов, умерших за определенный возрастной интервал, от общего численности данной возрастной группы (для того, чтобы подсчитать эти величины, необходимо иметь большую выборку из популяции). Значения смертности высоки в более старших возрастных группах, так как эти группы насчитывают сравнительно мало индивидуумов, многие из которых умирают в течение рассматриваемого возрастного интервала. В. Процент индивидуумов от начальной численности когорты, доживающих до определенного возраста при принятом выше распределении смертности по возрастам. При делении на 100 эти величины дают оценку вероятности того, что некий средний новорожденный доживет до данного возраста x .

гарантией, страховая компания продает страховые полисы. Рассмотрим, каким же образом рассчитывается сумма на страхование жизни. Исходные данные представляют собой просто среднее число смертей, приходящееся в популяции на каждый возраст, или, иначе говоря, распределение частот смертей по возрастам (рис. 5.1, А). Из этих оценок возрастного распределения популяции рассчитывается специфическая величина смертности для каждого возраста, которая представляет собой просто процент особей определенной возрастной группы, умерших за данный возрастной промежуток (рис. 5.1, Б). Смертность в возрасте x обозначается как q_x и называется иногда «силой смертности» (force of mortality) или «возрастной смертностью»¹ (age-specific death rate). На рис. 5.1 данные сгруппированы по возрастным классам, охватывающим периоды по пять лет. Если популяция велика, а возрастные группы очень мелкие (объединяющие, например, только особей, рожденных в один день), то эти кривые должны быть значительно гладже и почти непрерывными (различие между дискретными и непрерывными процессами или признаками постоянно будет проводиться в этой главе). Демографы, отталкиваясь от дискретных возрастных классов, используют расчетные способы для описания полученных распределений непрерывными функциями, позволяющими производить необходимые оценки для любых точек в пределах возрастных классов.

Еще один полезный способ применения таблиц выживания — вычисление процента особей, доживших до определенного возраста (рис. 5.1, 5). Начав с некоторой когорты новорожденных особей, можно, последовательно вычитая процент особей, умерших в каждом возрасте, определить, какой процент изначальной численности когорты доживает до каждого конкретного возраста. Полученная таким образом слаженная непрерывная кривая (как на рис. 5.2 и 5.3) называется кривой выживания. Доля особей, доживших до возраста x и обозначаемая обычно как l_x , соответствует средней вероятности того, что новорожденная особь доживет до данного возраста.

В конечном счете нашу страховую компанию интересует оценка ожидаемой продолжительности жизни, или, другими словами, сколько еще в среднем проживет индивидуум, достигший возраста x . Для новорожденных особей (возраст 0) средняя ожидаемая продолжительность жизни равна средней продолжительности жизни когорты. Вообще ожидаемая продолжительность дальнейшей жизни в любом возрасте x — это просто средняя продолжительность оставшейся жизни индивидуумов, доживших до возраста x .

¹ Английские термины «скорость рождаемости» (birth rate) и «скорость смертности» (death rate) в зависимости от контекста переводятся иногда как «рождаемость» и «смертность». — Прим. перев.

В формализованном виде данное положение может быть записано следующим образом:

$$E_x = \frac{\sum_{y=x}^{\infty} l_y}{l_x}, \text{ или } E_x = \frac{\int_x^{\infty} l_y dy}{l_x} \quad (1)$$

где E_x — ожидаемая продолжительность жизни в возрасте x , а y — возраст. Первая приведенная форма уравнения дискретная, а вторая — непрерывная. Схема расчета E_x приведена в табл. 5.1. Мужчинам выплачивается более высокая страховая премия,

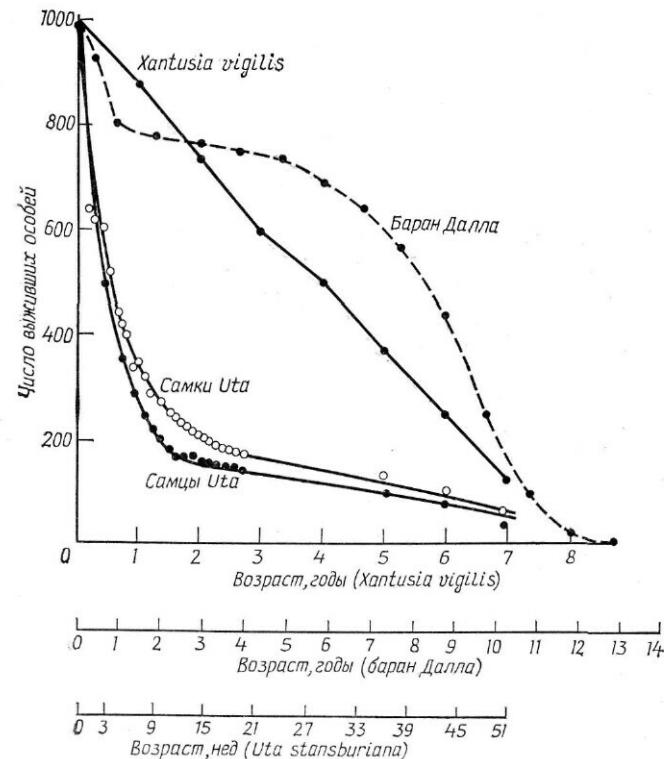


Рис. 5.2. Несколько кривых выживания в арифметическом масштабе (сравните их с сильно выпуклыми кривыми при представлении данных в полулогарифмическом масштабе, как это показано на рис. 5.3). Хотя обычно пользуются и теми и другими графиками, предпочтение все же следует отдать полулогарифмическим. График, характеризующий выживаемость ящерицы *Xantusia*, в арифметическом масштабе имеет вид диагональной прямой, а в полулогарифмическом — сильно выпуклой кривой, тогда как для другого вида ящериц (*Uta*) кривая выживаемости в арифметическом масштабе имеет вид гиперболы, а в полулогарифмическом масштабе — вид диагональной прямой. (По Deevey, 1947; Tinkle, 1967; Zweifel, Lowe, 1966.)

ПРИНЦИПЫ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ЭКОЛОГИИ 115

Таблица 5.1. Пример подсчета E_x , T , R_0 и v_x в гипотетической стабильной популяции с дискретными возрастными классами по уравнениям (1) — (4)

Возраст (x)	l_x	m_x	$l_x m_x$	$x l_x m_x$	E_x (см. ниже)	v_x (см. ниже)
0	1,0	0,0	0,00	0,00	3,40	1,00
1	0,8	0,2	0,16	0,16	3,00	1,25
2	0,6	0,3	0,18	0,36	2,67	1,40
3	0,4	1,0	0,40	1,20	2,50	1,65
4	0,4	0,6	0,24	0,96	1,50	0,65
5	0,2	0,1	0,02	0,10	1,00	0,10
6	0,0	0,0	0,00	0,00	0,00	0,00
Суммы		2,2 (Валовая рождаемость)	1,00 (R_0)	2,78 (T)		

Ожидаемая продолжительность жизни:

$$E_0 = (l_0 + l_1 + l_2 + l_3 + l_4 + l_5)/l_0 = (1,0 + 0,8 + 0,6 + 0,4 + 0,2)/1,0 = 3,4/1,0$$

$$E_1 = (l_1 + l_2 + l_3 + l_4 + l_5)/l_1 = (0,8 + 0,6 + 0,4 + 0,4 + 0,2)/0,8 = 2,4/0,8 = 3,0$$

$$E_2 = (l_2 + l_3 + l_4 + l_5)/l_2 = (0,6 + 0,4 + 0,4 + 0,2)/0,6 = 1,6/0,6 = 2,67.$$

$$E_3 = (l_3 + l_4 + l_5)/l_3 = (0,4 + 0,4 + 0,2)/0,4 = 1,0/0,4 = 2,5.$$

$$E_4 = (l_4 + l_5)/l_4 = (0,4 + 0,2)/0,4 = 0,6/0,4 = 1,5.$$

$$E_5 = l_5/l_5 = 0,2/0,2 = 1,0.$$

Репродуктивная ценность:

$$v_0 = \frac{l_0}{l_0} m_0 + \frac{l_1}{l_0} m_1 + \frac{l_2}{l_0} m_2 + \frac{l_3}{l_0} m_3 + \frac{l_4}{l_0} m_4 + \frac{l_5}{l_0} m_5 = 0,0 + 0,16 + 0,18 + 0,40 + 0,24 + 0,02 = 1,00$$

$$v_1 = \frac{l_1}{l_1} m_1 + \frac{l_2}{l_1} m_2 + \frac{l_3}{l_1} m_3 + \frac{l_4}{l_1} m_4 + \frac{l_5}{l_1} m_5 = 0,20 + 0,225 + 0,50 + 0,30 + 0,025 = 1,25$$

$$v_2 = \frac{l_2}{l_2} m_2 + \frac{l_3}{l_2} m_3 + \frac{l_4}{l_2} m_4 + \frac{l_5}{l_2} m_5 = 0,30 + 0,67 + 0,40 + 0,03 = 1,40$$

$$v_3 = \frac{l_3}{l_3} m_3 + \frac{l_4}{l_3} m_4 + \frac{l_5}{l_3} m_5 = 1,0 + 0,6 + 0,05 = 1,65$$

$$v_4 = \frac{l_4}{l_4} m_4 + \frac{l_5}{l_4} m_5 = 0,60 + 0,05 = 0,65$$

$$v_5 = \frac{l_5}{l_5} m_5 = 0,10$$

чем женщинам, так как кривая выживания первых падает более резко и, следовательно, для любого заданного возраста ожидаемая продолжительность жизни мужчин меньше, чем женщин. На рисунках 5.2 и 5.3 показаны некоторые кривые выживания, иллюст-

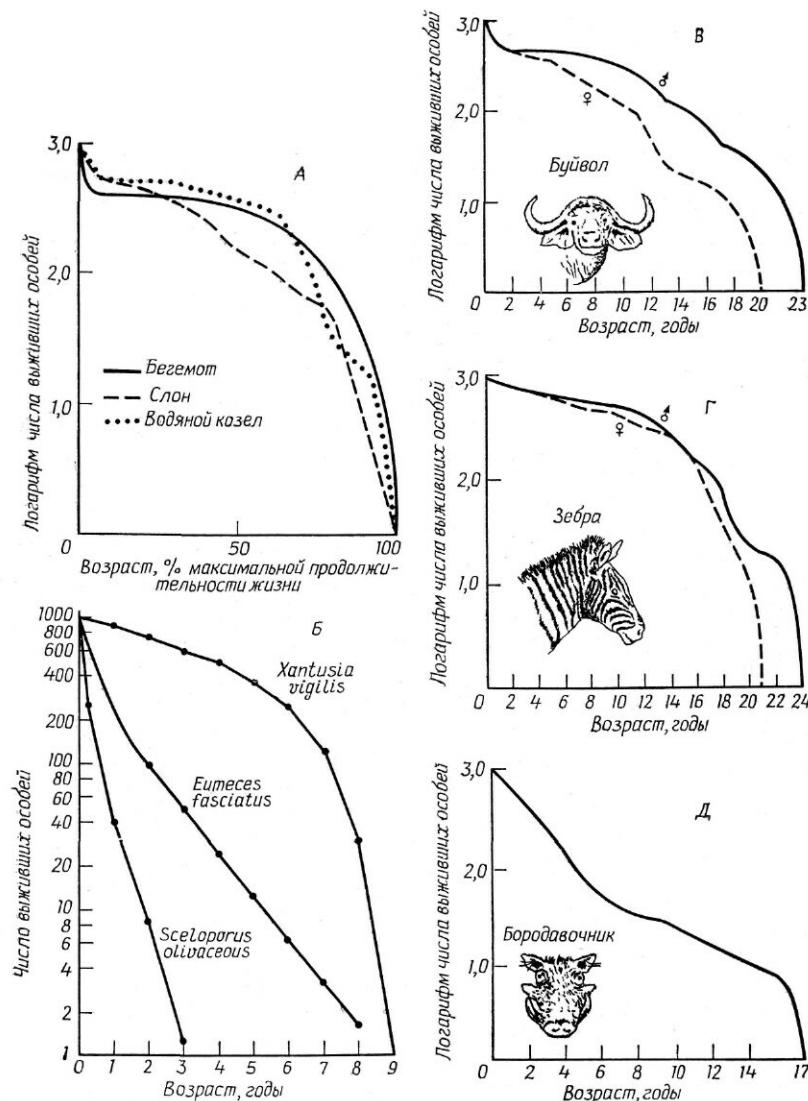


Рис. 5.3. Кривые выживания для некоторых видов животных, представленные в полулогарифмическом масштабе. Сравните кривую для *Xantusia* (Б) с кривой для этого вида на рис. 5.2, построенной по тем же самым данным. Преимущество полулогарифмической шкалы в том, что прямая на таком графике соответствует одинаковой смертности в любом возрасте. (По Zweifel, Lowe, 1966; Spinage, 1972; последняя ссылка с разрешения Duke University Press.)

рирующие большое их разнообразие, наблюдаемое в природных популяциях. Сильно выпуклая кривая выживания (образующая в полулогарифмическом масштабе почти прямой угол) отражает ситуацию, при которой смертность до определенного возраста очень низкая, а затем чрезвычайно быстро возрастает. Такая кривая, называемая кривой выживания типа I (Pearl, 1928), характерна для ящериц *Xantusia vigilis* и *Scincella laterale*, барана Далла, большинства африканских копытных, человека и, по-видимому, вообще для большинства млекопитающих (Caughley, 1966). При относительно постоянной для разных возрастов смертности полулогарифмические кривые имеют вид диагонали (кривые типа II); такие кривые характерны для некоторых ящериц (*Uta stansburiana* и *Eumeces fasciatus*), бородавочника и большинства птиц. На самом деле существуют два вида кривых типа II, соответствующие постоянной вероятности умереть в единицу времени и постоянному числу смертей в единицу времени (Slobodkin, 1962). У многих рыб, морских беспозвоночных, большинства насекомых, а также у многих растений смертность на ранних стадиях развития очень высокая, а в более поздний период — низкая, что отражается кривой выживания типа III, напоминающей вогнутую гиперболу. Конечно, все встречающиеся в природе случаи нельзя втиснуть в узкие рамки трех или четырех удобных категорий, и между выделенными «типовыми кривыми» существует целый ряд промежуточных. Кроме того, таблицы выживания не постоянны, а изменяются в зависимости от конкретных условий существования. Позднее мы рассмотрим эволюцию смертности и старения, но сначала необходимо обратиться к другому важному для популяции процессу — размножению.

Число потомков, производимых в среднем особью возраста x за данный возрастной период, обозначается через m_x . Учитывается только потомство, входящее в нулевой возрастной класс, который устанавливается довольно произвольно — можно начать таблицу выживания с момента оплодотворения, рождения или выхода из-под родительской опеки, в зависимости от того, что является наиболее удобным в каждом конкретном случае. Поскольку любой организм имеет двух родителей, он, для того чтобы заместить самого себя, должен иметь по крайней мере двух потомков. Данное обстоятельство придает биологический смысл тому, что размножающиеся половым путем организмы передают каждому из своих потомков только половину своего генома. Сумма m_x по всем возрастам, или общее число потомков, которое может быть произведено в среднем организмом при отсутствии смертности, называется валовой рождаемостью (gross reproductive rate). Подобно выживаемости, распределение периодов размножения и величин плодовитости, или, иначе, таблицы m_x , широко варьируют в зависимости от условий среды и видов организмов. Некоторые, например однолетние растения и многие насекомые, размножаются в

течение жизни только один раз. Другие, например многолетние растения и многие позвоночные, размножаются многократно. Число продуцированных яиц и их относительный размер также изменяются в широком диапазоне (до нескольких порядков). Размер помета, обычно обозначаемый как B и определяемый количеством молодых особей, родившихся во время каждого размножения, будет обсуждаться ниже на с. 141—154.

Размножение может происходить в самом конце жизни, но может начаться и почти немедленно после вылупления или рождения. Возраст первого размножения обычно обозначается как α , а возраст последнего — как ω . Для организма, размножающегося только один раз, среднее время от яйца до яйца или продолжительность периода от поколения до поколения называется *временем генерации* (T), которое в данном случае просто равно α . Однако для животных, размножающихся многократно, время генерации определить сложнее. Среднее время между поколениями для организмов с повторяющимися периодами размножения может быть примерно оценено как $F=(\alpha + \omega)/2$. Более точно можно измерить величину T , взвешивая каждый возраст в соответствии с его общей реализованной плодовитостью ($l_x m_x$), используя для этого уравнения

$$T = \sum_{x=\alpha}^{\omega} x l_x m_x, \quad \text{или} \quad T = \int_{\alpha}^{\omega} x l_x m_x dx \quad (2)$$

(см также табл. 5.1). Данные уравнения применимы только по отношению к стационарной популяции. Если же численность популяции увеличивается или уменьшается, то правую часть уравнения следует разделить на чистую скорость размножения R_0 (см. ниже) с целью стандартизации среднего числа последовательных поколений на одну особь. Следовательно, среднее время генерации — это среднее из возрастов родителей в моменты рождения у них детей, или, точнее, *средний возраст, в котором родители произвели на свет своих потомков*.

ЧИСТАЯ СКОРОСТЬ РАЗМНОЖЕНИЯ И РЕПРОДУКТИВНАЯ ЦЕННОСТЬ

Очевидно, что немногие организмы реализуют в течение жизни весь свой репродуктивный потенциал, в связи с чем возникает задача оценить число потомков, произведенных особями, подверженными обычной средней смертности. Для этого используют показатель *чистой скорости размножения* (R_0), определяемый как *среднее число потомков нулевого возраста, произведенных в среднем организмом за всю его жизнь*. Математически R_0 — это просто сумма произведений специфической для каждого возраста выжи-

ваемости и плодовитости, где суммирование проводится по всем возрастам, в которых происходит размножение:

$$R_0 = \sum_{x=0}^{\omega} l_x m_x, \quad \text{или} \quad R_0 = \int_0^{\omega} l_x m_x dx \quad (3)$$

Очевидно, что вместо пределов 0 и ω могут быть использованы α и ω , так как произведение $l_x m_x$ равно нулю для любого возраста, в котором не происходит размножения. Подчеркнем еще раз, что левое уравнение соответствует дискретным возрастным классам, а правое — непрерывной градации возрастов. Табл. 5.1 иллюстрирует подсчет R_0 по дискретным значениям l_x и m_x , а на рис. 5.4 графически представлены непрерывно меняющиеся исходные данные.

Популяция растет, если $R_0 > 1$, стабильна, если $R_0 = 1$, и сокращается, если $R_0 < 1$. Поэтому чистую скорость размножения называют также *скоростью замещения популяции*. Стабильная равновесная популяция, характеризующаяся круто спадающей L-кривой, должна иметь соответственно и высокие значения m_x для того, чтобы заместить саму себя (когда смертность велика, рождаемость также должна быть велика). И наоборот, когда значения l_x высоки, значения m_x должны быть низки, чтобы поддержать равенство $R_0 = 1$.

Другая важная концепция, разработанная впервые Фишером (Fisher, 1930), касается репродуктивной ценности. Какой вклад в среднем вносят члены определенной возрастной группы в обра-

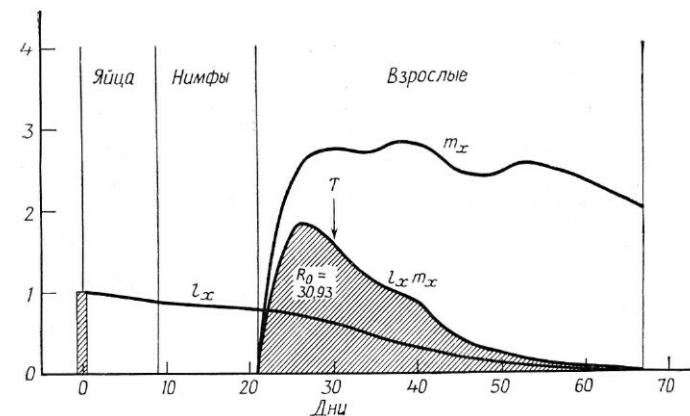


Рис. 5.4. Непрерывное распределение величин l_x и m_x и их произведений $l_x m_x$ для популяции вши *Pediculus humanus* в зависимости от возраста. Заштрихованная площадь под кривой $l_x m_x$ соответствует реализованной плодовитости, которая равна чистой скорости размножения R_0 . (Из Smith F. E. Dynamics of Growth Processes, ed. E. J. Boell (copyright 1954 by Princeton University Press), рис. 1, с. 278, по Evans, Smith, 1952; напечатано с разрешения Princeton University Press.)

зование тех особей следующего поколения, которые дожили до данного возраста? В стабильной, не увеличивающейся и не уменьшающейся, популяции *репродуктивная ценность* (v_x) определяется как *специфическое для каждого возраста ожидание будущего потомства*. Математически данная величина для стабильной популяции в условиях равновесия определяется следующей формулой:

$$v_x = \sum_{t=x}^{\infty} \frac{l_t}{l_x} m_t, \text{ или } v_x = \int_x^{\infty} \frac{l_t}{l_x} m_t dt \quad (4)$$

Как и раньше, левое уравнение — для дискретных возрастных групп, а правое — для непрерывного возрастного распределения.

Член $\frac{l_t}{l_x}$ представляет собой вероятность выживания особей возраста x до возраста t , а m_t — средний успех размножения особей возраста t . Ясно, что для новорожденных особей в стабильной популяции v_0 точно равняется чистой скорости размножения R_0 . Репродуктивная ценность особи, достигшей пострепродуктивного периода, равна нулю, так как от нее нельзя ожидать новых потомков; кроме того, поскольку естественный отбор оперирует только посредством дифференциального успеха размножения (гл. 1), такая закончившая размножение особь не подвержена действию отбора (см. также с. 154—157). При разнообразных значениях l_x и m_x репродуктивная ценность максимальна в начале периода размножения, а затем она уменьшается, так как с возрастом плодовитость обычно падает (хотя сама плодовитость является объектом естественного отбора — см. с. 141—154). В табл. 5.1 приведен способ расчета репродуктивной ценности в стабильной популяции. На рис. 5.5 показано, как меняется репродуктивная ценность особей в зависимости от возраста в разных популяциях.

В популяциях с меняющейся численностью репродуктивная ценность представляет собой полученную для *настоящего момента оценку потомства, ожидаемого в будущем*. Фактически она определяется числом потомков, которых должна была произвести в возрасте x особь, не дожившая до возраста $x+1$, для того чтобы оставить столько потомков, сколько она могла бы их произвести, если бы дожила до возраста $x+1$ и далее вела бы себя как особь, характеризующаяся средней выживаемостью и плодовитостью. В растущей популяции (рис. 5.5, А) репродуктивная ценность очень молодых особей низка по двум причинам. Во-первых, из-за того, что существует некоторая вероятность смерти до наступления репродуктивного периода, и, во-вторых, из-за того, что размножающаяся популяция в будущем станет больше, и относительный вклад будущего потомства в общий генофонд меньше, чем у потомства, родившегося в настоящий момент. И наоборот, в сокра-

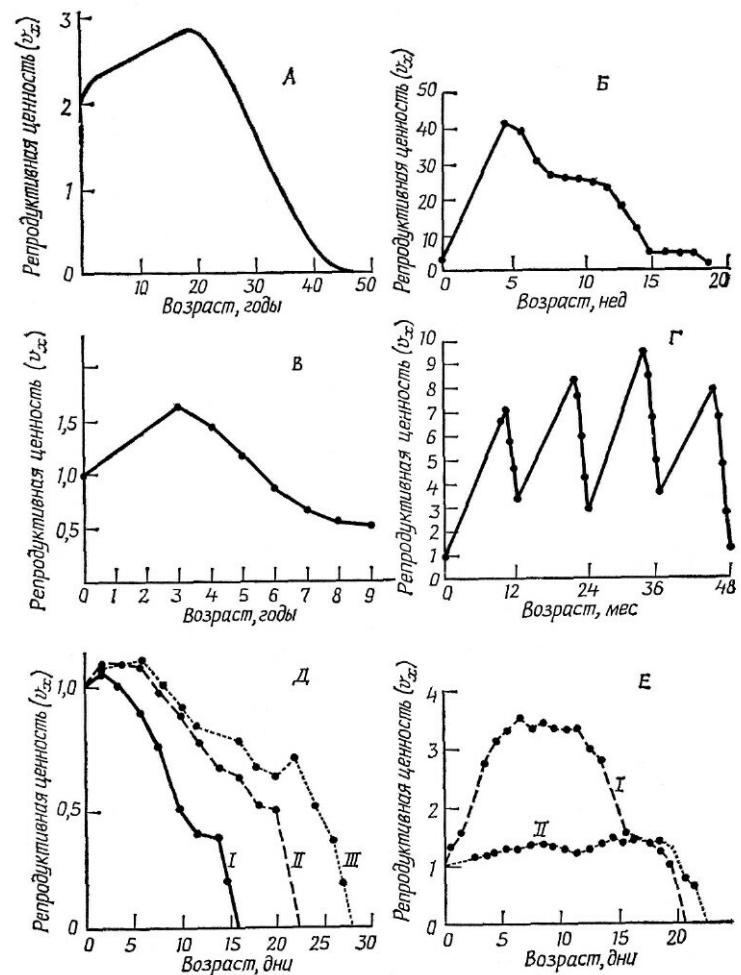


Рис. 5.5. Изменение репродуктивной ценности в зависимости от возраста для различных популяций. А. Женщины Австралии (1911 г.). (Из Fisher 1958a.) Б. Лабораторная популяция жуков *Calandra oryzae*. (По данным Birch, 1948.) В. Живородящая ящерица *Xantusia vigilis* (из Калифорнии), дающая по одному помету в год. (По данным Zweifel, Lowe, 1966.) Г. Яйцекладущая ящерица *Uta stansburiana* (из Невады), дающая по несколько кладок в течение каждого сезона размножения. (По данным Turner et al., 1970.) Д. Лабораторная популяция микроскопического водного ракообразного *Alonella globulosa* при культивировании его в трех вариантах опыта, различающихся по интенсивности конкуренции и давлению хищников, I — контроль; II — одна рыба; III — две рыбы. Е. Лабораторная популяция микроскопического водного ракообразного *Pseudosida bidentata* в двух вариантах опыта, различающихся по давлению хищников. I — одна рыба; II — две рыбы. (Д и Е по Neil), 1972.)

щающейся популяции потомство, ожидаемое в будущем, внесет больший вклад в общий генофонд по сравнению с потомством, родившимся в настоящее время, поскольку сама популяция будет меньше. Следовательно, для растущей популяции потомство, произведенное в настоящее время, имеет большее значение, чем произведенное в будущем, тогда как для сокращающейся популяции большую ценность имеет будущее потомство. Указанный компонент репродуктивной ценности приложим только к популяциям с меняющейся численностью и вычислять его довольно трудоемко.

Общая форма уравнения для определения репродуктивной ценности в любой популяции, независимо от того, стабильна она или изменяется, следующая:

$$\frac{v_x}{v_0} = \frac{e^{rx}}{l_x} \sum_{t=x}^{\infty} e^{-rt} l_t m_t, \quad \text{или} \quad \frac{v_x}{v_0} = \frac{e^{rx}}{l_x} \int_x^{\infty} e^{-rt} l_t m_t dt \quad (5)$$

где e — основание натуральных логарифмов, а r — мгновенная удельная скорость увеличения (см. ниже). Экспоненты e^{rx} и e^{-rt} взвешивают потомство в соответствии с направлением изменения популяции. В стабильной популяции $r = 0$. Если напомнить читателю, что e^0 и e^{-0} равны 1 и что v_0 в стабильной популяции также равно 1, то он может убедиться, что уравнение (5) превращается в уравнение (4) при r , равном 0. Величина репродуктивной ценности не учитывает влияния таких форм общественного поведения, как родительская опека¹ или забота бабушек о своих внуках, которые увеличивают вероятность выживания особей и их успешного размножения.

Иногда бывает полезно разделить репродуктивную ценность на два компонента: потомство, ожидаемое в непосредственном будущем, и потомство, ожидаемое в более далеком будущем. Для нерастущей популяции

$$v_x = m_x + \sum_{t=x+1}^{\infty} \frac{l_t}{l_x} m_t \quad (6)$$

Второй член в правой части уравнения представляет собой ожидание потомства у особи возраста x в более отдаленном будущем (в возрасте $x+1$ и старше) и известен под названием *остаточной репродуктивной ценности* (Williams, 1966b). Преобразование уравнения (6) показывает, что для особи возраста x остаточная репродуктивная ценность v_x^* равна ее репродуктивной ценности в следующем возрастном интервале (v_{x+1}), умноженной на вероятность выживания особи возраста x в возрастном интервале от x до $x+1$ (т. е. l_{x+1}/l_x):

$$v_x^* = \frac{l_{x+1}}{l_x} v_{x+1} \quad (7)$$

¹ Принятие возраста наступления независимости от родительской опеки за нулевой возрастной класс позволяет обойти это затруднение.

В заключение следует отметить, что любому сочетанию специфической для каждого возраста смертности и плодовитости соответствуют свои собственные значения T , R_0 и r (см. ниже) так же, как и свои кривые v_x и v_x^* .

СТАБИЛЬНОЕ ВОЗРАСТНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ

Другой важный аспект структуры популяции — возрастное распределение (рис. 5.6), т. е. соотношение численностей особей разных возрастных классов. Две популяции, характеризующиеся идентичными распределениями величин l_x и m_x , но различающиеся по возрастной структуре, ведут себя неодинаково и могут даже расти с разными скоростями, если доли размножающихся особей в них не равны. Лотка (Lotka, 1922) доказал, что в любой популяции при сохранении неизменными величин l_x и m_x в конце концов устанавливается *стабильное возрастное распределение*. Когда популяция достигает этого равновесного возрастного распределения

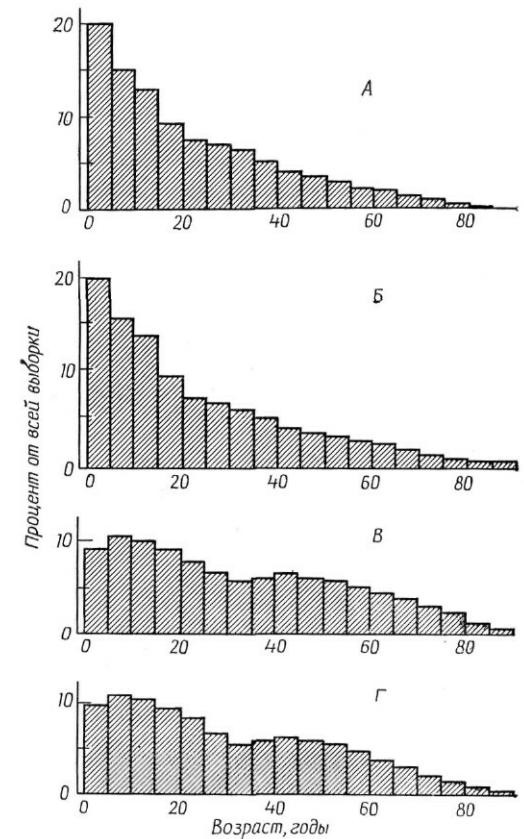


Рис. 5.6. Возрастные распределения двух популяций человека: быстро растущей популяции Алжира (А — женщины, Б — мужчины) и не столь быстро увеличивающейся популяции США (В — женщины; Г — мужчины). (Из Krebs, 1972 по данным 1968 г. Demographic Yearbook of the United Nations, Copyright, United Nations, 1969. Воспроизведено с разрешения.)

ния, процент организмов в каждой возрастной группе остается постоянным: пополнение точно уравновешивается потерями, связанными со смертностью и старением. Если величины l_x и m_x остаются неизменными, то определенное стабильное возрастное распределение достигается очень быстро даже для растущей популяции, причем удельный, т. е. в расчете на одну особь, рост численности каждого возрастного класса сохраняется одним и тем же (равным удельной скорости увеличения популяции (r), определяемой ниже), а вследствие этого и пропорции различных возрастных групп также остаются постоянными. В уравнениях (2) – (9) и (12)–(15) предполагается, что популяция имеет стабильное возрастное распределение. Однако удельная скорость увеличения популяции (r), время генерации (T) и репродуктивная ценность (v) концептуально независимы от конкретной формы данных уравнений, поскольку концепции эти с равным успехом могут быть определены и в понятиях возрастного распределения популяции, хотя математически это несколько более сложно (Vandermeer, 1968). Стабильное возрастное распределение равновесной популяции с чистой скоростью размножения, равной 1, называется «стационарным возрастным распределением». Вычисление стабильного возрастного распределения довольно громоздко, и поэтому мы не будем обсуждать его более подробно, а читателю, интересующемуся этим вопросом, посоветуем воспользоваться литературой, приведенной в конце главы.

СПЕЦИФИЧЕСКАЯ СКОРОСТЬ ЕСТЕСТВЕННОГО УВЕЛИЧЕНИЯ ПОПУЛЯЦИИ

Другой полезный показатель, скрытый в каждой паре таблиц рождений и смертей, — *врожденная (специфическая) скорость естественного увеличения популяции*, называемая иногда малтузианским параметром. Эта величина, обозначаемая обычно буквой r , является мерой мгновенной удельной (в расчете на одну особь) скорости изменения размера популяции и выражается как число особей на единицу времени и на одну особь, т. е. имеет размерность 1/время. В замкнутой популяции специфическая скорость увеличения определяется как мгновенная удельная рождаемость b минус мгновенная удельная смертность d . В незамкнутой популяции $r = (рождаемость + иммиграция) - (смертность + эмиграция)$. Когда удельная рождаемость превышает удельную смертность ($b > d$), популяция растет и r положительно, когда смертность превышает рождаемость ($b < d$), r отрицательно и популяция сокращается.

На практике r довольно трудно вычислить и можно получить лишь ее оценку итерационным методом, используя способ Эйлера:

$$\sum_x e^{-rx} l_x m_x = 1 \quad (8)$$

где e — основание натурального логарифма, а x — возраст. Вывод этого уравнения можно найти в других работах (Mertz, 1970; Emlen, 1973). При условии, что чистая скорость размножения R_0 примерно равна единице, значение r можно приблизительно рассчитать по формуле

$$r \simeq \frac{\ln R_0}{T} \quad (9)$$

где T — время генерации, определенное по уравнению (2) (см. также May, 1976). Из уравнения (9) следует, что r имеет положительное значение, если $R_0 > 1$, и отрицательное, если $R_0 < 1$. Поскольку $\ln 1 = 0$, равенство $R_0 = 1$ соответствует равенству $r = 0$. При оптимальных условиях, когда значение R_0 максимально высоко, популяция характеризуется максимальной скоростью естественного увеличения, обозначаемой через r_{\max} . Заметьте, что специфическая скорость увеличения обратно пропорциональна времени генерации T (см. также рис. 5.27, с. 159).

Максимальная мгновенная удельная скорость увеличения популяции (r_{\max}) варьирует у различных животных в пределах нескольких порядков (табл. 5.2). Мелкие, недолго живущие организмы, например такие, как обычная кишечная палочка *Escherichia coli*, характеризуются довольно высокими значениями r_{\max} , тогда как крупные организмы с большой продолжительностью жизни, например человек, имеют сравнительно низкие значения r_{\max} . Компоненты r_{\max} — это мгновенная удельная рождаемость b и мгновенная удельная смертность d , наблюдаемые в наиболее оптимальных условиях среды. Эволюция скорости размножения и смертности будет рассмотрена в этой главе ниже.

Любая популяция, численность которой линейно увеличивается со временем, имеет постоянную скорость увеличения:

$$\text{Скорость увеличения популяции} = \frac{N_t - N_0}{t - t_0} = \frac{\Delta N}{\Delta t} = \text{const}, \quad (10)$$

где N_t — число особей в момент времени t , N_0 — начальное число особей, t_0 — начальный момент времени.

Однако если r — любая постоянная положительная величина (т. е. удельная скорость увеличения популяции постоянна), то популяция растет по экспоненциальному закону (рис. 5.7). Скорость увеличения такой популяции зависит от ее численности, и чем больше N , тем быстрее она увеличивается. Предположим, что вы хотите определить скорость изменения численности популяции, показанной на рис. 5.7, в какой-то момент времени t . При первом приближении можно оценить величину N непосредственно перед моментом t и после него, например за час до t и на час позже t , применив приведенное выше уравнение $\Delta N / \Delta t$. Однако, обратившись к рис. 5.7, мы видим, что в момент t_1 (например, $t-1\text{ч}$) истинная скорость на самом деле меньше, а в момент t_2 (например,

Таблица 5.2. Оценки максимальной мгновенной скорости естественного увеличения популяции (r_{\max} на особь за сутки) и среднее время генерации для различных организмов

Систематическая группа	Вид	r_{\max}	Время генерации T , сут
Бактерии	<i>Escherichia coli</i>	~60,0	0,014
Простейшие	<i>Paramecium aurelia</i>	1,24	0,33—0,50
Простейшие	<i>Paramecium caudatum</i>	0,94	0,10—0,50
Насекомые	<i>Tribolium confusum</i>	0,120	~ 80
Насекомые	<i>Calandra oryzae</i>	0,110 (0,08—0,11)	58
Насекомые	<i>Rhizopertha dominica</i>	0,085 (0,07—0,10)	~ 100
Насекомые	<i>Pinus tectus</i>	0,057	102
Насекомые	<i>Gibbium psylloides</i>	0,034	129
Насекомые	<i>Trigonogenius globulus</i>	0,032	119
Насекомые	<i>Stethomezum squamosum</i>	0,025	147
Насекомые	<i>Mezium affine</i>	0,022	183
Насекомые	<i>Pinus fur</i>	0,014	179
Насекомые	<i>Eurostus hilleri</i>	0,010	110
Насекомые	<i>Pinus sexpunctatus</i>	0,006	215
Насекомые	<i>Niptus hololeucus</i>	0,006	154
Млекопитающие	<i>Rattus norvegicus</i>	0,015	150
Млекопитающие	<i>Microtus agrestis</i>	0,013	171
Млекопитающие	<i>Canis domesticus</i>	0,009	~ 1000
Насекомые	<i>Magidcada septendecim</i>	0,001	6050
Млекопитающие	<i>Homo sapiens</i>	0,0003	~ 7000

$t+1$ ч) больше, чем при использованной нами линейной экстраполяции. При анализе подобных случаев применяется дифференциальное исчисление, позволяющее вычислить мгновенную скорость изменения в любой момент времени. По мере того как ΔN и Δt становятся все меньше и меньше, отношение $\Delta N/\Delta t$ все больше приближается к истинной оценке скорости в момент времени t (рис. 5.7). В пределе, когда интервал Δt приближается к нулю, $\Delta N/\Delta t$ записывается как dN/dt , что означает мгновенную скорость изменения N в момент t . Экспоненциальный рост популяции записывается простым дифференциальным уравнением:

$$\frac{dN}{dt} = bN - dN = (b - d)N = rN, \quad (11)$$

где b , как и прежде, мгновенная удельная рождаемость, а d — мгновенная удельная смертность. Напомним, что $r = b - d$. Обра-

тите внимание на то, что d в выражении dN/dt не имеет отношения к смертности, хотя целиком этот член представляет собой мгновенную скорость изменения плотности популяции (N).

В интегральной форме уравнение (11) показывает, что для любого момента времени t число организмов N , есть функция их начального числа (в нулевой момент времени) N_0 , скорости увеличения r и продолжительности периода роста популяции от нулевого момента t :

$$N_t = N_0 e^{rt}, \quad (12)$$

где e — основание натуральных логарифмов.

В логарифмической форме уравнение (12), представляющее собой просто интегральную форму уравнения (11), имеет вид

$$\ln N_t = \ln N_0 + \ln e^{rt} = \ln N_0 + rt. \quad (13)$$

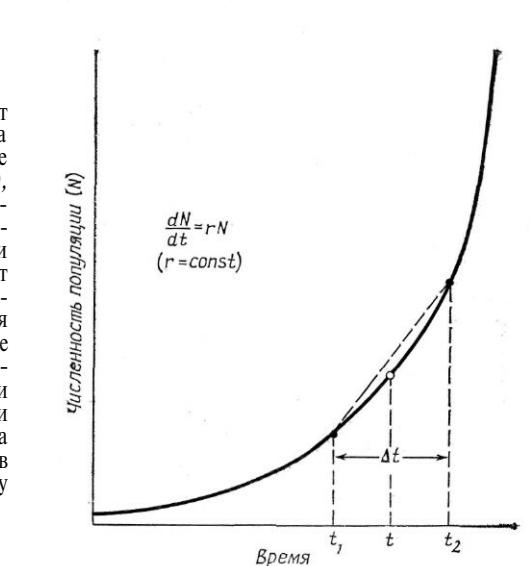
Это уравнение показывает, что $\ln N$ изменяется линейно со временем, т. е. в полулогарифмическом масштабе график зависимости $\ln N$ от времени t представляет собой прямую с наклоном r , пересекающую ось ординат в точке $y = \ln N_0$.

Если считать, что $N_0 = 1$, т. е. популяция начинается с одной особи, то через время одной генерации (T) число организмов в популяции станет равным чистой скорости размножения (R_0). Подставляя данные значения в уравнение (13), получим

$$\ln R_0 = \ln 1 + rT. \quad (14)$$

Поскольку $\ln 1 = 0$, уравнение (14) идентично уравнению (9).

Другой параметр, характеризующий популяцию и тесно связанный с чистой скоростью размножения и врожденной скоростью



увеличения, — это так называемая *конечная скорость увеличения популяции* (K), определяемая как скорость увеличения численности популяции в расчете на 1 особь и на единицу времени. Конечная скорость увеличения измеряется в тех же самых единицах, что и мгновенная скорость увеличения:

$$r = \ln \lambda, \text{ или } \lambda = e^r. \quad (15)$$

В популяции, не имеющей возрастной структуры, значение λ равно R_0 , поскольку в уравнениях (9) и (14) $T=1$.

РОСТ И РЕГУЛЯЦИЯ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ

В конечном мире ни одна популяция не может расти экспоненциально очень долго (рис. 5.8). Раньше или позже каждая популяция должна столкнуться с неподходящими условиями обитания или с нехваткой ресурсов, необходимых для дальнейшего размножения. Через какой-то длительный промежуток времени, если только средняя фактическая скорость увеличения не равна нулю, любая популяция либо сократится в численности и в конце концов вымрет, либо увеличит свою численность за счет вымирания других популяций.

Для начала ограничимся рассмотрением популяций с фиксированными для каждого возраста параметрами (постоянными I_x и m_x). Возрастную специфичность пока не будем учитывать, а величинам R_0 и r позволим изменяться в зависимости от плотности популяции. Чтобы сделать это, определим *пределенную плотность насыщения* (K), как ту плотность популяции (т. е. число особей на единицу площади), при которой чистая скорость размножения (R_0) равна единице, а врожденная скорость увеличения популяции

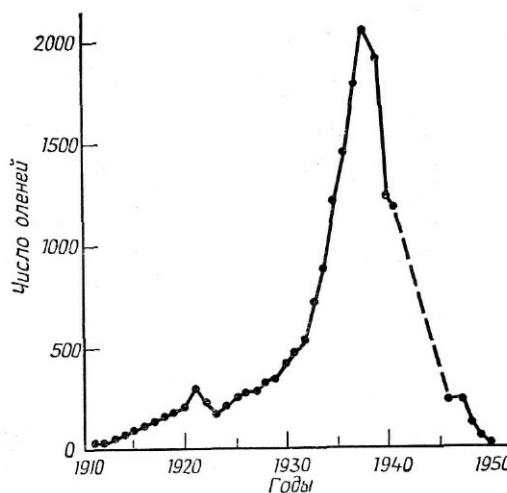


Рис. 5.8. В 1911 г. на остров Сент-Пол (острова Прибылова, Аляска) было завезено 25 северных оленей. Популяция росла очень быстро, почти по экспоненте, до 1938 г., когда на острове площадью примерно 106 км^2 обитало уже более 2000 оленей. В результате перевыпаса была серьезно подорвана пищевая база (главным образом, лишайники), и популяция потерпела крах: в 1950 г. на острове осталось только 8 особей. Подобная последовательность событий наблюдалась и на острове Сент-Метью в период с 1944 по 1966 г. (Из Krebs, 1972 по данным Scheffer.).

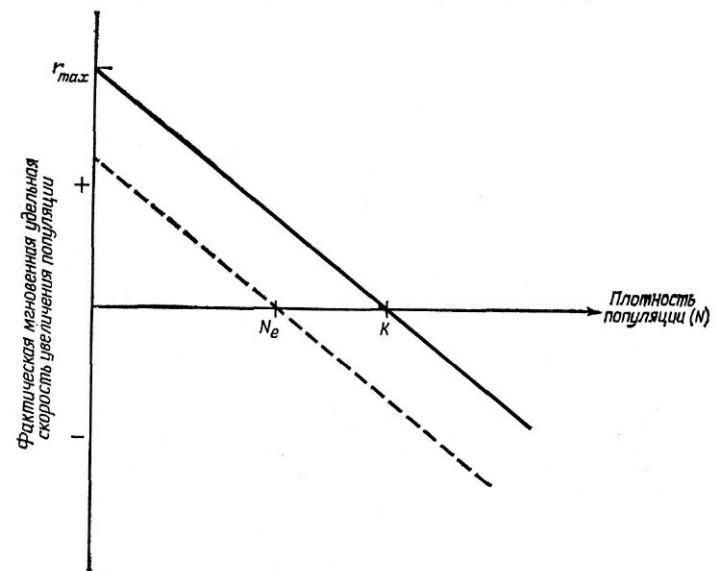


Рис. 5.9. В соответствии с допущением логистического уравнения Ферхольста — Пирла фактическая мгновенная удельная скорость увеличения популяции (r_a) при возрастании плотности популяции линейно снижается. Сплошная линия соответствует оптимальным условиям, при которых разность между b и d максимальна. Прерывистая линия показывает, как снижается фактическая удельная скорость увеличения популяции с возрастанием N при условии высокой удельной смертности d . Равновесная численность популяции N_e в последнем случае меньше, чем предельная плотность насыщения данной среды K (см. также рис. 5.12).

(r) равна нулю. При «нулевой плотности» (когда присутствует один организм или полностью отсутствует какая-либо конкуренция) R_0 максимально и $r=r_{\max}$. Для любой заданной плотности выше нулевой R_0 и r уменьшаются до тех пор, пока при плотности K популяция не перестанет расти. Популяция, изначально имевшая плотность выше K , сокращается до тех пор, пока не достигнет стационарного состояния или плотности, равной K (рис. 5.9). Таким образом, мы определим r_a (или $dN/dt \cdot 1/N$) как *фактическую мгновенную скорость увеличения*, которая равна нулю в точке, соответствующей K , отрицательна при плотности выше K и положительна, когда плотность популяции ниже K .

Самое простое предположение, которое мы можем сделать, — это допустить, что r_a линейно уменьшается с ростом и становится равной нулю при $N=K$ (рис. 5.9). Это предположение приводит к классическому логистическому уравнению Ферхольста — Пирла

$$\frac{dN}{dt} = rN - rN \left(\frac{N}{K} \right) = rN = \frac{rN^2}{K}. \quad (16)$$

Вынеся rN за скобки, можно переписать уравнение (16):

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) = rN \left(\frac{K-N}{K}\right). \quad (17)$$

Или, приняв, что $r/K = z$, записать его в следующем виде:

$$\frac{dN}{dt} = rN - zN^2. \quad (18)$$

Член $rN (N/K)$ в уравнении (16) и член zN^2 в уравнении (18) отражают зависимое от плотности снижение скорости увеличения популяции. Таким образом, при $N = 1$ («экологический вакуум») dN/dt меняется почти экспоненциально, а при $N = K$ популяция находится в стационарном состоянии около плотности ее насыщения и $dN/dt = 0$. Логистические уравнения (их существует много помимо уравнения Ферхольста — Пирла) дают так называемые сигмоидные (S-образные) кривые увеличения популяции (рис. 5.10). В логистическом уравнении Ферхольста — Пирла безусловны три допущения: 1) все особи эквивалентны, т. е. добавление каждой новой особи при любой плотности уменьшает фактическую скорость увеличения на одну и ту же величину — $1/K$ (рис. 5.9); 2) величины r_{\max} и K — константы; 3) при изменении фактической скорости увеличения в ответ на изменение N не наблюдается никакой временной задержки. Поскольку все три допущения на самом деле не реалистичны, логистическое уравнение не раз подвергалось строгой критике (Allee et al., 1949; Smith, 1952, 1963a; Slobodkin, 1962).

Более правдоподобные нелинейные зависимости скорости увеличения от плотности популяции показаны на рис. 5.11. Обратите

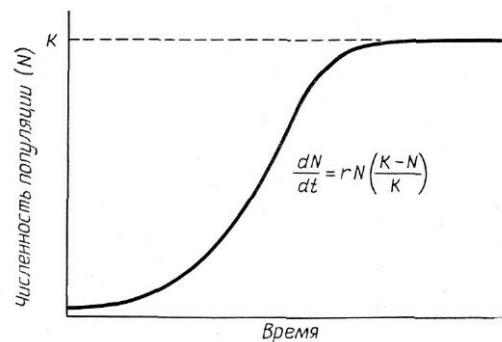


Рис. 5.10. График роста популяции, происходящего в соответствии с логистическим уравнением Ферхольста — Пирла, представляет собой S-образную кривую, выходящую на плато при так называемой предельной плотности насыщения K . Плотность развивающейся популяции, если ее начальная плотность была выше K , уменьшается по экспоненте до величины K , которая представляет собой, таким образом, единственное устойчивое равновесие.

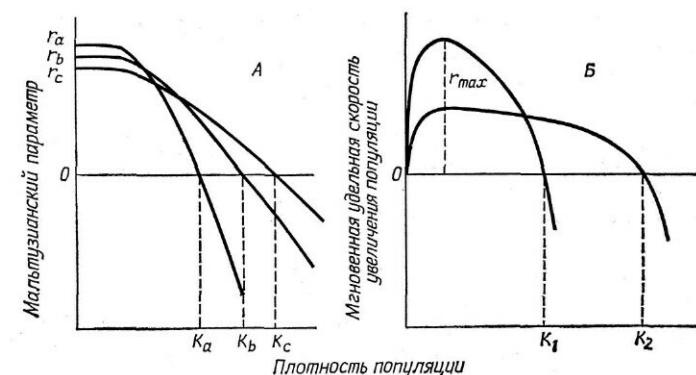


Рис. 5.11. Гипотетические криволинейные зависимости мгновенной скорости увеличения популяции от плотности. Возможны также и вогнутые кривые. (Из Gadgil, Bossert, 1970; Pianka, 1972.)

внимание, что зависимые от плотности изменения рождаемости и смертности объединены использованием показателя r (далее эти изменения будут рассмотрены по отдельности). Предельная плотность насыщения также исключительно сложное и не всегда ясное понятие, так как оно во многом зависит от обеспеченности возобновляемыми и невозобновляемыми ресурсами, которые сами по себе являются переменными величинами. Для подавляющего большинства организмов плотность насыщения широко варьирует в зависимости от места и момента времени. Существует также неизбежное запаздывание в цепи обратной связи между плотностью популяции и фактической мгновенной скоростью ее увеличения. С учетом всех указанных допущений могут быть разработаны более реалистичные уравнения, однако при этом быстро возрастает сложность используемого математического аппарата, что затрудняет его применение. Тем не менее целый ряд популяционных явлений может быть хорошо проиллюстрирован простым логистическим уравнением Ферхольста — Пирла, и его необходимо отчетливо понимать, чтобы разобраться в таких же простых уравнениях конкуренции Лотки — Вольтерра, рассматриваемых в гл. 6. Следует, однако, признать многочисленные недостатки логистического уравнения, которое может быть использовано только в качестве первого приближения для описания незначительных кратковременных изменений в росте популяции, находящейся вблизи состояния равновесия (т. е. в том случае, когда зависимость приближается к линейной).

Обратите внимание на то, что в логистическом уравнении (16) r — это на самом деле r_{\max} . Уравнение можно разрешить относительно фактической скорости увеличения r_a , которая представляет 9*

собой переменную величину, зависящую от r , N и K , разделив правую и левую части на N :

$$r_a = \frac{dN}{Ndt} = r \left(\frac{K-N}{K} \right) = r - \left(\frac{N}{K} \right) r. \quad (19)$$

Фактически мгновенная удельная скорость увеличения популяции, r_a , всегда меньше или равна r_{\max} (r в логистическом уравнении). Как следует из уравнения (19) и рис. 5.9, r_a линейно уменьшается с увеличением плотности, что является допущением логистического уравнения Ферхольста—Пирла.

Фактическая мгновенная удельная скорость увеличения популяции (r_a) включает в себя два компонента: фактическую мгновенную удельную рождаемость (скорость рождаемости) b и фактическую мгновенную удельную смертность (скорость смертности) d . Разность между b и d , т. е. $(b-d)$, — это и есть r_a . При воображаемых идеальных условиях, когда значение b максимально, а d минимально, r_a достигает своей наибольшей величины, равной r_{\max} . Согласно логистическому уравнению, подобное положение реализуется при минимальной плотности или в условиях «полного конкурентного вакуума». Для большей точности обозначим величины b и d индексом, показывающим, что эти величины зависят от плотности. Тогда $b_N - d_N = r_N$ (которая представляет собой величину r_a при плотности N), а $b_o - d_o = r_{\max}$. Когда $b_N = d_N$, величины r_a и dN/dt равны нулю, а популяция находится в состоянии равновесия. На рис. 5.12 показано, как в соответствии с логистическим уравнением b и d линейно зависят от N . При любой заданной плотности значения b_N и d_N определяются линейными уравнениями:

$$b_N = b_o - xN, \quad (20)$$

$$d_N = d_o + yN, \quad (21)$$

где x и y — углы наклона прямых на рис. 5.12 (см. также Bartlett, 1960; Wilson, Bossert, 1971). Мгновенная смертность d_N , очевидно, характеризуется как зависимыми, так и независимыми от плотности компонентами. В уравнении (21) и на рис. 5.12 величина yN измеряет компонент d_N , зависимый от плотности, а d_o — независимый. При равновесии b_N должно равняться d_N :

$$b_o - xN = d_o + yN. \quad (22)$$

Обозначив N в условиях равновесия через N_e , а разность $(b_o - d_o)$ через r и произведя некоторые преобразования, получим

$$r = (x+y)N_e, \quad (23)$$

или

$$N_e = \frac{r}{x+y}. \quad (24)$$

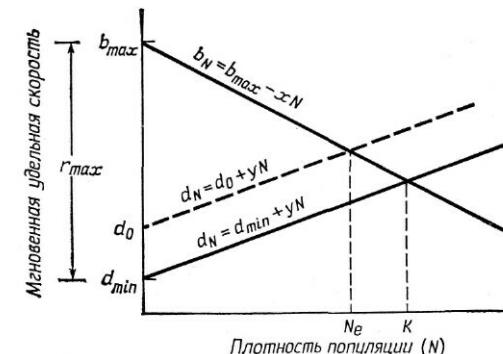


Рис. 5.12. Согласно логистическому уравнению, при увеличении плотности популяции мгновенная удельная рождаемость падает, а мгновенная удельная смертность возрастает по линейному закону. Для смертности приведены две прямые, соответствующие ее высокому уровню (прерывистая) и низкому (сплошная). Величина равновесной плотности популяции (N_e) уменьшается при возрастании смертности или снижении рождаемости.

Отметим, что сумма наклонов рождаемости и смертности ($x+y$) равна z или r/K . Очевидно, что r представляет собой зависимую от плотности величину, аналогичную независимой от плотности константе r_{\max} .

ФАКТОРЫ, ЗАВИСЯЩИЕ И НЕ ЗАВИСЯЩИЕ ОТ ПЛОТНОСТИ

Различные факторы могут влиять на популяцию двумя принципиально разными способами. Факторы, действие которых испытывает одна и та же доля популяции независимо от ее плотности, называют факторами, *не зависящими от плотности*. Подобным образом часто, хотя и не обязательно всегда, действуют на популяцию климатические факторы (табл. 5.3). Если же влияние факторов варьирует в зависимости от плотности популяции так, что доля популяции, испытывающей их воздействие, действительно различна при разной плотности, то подобные факторы называют *зависящими от плотности*. Связь факторов с плотностью может быть и положительной, и отрицательной. Так, например, смертность, которая в большинстве случаев с увеличением плотности возрастает, находится в положительной, или прямой, зависимости от плотности (рис. 5.12), а рождаемость, обычно снижающаяся с увеличением плотности популяции, — в отрицательной, или обратной, зависимости (рис. 5.13). Действие зависящих от плотности факторов, как правило, приводит к равновесной плотности, при которой популяция перестает расти. Подобным образом, хотя и не всегда, действуют на популяцию биотические факторы, такие, как конкуренция, хищничество и заболевания.

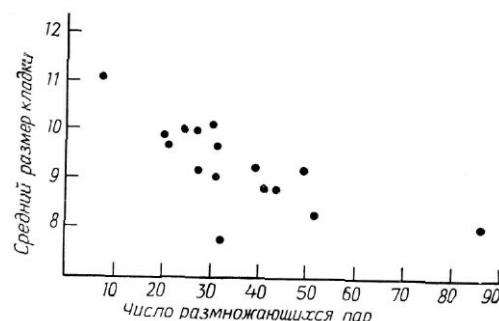


Рис. 5.13. Связь между средним размером кладки и плотностью размножающейся части популяции большой синицы в лесу, обследованном в течение 17 лет. (По Pen-ins, 1965.)

Мнения экологов относительно важности для природных популяций факторов, зависящих и не зависящих от плотности, расходятся (Andrewartha, Birch, 1954; Lack, 1954, 1966; Nicholson, 1957; Orians, 1962; McLaren, 1972; Ehrlich et al., 1972), а некоторые даже категорически отрицают наличие одного или другого из описанных типов влияния на популяции. Распознавание эффекта зависимости от плотности может быть довольно трудным. Дэвидсон и Андреварта (Davidson, Andrewartha, 1948), изучая динамику популяции трипсов (*Thrips imaginis*), мелких растительноядных насекомых, выяснили, что изменения их численности можно довольно точно предсказать на основе данных о численности популяции в прошлом и климатических условиях в настоящее время. Эти исследователи не смогли обнаружить никаких данных, свидетельствующих о влиянии плотности, и на основании своих данных пришли к выводу, что популяции трипсов контролируются в первую очередь не зависящими от плотности климатическими

Таблица 5.3. Гибель рыб, последовавшая после внезапного наступления сухой, холодной погоды в прибрежных водах Техасского залива в 1940 г., иллюстрирующая действие фактора, не зависящего от плотности

Местность	Коммерческий улов		Сокращение улова, %
	до	после	
Матагорда	16919	1 089	93,6
Аранзас	55224	2552	95,4
Лагуна Мадре	2016	149	92,6

¹ Из Odum, 1959, по Gunter.

факторами. Однако Смит (Smith, 1961), пересмотрев их результаты, обнаружил значительное влияние плотности, проявляющейся при высоких значениях последней. Он показал, что между изменением популяции и ее численностью существует четко выраженная обратная зависимость, явно указывающая на действие факторов, связанных с плотностью. Смит продемонстрировал также, что дисперсия численности разных популяций быстро сокращается к концу весеннего периода популяционного роста. Обнаруженные Смитом связи подтвердились и при подсчете парциальных коэффициентов корреляции, т. е. при условии постоянства климатических переменных, которые, как считали Дэвидсон и Андреварта, имеют столь важное значение. Приведенный пример иллюстрирует большие сложности, с которыми часто сталкиваются экологи, пытаясь отличить причину от следствия. В настоящее время не приходится сомневаться в существовании зависящих и не зависящих от плотности факторов, однако их относительное значение может изменяться на много порядков в различных популяциях или даже в пределах одной популяции для разных моментов ее роста (Horn, 1968a; McLaren, 1971).

ОППОРТУНИСТИЧЕСКИЕ И РАВНОВЕСНЫЕ ПОПУЛЯЦИИ

Периодические нарушения среды, такие, как пожары, наводнения, ураганы и засухи, часто приводят к катастрофической, не зависящей от плотности смертности, внезапно сокращающей плотность популяции до уровня, значительно более низкого, чем максимальный уровень, характерный для конкретного местообитания. Популяции однолетних растений и насекомых обычно быстро растут весной и летом, а с наступлением холодной погоды их численность сильно сокращается. Поскольку популяции, подверженные подобным воздействиям, дают в процессе своего роста регулярные или случайные всплески (рис. 5.14), они называются *оппортунистическими*. В противоположность этому другие, так называемые *равновесные* популяции (свойственные многим позвоночным) обычно находятся в состоянии, близком к состоянию равновесия со своими ресурсами, и их плотности гораздо более устойчивы (при условии, что количества ресурсов не меняются). Очевидно, что два выделенных типа представляют собой только крайние точки континуума, однако при сравнении разных популяций подобное разделение часто оказывается полезным. Значение противопоставления оппортунистических популяций равновесным заключается в том, что действующие на них не зависящие и зависящие от плотности факторы, так же как совершающиеся при этом различные события, по-разному влияют на естественный отбор и на сами популяции. Массовая катастрофическая смертность, происходящая в чрезвычайно изменчивой или непредсказуемой среде (например, в случае, приведенном в табл. 5.3), по всей

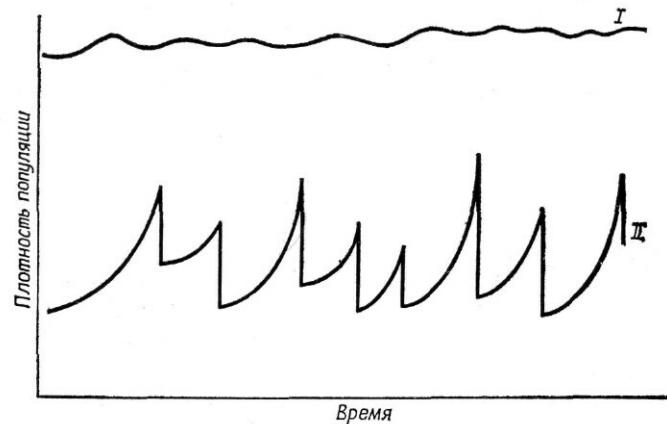


Рис. 5.14. Рост популяции у равновесных (*r*) и оппортунистических (*π*) видов, подверженных нерегулярной катастрофической смертности.

вероятности, слабо влияет на соотношение генотипов и фенотипов, хотя на примере зимней гибели в стаях некоторых видов птиц продемонстрирована определенная селективность элиминации и наличие стабилизирующего отбора. В противоположном случае, когда окружающая среда более стабильна или предсказуема, плотности популяций колеблются меньше, а смертность носит, как правило, более направленный характер, способствуя сохранению тех особей, которые лучше выживают в условиях высокой плотности и напряженной конкуренции. Организмы, живущие в условиях сильно разреженной среды, редко уменьшают количество своих ресурсов до уровня, столь же низкого, как живущие в более скученных условиях, и вследствие этого обычно не сталкиваются с интенсивной конкуренцией.

В «конкурентном вакууме» (или в сильно разреженной среде) наилучшей репродуктивной стратегией следует считать максимальный вклад вещества и энергии в размножение с целью продуцировать как можно больше потомков в самые короткие сроки. Поскольку конкуренция при этом невелика, потомки могут выжить, даже если они имеют очень малые размеры и с энергетической точки зрения «недороги». Однако в насыщенной среде обитания, где заметно проявляются эффекты плотности, а конкуренция остается, оптимальной стратегией будет расходование большего количества энергии на преодоление конкуренции, на повышение собственной выживаемости и на продуцирование более конкурентоспособных потомков. При подобной стратегии лучше иметь крупных потомков, а поскольку энергетически они дороже, их может быть произведено меньше.

Мак-Артур и Уилсон (MacArthur, Wilson, 1967) назвали эти два противоположных типа отбора *r*-отбором и *K*-отбором в соот-

Таблица 5.4. Некоторые характерные признаки *r*- и *K*-отбора¹

	<i>r</i> -отбор	<i>K</i> -отбор
Климат	Изменчивый и (или) непредсказуемый; неопределенный	Весьма постоянный и (или) предсказуемый; более определенный
Смертность	Обычно катастрофическая, не направленная, не зависящая от плотности	Более направленная, зависящая от плотности
Кривая выживания	Обычно типа III	Обычно типа I и II
Размер популяции	Изменчивый во времени, неравновесный; обычно значительно ниже предельной емкости среды; сообщества или их части не насыщены; экологический вакуум; ежегодное заселение	Довольно постоянный во времени; равновесный, близкий к предельной емкости среды; насыщенные сообщества; повторные заселения не являются необходимыми
Внутри- и межвидовая конкуренция	Изменчивая, часто слабая	Обычно острая
Отбор благоприятствует	1. Быстрому развитию 2. Высокой максимальной скорости увеличения популяции, r_{\max} 3. Раннему размножению 4. Небольшому размеру тела 5. Единственному в течение жизни акту размножения 6. Большому числу мелких потомков	1. Более медленному развитию 2. Большой конкурентоспособности 3. Более позднему размножению 4. Более крупному размеру тела 5. Повторяющимся в течение жизни актам размножения 6. Меньшему числу более крупных потомков
Продолжительность жизни	Короткая, обычно менее одного года	Долгая, обычно более одного года
Приводит к:	Продуктивности	Эффективности
Стадии сукцессии	Ранние	Поздние, климаксные

¹ Pianka, 1970.

ветствии с двумя параметрами логистического уравнения. Конечно, мир не окрашен только в черное и белое, а крайние варианты, как правило, связаны целой гаммой переходов. Ни один из видов не подвержен только r - или только K -отбору; каждый вид должен достигнуть определенного компромисса между двумя крайними вариантами. В самом деле, о каждом конкретном организме можно говорить как о « r -стратеге» или « K -стратеге» только при сравнении с другими организмами, и поэтому все утверждения о двух выделенных типах отбора носят относительный характер. Обычно мы судим о континууме r — K -отбора в приложении к конкретным видам в конкретном местообитании и в определенный момент времени (Pianka, 1970, 1972; см. ниже с. 71—76). В табл. 5.4 перечислен ряд характерных признаков r - и K -отбора.

Чрезвычайно интересный пример оппортунистических видов — так называемые *преходящие* (fugitive) виды, которые характеризуются слабой конкурентоспособностью и всегда исключаются в результате межвидовой конкуренции, но продолжают существовать как виды благодаря своей чрезвычайно развитой способности к распространению и заселению недавно нарушенных местообитаний (Hutchinson, 1951).

В постоянно изменяющемся «пятнистом» местообитании такой вид, обладающий повышенной способностью к расселению, может выжить, несмотря на давление со стороны более сильных конкурентов. Хатчинсон (Hutchinson, 1961) приводит еще один аргумент, объясняющий известный «планктонный парадокс», или со-существование многих видов планктонных водорослей в относительно гомогенной физической среде при ограниченных возможностях экологической изоляции. Он полагает, что временные изменения среды могут способствовать периодическому переходу конкурентного преимущества от одного вида к другому.

ПОПУЛЯЦИОННЫЕ «ЦИКЛЫ»: ПРИЧИНЫ И СЛЕДСТВИЯ

Экологов давно интересовала поразительная регулярность колебаний численности популяций некоторых видов, например таких, как американский заяц-беляк, канадская рысь, воротничковый рябчик, многие мышевидные грызуны (полевки, лемминги), а также их хищники — песец и белая сова (Keith, 1963; Elton, 1942). Эти колебания численности (называемые иногда «циклами») бывают двух типов: у полевок, леммингов и их хищников — примерно 4-годичные, а у зайца, рыси и рябчика — примерно 10-годичные. Вспышки численности леммингов и их странные, хотя и редко случающиеся, самоубийственные миграции в море неоднократно описывались в популярной литературе и хорошо известны широкой публике.

Циклические колебания численности, происходящие с поразительной регулярностью, представляют для экологов многообещаю-

щий «природный эксперимент», который может внести некоторую ясность относительно природы факторов, действующих на плотность популяции. Для объяснения популяционных циклов было предложено много различных гипотез, которым посвящена обширная литература (см. ссылки в конце главы). В данном случае, как и в большинстве других, изучаемых экологией, крайне трудно или даже невозможно разработать тесты, позволяющие отделить причину от следствия, и многие предполагаемые причины колебаний могут быть просто побочными эффектами циклических изменений изучаемых популяций. Ниже излагается несколько наиболее признанных в настоящее время гипотез, которые отнюдь не обязательно являются взаимоисключающими. Описание и обсуждение других гипотез, связывающих циклические колебания численности с пятнами на Солнце или объясняющих их чистой случайностью, можно найти в приведенной литературе. Следует помнить, что в каждой конкретной ситуации могут действовать два и более предполагаемых механизма.

Гипотеза стресса. При крайне высоких значениях плотности, которые наблюдаются на пиках численности, у полевок между особями часто возникают драки. У животных появляются признаки так называемого стресс-синдрома, увеличивается относительный вес надпочечников, а сами животные становятся настолько агрессивными, что нормальное размножение почти полностью прекращается. Возникающая в конце концов «шоковая болезнь» может привести к гибели большого числа животных вследствие физиологического стресса. Обзор данных в пользу этой гипотезы, сделан Кристианом и Девисом (Christian, Davis, 1964).

Гипотеза колебаний «хищник — жертва». В простых экологических системах численности популяций хищника и жертвы подвержены регулярным колебаниям. При низкой плотности хищника численность жертвы растет, что в свою очередь приводит к увеличению численности хищника, хотя происходит это с некоторым запаздыванием. В конечном счете хищник выедает свою жертву, численность которой начинает снижаться, но в результате некоторого запаздывания популяция хищника в течение какого-то времени продолжает возрастать, вызывая еще большее снижение численности жертвы. При низкой плотности жертвы многие хищники умирают от голода и весь цикл повторяется снова. Однако популяция жертвы, испытывающая колебания численности по каким-либо другим причинам, не связанным с воздействием хищника, сама по себе, очевидно, представляет колеблющийся запас пищи для хищника, численность которого будет с некоторой временной задержкой совершать колебания вслед за колебаниями численности своей жертвы. При отсутствии экспериментов по изъятию хищника исключительно трудно определить, связаны ли причинной зависимостью колебания популяций жертвы с изменениями популяций хищника.