

ВВЕДЕНИЕ

Две популяции могут либо влиять, либо не влиять друг на друга; если влияние есть, то оно может быть благоприятным или неблагоприятным. Обозначая неблагоприятное влияние знаком минус, отсутствие влияния нулем, а благоприятное — знаком плюс, можно классифицировать все типы популяционных взаимодействий. Например, если из двух популяций ни одна не влияет на другую, то взаимодействие обозначают $(0, 0)$. Тогда взаимовыгодная связь будет обозначаться $(+, +)$, а вредная для обеих $(-, -)$. К другим возможным типам взаимодействий относятся $(+, -)$, $(-, 0)$ и $(+, 0)$, так что всего получается шесть принципиально разных вариантов (табл. 6.1).

Если каждая из двух популяций неблагоприятно влияет на другую, то взаимоотношения между ними носят характер *конкуренции* $(-, -)$. В типичном случае двум популяциям требуется один и тот же ресурс (или ресурсы), имеющийся в недостатке, вследствие чего присутствие каждой отрицательно сказывается на другой. Если две популяции не взаимодействуют и ни одна не влияет на другую каким бы то ни было способом, то имеет место *нейтрализм* $(0, 0)$ — случай, не представляющий особого экологического интереса. Истинный нейтрализм если вообще и существует в природе, то, видимо, очень редок, поскольку в любой экосистеме между всеми популяциями возможны косвенные взаимодействия. Взаимодействия, приносящие обоюдную пользу $(+, +)$, относят к *мутуализму*, если объединение двух популяций облигатное (ни одна из сторон не может существовать без другой), или к *протокооперации*, когда взаимодействие не является обязательным условием выживания каждой популяции (под этот случай подходит мюллеровская мимикрия, с. 243). *Хищничеством* $(+, -)$ называют такое взаимодействие между популяциями, при котором одна из популяций, неблагоприятно влияя на другую, сама получает выгоду от этого взаимодействия. Обычно хищник убивает свою жертву и съедает ее целиком или частично (исключением служат ящерицы, оставляющие хищнику хвост, и растения, у которых травоядные объедают только листья). *Паразитизм* $(+, -)$ является, по существу, хищничеством, но хозяин (член популяции, испытывающей вредное влияние) обычно не погибает сразу, а некоторое время используется паразитом. Следовательно, парази-

Таблица 6.1. Различные типы взаимодействий между двумя популяциями¹

Тип взаимодействия	Виды		Характер взаимодействия
	А	Б	
Конкуренция	—	—	Каждая популяция подавляет другую
Нейтрализм	0	0	Популяции не влияют друг на друга
Мутуализм	+	+	Взаимодействие благоприятно для обеих популяций и является облигатным
Протокооперация, мюллеровская мимикрия	+	+	Взаимодействие благоприятно для обеих популяций, но не является облигатным
Хищничество	+	—	Популяция хищника (А) уничтожает и потребляет членов популяции жертвы (Б)
Паразитизм, бейтсовская мимикрия	+	—	Популяция паразита (А) эксплуатирует членов популяции хозяина (Б), который испытывает неблагоприятное влияние
Комменсализм	+	0	Популяция комменсала (А) получает выгоду, а популяция хозяина (Б) не подвержена влиянию комменсала
Аменсализм	—	0	Популяция А подавляется, а Б не испытывает влияния

¹ Из Odum, 1959 с изменениями, по Haskell, 1947.

тизм можно рассматривать как ослабленную форму хищничества. К этому случаю, по-видимому, относятся бейтсовская мимикрия (с. 243) и питание растительноядных животных. Если одна популяция извлекает выгоду из взаимодействия, а другая не подвергается влиянию первой, то связь называют *комменсализмом* (+, 0). Об *аменсализме* (—, 0) говорят в тех случаях, когда одна популяция испытывает вредное влияние другой, а вторая не подвержена действию первой. Из шести перечисленных типов популяционных взаимодействий конкуренция и хищничество имеют важнейшее значение, им и посвящена большая часть этой главы.

КОНКУРЕНЦИЯ

Конкуренция возникает тогда, когда две или более организменные единицы используют одни и те же ресурсы, имеющиеся в недостатке. Она может возникать также в результате непосредственного воздействия конкурентов друг на друга, например в результате продуцирования токсических веществ. Подобное взаимодействие между двумя организменными единицами приводит к уменьшению приспособленности и (или) равновесного размера популяции каждой из них. Это может происходить несколькими способами. Так как организменная единица вынуждена тратить

часть своего вещества, и (или) времени, и (или) энергии либо на конкуренцию, либо на ее избегание, конкурент может эффективно уменьшать их количества, предназначенные на поддержание и размножение. Источная или используя часть находящегося в недостатке ресурса, конкуренты прямым путем уменьшают его количество, доступное другим организменным единицам. Конкуренция посредством прямого влияния, например выделения токсинов или агрессивных столкновений, называется *интерференционной конкуренцией*. Косвенное подавляющее влияние, возникающее, например, в результате уменьшения доступности общего ресурса, известно как *эксплуатационная конкуренция*. Ясно, что естественный отбор будет благоприятствовать возникновению таких механизмов интерференционной конкуренции, как, например, межвидовая территориальность только тогда, когда при использовании лимитирующих ресурсов с самого начала имеется некоторый запас перекрывания (т. е. когда в принципе возможна эксплуатационная конкуренция).

Внутривидовая конкуренция, которую мы рассмотрели в гл. 5,— это конкуренция между особями, принадлежащими к одному виду и, как правило, к одной и той же популяции. Между особями разных видов возникает межвидовая конкуренция; ей и будет уделено основное внимание в настоящей главе. Поскольку для каждой из конкурирующих сторон избегание взаимодействия всегда, когда есть возможность, выгодно, конкуренция явилась мощным эволюционным фактором, приведшим к разделению ниш, специализации видов и возникновению разнообразия. В тех же случаях, когда конкуренции избегать не удавалось, естественный отбор мог благоприятствовать конвергенции.

Конкуренция не протекает по принципу «включена — исключена», напротив, вероятнее всего, что по мере изменения соотношения потребности и снабжения ее уровень непрерывно меняется. Так, в экологическом вакууме конкуренция почти или полностью отсутствует, а в полностью насыщенной среде она сильна. Возможны и все промежуточные состояния.

Уравнение Лотки — Вольтерра и теория конкуренции

Около 50 лет назад Лотка (Lotka, 1925) и Вольтерра (Volterra, 1926, 1931) поставили изучение конкуренции на сравнительно прочную, хотя и весьма упрощенную теоретическую основу. Их Уравнения конкуренции сильно повлияли на развитие современной экологической теории и представляют собой хороший пример математической модели важного экологического явления. Кроме того, эти уравнения повлекли за собой разработку нескольких Других очень полезных понятий, которые концептуально от них не зависят (понятия коэффициентов конкуренции, матриц сообщества и диффузной конкуренции).

Уравнения конкуренции Лотки — Вольтерра представляют собой видоизменение логистического уравнения Ферхюльста — Пирла (гл. 5) и основываются на одинаковых допущениях. Рассмотрим два конкурирующих вида, характеризующиеся величинами плотности N_1 и N_2 и имеющие в отсутствие друг друга предельную плотность насыщения K_1 или K_2 . Каждому виду присуща также своя максимальная мгновенная удельная скорость увеличения: r_1 и r_2 . Одновременное увеличение численности двух обитающих вместе и конкурирующих видов описывается парой дифференциальных логистических уравнений:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(\frac{K_1 - N_1 - \alpha_{12} N_2}{K_1} \right), \quad (1)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left(\frac{K_2 - N_2 - \alpha_{21} N_1}{K_2} \right), \quad (2)$$

где α_{12} и α_{21} — коэффициенты конкуренции; α_{12} — характеристика вида 2, которая отражает меру его конкурентного давления на одну особь популяции вида 1; α_{21} — аналогичная характеристика вида 1, отражающая меру его давления на вид 2. Индексы при коэффициентах конкуренции сразу показывают, какая из популяций испытывает влияние и какая его оказывает. Например, α_{12} — степень подавляющего действия одной особи вида 2 на рост популяции 1, а α_{21} — степень подавляющего действия одной особи вида 1 на популяцию вида 2. В отсутствие межвидовой конкуренции [α_{12} или N_2 равны нулю в уравнении (1); α_{21} или N_1 равны нулю в уравнении (2)] рост обеих популяций описывается сигмоидной кривой, в соответствии с логистическим уравнением Ферхюльста — Пирла; эти популяции достигают равновесной величины на уровне предельной плотности насыщения.

По определению подавляющее влияние каждой особи вида 1 на рост своей собственной популяции равно $1/K_1$ (см. также гл. 5); точно так же подавляющее влияние каждой особи вида 2 на рост своей популяции равно $1/K_2$. Из уравнений (1) и (2) вытекает, что подавляющее влияние каждой особи вида 2 на популяцию вида 1 равно α_{12}/K_1 , а такое же влияние каждой особи вида 1 на популяцию вида 2 равно α_{21}/K_2 . Как правило, хотя и не всегда (см. ниже), величины коэффициентов конкуренции бывают меньше 1. Исход конкуренции зависит от относительных величин K_1 , K_2 , α_{12} и α_{21} . Различные комбинации значений этих констант дают четыре возможных варианта конкурентного взаимодействия (табл. 6.2).

Чтобы убедиться в этом, попробуем выяснить, при какой плотности особей вида 1 плотность вида 2 будет равна нулю и наоборот. Другими словами, какой должна быть плотность каждого вида, чтобы другой вид не имел возможности увеличивать свою численность? Заметим, что N_1 не может увеличиваться при $N_2 =$

Таблица 6.2. Четыре возможных случая конкуренции, следующие из уравнений конкуренции Лотки—Вольтерра

	Вид 1 может сдерживать вид 2 ($K_2/\alpha_{12} < K_1$)	Вид 1 не может сдерживать вид 2 ($K_2/\alpha_{12} > K_1$)
Вид 2 может сдерживать вид 1 ($K_1/\alpha_{21} < K_2$)	Каждый вид может выйти победителем (случай 3)	Всегда побеждает вид 2 (случай 2)
Вид 2 не может сдерживать вид 1 ($K_1/\alpha_{21} > K_2$)	Всегда побеждает вид 1 (случай 1)	Ни один вид не может сдерживать другой: устойчивое сосуществование (случай 4)

$= K_2/\alpha_{12}$, а когда N_1 достигает величины K_2/α_{12} , не может возрастать N_2 .

Следовательно, в отсутствие другого вида численность обеих популяций увеличивается при любой плотности, если она ниже собственной плотности насыщения и уменьшается при любом значении, превышающем эту предельную плотность насыщения. В соответствии с изложенным если в популяции 2 присутствуют особи вида 1, имеющие плотность K_2/α_{12} , то N_1 уменьшается при всех значениях, а если в популяции 1 присутствуют особи вида 2, имеющие плотность K_1/α_{21} , то при любой плотности N_2 падает.

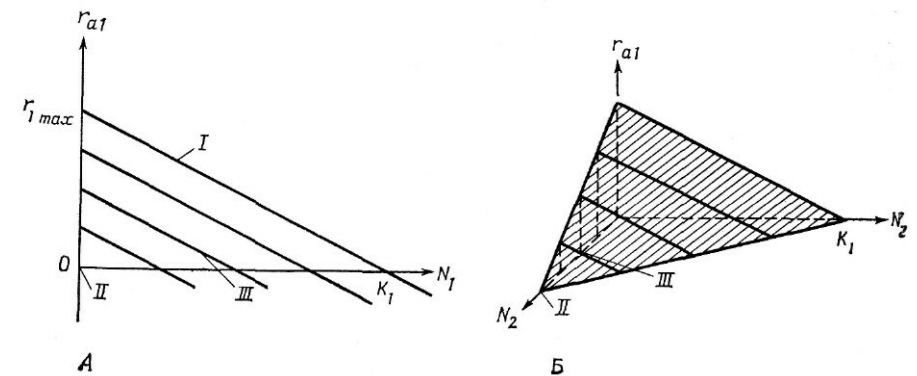


Рис. 6.1. Два графика, показывающие, как в соответствии с уравнениями конкуренции Лотки—Вольтерра фактическая мгновенная удельная скорость увеличения (r_{a1}) зависит от плотности собственной популяции (N_1) и плотности популяции конкурента (N_2). А. Двухмерный график с четырьмя прямыми, каждая из которых характеризует определенную плотность конкурентов (ср. с рис. 5.9). В. Трехмерный график с осью N_2 и плоскостью, на которой лежат все 4 прямые графика А. Плоскость выходит за пределы значений плотностей N_1 и N_2 , превышающих K_1 и K_2/α_{12} соответственно, но здесь r_{a1} принимает отрицательные значения (ср. с А). I — без конкурентов; II — плотность конкурентов K_2/α_{12} ; III — плотность конкурентов K_1/α_{21} ; IV — плотность конкурентов $K_2/2\alpha_{12}$.

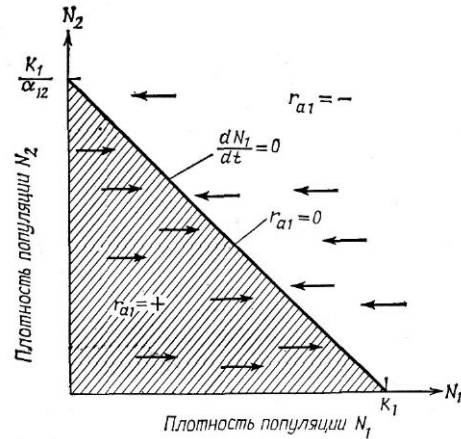


Рис. 6.2. График, почти полностью совпадающий с графиком на рис. 6.1,5. Отличие состоит лишь в том, что плоскость N_1-N_2 здесь изображена при r_{a1} , равном нулю. Все точки, расположенные на прямой, соответствуют равновесию ($dN_1/dt=0$), при котором популяция 1 только самоподдерживается ($r_{a1}=0$). В заштрихованной области, расположенной ниже этой прямой, r_{a1} имеет положительные значения и популяция 1 увеличивается (стрелки направо); выше изоклины r_{a1} всегда имеет отрицательные значения, и популяция 1 уменьшается (стрелки налево). На этих осях можно вычертить такой же график для популяции конкурента 2, с той лишь разницей, что точки пересечения изоклин для N_2 ($dN_2/dt=0$) будут равны K_2 и K_2/α_{21} , а стрелки расположатся параллельно оси N_2 , а не оси N_1 . См. также рис. 6.3.

Вспомним, что по логистическому уравнению Ферхюльста — Пирла с увеличением N линейно уменьшается r_a и при плотности K достигает своего нулевого значения (см. рис. 5.9). Точно такое же соотношение сохраняется в уравнениях конкуренции Лотки — Вольтерра, если не считать того, что в последнем случае семейство прямых связывает r_1 с K_1 и r_2 с K_2 , а каждая прямая относится к определенной величине плотности популяции конкурирующего вида (рис. 6.1, А и Б).

На рис. 6.2 ось r отсутствует, а N_1 отложено против N_2 . Таким образом, каждой точке на плоскости N_1-N_2 соответствует определенное соотношение двух видов и различные плотности их популяций. Приравнявая dN_1/dt и dN_2/dt к нулю и решая уравнения (1) и (2), можно найти уравнения для крайних условий уменьшения или увеличения каждой популяции:

$$\frac{K_1 - N_1 - \alpha_{12}N_2}{K_1} = 0, \quad \text{или} \quad N_1 = K_1 - \alpha_{12}N_2, \quad (3)$$

$$\frac{K_2 - N_2 - \alpha_{21}N_1}{K_2} = 0, \quad \text{или} \quad N_2 = K_2 - \alpha_{21}N_1. \quad (4)$$

Эти линейные уравнения в графической форме представлены на рис. 6.3. Для каждого вида по ним вычерчены изоклины dN/dt .

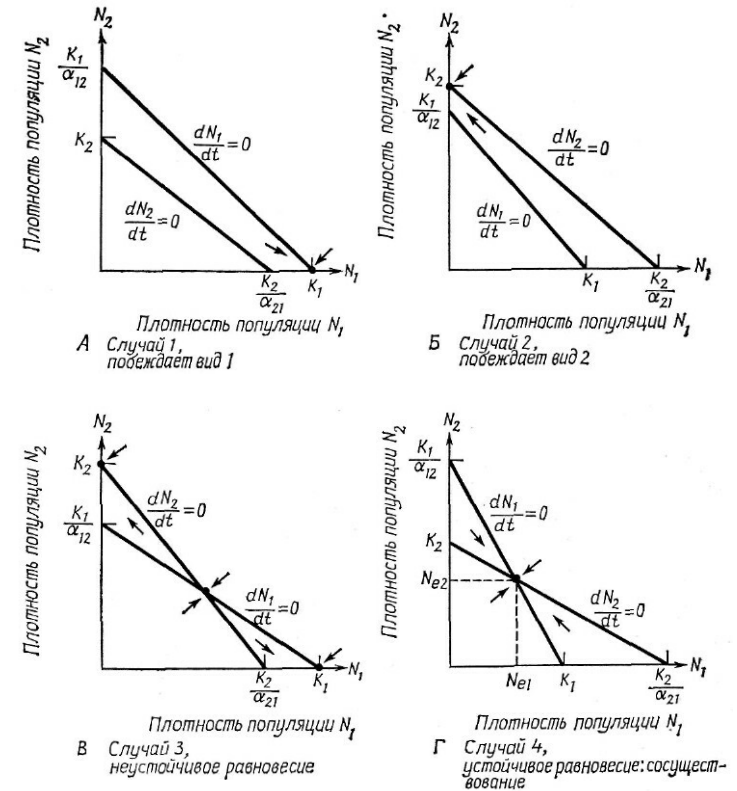


Рис. 6.3. Графики, аналогичные изображенным на рис. 6.2. Отличие состоит лишь в том, что изоклины обоих видов совмещены. А. Случай 1. Изоклина N_1 лежит выше изоклины N_2 , и в конкуренции всегда побеждает вид 1. Единственная точка устойчивого равновесия характеризуется координатами $N_1 = K_1$ и $N_2 = 0$. Б. Случай 2. Доминирующим конкурентом является вид 2, который всегда вытесняет вид 1. Здесь устойчивое равновесие наблюдается при $N_2 = K_2$ и $N_1 = 0$. В. Случай 3. Каждый вид способен сдерживать рост другого (табл. 6.2), т. е. каждый вид подавляет рост популяции другого вида в большей степени, чем рост собственной популяции. Существуют три точки равновесия, но совместное равновесие обоих видов (в точке пересечения двух изоклин) неустойчиво. Две точки устойчивого равновесия имеют координаты $N_2 = K_2$ и $N_1 = 0$, $N_1 = K_1$ и $N_2 = 0$. В зависимости от соотношения начальных плотностей победа в конкуренции принадлежит либо одному, либо другому виду. Г. Случай 4. Ни один из видов не способен сдерживать рост другого, но каждый подавляет рост собственной популяции в большей степени, чем рост другой. Существует только одна точка равновесия, имеющая координаты N_{e1} и N_{e2} . Виды могут сосуществовать, при этом плотность каждого из них должна быть ниже его предельной плотности насыщения.

Ниже изоклин популяция каждого вида увеличивается, выше — уменьшается. Следовательно, эти линии соответствуют равновесной плотности популяций или величине насыщения. Ни один из видов данной пары не может увеличивать свою плотность, если точка лежит выше его изоклины.

Четыре случая конкурентного взаимодействия, приведенные в табл. 6.2, графически показаны на рис. 6.3. К устойчивому равновесию двух видов приводит лишь одно-единственное сочетание значений — случай 4. Этот вариант возникает тогда, когда ни один из видов не способен достигнуть достаточно высокой плотности, чтобы вытеснить другой, т. е. если одновременно $K_1 < K_2/\alpha_{21}$ и $K_2 < K_1/\alpha_{12}$. В этих неравенствах определены условия сосуществования: каждая популяция должна подавлять свой собственный рост в большей степени, чем она подавляет рост своего конкурента. При этом если $K_1 = K_2$, то величины α_{12} и α_{21} должны быть меньше 1. Когда предельные плотности насыщения не равны, α_{12} и α_{21} могут принимать значения больше 1; в этом случае сосуществование будет возможно до тех пор, пока произведение двух коэффициентов конкуренции меньше 1 ($\alpha_{12} \cdot \alpha_{21} < 1$), а отношение K_1/K_2 находится в пределах α_{12} и $1/\alpha_{21}$ (см. MacArthur, 1972). При совместном равновесии размер каждой популяции (N_{e1} и N_{e2}) меньше, чем соответствующая величина предельной плотности насыщения каждого вида (K_1 или K_2 ; рис. 6.3, Д). Таким образом, в условиях конкуренции ни одна из популяций не достигает такой высокой плотности, которой она может достичь в отсутствие конкуренции. Остальные три случая не приводят к устойчивому сосуществованию двух популяций и поэтому представляют меньший интерес. Впрочем, в случае 3 наблюдается неустойчивое равновесие, при котором каждый вид подавляет скорость роста другого вида больше, чем свою собственную. Здесь исход конкуренции полностью зависит от начальных соотношений двух видов.

Иногда бывает полезно преобразовать уравнения (1) и (2), помножив выражения, содержащиеся в скобках, на $r_1 N_1$ или на $r_2 N_2$ соответственно:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 - \frac{r_1 N_1^2}{K_1} - \frac{r_1 N_1 \alpha_{12} N_2}{K_1} \quad (5)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 - \frac{r_2 N_2^2}{K_2} - \frac{r_2 N_2 \alpha_{21} N_1}{K_2} \quad (6)$$

Введя соответствующие константы, эти уравнения можно упростить:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 - z_1 N_1^2 - \beta_{12} N_1 N_2 \quad (7)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 - z_2 N_2^2 - \beta_{21} N_1 N_2 \quad (8)$$

где z_1 и z_2 соответственно равны r_1/K_1 и r_2/K_2 ; $\beta_{12} = z_1 \alpha_{12}$, а $\beta_{21} = z_2 \alpha_{21}$. В уравнениях (7) и (8) первый член справа от знака равенства — независимая от плотности скорость увеличения популяции, а второй и третий члены соответственно отражают внутривидовое и межвидовое конкурентное подавление этой скорости увеличения.

Уравнение Лотки — Вольтерра можно написать и в более общем виде для сообщества, состоящего из n различных видов:

$$\frac{dN_i}{dt} = r_i N_i \left\{ \frac{K_i - N_i - \left(\sum_{j \neq i}^n \alpha_{ij} N_j \right)}{K_i} \right\} \quad (9)$$

где i и j — номера видов от 1 до n . При стационарном состоянии dN_i/dt должны быть равны нулю для всех значений i , а равновесные плотности популяций задаются уравнением, аналогичным (3) и (4):

$$N_{ei} = K_i - \sum_{j \neq i}^n \alpha_{ij} N_j. \quad (10)$$

Заметим, что чем больше у данного вида конкурентов, тем большее значение принимает выражение $\left(\sum_{j \neq i}^n \alpha_{ij} N_j \right)$ и тем дальше находится размер равновесной популяции этого вида от его значения K , что хорошо согласуется с интуитивным биологическим предположением. Общее влияние, которое каждая отдельная популяция испытывает со стороны остальных популяций сообщества, известно под названием *диффузной конкуренции* (см. также с. 271—273).

Уравнения Лотки — Вольтерра основаны на некоторых допущениях. Часть из них можно сделать менее строгими, но тогда математические манипуляции сразу становятся слишком сложными. Принимается, что максимальные скорости увеличения, коэффициенты конкуренции и предельные плотности насыщения — это неизменные константы, которые не зависят от плотности популяций, состава сообщества и прочих факторов. В результате все эффекты подавления внутри популяции и между ними строго линейны, а все особи N_i идентичны, равно как и особи N_j . Однако к сходным выводам можно прийти и без допущения линейности, используя только графический метод (рис. 6.4). Принимается, что реакции на изменение плотности мгновенны; кроме того, эти два вида не имеют возможности разделиться, т. е. предполагается, что среда совершенно гомогенна. Были также построены и математические модели конкуренции в пятнистой среде (Skellam, 1947; Levins, Culver, 1971; Horn, MacArthur, 1972; Slatkin, 1974; Levin, 1974).

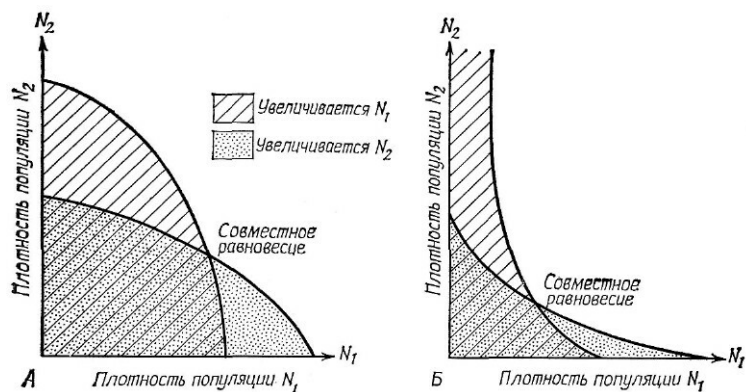


Рис. 6.4. Непрямые изоклины, характеризующие условия устойчивого сосуществования двух конкурентов. Вогнутые изоклины (справа) были получены в лабораторных экспериментах на *Drosophila* (Ayala, Gilpin, Ehrenfeld, 1973), они также присущи некоторым новым моделям конкуренции, например моделям Шёнера (Schoener, 1973, 1976b).

На самом деле в реальных популяциях скорости увеличения, конкурентоспособность и предельные плотности насыщения меняются во времени и пространстве и зависят от свойств особей, плотности популяций и состава сообщества. Действительно, непрерывное изменение среды во времени часто приводит к сосуществованию, которое обуславливается постоянным изменением конкурентоспособности населяющих ее популяций. Эффекты запаздывания (лаг-эффекты), без сомнения, играют в реальных популяциях определенную роль. Наконец, гетерогенность среды может привести к тому, что настоящие конкуренты вырабатывают в процессе дивергенции различные способы использования ресурсов и тем самым ослабляют межвидовое конкурентное подавление.

Почти все теории, построенные на уравнениях конкуренции Лотки — Вольтерра, сталкиваются с вопросом условий равновесия. Но реальные экологические системы (и, следовательно, их части) нередко бывают насыщены не полностью, что само по себе может привести к сосуществованию популяций, которые в иных условиях не выдерживают конкуренции. Например, понижение уровня плотности популяций и связанное с этим ослабление конкуренции могут произойти в результате независимого от плотности разрежения или хищничества. Однако введение в уравнение Лотки — Вольтерра фактора разрежения, ведущего к понижению плотности популяций, не приводит к ослаблению интенсивности конкурентного давления. Более реалистичная модель должна учитывать отношение мгновенной потребности к снабжению. Например, можно считать, что коэффициенты конкуренции являются переменными, зависящими от общей плотности обеих популяций.

На уровне насыщения (K_1 , K_2 или $N_{e1} + N_{e2}$ на рис. 6.3, Г) отношение потребность/снабжение равно единице, а коэффициенты конкуренции принимают максимальные значения, но по мере достижения полного конкурентного вакуума они будут стремиться к нулю.

Уравнения конкуренции Лотки — Вольтерра играют чрезвычайно важную роль в современной экологической теории (Levins, 1968; MacArthur, 1968, 1972; Vandermeer, 1970, 1972; May, 1976), однако большое число содержащихся в них нереалистичных с биологической точки зрения допущений расходится с существующей теорией конкуренции. Хотя эти уравнения и были расширены и переработаны теоретиками-энтузиастами, они все же остаются значительной вехой в развитии многих важных экологических понятий, например таких, как фактическая скорость увеличения, r - и K -отбор, внутривидовая и межвидовая конкурентоспособность, диффузная конкуренция, конкурентное сообщество и матрица сообщества (гл. 8), которые, по существу, не зависят от уравнений. Таким образом, эти уравнения оказались необходимыми в создании полезной системы понятий.

Конкурентное исключение

Как одна популяция вытесняет другую? На рисунке 6.3 в случаях 1, 2 и 3 один вид в конце концов полностью элиминирует другой, если эти два вида вступают в конкуренцию, а образуемая ими система может достичь насыщения. Тогда мы говорим, что произошло конкурентное исключение. Рассмотрим некий экологический вакуум, в котором находится по небольшому числу особей двух видов. Поначалу обе популяции растут почти экспоненциально, в темпе, определяемом их мгновенными максимальными скоростями увеличения. По мере заполнения экологического вакуума фактические скорости увеличения постепенно замедляются. Крайне маловероятно, чтобы обе популяции характеризовались абсолютно одинаковыми скоростями увеличения, конкурентоспособностью и предельной плотностью насыщения. Следовательно, по мере заполнения экологического вакуума должен наступить такой момент, когда фактическая скорость увеличения одной из популяций упадет до нуля, а у другой все еще будет положительной. Этот момент будет поворотным в конкуренции, так как вторая популяция по-прежнему будет расти, ее конкурентное давление на первую усилится, и это приведет к уменьшению фактической скорости увеличения первой популяции, пока эта скорость не достигнет отрицательных значений. Теперь первая популяция будет продолжать уменьшаться, а вторая — расти. Если не произойдет изменений в параметрах конкуренции, то конкурентное исключение (вымирание первой популяции) — лишь вопрос времени. Этот процесс был продемонстрирован в эксперименте (рис. 6.5).

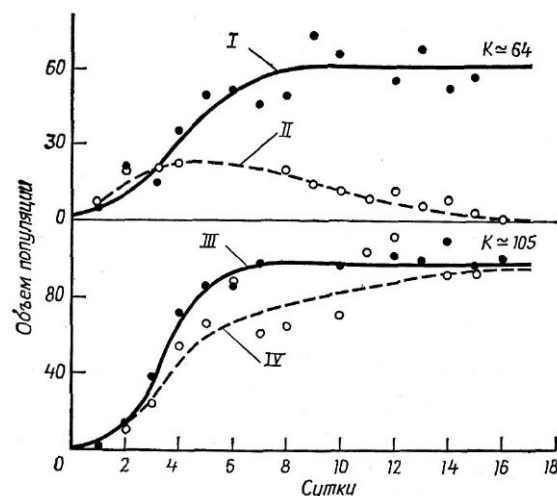


Рис. 6.5. Конкурентное исключение, продемонстрированное в лабораторном эксперименте на двух простейших, *Paramecium caudatum* и *P. aurelia*. (По Гаузе, 1934, reprint ed. Copyright 1964. The Williams and Wilkins Co., Baltimore, Md.) В других опытах на *P. bursaria* и *P. caudatum* при плотностях ниже предельных плотностей наблюдалось сосуществование этих двух видов. I — *P. caudatum* в изолированной культуре; II — *P. caudatum* в смешанной культуре; III — *P. aurelia* в изолированной культуре; IV — *P. aurelia* в смешанной культуре.

На основе изучения конкурентного исключения были предложены довольно разумные гипотезы. Среди них — гипотеза, называемая «принципом» конкурентного исключения: два вида с одинаковыми экологическими потребностями не могут жить одновременно в одном и том же месте — один вид неизбежно вытеснит другой; полное экологическое перекрытие невозможно. Отсюда напрашивается вывод, что если два вида сосуществуют, то между ними должны быть экологические различия. Поскольку возможность полного сходства двух организменных единиц крайне маловероятна, само по себе установление экологических различий между видами не служит «подтверждением» гипотезы. Подобные непроверяемые гипотезы имеют небольшую научную ценность и постепенно забываются учеными.

Однако «принцип» конкурентного исключения сослужил полезную службу; его открытие позволило увидеть, что для сосуществования видов конкурентных сообществ в насыщенной среде необходимы определенные экологические различия. Теперь экологи задают более глубокие и динамичные вопросы: какую степень экологического перекрытия могут выдержать два вида и при этом сосуществовать? Как меняется это максимально допустимое перекрытие в зависимости от отношения потребности к снабжению? Насколько велика должна быть скорость миграции у подавляемого в конкуренции переходящего вида, чтобы он мог суще-

ствовать в «пятнистых» местообитаниях, меняющихся в пространстве и времени? Может ли изменение конкурентоспособности во времени привести к сосуществованию?

Равновесие между внутривидовой и межвидовой конкуренцией

Внутривидовая и межвидовая конкуренция, по всей вероятности, оказывает противоположные влияния на толерантность популяции (рис. 4.2), использование ею ресурсов и фенотипическую изменчивость. Чтобы убедиться в этом, рассмотрим идеализированный случай, когда отсутствует межвидовая конкуренция, и проследим, к чему приведет внутривидовая конкуренция при использовании популяцией какого-либо ресурса или местообитания. Примем, что ресурс образует некий континуум, а местообитание — градиент, хотя наши рассуждения пригодны и для дискретных ресурсов и местообитаний (рис. 6.6). По такому градиенту или кон-

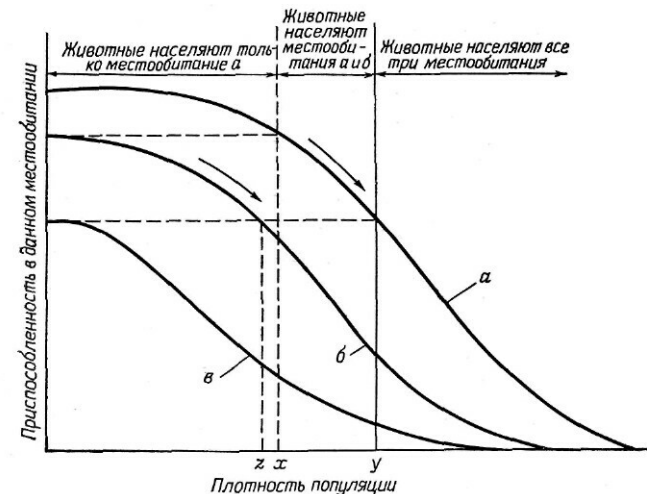


Рис. 6.6. Графики зависимости приспособленности особей от плотности популяции в трех гипотетических местообитаниях *a*, *б* и *в*. По мере заполнения этих местообитаний приспособленность в них снижается, но при любой данной плотности она максимальна в *a*, имеет промежуточные величины в *б* и самые низкие величины в *в*. До тех пор пока плотность не достигнет уровня *x*, предпочтение отдается местообитанию *a*; после этого выгодным становится заселение местообитания *б* где плотность особей ниже. Вместе с тем местообитание *в* остается свободным. В процессе заполнения *a* и *б* (стрелки) рано или поздно становится выгодным заселение наименее пригодного местообитания *в* (когда плотность в *a* и *б* достигнет соответственно величин *y* и *z*). Для того чтобы по мере заполнения местообитаний приспособленность оставалась постоянной, плотность популяции всегда должна быть наименьшей в местообитании *в*, промежуточной — в *б* и наибольшей — в самом пригодном местообитании *a*. (По Fretwell, Lucas, 1969, с изменениями.)

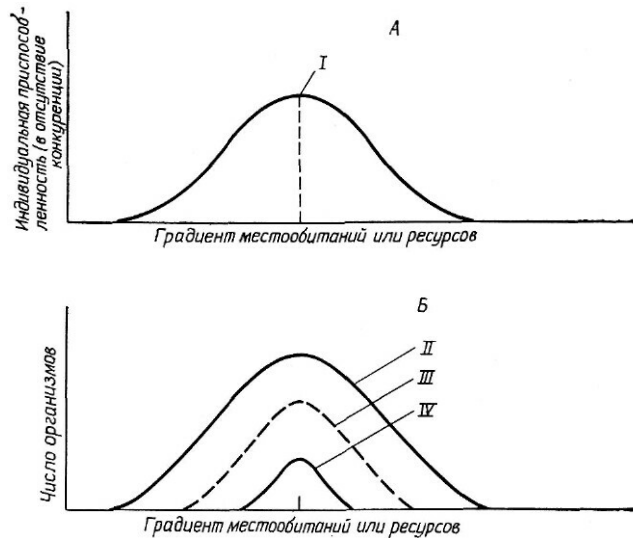


Рис. 6.7. Схема, показывающая, как растущая популяция может использовать градиент местообитаний или ресурсов. А. Индивидуальная приспособленность как функция градиента местообитаний или ресурсов в *отсутствие* какой бы то ни было внутривидовой конкуренции. I — оптимум. Б. При низкой плотности большинство особей выбирают околооптимальные условия среды. С ростом плотности усиливается конкуренция за оптимальные местообитания (или ресурсы), что благоприятно для особей, эксплуатирующих менее оптимальные и, следовательно, менее оспариваемые местообитания или ресурсы. Таким образом, с ростом плотности популяции возрастает разнообразие занимаемых местообитаний или эксплуатируемых ресурсов. II — высокие плотности; III — промежуточные плотности; IV — низкие плотности.

тинууму особи должны распределяться более или менее равномерно. Если не все ресурсы континуума используются примерно одинаково, то особи, потребляющие недоиспользованные части, столкнутся с менее интенсивной внутривидовой конкуренцией и в результате, возможно, приобретут более высокую индивидуальную приспособленность. Следовательно, мы можем сделать вывод о том, что при совокупном использовании подобного непрерывного ресурса особи поведут себя так, чтобы поддерживать одинаковое соотношение между потребностями и снабжением по всему континууму, что в свою очередь приведет к стабилизации интенсивности внутривидовой конкуренции [Мак-Артур (MacArthur, 1972) называет это «принципом равных возможностей»].

Рассуждая таким же образом, посмотрим теперь, как использует ресурсный континуум или градиент местообитания *растущая* популяция (рис. 6.7). (Наши расуждения по-прежнему в равной степени приложимы к категориям ресурсов, которые дискретны; см. рис. 6.6.) Первые особи, без сомнения, выберут такие ресурсы

и (или) местообитания, которые оптимальны для них в отсутствие конкуренции. Однако по мере роста плотности особей конкуренция между ними уменьшит выгоды, получаемые от этих оптимальных ресурсов и (или) местообитаний, и будет благоприятствовать отклоняющимся особям, которые используют менее «оптимальные», но также и менее горячо оспариваемые ресурсы и (или) местообитания. Таким путем внутривидовая конкуренция может часто приводить к *увеличению* разнообразия используемых популяцией ресурсов и местообитаний.

Вместе с тем межвидовая конкуренция в общем способствует *ограничению* диапазона местообитаний и ресурсов, используемых популяцией, поскольку разные виды, как правило, имеют различную способность осваивать местообитания и потреблять ресурсы. Особи, занимающие краевые местообитания, вероятно, не могут конкурировать с членами другой популяции так же успешно, как особи, освоившие более «оптимальные» местообитания. Таким образом, в большинстве сообществ любая данная популяция «заперта» другими популяциями, превосходящими ее в использовании соседних местообитаний (см. также гл. 7). Поскольку эти две силы противоположны, можно даже предположить, что в случае равновесия совокупная внутривидовая конкуренция должна быть полностью уравновешена совокупной межвидовой конкуренцией. На самом деле это не совсем верно, поскольку врожденные генетические и физиологические свойства тоже должны ограничивать диапазон местообитаний и ресурсов, используемых каким-либо организмом.

Эволюционные последствия конкуренции

О многих долговременных последствиях конкуренции упоминалось в гл. 1 и 5; другие рассматриваются в гл. 7, 8 и 9. Например, естественный отбор в насыщенной среде (*K*-отбор) благоприятствует усилению конкурентоспособности. В процессе эволюции многие свойства популяций возникли, по-видимому, в результате конкуренции. К числу таких свойств относятся: выживаемость по типу выпуклой кривой, позднее размножение, небольшой размер кладки, крупные размеры тела молоди, забота о потомстве, системы спаривания, системы распределения в пространстве и территориальность (см. также гл. 5). Наверное, самым далеко идущим эволюционным последствием межвидовой конкуренции является экологическая диверсификация, называемая иначе разделением ниш. Этот процесс сделал возможным развитие сложных биологических сообществ. Еще один предполагаемый результат внутривидовой и межвидовой конкуренции — возрастание эффективности использования ресурсов, имеющих в недостатке.

Хотя понятие конкуренции — это центральная тема во многих современных экологических теориях, оказалось, что в полевых

условиях исследовать конкуренцию чрезвычайно трудно и поэтому как природное явление она остается малоизученной. Одни экологи причисляют конкуренцию к ряду наиболее важных экологических обобщений, другие считают, что для понимания природы она не имеет большого значения. Для объяснения этих различий в точках зрения было предложено по крайней мере три возможных, но не обязательно взаимоисключающих довода: 1) конкуренцию в природе часто бывает трудно выявить, исследовать и описать количественно; 2) экологи, связанные с эволюционным подходом, по-видимому, придают конкуренции большее значение, чем исследователи, занятые объяснением кратковременных событий (Orians, 1962)¹; 3) возможно существование естественной дихотомии между организмами, более подверженными *r*-отбору, и организмами, живущими в условиях *K*-отбора, особенно в наземных сообществах (Pianka, 1970).

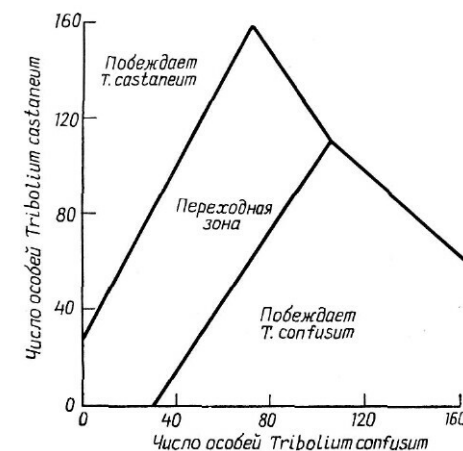
Лабораторные эксперименты

Часто конкуренцию очень легко изучать путем прямого экспериментирования, и подобных работ сделано много. Гаузе (1934) был один из первых, кто исследовал конкуренцию в лаборатории; его классические опыты на простейших убедительно показали существование конкурентного исключения. Он выращивал изолированные и смешанные культуры двух видов *Paramecium* в строго контролируемых условиях и при почти постоянном снабжении их пищей (рис. 6.5). В этих опытах были определены величины «предельной плотности насыщения» и соответствующие скорости роста популяций каждого вида, выращиваемых отдельно и в условиях конкуренции (по таким данным легко найти коэффициенты конкуренции). Интересно заметить, что вид, имевший наибольшую максимальную мгновенную удельную скорость увеличения (*P. caudatum*), был подавляемым в конкуренции, как того и следовало ожидать, исходя из понятий *r*- и *K*-отбора (гл. 5).

Влияние среды на исход конкуренции было изучено Парком (Park, 1948, 1954, 1962) и его многочисленными коллегами. Работая с двумя видами мучных хрущаков (*Tribolium*), эти исследователи показали, что в зависимости от условий температуры и влажности (табл. 6.3) любой из двух видов может вытеснить другой. В своих первых экспериментах исследователям не всегда удавалось предсказать исход конкуренции в определенных условиях среды; эти условия были названы «переходной зоной». Позднее, однако, эту зону значительно сузили, приняв во внимание генотипы жуков (Lerner, Ho, 1961; Park, Leslie, Mertz, 1964). При определенном сочетании факторов культивирование, начатое при чис-

¹ Обсуждение различий между «непосредственным» и «конечным» подходами к биологическим явлениям см. на с. 25—26.

Рис. 6.8. Зависимость исхода конкуренции между лабораторными линиями жуков *Tribolium confusum* к *T. castaneum* от их начальных плотностей. Первоначальное доминирование каждого из двух видов увеличивает вероятность его победы. Переходная зона представляет собой такие сочетания, при которых любой из видов может одержать победу. Обратите внимание на сходство этих результатов со случаем 3 на рис. 6.3, В. (Из Krebs, 1972 по Neuman, Park, Scott. Первоначально опубликовано издательством University of California Press; перепечатано с разрешения The Regents of the University of California.)



ленном превосходстве одного вида, всегда завершалось вытеснением другого вида (рис. 6.8), что представляет собой эмпирическое подтверждение случая 3 уравнений Лотки—Вольтерра (рис. 6.3, 5).

Исследуя конкурентные взаимодействия, Вандермеер (Vandermeer, 1969) культивировал 4 вида инфузорий отдельно и во всех возможных парных сочетаниях. Эти опыты позволили оценить величины *r*, *K* и *a*. Влияние видов друг на друга в опытах с посадкой пар было сходным с влиянием, возникавшим при одновременном

Таблица 6.3. Исход конкуренции между двумя видами мучных хрущаков *Tribolium confusum* и *T. castaneum* по результатам многих повторностей лабораторных экспериментов при разной температуре и влажности

Температура, °C	Относительная влажность, %	«Климат»	Соотношение числа особей каждого из видов	Смесь видов, % побед	
				<i>confusum</i>	<i>castaneum</i>
34	70	Жаркий, влажный	<i>confusum</i> = <i>castaneum</i>	0	100
34	30	Жаркий, сухой	<i>confusum</i> > <i>castaneum</i>	90	10
29	70	Теплый, влажный	<i>confusum</i> < <i>castaneum</i>	14	86
29	30	Теплый, сухой	<i>confusum</i> > <i>castaneum</i>	87	13
24	70	Прохладный, влажный	<i>confusum</i> < <i>castaneum</i>	71	29
24	30	Прохладный, сухой	<i>confusum</i> > <i>castaneum</i>	100	0

¹ Из Krebs, 1972, по Park.

культивировании четырех видов, что указывало на слабость взаимодействий высшего порядка. Однако результаты других аналогичных работ (Hairston et al., 1968; Wilbur, 1972; Neill, 1974) позволяют предполагать, что конкурентные взаимодействия между любыми двумя видами сильно зависят от присутствия или отсутствия третьего.

К настоящему времени конкуренция и конкурентное исключение продемонстрированы в лабораторных опытах на самых различных растениях и животных. Многие из этих исследований имеют недостатки, обусловленные чисто практическими причинами: эксперименты проводятся в стабильной и упрощенной среде и почти всегда на мелких организмах, которые в естественной обстановке часто подвержены *r*-отбору и могут не испытывать постоянного сильного давления конкуренции.

Наблюдения в природе

Выявить конкуренцию в естественных сообществах необычайно трудно, однако различные наблюдения и исследования позволяют предположить, что в природе она происходит регулярно и что ей принадлежит важная роль в формировании экологии многих видов растений и животных. Конкуренция может оставаться существенным фактором, даже если она не происходит изо дня в день; активное избегание межвидовой конкуренции само по себе означает, что она имела место когда-то в прошлом, а рассматриваемые виды приспособились к присутствию друг друга. Обнаружить конкуренцию в природе трудно еще и потому, что малоэффективные конкуренты должны вытесняться в процессе конкурентного исключения и, следовательно, в норме их нельзя обнаружить. Вряд ли мы можем ожидать, что найдем многочисленные примеры конкуренции у мелких короткоживущих организмов, таких, как насекомые и однолетние растения, но можно надеяться встретить ее у крупных долгоживущих организмов, например у позвоночных и многолетних растений.

Экологи располагают несколькими типами различных данных, преимущественно косвенных, свидетельствующих о том, что конкуренция либо происходила, либо происходит в естественных популяциях. К ним относятся: 1) результаты исследований по экологии близкородственных видов, живущих в одной и той же местности; 2) факты смещения признаков; 3) данные по изучению «незаполненной» флоры и фауны и связанные с ними изменения ниш — «сдвиги ниш»; 4) данные о таксономическом составе сообществ.

Близкородственные виды, в особенности виды, относящиеся к одному роду, нередко сходны по морфологии, физиологии, поведению и экологии. В результате между парами таких видов, живущих на одной территории, т. е. *симпатрических* видов одного

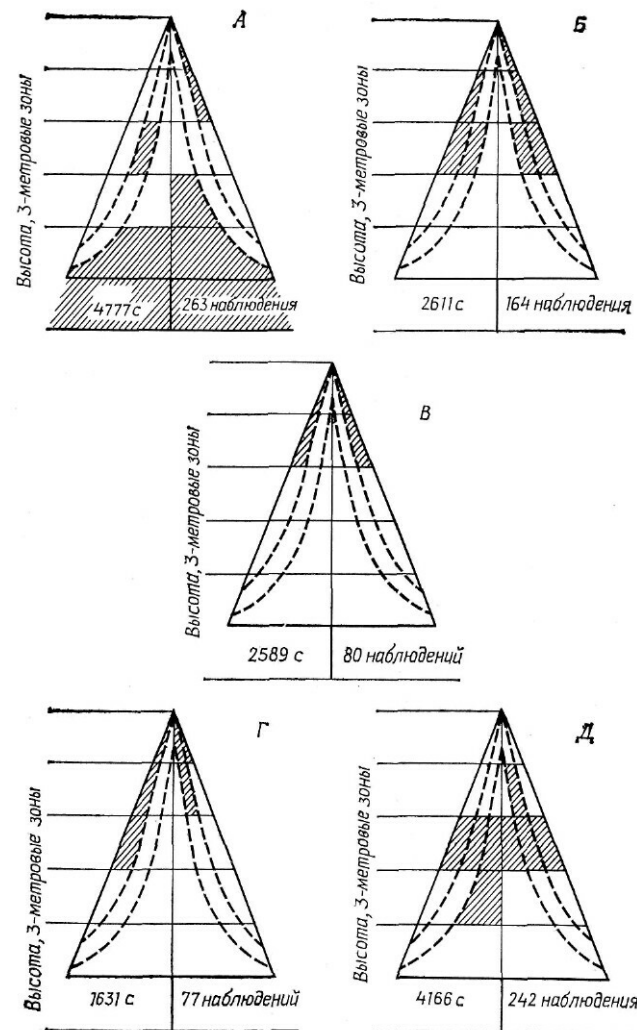


Рис. 6.9. Дифференцированное использование разных частей деревьев хвойного леса пятью симпатрическими видами славков (род *Dendroica*). Штриховкой отмечены те участки, где преимущественно кормится тот или иной вид. В правой части каждой схемы показано использование, оцениваемое по общему числу зарегистрированных птиц, в левой — по общему времени наблюдений (объем выборки указан в нижней части каждой схемы). А — желтоголовая славка; Б — черноголовая славка; В — *Dendroica tigrina*; Г — *D. fusca*; Д — каштановая славка. (По MacArthur, 1958. С разрешения Duke University Press.)

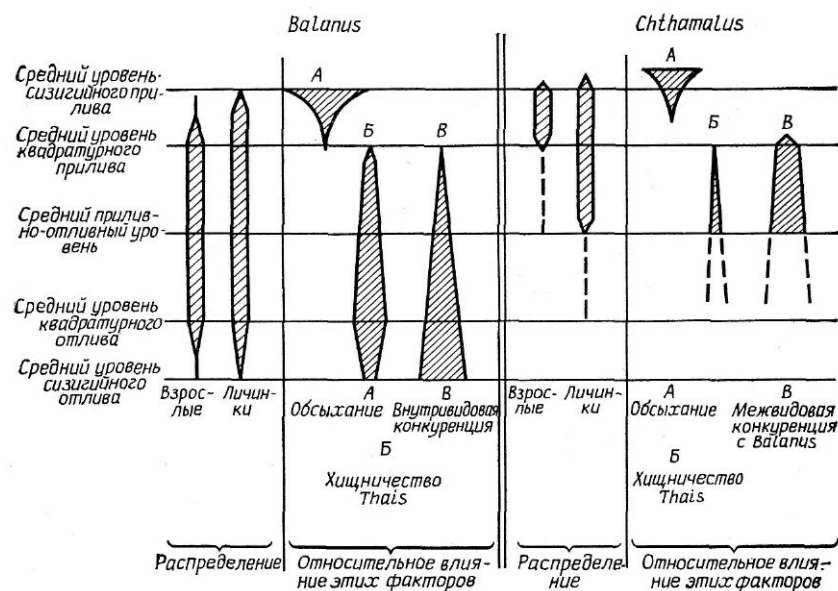


Рис. 6.10. Вертикальное распределение личинок и взрослых особей двух видов усонюгих ракообразных *Balanus balanoides* и *Chthamalus stellatus* на скалистой литорали в Шотландии. Относительная интенсивность различных лимитирующих факторов схематически показана разной шириной заштрихованных участков. (По Connell, 1961b. С разрешения Duke University Press.)

рода, возникает интенсивная конкуренция; отбор может быть достаточно сильным, чтобы либо закрепить различия в их экологии, либо привести к экологическому разделению. Были изучены многие группы близкородственных симпатрических видов. Почти без исключения в результате подробных исследований организмов, подверженных в большей мере К-отбору, были выявлены тонкие, но важные экологические различия между такими видами. Обычно различия относятся к одному или более из трех основных типов: виды используют разные местообитания или микроместообитания (различное пространственное использование среды), они питаются разной пищей или активны в разное время (различные типы временной активности). Эти экологические различия известны под названием «измерения ниш», поскольку они определяют роль вида в сообществе и его взаимодействия с другими видами (см. гл. 7).

Можно привести много примеров ярко выраженных различий в местообитаниях и микроместообитаниях. Мак-Артур (MacArthur, 1958) исследовал характер использования пространства у пяти симпатрических видов американских славков (*Dendroica*), отмечая время, проводимое кормящимися особями каждого вида в строго

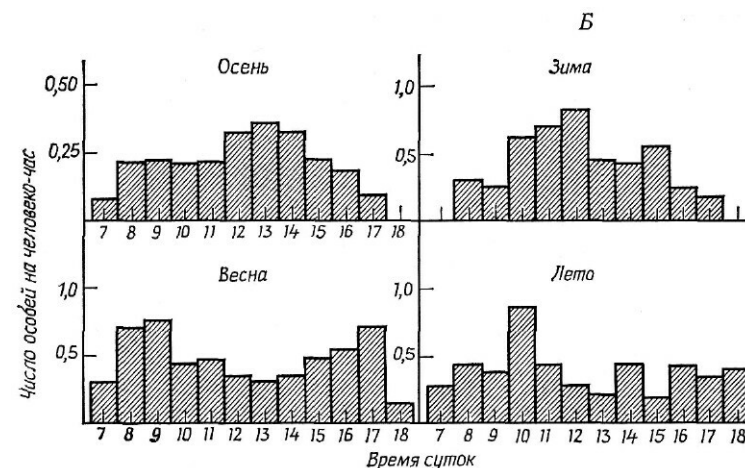
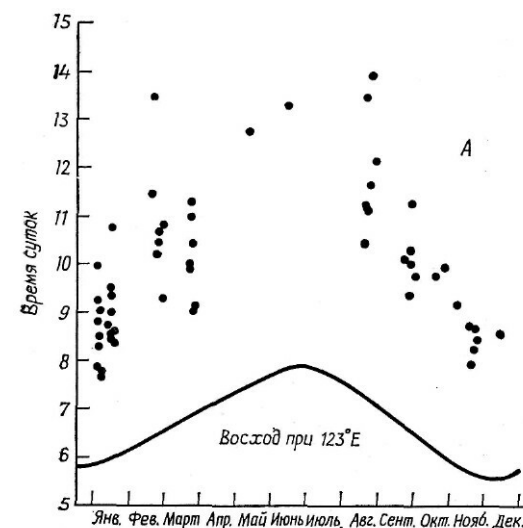


Рис. 6.11. Сезонные изменения суточной активности двух видов австралийских пустынных ящериц. А. Малый синехвостый скринк *Stenopus calurus*; каждая точка соответствует одной ящерице. (Из Pianka, 1969. С разрешения Duke University Press.) Б. Агама *Amphibolous isolepis* (бородачатая ящерица); число особей на человеко-час в разное время суток в разные сезоны. (По Pianka, 1971b.)

ограниченных участках. Каждый вид имел свой собственный, специфический характер использования леса (рис. 6.9).

Коннел (Connell, 1961a, 1961b) изучал конкуренцию за пространство между двумя видами усонюгих ракообразных *Balanus balanoides* и *Chthamalus stellatus* на скалистом морском побережье Шотландии. Эти виды раков, как и большинство прикрепленных

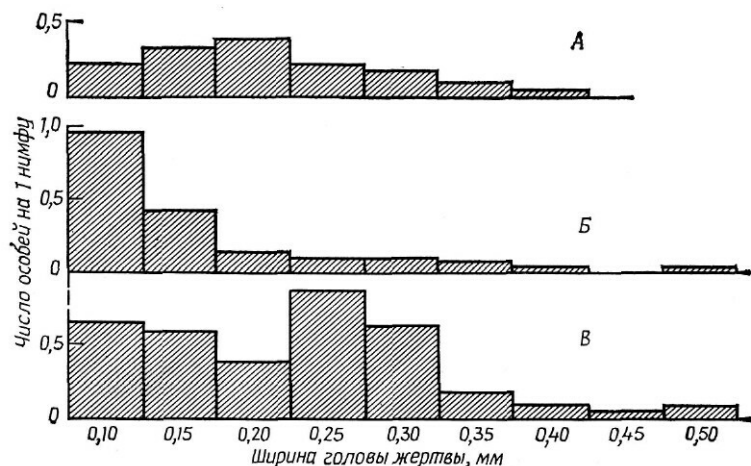


Рис. 6.12. Гистограммы размерного распределения насекомых из отряда двукрылых, потребляемых тремя симпатрическими видами веснянок. А. *Arcynopteryx curvata*; Б. *A. aurea*; В. *A. picticeps*. (Из Sheldon, 1972.)

организмов морской литорали, населяют резко разграниченные вертикальные зоны, причем *Chthamalus* занимает верхнюю, а *Balanus* — нижнюю зону (рис. 6.10). Личинки обоих видов оседают и прикрепляются в широком вертикальном диапазоне, который намного превосходит область, занимаемую взрослыми. Отгораживая животных проволочными садками от хищного моллюска (*Thais*) и периодически изымая раков, Коннел выяснил, какие причины определяют зональность. Он показал, что, хотя *Chthamalus* проигрывает в конкуренции с *Balanus*, взрослые *Chthamalus* продолжают жить в узкой полосе, так как *Chthamalus* более устойчив к обсыханию, чем *Balanus*. Коннел предполагает, что нижняя граница распределения литоральных организмов обычно определяется главным образом биотическими факторами, такими, как конкуренция с другими видами и хищничество; верхняя же граница гораздо чаще обусловлена физическими факторами, например обсыханием при низких приливах.

Равномерность распределения вообще и территориальность в частности (гл. 5) уменьшают интенсивность конкуренции и потому свидетельствуют о ней. Равномерное распределение широко распространено у растений, а территориальность — у популяций позвоночных (гл. 5). И в самом деле, для многих видов птиц характерна межвидовая территориальность (Orians, Wilson, 1964); по-видимому, характерна она также и для других таксонов. Таким образом, территориальное поведение выработалось в результате как межвидовой, так и внутривидовой конкуренции.

Конкуренция у экологически сходных животных может быть значительно ослаблена благодаря различиям во времени их активности при условии, что эти животные используют ресурсы, изменяющиеся во времени. Это справедливо для тех случаев, когда ресурсы быстро возобновляются, т. е. когда их наличие в любой момент не зависит от того, что происходило в предшествующее время. Наверное, самый очевидный тип временного разделения — это разделение между днем и ночью. Животных, которые активны днем, называют «дневными», а активных ночью — «ночными». Примерами животных, разделенных подобным образом, вероятно, могут служить соколы и совы, ласточки и летучие мыши, кузнечики и сверчки. Активность в дневное время тоже может быть разной; например, одни виды активны ранним утром, другие — в середине дня и т. д. У некоторых животных, например у ящериц, встречается также сезонное разделение активности. У многих суточное время активности меняется в зависимости от сезона (рис. 6.11).

Не раз было показано, что близкородственные виды животных характеризуются различными пищевыми потребностями. Например, данные табл. 6.4 показывают, что виды симпатрических морских моллюсков, принадлежащих к роду *Conus* (обычно называемых «улитки конус»), потребляют совершенно разную пищу (Kohn, 1959). Точно так же три вида веснянок питаются жертвами разного размера (рис. 6.12). Пищевые рационы пустынных ящериц, принадлежащих к нескольким симпатрическим видам, состоят преимущественно из муравьев, термитов, других ящериц и растений (Pianka, 1966b). Сходные примеры различий в рационах у родственных симпатрических видов известны для многих птиц и млекопитающих.

У некоторых симпатрических видов одного рода одновременно обнаруживаются различия в использовании пространства, времени и пищи. Например, семь симпатрических видов ящериц рода *Ctenotus* (Pianka, 1969) питаются в разное время, в разных микроместообитаниях и (или) разной пищей. Нередко в подобных случаях пары видов, характеризующиеся высоким перекрытием походной размерности ниши, имеют низкое перекрытие по другой, что, вероятно, ослабляет конкуренцию между ними (см. также рис. 7.8).

Явление «смещения признаков», при котором наблюдается усиление различий между видами, когда они встречаются вместе, также свидетельствует о том, что в природе существует конкуренция. Иногда два широко распространенных вида экологически более сходны в тех частях ареала, в которых они живут по отдельности (т. е. при аллопатрии), чем на участках совместного обитания (при симпатрии). Этот тип экологической дивергенции может проявляться в виде морфологических, поведенческих и (или) физиологических различий. Один из путей проявления смещения признаков — изменение размеров «трофического аппарата», пред-

Таблица 6.4. Основные компоненты питания (в процентах) восьми видов улиток *Conus*, обитающих на сублиторальных рифах Гавайских островов

Виды	Брюхоногие	Кишечно-дышащие	Нереиды	Эунидеи	Теребеллиды	Другие полихеты
<i>Conus flavidus</i>		4			64	32
<i>C. lividus</i>		61		12	14	13
<i>C. pennaceus</i>	100					
<i>C. abbreviatus</i>				100		
<i>C. ebraeus</i>			15	82		3
<i>C. sponsalis</i>			46	50		4
<i>C. rattus</i>			23	77		
<i>C. imperialis</i>				27		73

^{*} Kohn. 1959. С разрешения Duke University Press.

назначенного для сбора пищи, например той или иной части рта, клюва или челюсти. Размер жертвы обычно хорошо коррелирует с размером клюва или челюсти животного, а также с их структурой (рис. 6.13). Полагают, что смещение признаков по размерам тела или размерам трофического аппарата встречается у некоторых ящериц, моллюсков (рис. 6.14), птиц, млекопитающих, насекомых и, по-видимому, служит для разделения пищевых ниш; впрочем, имеющиеся данные отрывочны (см. обзор Grant, 1972). Такие сдвиги ниш в присутствии потенциального конкурента указывают на то, что каждая популяция приспособилась к другой, выработав средства ослабления межвидовой конкуренции.

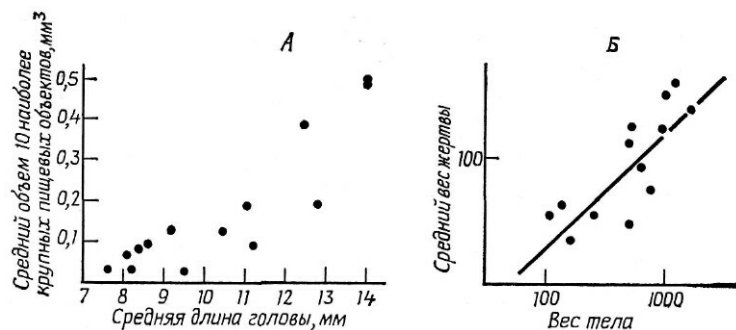


Рис. 6.13. Два графика зависимости размера жертвы от размера хищников. А. Зависимость среднего объема десяти самых крупных пищевых объектов (в мм³) от средней длины головы 14 видов ящериц рода *Ctenotus*. (По Pianka, 1969. С разрешения Duke University Press.) Б. Зависимость среднего веса жертвы от среднего веса тела 13 видов соколов (в двойном логарифмическом масштабе). (По Schoener, 1968. С разрешения Duke University Press.)

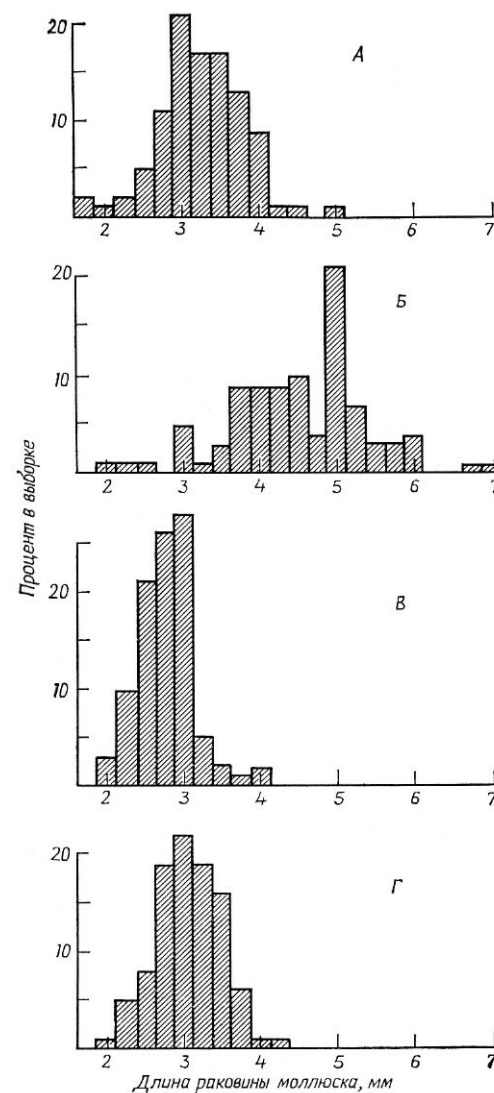


Рис. 6.14. Частотные распределения длины раковин у двух видов ильных улиток в Дании. *Hydrobia ulvae* и *H. ventrosa* имеют сходные размеры, если они обитают отдельно друг от друга, т. е. при аллопатрии (А к Г). В области, где эти виды симпатричны, длина раковин сильно различается (В и Г). Средняя длина раковины *H. ulvae*: А — 3,3 мм, Б — 4,5 мм; *H. ventrosa*: В — 2,8 мм, Г — 3,1 мм. (По Fenchel, 1975.)

Смещение таких морфологических признаков, как размер ротовых частей, может и не возникнуть, если рассматриваемые популяции дивергировали иным путем; следовательно, его можно ожидать только тогда, когда оба конкурента живут бок о бок и используют идентичные участки микроместообитания (т. е. при истинной *синтопии*). Животные, которые кормятся в разных участках местообитания, например древесные славки (рис. 6.9), приспособились друг к другу прежде всего благодаря поведенческому, а не морфологическому смещению признаков.

Существует определенный предел в сходстве двух конкурентов, при котором еще не наблюдается конкурентного исключения. Если брать смещение признаков по средним размерам ротовых частей, то обычно оно характеризуется величинами 1—1,3, и поэтому отношение, равное 1,3, может быть приблизительной оценкой того, насколько сильно должны различаться два вида при синтопическом сосуществовании (Hutchinson, 1959; Schoener, 1965). Ясно, что упомянутые соображения годятся только для конкурентных сообществ. Экологическое перекрывание или сходство между синтопическими видами, вероятно, может быть еще больше в ненасыщенных местообитаниях, где конкуренция ослаблена.

Другой тип данных, свидетельствующих о конкуренции, мы получаем в исследованиях по так называемым «незаполненным» биотам, например островам, где все обычные виды отсутствуют (см. также гл. 9). Виды, которые заселяют такие области, нередко расширяют свои ниши и осваивают новые местообитания и ресурсы, которые в областях с более полной фауной используются другими видами. Например, на Бермудских островах встречается гораздо меньше видов птиц, чем на материке; самые многочисленные из них — кардинал, американский пересмешник и белоглазый виреон. Кроуэлл (Crowell, 1962) обнаружил, что на Бермудских островах эти три вида имеют более высокую численность, чем на материке, и встречаются в более широком диапазоне местообитаний. Кроме того, на острове все они занимают несколько иные пищевые ниши, и по крайней мере у одного вида (виреон) выработались более разнообразные способы сбора пищи (см. также с. 268—269).

Подобно Бермудским островам в океане, вершины гор представляют собой «острова» наземного ландшафта и на них обнаруживают сходные явления. Например, два вида саламандр, принадлежащие к одному роду (*Plethodon jordani* и *P. glutinosus*), — симпатрические обитатели гор восточной части США. В зоне симпатрии они разделены по высоте, при этом *P. glutinosus* встречается ниже, чем *P. jordani*. Вертикальное перекрывание между этими видами никогда не превышает 70 метров (Hairston, 1951). На вершинах гор, где встречается *P. jordani*, *P. glutinosus* ограничен более низкими участками, вместе с тем на соседних горах, где нет *P. jordani*, *P. glutinosus* поднимается выше, нередко до самого пика.

Расширение ниши в условиях ослабления межвидовой конкуренции было названо «экологическим высвобождением». Дальнейшие данные, свидетельствующие о конкуренции, вытекают из логического следствия экологического высвобождения: когда материковые формы заселяют острова, местные виды нередко исчезают, по-видимому, в результате конкурентного исключения. Например, многие птицы, которые раньше встречались только на

Гавайях (эндемичные гавайские виды), исчезли вскоре после интродукции таких материковых птиц, как домовый воробей и скворец. Подобные потери понесла и австралийская фауна сумчатых (например, сумчатый волк) после вселения видов плацентарных млекопитающих (например, собаки динго и европейской лисицы). История ископаемых организмов изобилует примерами естественных нашествий и последующих вымираний. Наиболее простым и правдоподобным объяснением многих таких событий может быть конкуренция: выжившие виды имели конкурентное преимущество, а перекрывание ниш было слишком большим для сосуществования. Поэтому до того, как естественный отбор привел к смещению признаков и разделению ниш, один из видов вымирал. Множество других примеров экологических нашествий как у растений, так и у животных обсуждается в работе Элтона (Elton, 1958).

Наконец, для оценки того, играет ли конкуренция важную роль в природе, используют данные по таксономическому составу сообщества. Поскольку конкуренция у близкородственных видов должна быть особенно сильной, можно предположить, что в пределах любого данного естественного сообщества будет найдено меньшее число пар видов одного рода по сравнению с числом встречающихся в более широкой географической области различных групп видов и родов в совершенно случайной выборке. Такое небольшое число симпатрических видов одного рода, если оно обнаружилось, позволяет предположить, что конкурентное исключение более часто наблюдается среди близкородственных видов, чем среди видов, отдаленных в систематическом отношении. Это положение было проверено на многих сообществах Элтоном (Elton, 1946), который хорошо осознавал трудности, связанные с проблемой определения «сообщества». Нередко пару родственных видов могут составлять виды из разных, но граничащих друг с другом сообществ. Такие пары необходимо везде, где только можно, исключать из рассмотрения. Несмотря на подобную возможность завышения доли пар видов одного рода, Элтон обнаружил меньше видов, чем ожидалось в условиях строгого соблюдения случайности. Позднее Уильямс (Williams, 1964) показал, что анализ Элтона ошибочен, и применил правильный статистический подход к решению этой проблемы. Используя правильную методику Уильямса, Терборг и Веске (Terborgh, Weske, 1969) вычислили ожидаемое число пар родственных видов перуанских птиц в семи местообитаниях (рис. 6.15). Эти авторы обнаружили, что четыре местообитания, наиболее богатые по общему числу видов, содержали родственных видов больше ожидаемого; этот факт опроверг предположение о широком распространении конкурентного исключения у видов одного рода в рассматриваемой орнитофауне. Мне также не удалось обнаружить соответствующего обеднения пар видов, принадлежащих к одному роду, в ряде сообществ

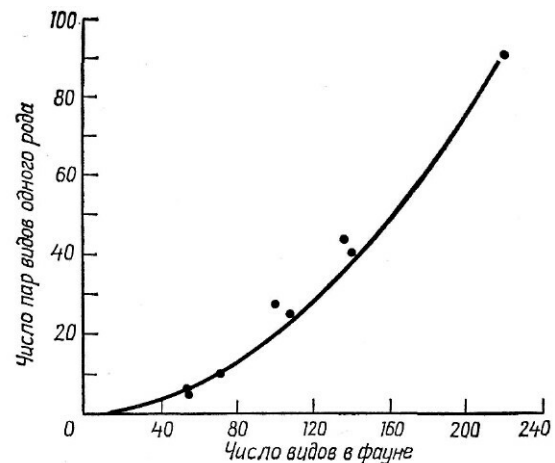


Рис. 6.15. Наблюдаемое (точки) и расчетное (кривая) число пар родственных видов птиц в 7 местообитаниях в Перу. Вся орнитофауна 7 областей состояла из 221 вида и была представлена 92 различными парами видов одного рода (верхний правый угол графика). Кривая построена на основе случайных выборок пар родственных видов из всей фауны. Если бы у родственных видов часто происходило конкурентное исключение, то точки расположились бы ниже расчетной кривой. (Из Terborgh, Weske, 1969. С разрешения Duke University Press.)

ящериц (Pianka, 1973). Было бы полезно провести более подробный анализ такого типа, используя при этом широкий набор видов, обитающих в различных сообществах.

Перспективы на будущее

Хотя конкуренция, по-видимому, занимает центральное место в многочисленных экологических процессах и явлениях, сегодняшнее понимание конкурентных взаимодействий остается неудовлетворительным как с теоретической, так и с эмпирической точки зрения, что открывает широкие возможности для будущей серьезной работы. Высокая временная и пространственная гетерогенность реального мира, несомненно, требует динамического подхода к исследованию конкурентных взаимодействий.

Заслуживает внимания разработка новых моделей, независимых от представления о конкурентном сообществе, находящемся в состоянии равновесия с ресурсами. Само понятие коэффициентов конкуренции может оказаться несколько иллюзорным и нередко затемняющим действительные механизмы и динамику конкуренции. Но даже если принять это понятие, можно значительно усовершенствовать теорию, попросту рассматривая такие коэффициенты, как *переменные* в масштабе экологического и эволюционного времени. Например, действительную форму кривых использо-

вания ресурсов можно считать меняющейся (принимая неизменной только площадь под кривой) либо в экологическом времени, благодаря поведенческому высвобождению, либо в эволюционном — через направленный отбор, благоприятствующий отклоняющимся фенотипам. Поскольку влияние конкурирующих видов друг на друга часто может зависеть от присутствия или отсутствия третьего вида, необходимо разработать такую теорию, которая бы рассматривала коэффициенты *итогового* (interactive) конкурентного взаимодействия (см. также с. 209—210 и 299—300).

Привлекательной альтернативой коэффициентов конкуренции могла бы служить такая мера интенсивности взаимодействий между видами, которая бы оценивала реакцию плотности каждого вида на изменение плотности другого вида. По существу, подобные взаимодействия можно выразить математически частными производными dN_i/dN_j и dN_j/dN_i . Заметим, что такой подход учитывает динамику популяции и может быть применен, помимо конкурентных взаимодействий, ко взаимодействиям хищник — жертва и к симбиотическим взаимодействиям. Если присутствие вида j неблагоприятно для вида i , то величина dN_i/dN_j имеет знак минус, а в случае благоприятного взаимодействия — знак плюс.

Существует также широкое поле деятельности для дальнейшего развития теории диффузной конкуренции. Рассмотрим два сообщества, имеющие одинаковое число видов, но разную структуру гильдий. В первом имеется несколько обособленных групп видов. Внутри групп существуют сильные конкурентные взаимодействия, а с членами других гильдий взаимодействия слабы. Во втором сообществе все особи взаимодействуют более или менее одинаково, а диффузная конкуренция более интенсивна. (Подобные различия между сообществами могут возникнуть в результате разной мерности ниш, см. также с. 270—274). Как повлияют такие различия в степени «связности» (connectedness) видов друг с другом на свойства сообщества, например на его устойчивость? Будет ли максимально допустимое перекрытие меньше во втором сообществе? До какой степени структура гильдий зависит от доступных ресурсов? Сегодня экологи ищут ответы на эти вопросы.

Перспективы будущей эмпирической работы еще более ярки, хотя, безусловно, они связаны с большими препятствиями. Хорошо спланированные опыты с изъятием или добавкой организмов либо с нарушением равновесной плотности, конечно, дадут возможность количественно описать эффекты конкуренции, но, как подчеркивал Шёнер (Schoener, 1974), сами по себе они, вероятно, ненамного продвинут понимание фактических механизмов конкуренции. Продуманные эмпирические исследования, вероятно, прольют больше света на механизм конкуренции, чем дальнейшие теоретические изыскания. Но, к сожалению, трудно точно предвидеть, какими будут эти решающие исследования.

ХИЩНИЧЕСТВО

Хищничество нетрудно обнаружить и легко изучать. Вряд ли кто-нибудь будет сомневаться в его существовании и той важной роли, которую оно играет в природе. Хищничество носит направленный характер в том смысле, что один из членов пары (хищник) получает выгоду от совместного существования с другим (жертвой), испытывающим неблагоприятное воздействие. В противоположность этому конкуренция представляет собой симметричный процесс, поскольку в этом случае оба вида испытывают неблагоприятное влияние и каждый по возможности старается выработать механизмы, позволяющие ему избежать взаимодействия с другим.

Те хищники, которые успешнее ловят добычу, будут иметь в своем распоряжении большее количество ресурса и потому в норме будут лучше приспособлены, чем менее ловкие хищники. Поэтому естественный отбор, действующий в популяции хищников, будет увеличивать эффективность поиска, ловли и поедания жертвы. Вместе с тем в популяции жертвы селективное преимущество, как правило, будут иметь те ее члены, которые успешнее избегают хищников. Поэтому отбор в популяции жертвы благоприятствует возникновению таких приспособлений, которые позволяют особям избежать их обнаружения, поимки и уничтожения хищником. Ясно, что эти два вида отбора действуют в противоположных направлениях. По мере того как жертва приобретает опыт избегать хищников, последние в свою очередь вырабатывают более эффективные механизмы ее поимки. Следовательно, в эволюции связи хищник—жертва жертва действует так, чтобы освободиться от взаимодействия, а хищник — чтобы постоянно его поддерживать. Долговременная эволюционная эскалация подобного рода привела к возникновению некоторых довольно изощренных и часто чересчур сложных приспособлений. Вспомним, например, сложное общественное охотничье поведение львов и волков, длинные липкие языки и точный прицел некоторых рыб, жаб и ящериц, загнутые ядовитые зубы гадюк с аппаратом впрыскивания яда, пауков и их паутину, глубоководную рыбу-удильщика, а также таких змей, как удавы, которые душат свои жертвы. Другие примеры приспособлений — это быстрые и очень точные нападающие удары самых разных хищников — богомолов, стрекоз, рыб, ящериц, змей, млекопитающих и птиц. Жертвы имеют не менее отработанные механизмы избегания хищников, такие, как выставление охраны, крики тревоги, покровительственную окраску и шипы (см. также с. 237—245). Многие виды жертв распознают хищников на расстоянии и предпринимают необходимую тактику избегания задолго до приближения хищника. Такое поведение в свою очередь вынудило многих хищников нападать из засады.

Один из моих любимых примеров обоюдных адаптации хищника и жертвы — пример скворца и сокола-сапсана. Сапсан — за-

мечательная птица, чье охотничье поведение надо увидеть, чтобы оценить полностью. Этот сокол нападает и на других птиц одинакового с ним размера; почти вся добыча ловится в воздухе. Сапсаны обладают чрезвычайно острым зрением. Охотящиеся особи поднимаются высоко в небо и парят над землей. Когда в поле зрения сокола оказывается летящая ниже жертва, сапсан складывает крылья и камнем падает вниз. Чтобы сделать свою «засаду» невидимой, сокол нередко подлетает к добыче так, чтобы оказаться против солнца. Измерения показали, что падающий сокол развивает скорость свыше 300 км/ч (около 100 м в 1 с!). Большинство жертв погибают мгновенно от внезапного удара когтей сокола. Крупным жертвам он дает упасть на землю и съедает их там, а мелких может унести. (Не удивительно, что охотникам-соколятникам и их собакам крайне трудно поднять мелких птиц на крыло, когда в воздухе их «поджидает» сапсан! Иногда птицы предпочитают стать добычей собак на земле, нежели подняться в небо и оказаться на пути смертельного броска сокола.) Обычно скворцы летают неплотными стаями, но если они иногда со значительного расстояния замечают сапсана, то стая быстро сбивается в кучу. Уплотнение стаи — это специфическая реакция на появление сапсана, которая не возникает в присутствии других хищных птиц. Маловероятно, чтобы сокол атаковал плотную стаю, скорее он нападет на отдельную птицу. И действительно, немногие отбившиеся от стаи скворцы-«бродяги» часто становятся жертвами сапсана. Вероятно, сокол, падающий камнем на плотную стаю, сам получит увечья. Таким образом, успех охоты даже такого «незаурядного» хищника, как сокол-сапсан, оказывается ослаблен надлежащими поведенческими реакциями жертвы.

Между питанием животными и питанием растениями существует одно важное различие. Большинство хищников, питающихся животными, действуют по принципу «все или ничего», поскольку хищник полностью убивает жертву и съедает ее целиком или большую ее часть. При питании же растениями обычно только часть растения потребляется «хищником». Поэтому «хищничество» на растениях (растительность) напоминает паразитизм на животных. Но даже неполное хищничество всегда должно уменьшать способность жертвы выживать и (или) размножаться. Вследствие этого кардинального различия давление отбора, приводящее к избеганию хищников, у животных должно быть сильнее, чем у растений. Тем не менее у растений выработались искусные защитные приспособления (см. с. 244—248).

Теория: колебания хищник — жертва

Теория хищничества во многих отношениях отстала от теории, конкуренции. Возможно, трудности моделирования процесса хищник—жертва связаны с его асимметрией. Лотка (Lotka, 1925)

и Вольтерра (Volterra, 1926, 1931) предложили простую пару уравнений хищничества:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 - p_1 N_1 N_2 \quad (11)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = p_2 N_1 N_2 - d_2 N_2 \quad (12)$$

где N_1 — плотность популяции жертвы; N_2 — плотность популяции хищника; r_1 — удельная мгновенная скорость увеличения популяции жертвы; d_2 — удельная скорость гибели популяции хищника; p_1 и p_2 — константы хищничества. Каждая из популяций ограничена другой, а эффекты плотности, приводящие к самоограничению, отсутствуют (т. е. отсутствуют члены второго порядка N_1^2 или N_2^2). Таким образом, в отсутствие хищника популяция жертвы растет экспоненциально, а скорость ее увеличения потенциально не ограничена. Произведение плотностей двух видов ($N_1 N_2$) отражает число контактов между ними; после умножения на константу p_2 этот член становится максимальной скоростью увеличения популяции хищника ($p_2 N_1 N_2$). Тот же самый член, умноженный на константу p_1 , имеет знак минус в уравнении жертвы и отражает уменьшение скорости роста популяции жертвы.

Уравнения решаются, если приравнять dN/dt к нулю, сократить соответствующие N для получения фактической скорости роста и приравнять r_a к нулю. Эти алгебраические преобразования показывают, что популяция жертвы достигает равновесной плотности, когда плотность хищника равна r_1/p_1 ; сходным образом и популяция хищника находится в равновесии при плотности жертвы, равной d_2/p_2 (рис. 6.16). Следовательно, изоклина каждого вида

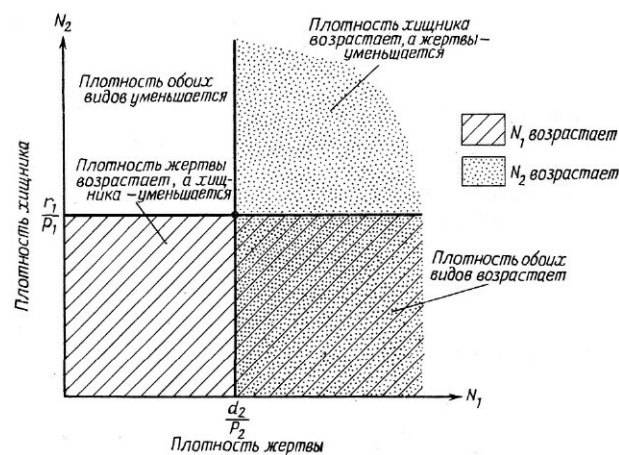


Рис. 6.16. Изоклины хищника и жертвы, построенные по уравнению Лотки-Вольтерра (объяснения см. в тексте).

соответствует какой-то определенной (постоянной) плотности другого вида, и опять-таки при этом отсутствует член, отражающий самоограничение, как, например, $-zN^2$ в уравнениях конкуренции. Ниже определенной пороговой плотности жертвы плотность хищника всегда уменьшается, а выше — увеличивается; точно так же и плотность жертвы растет, если плотность хищника меньше определенного порога, и уменьшается, если она больше его (рис. 6.16). Совместное равновесие наблюдается в точке пересечения двух изоклин, но плотности жертвы и хищника не сходятся к этой точке. Вместо этого возникают колебания определенной величины, характер которых зависит от начального соотношения плотности хищника и жертвы. Если начальные плотности близки к точке совместного равновесия, то возникают повторяющиеся колебания с низкой амплитудой, если далеки от нее — колебания имеют большую амплитуду. Таким образом, пара упомянутых дифференциальных уравнений имеет периодическое решение, а плотности популяций хищника и жертвы меняются циклически и не совпадают по фазе во времени. Амплитуда колебаний зависит от начальных условий. Система таких повторяющихся незатухающих колебаний в математике называется нейтрально-устойчивой. В биологическом мире нейтральной устойчивости, по-видимому, не существует, поскольку большинство особей и популяций сталкиваются либо с саморегуляцией, либо с обратной связью зависимости от плотности.

Введение в уравнение жертвы простого члена, учитывающего самозатухание ($-zN_2^2$), означает либо быстрое приближение к равновесию, либо затухание колебаний, что в обоих случаях в конце концов ведет к совместному равновесию (рис. 6.17). В урав-

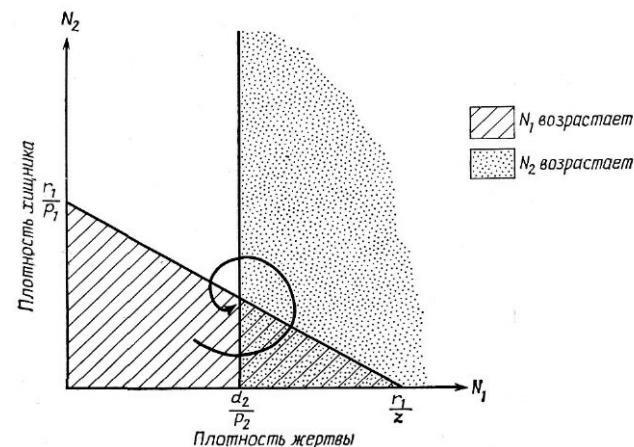


Рис. 6.17. Изоклины хищника и жертвы, иллюстрирующие самозатухающие колебания численности популяции жертвы. Плотности популяций стремятся к постоянному устойчивому совместному равновесию.

нении хищника член, обозначающий самозатухание, должен включать плотность жертвы, так как от нее зависит величина предельной плотности насыщения хищника. Наверное, более реалистичной (хотя и трудно трактуемой математически) простой парой уравнений, моделирующих взаимодействие хищник — жертва, будет следующая:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 - z_1 N_1^2 - \beta_{12} N_1 N_2 \quad (13)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = \gamma_{21} N_1 N_2 - \beta_2 \frac{N_2^2}{N_1} \quad (14)$$

Уравнение жертвы — это простое уравнение конкуренции Лотки — Вольтерра (7), но уравнение хищника имеет новую особенность — конкурентное подавление популяции хищника теперь является функцией относительных плотностей хищника и жертвы. Иначе говоря, подавление популяции хищника усиливается с увеличением плотности хищника и уменьшением плотности жертвы. Заметим также, что популяция хищника не может увеличиваться, если в системе нет некоторого количества жертвы. Однако, несмотря на то что в этой паре уравнений учтены недостатки предыдущих пар, уравнения все же остаются нереалистичными по крайней мере в одном важном отношении. Вообразим ситуацию, при которой численность жертвы превышает количество, которое популяция хищника может уничтожить. В этом случае скорость увеличения популяции хищника не может быть просто пропорциональна произведению двух плотностей, как это записано в уравнении (14), — необходимо принять в расчет пороговые эффекты. В уравнениях, подобных упомянутым, полностью упущены многие важные тонкости взаимодействия хищник — жертва. Например, Соломон (Solomon, 1949) различал два разных способа реагирования хищника на изменение плотности жертвы. Во-первых, при увеличении плотности жертвы до определенного предела количество особей жертвы, пойманных и съеденных отдельными хищниками в единицу времени, возрастает. После достижения порога насыщения число съеденных жертв становится более или

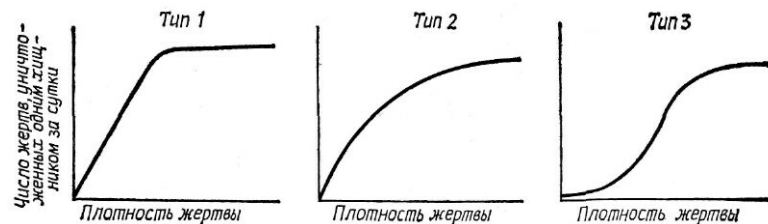


Рис. 6.18. Три типа функциональной реакции. (По Holling, 1959a.)

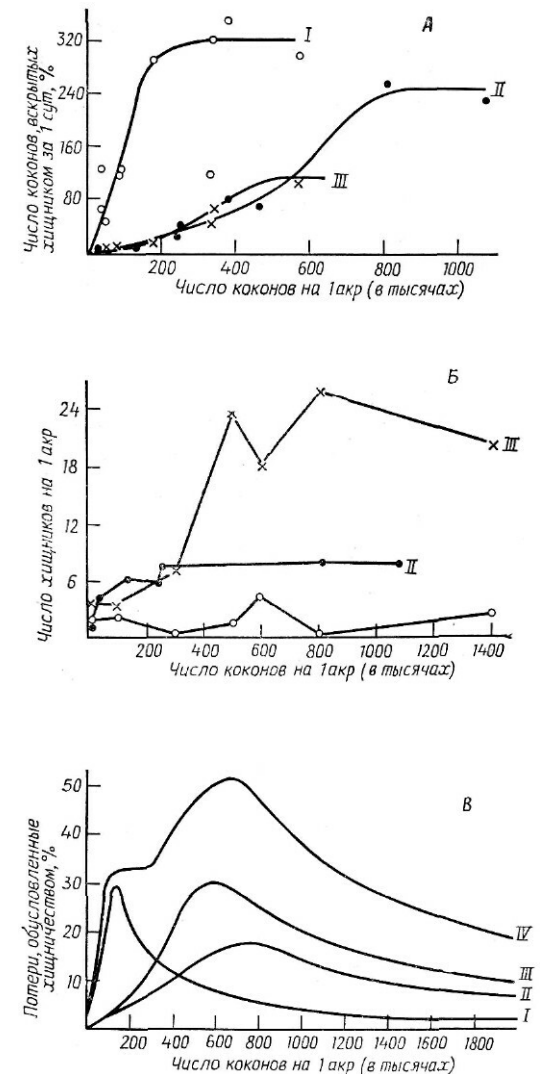


Рис. 6.19. А. Зависимость сугочного потребления коконов насекомого (жертва) одним хищником от плотности коконов для трех мелких млекопитающих, поедающих коконы насекомого (так называемая функциональная реакция). Б. Плотность каждого из этих млекопитающих в зависимости от плотности жертвы (численная реакция хищников). В. Объединенные функциональная и численная реакции видов-хищников, отражающие общую интенсивность выедания популяции жертвы, в зависимости от плотности жертвы. (Из Holling, 1959a.) I — *Blarina*; II — *Peromyscus*; III — *Sorex*; IV — общие потери.

менее постоянным (рис. 6.18 и 6.19, А). Во-вторых, возрастание плотности жертвы приводит к увеличению размера популяции хищника, при этом большее число хищников питается большим числом особей жертвы (рис. 6.19, Б). Первый случай Соломон назвал функциональной реакцией, а второй — численной реакцией хищника. Различают три отдельных типа функциональной реакции, между которыми возможны переходы (рис. 6.18). [Уравнения (12) и (14) моделируют тип I — линейную функциональную реакцию без верхнего предела.] Обратите внимание, что функциональная

реакция хищника допускает регуляцию плотности жертвы без увеличения численности хищника (в отсутствие численной реакции). Используя «системный» подход (см. также гл. 8), который основан на непрерывной обратной связи между наблюдением и моделью, Холлинг (Rolling, 1959a, 1959b, 1966) разработал совершенные модели хищничества, учитывающие как функциональную, так и численную реакцию, а также другие параметры, включая различные временные запаздывания и уровень голодания. Эти модели более реалистичны и точнее описывают события, чем другие (упомянутые выше), но они более сложны и их применение ограничено. Очевидно, реалистичная модель взаимосвязи хищник — жертва должна быть довольно сложной!

Простая графическая модель взаимодействия хищник — жертва была разработана Розенцвейгом и Мак-Артуром (Rosenzweig, MacArthur, 1963), которые рассуждали примерно так. В отсутствие хищников максимальная равновесная плотность популяции жертвы равна K_1 , т. е. предельной плотности насыщения жертвы. Должен также существовать и нижний предел плотности жертвы, ниже которого контакты между особями становятся слишком редкими, чтобы обеспечить размножение, и численность популяции жертвы падает до нуля. Точно так же и любой данной плотности жертвы должна соответствовать определенная максимальная плотность хищника, которая может поддерживаться без увеличения или уменьшения популяции жертвы. Исходя из этого, на плоскости N_1 — N_2 можно начертить изоклину жертвы ($dN_1/dt=0$), аналогичную вычерченной на рис. 6.3 и 6.4 (рис. 6.20). Поскольку изоклина жертвы имеет одну-единственную вершину, для выводов,

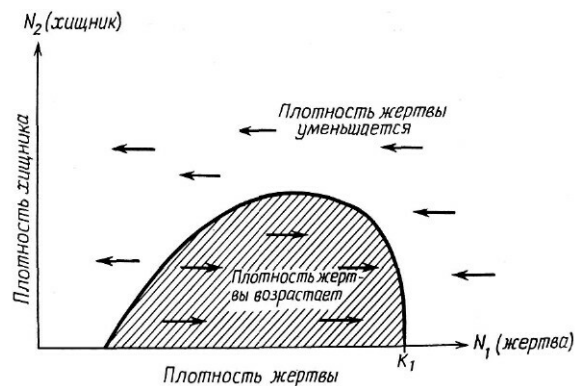


Рис. 6.20. Гипотетическая изоклина вида-жертвы ($dN_1/dt=0$), вычерченная в координатах плотностей хищника и жертвы. Популяция жертвы увеличивается внутри заштрихованной области и уменьшается за ее пределами. При средних величинах плотности популяция жертвы характеризуется высокой скоростью оборота, что без уменьшения численности ее популяции позволяет хищнику достичь высокой плотности.

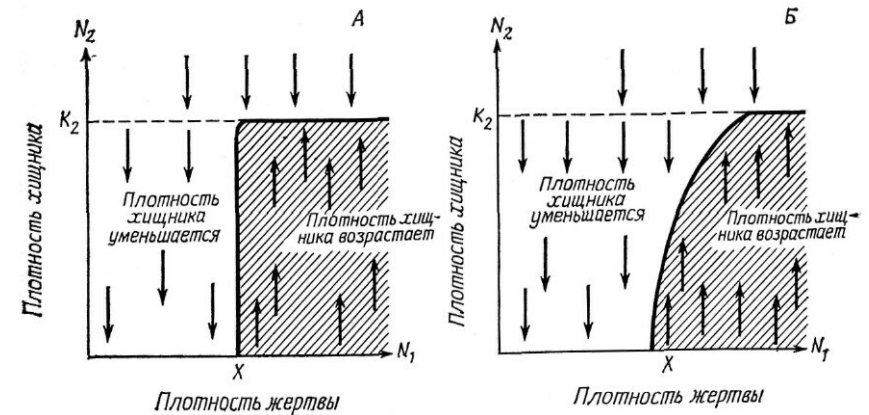


Рис. 6.21. Две гипотетические изоклины хищника. А. Ниже определенной пороговой плотности жертвы X отдельные хищники не могут добывать за единицу времени столько пищи, сколько им требуется для воспроизведения. В области, расположенной на графике левее этой пороговой плотности жертвы, популяция хищника уменьшается, правее — увеличивается (заштрихованный участок); это увеличение возможно лишь тогда, когда плотность хищника ниже его предельной плотности насыщения K_2 . До тех пор пока хищники не мешают друг другу эффективно добывать пищу, их изоклина идет строго вертикально вплоть до предельной плотности насыщения, как показано на А. Б. Если при высокой плотности хищников конкуренция между ними снижает эффективность добывания пищи, то их изоклина пойдет с некоторым наклоном, как показано на рисунке. Быстрое обучение жертвы тактике избегания в результате частых столкновений с хищником будет иметь такие же последствия.

вытекающих из модели, точная форма кривой не имеет значения. Выше этой кривой популяция жертвы уменьшается, ниже — увеличивается. Теперь рассмотрим форму изоклины хищника ($dN_2/dt=0$). Ниже определенного порога плотности жертвы отдельные хищники не обеспечиваются достаточным количеством пищи, чтобы воспроизвести себе замену, и поэтому популяция хищника должна уменьшаться; выше этого порога количество хищников будет возрастать. Для простоты сначала допустим (ниже это допущение опущено), что взаимодействие или конкуренция между хищниками ослаблены; это случается тогда, когда хищники лимитируются не количеством жертвы, а другими факторами. При этом условии изоклина хищника должна выглядеть так, как она изображена на рис. 6.21, А. Если между хищниками существует конкуренция, то для поддержания более высокой плотности хищника потребуется больше жертв и изоклина будет иметь некоторый наклон, как показано на рис. 6.21, Б. В обоих примерах принято, что предельная плотность насыщения хищника зависит не от плотности жертвы, а от других причин. На плоскости N_1 — N_2 устойчивое равновесие обоих видов возможно только в одной точке — точке пересечения двух изоклин (где dN_1/dt и dN_2/dt одновременно рав-

ны нулю). Теперь рассмотрим поведение этих двух популяций в каждом из четырех квадрантов, обозначенных буквами *A*, *B*, *C* и *D* на рис. 6.22. В квадранте *A* плотность обоих видов увеличивается, в *B* увеличивается плотность хищника, а плотность жертвы уменьшается, в *C* плотность обоих видов уменьшается, а в *D* плотность жертвы увеличивается, а плотность хищника уменьшается. На рис. 6.22 стрелками, или векторами, отмечены указанные изменения плотности популяций.

Относительные величины изменения плотности популяций хищника и жертвы определяют еще одно важное свойство этой модели — существование или отсутствие устойчивого равновесия. Возможны 3 случая расположения векторов: 1) закрученная спираль, 2) раскрученная спираль, 3) замкнутый круг (рис. 6.22, *A*—*C*). Этим случаям соответствуют затухающие колебания, колебания с возрастающей амплитудой вплоть до предельного цикла и колебания нейтральной устойчивости (рис. 6.22, *A*, *B*, *C*). Такие колебания хищника и жертвы, вероятно, могут приводить к «циклам», похожим на циклы леммингов и их хищников (с. 138—141). При наличии времени затухающие колебания приводят к равновесию, при котором не меняются ни плотность хищника, ни плотность жертвы. Этот случай характеризует такого хищника, который *неэффективно* уничтожает жертву (хищник не может начать истребление популяции жертвы до тех пор, пока популяция не достигнет размера, близкого к предельной плотности насыщения). В случае с колебаниями возрастающей амплитуды хищник весьма *эффективен* и может снизить численность жертвы до крайне низкого уровня. Такой чрезмерно эффективный хищник быстро уничтожит популяцию жертвы (и погибнет сам, если не найдет другой жертвы). Не удивительно, что колебаний с возрастающей амплитудой в природе никогда не наблюдается! Поскольку у жертвы вырабатывается тактика избегания, многие (или большинство) из живущих хищников, вероятно, сравнительно неэффективны и питаются только теми жертвами, которые в своей популяции составляют избыточное количество (Errington, 1946). Затухающие колебания, помимо всего прочего, возникают в результате конкуренции у хищников, что дает изогнутую изоклину хищника (рис. 6.21, *B*). Случай с затухающими колебаниями, вероятно, наиболее реалистично отражает ситуации, встречающиеся в природе.

Отдельные хищники, которые успешнее размножаются при низкой плотности жертвы, в норме должны вытеснять и замещать менее эффективных особей, которым необходима высокая плотность; следовательно, естественный отбор сдвигает изоклину хищника влево и *уменьшает* устойчивость взаимодействующей системы. Однако отбор, действующий в пользу тех особей жертвы, которые наиболее приспособлены к избеганию, противодействует отбору хищников и приводит к сдвигу изоклины хищника вправо

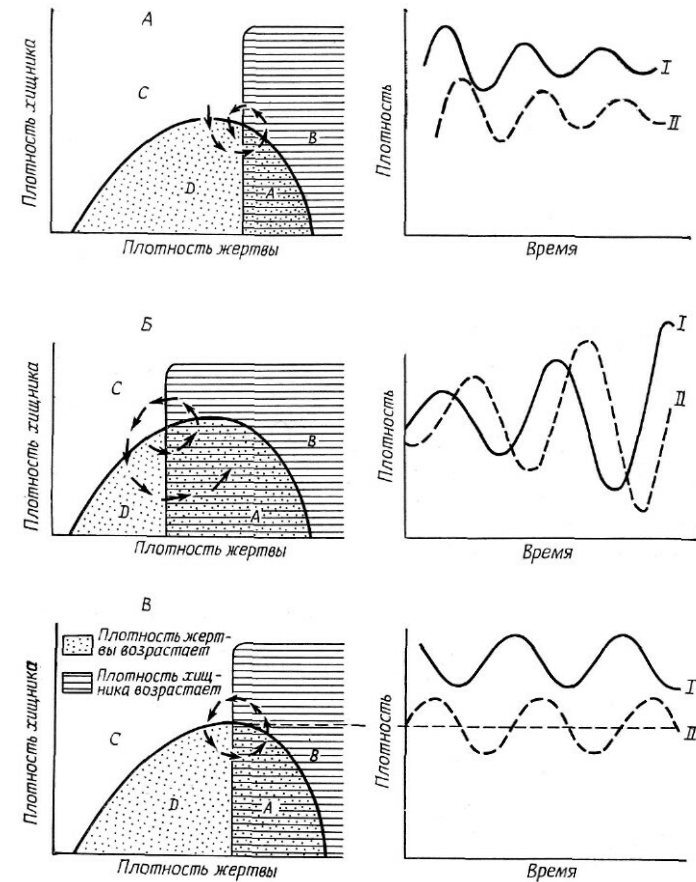


Рис. 6.22. Для того чтобы показать возможные типы устойчивости, изоклины хищника и жертвы совмещены. *A*. Неэффективный хищник не способен успешно эксплуатировать свою жертву до тех пор, пока плотность ее популяции не приблизится к предельной плотности насыщения. Векторы образуют спираль, закрученную внутрь, при этом колебания плотности хищника и жертвы затухают и система стремится к точке совместного устойчивого равновесия (в которой пересекаются изоклины). *B*. Высокоэффективный хищник способен эксплуатировать очень немногочисленные популяции жертвы, имеющие предельно низкую плотность. На этот раз векторы образуют раскрученную спираль и амплитуда колебаний популяций непрерывно возрастает вплоть до предельного цикла, после чего часто либо только хищник, либо хищник вместе с жертвой погибают. *C*. Хищник, обладающий умеренной эффективностью, начинает эксплуатировать популяцию жертвы при средних значениях ее плотности. Здесь векторы образуют замкнутый круг, а колебания популяций хищника и жертвы соответствуют колебаниям нейтральной устойчивости, как на рис. 6.16. (По MacArthur, Connell, 1966.) *I* — жертва; *II* — хищник.

(вероятно, он, кроме того, приводит к поднятию изоклины жертвы). Таким образом, естественный отбор в популяции жертвы способствует *увеличению* стабильности системы. Действительно, не будь жертва проворнее, хищник быстро бы ее уничтожил и тогда обе популяции погибли бы.

«Расчетливое» хищничество и оптимальный урожай

Некоторые исследователи полагают, что «разумный» хищник должен потреблять жертву таким образом, чтобы максимизировать скорость ее оборота и благодаря этому снимать наибольший урожай. Подобный «расчетливый» хищник поддерживал бы плотность популяции жертвы на уровне, обеспечивающем максимальную скорость продукции новой биомассы жертвы. Величина плотности жертвы при «оптимальном урожае» должна соответствовать пику на изоклине жертвы (рис. 6.22). Человек имеет возможность быть таким расчетливым хищником; действительно, в рыбоводстве долгое время стояла задача сбора оптимального урожая. Но могут ли другие, менее разумные хищники максимизировать свой урожай? По-настоящему «расчетливый» хищник должен уничтожать преимущественно тех особей жертвы, которые имеют низкую скорость роста и размножения, и оставлять особей с высокой скоростью роста и размножения. Часто хищники и в самом деле питаются старыми и дряхлыми особями, которых легче поймать, а более молодым и жизнеспособным животным удается избежать смерти.

Однако если несколько особей хищника сталкиваются с одними и теми же особями жертвы, то в интерпретации понятия расчетливого хищничества возможна ошибка. Рассмотрим случай, когда в популяции имеются молодые здоровые особи, которые имеют меньше опыта столкновений с хищником и потому хищнику легче их поймать. Отдельный хищник, который охотится на такую молодь и поедает ее, вероятно, оставит больше генов в своей популяции, чем их поступит от генотипов расчетливых хищников, которые не используют этот источник пищи. В результате в генофонд попадет и распространится свойство «нерасчетливости». Те же рассуждения справедливы и для конкурирующего вида, который способен использовать упомянутую молодь. Следовательно, развитие «расчетливости» можно ожидать только в том случае, когда исключительное право охоты на жертву имеет один хищник. Примером могут служить охотничьи участки.

Другое, более правдоподобное объяснение существования в природе «расчетливого» хищничества могут дать сами жертвы. Как указывалось в гл. 5, интенсивность естественного отбора прямо пропорциональна ожиданию числа будущих потомков (репродуктивной ценности). Следовательно, можно предположить, что отдельные особи жертвы, имеющие высокую репродуктивную ценность, больше выиграют, спасаясь от хищника, чем особи, имею-

щие низкую репродуктивную ценность. Если у каких-то организмов ожидаемое число будущих потомков упало до нуля, то способность спастись от хищника ничего больше не даст и избегание хищника может не развиваться. Таким образом, многие случаи видимой «расчетливости» хищников могут быть попросту неотъемлемой частью процесса старения, эволюция которого имеет большое значение! С этой точки зрения восприимчивость жертвы к хищничеству должна находиться в обратной зависимости от ее репродуктивной ценности.

Избранные эксперименты и наблюдения

Хищничество легко изучать в лаборатории, а при благоприятных обстоятельствах — и в полевых условиях. Гаузе (1934) исследовал в лаборатории простую систему хищник — жертва, представленную двумя видами микроскопических простейших — *Paramecium caudatum* и *Didinium nasutum*, причем *Didinium* активно питается *Paramecium*. Когда оба вида помещали в общую пробирку с чистой средой (в которой находилась культура бактерий, служащих пищей для *Paramecium*), *Didinium* уничтожал все запасы своей пищи, а затем сам погибал от голода (рис. 6.23, А). Если в пробирку добавляли некоторое количество стекланной ваты (что делало «однородную» среду «неоднородной»), у жертвы появлялась возможность прятаться в «убежище». В этом случае популяция *Didinium* постепенно исчезала, а популяция *Paramecium* восстанавливалась (рис. 6.23, Б). В третьем варианте опыта (рис. 6.23, В) через определенные промежутки времени Гаузе добавлял в пробирку новых особей каждого вида. В результате таких «иммиграций» возникли два полных цикла хищника и жертвы. В других опытах (Гаузе, 1935), где хищником служила инфузория *Paramecium aurelia*, а жертвой — дрожжи *Saccharomyces exiguus*, Гаузе получил почти три полных цикла.

Лакинбил (Luckinbill, 1973) повторил в нескольких видоизмененном варианте опыта Гаузе с *Paramecium* и *Didinium*, используя в качестве жертвы *P. aurelia*. Данные этих опытов показали, что неустойчивое взаимодействие хищник — жертва можно стабилизировать добавлением в среду метилцеллюлозы. Это вещество замедляет движение хищника и жертвы и уменьшает частоту контактов между ними.

Похожие опыты проделал Хаффейкер (Huffaker, 1958) с двумя видами клещей и апельсинами в качестве источника растительной пищи в системе. Один из видов клещей был растительноядным и питался апельсинами, а второй — плотоядным и питался первым видом. В простых системах, где апельсины были распределены равномерно и располагались близко друг к другу, хищник полностью уничтожал популяцию жертвы, и оба вида погибали. Увеличение расстояния между апельсинами только оттянуло время

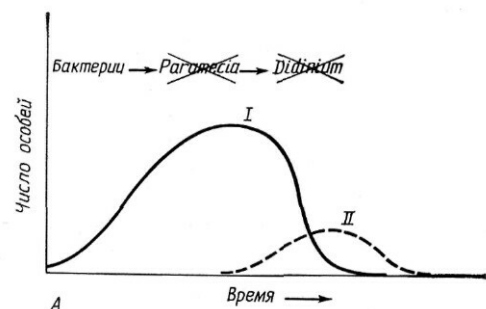


Рис. 6.23. Три лабораторных эксперимента хищник — жертва с простейшими. А. В упрощенном гомогенном микрокосме, когда нет иммиграции новых особей жертвы или хищника, хищник быстро уничтожает всех жертв, а затем его популяция погибает от голода. Б. В гетерогенной системе хищник вымирает, после чего популяция жертвы восстанавливает свою численность и достигает уровня предельной плотности насыщения. В. Даже в гомогенном микрокосме регулярное добавление новых особей хищника и жертвы приводит к колебаниям численности обеих популяций. (Из Гаузе, 1934; переиздание, 1964. The Williams and Wilkins Co., Baltimore, Md.) I — жертва; II — хищник.

гибели популяций и не способствовало сосуществованию. Лишь в результате еще большего усложнения системы посредством установки в опытах препятствий для расселения клещей Хаффайкер получил три полных цикла хищник — жертва (рис. 6.24). Таким образом, гетерогенность среды увеличила устойчивость системы. Эти опыты иллюстрируют существование колебаний численности хищник — жертва, предсказываемых теорией.

Очень плодотворными (хотя и более сложными) оказались лабораторные исследования Утиды (Utida, 1957), который одновременно изучал конкуренцию и хищничество. Его система состояла

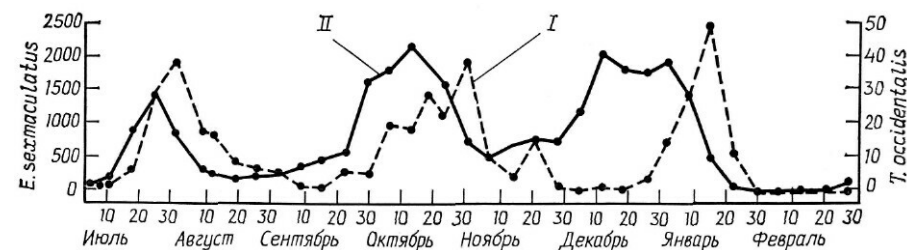


Рис. 6.24. Колебания размера популяций хищного клеща *Typhlodromus occidentalis* (I) и его жертвы (другого клеща) *Eotetranychus sexmaculatus* (II) в пространственно-гетерогенной среде. (По: Huffaker, 1958.)

из трех видов: жука *Callosobruchus chinensis*, служащего жертвой, и двух видов хищных ос, которые конкурировали друг с другом (*Neocatolaccus mamezophagus* и *Heterospilus prosopidis*). Жук-жертва непрерывно получал свежую пищу. Оба вида ос, имевших сходную биологию, зависели от популяции жука, которая представляла собой их общий источник пищи. Плотность популяций трех видов колебалась сильно и беспорядочно (рис. 6.25), но через 4 года, т. е. примерно через 70 поколений, эти три вида по-прежнему сосуществовали. Колебания численности популяций двух видов хищных ос не совпадали по фазе. Анализ показал, что оса *Heterospilus* более эффективно находила и уничтожала жуков при их низкой плотности, а *Neocatolaccus* — при их высокой плотности (рис. 6.26). Таким образом, по мере изменения плотности жука-жертвы конкурентное преимущество переходило от одного вида ос к другому. Утида полагал, что колебания численности жука были вызваны как влиянием двух видов хищных ос, так и зависящими от плотности изменениями его собственной скорости размножения.

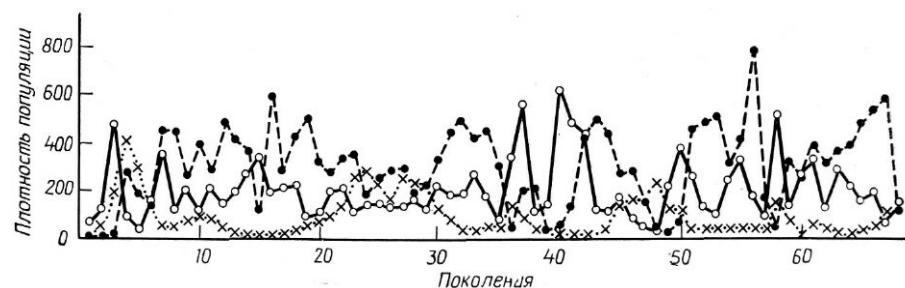


Рис. 6.25. Изменения размера популяций жука-хозяина (*Callosobruchus chinensis*, белые кружки) и двух паразитических ос (*Neocatolaccus mamezophagus*, черные кружки, и *Heterospilus prosopidis*, крестики) за четырехлетний период. Несмотря на то что колебания оказались неустойчивыми, все три вида существовали на протяжении периода, охватывающего примерно 70 поколений. (По Utida, 1957.)

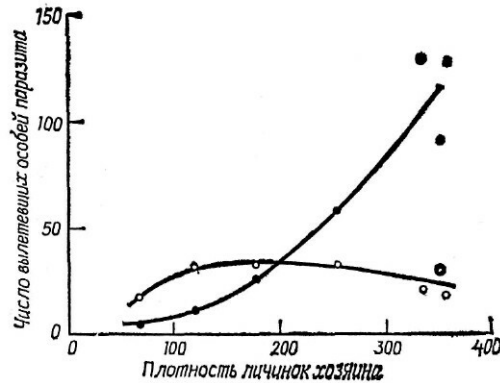


Рис. 6.26. Число паразитических ос, вылетающих из личинок жука-хозяина в зависимости от плотности этих личинок. *Neocatolaccus* (черные кружки) успешнее паразитирует при высокой плотности хозяина, а *Heterospilus* (белые кружки) имеет преимущество при низкой его плотности. (По Utida, 1957.)

Рассмотренная система представляет собой ясный пример сосуществования двух конкурентов на одном ресурсе, что обусловлено изменениями обилия ресурса. Очевидно, устойчивость такой системы есть результат биотических взаимодействий.

Мощным приемом исследования роли хищничества в природе является методика изъятия хищников с какого-либо участка, а затем сравнение последнего с соседним «контрольным» участком, который сохраняется неизменным. Если между участками обнаруживаются различия, то они скорее всего связаны с хищничеством. Такой опыт провел Пейн (Paine, 1966), изучавший скалистую литораль побережья на полуострове Олимпик в штате Вашингтон. Когда был изъят основной хищник высшего порядка — морская звезда *Pisaster ochraceus*, число оставшихся видов резко упало. На контрольных участках, где присутствовал *Pisaster*, было зарегистрировано 15 видов беспозвоночных, а на участках, лишенных морской звезды, — только 8 видов. Скалистая литораль представляет собой систему, где ограничивающим фактором является пространство. В отсутствие хищничества пространство занимали более эффективные поселенцы, в особенности доминировавший двусторчатый моллюск *Mytilus californianus*. Благодаря тому, что *Pisaster* питался *Mytilus*, на литорали постоянно открывались свободные участки и их немедленно заселяли менее конкурентоспособные преходящие виды. Таким образом, путем уменьшения интенсивности конкуренции на низких трофических уровнях хищная морская звезда создала условия для сосуществования конкурентно несовместимых видов. Подобные *ключевые* (keystone) хищники подчас оказывают сильное влияние на структуру сообществ.

На островах обычно обитает меньше видов, чем обнаруживается в сходных местообитаниях на соседнем материке. При этом трофические уровни высокого порядка на островах несоразмерно «обеднены» (см. с. 337—341). Следовательно, острова часто удобно рассматривать как примеры «природных» экспериментов с изъятием хищников.

Эволюционные последствия хищничества: тактика избегания хищника

Хищники-полифаги, питающиеся разнообразными видами жертв, очевидно, должны быть приспособлены к большему разнообразию тактических приемов избегания, чем специализированные хищники, имеющие дело с ограниченным набором жертв. В эволюционном масштабе дивергенция «стратегий» избегания хищника у двух (или более) видов жертвы может поставить хищника в чрезвычайно трудное положение, поскольку он должен одинаково эффективно ловить и уничтожать жертву двух типов. Эволюция жертвы может «вынудить» хищника ограничить диапазон потребляемой пищи.

Приспособления, выработанные в борьбе с хищничеством, крайне разнообразны. Одни из них довольно просты, другие весьма сложны и хитроумны. Примером первых может служить сооружение многими ящерицами особых спасательных туннелей, которые проходят близко от поверхности земли и в случае нападения подземного хищника легко разрушаются и дают возможность жертве спастись за пределами системы нор.

Отдельные черты поведения и анатомического строения жертвы мешают хищникам различать и (или) преследовать добычу. Подобные криптические адаптации могут включать звуки, запахи, цвет, облик животного, форму его тела, позу и (или) движение. Широко распространенная покровительственная, или криптическая, окраска нередко связана с соответствующим поведением — чтобы спрятаться, животное должно выбрать необходимый фон и правильно на нем сориентироваться. Некоторые бабочки садятся на стволы деревьев таким образом, чтобы темные полосы на их крыльях располагались параллельно щелям и трещинам коры. Почти все дневные и некоторые ночные животные окрашены по принципу противотени, т. е. спинные (верхние) части тела у них темнее, чем брюшные (нижние). Если источник света находится сверху, то тень отбрасывается вниз. У животного, окрашенного по принципу противотени, окраска уравнивает контраст, создаваемый тенью в спиннобрюшном направлении, и тем самым делает животное незаметным. Такая окраска характерна для большинства насекомых, рыб, амфибий, ящериц, змей, птиц и многих млекопитающих. Исключениями, подтверждающими правило, могут служить некоторые животные, для которых обычное положение тела — «вверх ногами», например сомик *Synodontis nigriventris* и личинки некоторых бабочек. У этих животных брюшная часть тела темнее, чем спинная! Для того чтобы охота была удачной, хищнику тоже надо быть незаметным, поэтому криптическая окраска важна как для жертвы, так и для хищника.

Многие насекомые по своей форме напоминают части растений, на которых они живут, в особенности листья, ветки, шипы или

кору; к числу наиболее известных примеров относятся палочник и бабочка-листовидка. У таких криптически окрашенных животных нередко наблюдаются формы зеленого и коричневого цвета. Например, зелеными и коричневыми могут быть самки двух видов южных кузнечиков *Syrbula admirabilis* и *Chortophaga viridifasciata* (интересно, что самцы у них почти всегда коричневые!). Зеленые самки преобладают во влажных травянистых местообитаниях, а поблизости, на сухих бурых участках земли, в основном встречается коричневая форма (Otte, Williams, 1972). Цвет самки не подчинен жесткому генетическому контролю, но в процессе онтогенеза может меняться в зависимости от локальных условий.

Фактические доказательства того, что цветовые различия и соответствие фону имеют селективную ценность, к сожалению, не очень многочисленны. Наиболее достоверный пример — бабочка *Biston betularia*, обитающая в Англии. Этот вид вместе с несколькими сотнями других видов за последнее столетие быстро эволюционировал в ответ на изменение человеком их местообитаний. В начале XIX в. бабочка *Biston* была светлоокрашенной и проводила дневное время на покрытых лишайниками стволах деревьев. С развитием промышленности и сопутствующим ему загрязнением воздуха лишайники вымерли, а стволы деревьев в некоторых районах покрылись сажей и стали совсем темными. В ранних сборах проб темноокрашенные бабочки (меланисты) были очень редкими, но постепенно число их возросло и теперь ими представлено большинство популяций в загрязненных районах. Подобные примеры направленного отбора, называемые *индустриальным меланизмом*, теперь известны также и для США и Европы. В серии изящных экспериментов Кеттлуэлл (Kettlewell, 1956) переносил светлых бабочек из незагрязненного леса в загрязненный, а меланистов — из загрязненного в чистый (табл. 6.5). На нижнюю сторону крыльев всех бабочек, и перенесенных, и местных, краской наносилась маленькая метка, затем все они выпускались, а через несколько дней их вновь ловили. Как и ожидалось, для светлых бабочек была характерна низкая выживаемость в загрязненном лесу, а для меланистов — в чистом лесу с лишайниками. Более того, Кеттлуэлл сам наблюдал, что птицы ловят бабочек, не соответствующих своему фону!

Черный поток застывшей лавы среди белых песков пустыни в Нью-Мехико представляет собой пример эксперимента, «поставленного» природой; этот эксперимент показывает, что цветовое соответствие фону имеет свою эволюцию и является приспособительным (Benson, 1933). Этот застывший лавовый поток окружен исключительно белыми песками, и его фауна, по-видимому, произошла от животных, обитающих в песках. В этом районе живут два близкородственных вида мышей: *Perognathus intermedius ater* и *P. apache gypsi*. Первая мышь, черная как смоль, встречается

Таблица 6.5. Число меченых типичных и меланистических бабочек (*Biston betularia*), выпущенных и вновь пойманных в загрязненном лесу вблизи Бирмингема и в незагрязненном лесу вблизи Дорсета¹

	Загрязненный лес	Незагрязненный лес
Число меченых выпущенных бабочек		
типичных	64	496
меланистических	154	473
Число вновь пойманных бабочек		
типичных	16 (25%)	62 (12,5%)
меланистических	82 (53%)	30 (6,34%)

¹ По данным Кеттлуэлла (Kettlewell, 1956), дикая популяция в загрязненном лесу на 87% состояла из меланистических форм.

только на лаве, а второй вид характеризуется белой окраской и обитает только в белых песках.

Европейская наземная улитка *Cepaea nemoralis* полиморфна по окраске раковины и бывает коричнево-бурой, розовой и желтой. В некоторых областях Англии улитками питается главным образом певчий дрозд *Turdus ericetorum*. Дрозды добывают моллюсков, разбивая их раковины на камнях (называемых «дроздовыми наковальнями»). Соотношение числа разных раковин, которые накапливаются возле наковален, обычно сильно отличается от их соотношения в популяции, что отражает относительную интенсивность хищничества дроздов, т. е. питания улитками разных морф (рис. 6.27). В апреле окраска основного фона в лесу бурая, а в мае она постепенно становится зеленой. В апреле процент желтых раковин (которые имеют зеленоватый оттенок, если внутри сидит моллюск) у дроздовых наковален значительно выше, чем в попу-

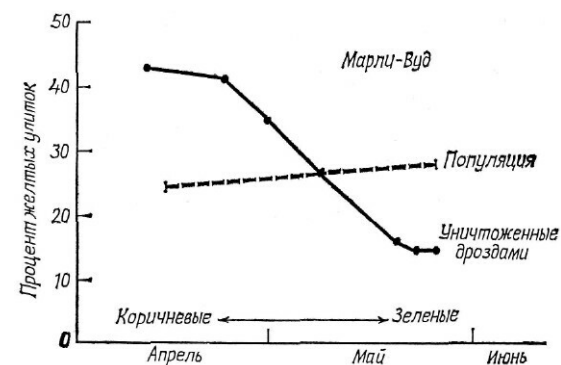


Рис. 6.27. Дифференцированное во времени хищничество на примере процента желтых улиток, съеденных дроздами, и доли этих улиток в природной популяции. (Из Sheppard. 1951.)

ляции, а в конце мая — ниже (рис. 6.27), что указывает на выборочность в питании дроздов, хищничество дроздов может быть фактором, поддерживающим полиморфизм окраски раковин, поскольку бурые и розовые морфы имеют преимущество в приспособленности в начале сезона, а желтые — в более позднее время.

Некоторые животные покрыты пятнами разного цвета, расчленяющими форму их тела и делающими их малозаметными. Хорошими примерами служат гремучая змея и удав, которые иногда настолько похожи на кучу сухих листьев, что могут остаться полностью незамеченными. Этот тип окраски, особенно распространенный у крупных животных, испытывающих затруднения с нахождением укрытия, таких, как леопарды, тигры и жирафы, был назван *расчленяющей окраской*.

Один из типов приспособительной окраски, не обязательно являющейся криптической, был назван *отпугивающей окраской*. Многие насекомые, включая бабочек и кузнечиков, находясь в состоянии покоя, совершенно незаметны. Но если их потревожить, они взлетают, и тогда сразу бросается в глаза яркая окраска задних крыльев (обычно красная, желтая или оранжевая). После посадки они складывают крылья и быстро двигаются прочь от места приземления. Каждый, кому приходилось преследовать кузнечиков, знает, как трудно за ними уследить. (Подобное поведение отдаленно напоминает стратегию защиты от хищника у кальмаров и осьминогов. Эти животные выбрасывают в воду густое облако чернильной жидкости, а затем сразу меняют цвет тела и направление плавания, становясь блеклыми и двигаясь под прямым углом к первоначальному направлению.) У некоторых бабочек встречается довольно отклоняющийся тип отпугивающей окраски; они имеют на задних крыльях рисунок, напоминающий совиные глаза. Обычно эти «глаза» спрятаны под передними крыльями. Но если к насекомому подлетает птица небольшого размера, передние крылья внезапно раскрываются и рисунок становится видимым. Некоторые птицы, по-видимому, настолько пугаются, что немедленно улетают прочь, оставляя бабочку в покое! Желтые «глаза» у некоторых крупных зеленых гусениц придают им сходство с зелеными древесными змеями.

Пятна небольшого размера, имитирующие глаза, обычно стимулируют нападение хищника. Многие хищники инстинктивно целятся в глаза своей жертве, поскольку глаза обычно являются одной из самых уязвимых частей тела животного и потеря зрения препятствует бегству (львы и волки нашли другую «ахиллесову пяту» у крупных копытных — они просто перегрызают им сухожилия). У многих видов бабочек имеются такие ложные пятна, расположенные по периферии крыла, которые могут стимулировать нападение. Если у этих бабочек нарисовать на крыльях «глаза» в тех местах, где их нет, а затем насекомых выпустить и через некоторое время снова поймать, то эти разрисованные участки

окажутся поврежденными, по-видимому, в результате нападения птиц (Sheppard, 1959). Таким образом, бабочки получают еще одну возможность спастись, отвлекая хищника от своих собственных глаз. Похожими функциями иногда обладают поведенческие адаптации. Некоторые змеи поднимают свой тупой хвост, шевелят им как головой и иногда даже делают им быстрые выпады в сторону нападающего хищника! Схвати неосторожный хищник такую «голову», и змея укусит его сзади.

Многие птицы и млекопитающие используют разного рода сигналы тревоги, которые, будучи пущены в ход, предупреждают других животных о том, что по соседству находится хищник. Бобры предупреждают друг друга об опасности, громко шлепая хвостом по воде. Сходным образом кролики, живущие в одной системе нор, оповещают друг друга о приближении хищника ударами задних ног по земле. У некоторых кроликов и копытных (например, у белохвостого оленя) хвост снизу белый. Когда животное убегает от хищника, хвост у него поднят, и белый цвет, по-видимому, служит предупреждением об опасности. Луговые собачки, многие приматы, а также многие птицы, кормящиеся стаями, например вороны, нередко выставляют «часовых» (см. также с. 190), наблюдающих за окрестностями с удобной позиции и в случае необходимости оповещающих группу о приближении хищника. У птиц особенно распространен крик тревоги как реакция на появление птицевидных соколов. Крик тревоги представляет собой тонкий пронзительный свист. Как правило, определить местоположение его источника позвоночному хищнику крайне трудно; часто крики тревоги одинаковы у совершенно разных видов птиц, что, возможно, свидетельствует о конвергентной эволюции.

Поскольку крик тревоги, издаваемый одной особью, выгоден сразу нескольким различным видам, можно считать, что этот крик в какой-то мере — проявление альтруизма. Однако предупредительными криками животные пользуются обычно только в период гнездования, поэтому есть основания считать, что они возникли в результате отбора родичей (kin selection; см. гл. 5). Чревовещательный характер крика и тот факт, что птица кричит уже после того, как заметит хищника, и, следовательно, точно знает, откуда ждать опасность, гарантируют ей минимальный риск. Околицеванные птицы часто возвращаются выводить птенцов в места, где сами выросли (гл. 5); таким образом, птицы любой данной местности — родственники и имеют много общих генов. Это в свою очередь гарантирует, что общая выгода, извлекаемая многими родственниками из псевдоальтруистического поведения одного, может оказаться довольно большой. Если крики тревоги возникли в результате отбора родичей, то можно предположить, что частота их использования будет в обратной зависимости от расстояния, отделяющего кричащую птицу от ее гнезда и ближайших родственников (хотя эмпирически этого пока никто не показал). То, что

эти крики распознаются несколькими видами, легко объяснимо, поскольку особи, которые распознают сигналы предупреждения, «исходящие от других симпатрических видов, должны иметь относительное преимущество перед другими особями своей популяции. Конвергенцию криков тревоги можно объяснить одним либо двумя механизмами. Первый касается чревовещательных свойств крика. Число вариантов, при которых крик тревоги может быть достаточно громким, чтобы нести функцию оповещения и оставаться при этом трудноуловимым для хищника, крайне невелико. Следовательно, конвергенция может быть попросту результатом ограничения, изначально присущего системе. Вторая равновероятная возможность заключается в том, что естественный отбор может «благоприятствовать конвергенции потому, что она облегчает межвидовое распознавание криков тревоги. Так, особи, подражающие крикам других видов, имеют преимущество потому, что, вероятнее всего, они обладают способностью распознавать крики других видов (по сути дела, конвергенция криков очень напоминает мюллеровскую мимирию, о которой речь пойдет ниже).

Существует несколько альтернативных гипотез, объясняющих биологический смысл крика тревоги. Его вообще можно не расценивать как сигнал тревоги, а считать сигналом, предупреждающим хищника, что тот обнаружен и может не пытаться поймать кричащую птицу (с. 190). Чарнов и Кребс (Charnov, Krebs, 1975) полагают, что птица уменьшит шансы быть пойманной, если встревожит криком других особей, поскольку внимание хищника будет отвлечено от нее и направлено на ее многочисленных соседей, спешащих укрыться. Еще один аргумент в пользу последней точки зрения основан на факте, что многие хищники не уходят далеко из зоны охоты, а остаются поблизости от того места, где они успешно охотились в прошлом. Крики тревоги мешают хищнику поймать какую бы то ни было жертву, заставляя его постоянно двигаться и выгоняя с участка, где находится кричащая птица.

Еще одним эволюционным последствием хищничества является *предупреждающая окраска*. У несъедобных или ядовитых животных в процессе эволюции выработались яркая окраска и свойство «рекламировать» свою несъедобность. Обычно они окрашены в те же резкие цвета, которые у людей используются на железной дороге: красный, желтый и черный с белым. Примерами животных, имеющих предупреждающую окраску, могут служить пчелы и осы, бабочки-данаиды, некоторые змеи (аспиды), скунсы и некоторые яркоокрашенные ядовитые лягушки и саламандры. Сигналы, предупреждающие потенциальных хищников, могут включать манеру поведения, позу, запах или звук. Трещание погремушки гремучей змеи, вероятно, служит сигналом для крупных животных, таких, как американский бизон, не подходить слишком близко. Однако внимание человека подобное предупреждение только привлекает, и для змеи это обычно кончается плохо. Опыты

показали, что птицы и ящерицы обучаются избегать неприятных жертв. Если жертва ядовита, подобное обучение может закрепиться в генофонде и перейти в «инстинктивное» избегание.

Мимикрия представляет собой интересную разновидность предупреждающей окраски и прекрасно демонстрирует силу естественного отбора. Любой организм, который обычно встречается в одном сообществе с ядовитым или несъедобным видом, может извлечь выгоду, если будет похож на вид, имеющий предупреждающую окраску, даже в том случае, когда сам останется несъедобным и вполне съедобным. По имени Бейтса, впервые описавшего¹ это явление, ложная предупреждающая окраска называется бейтсовской мимикрией. Многие виды безвредных змей копируют ядовитых. В Центральной Америке некоторые безвредные змеи настолько похожи на ядовитых аспидов, что только специалист может отличить имитатора от его «модели». Сходным образом безвредные мухи и бабочки-стеклянницы часто подражают пчелам и осам, а съедобная бабочка вице-король — несъедобной данаиде. Бейтсовская мимикрия вредна для вида-модели, потому что некоторые хищники, случайно съев безвредный вид-имитатор, долго потом обучаются избегать модель. Чем больше отношение численности имитатора к численности модели, тем дольше обучается хищник и выше гибель у вида-модели. Фактически если имитатор становится более многочисленным, чем модель, то хищнику не надо обучаться избегать жертву и он может активно отыскивать как имитатора, так и модель. По этой причине бейтсовские имитаторы обычно имеют значительно более низкую численность, чем модели. Нередок также полиморфизм, при котором вид-имитатор подражает нескольким модельным видам.

Другой тип мимикрии выделяют в том случае, когда два несъедобных или опасных вида подражают друг другу. Это явление получило название мюллеровской мимикрии¹. Например, у ос и пчел на теле имеются желтые и черные полосы. Так как потенциальные хищники чаще будут сталкиваться с несколькими видами-имитаторами, чем с одним, привычка избегать их появится быстрее, и поэтому такое подражание друг другу выгодно обоим видам жертвы (Benson, 1972). Сходство может быть не таким полным, как в случае бейтсовской мимикрии, потому что ни один из видов не обманывает хищника, просто каждый из них напоминает хищнику о своих опасных и неприятных свойствах. Мюллеровская мимикрия выгодна для всех сторон, включая хищника; разные имитаторы могут иметь одинаковую численность, а полиморфизм у них — редкое явление.

Растения неподвижны, поэтому они не могут использовать все те разнообразные способы отпугивания и избегания хищников,

¹ По сути дела, разделение на бейтсовскую и мюллеровскую мимирию несколько искусственно, поскольку между этими двумя типами имеются промежуточные варианты.

которые доступны животным. Растение с пятнистым распределением во времени и (или) пространстве может избежать хищничества просто потому, что трудно предсказать, где это растение находится. Однолетнее растение, обнаруженное в данном месте сегодня, завтра может исчезнуть, и поэтому травоядному животному легче использовать вечнозеленое многолетнее растение, которое всегда более доступно (см. также ниже). У некоторых растений, в особенности многолетних, выработались морфологические адаптации, мешающие травоядным поедать их — волоски, шипы и колючки (Gilbert, 1971). Широко распространенные способы отпугивания хищников растениями можно было бы назвать средствами ведения антихищнической войны. В растениях содержится большое число различных вторичных химических соединений, физиологические функции которых неизвестны. Многие из них определенно не являются продуктами разрушения крупных молекул и не возникают как отходы метаболизма, а относятся к вторичным соединениям, образующимся в результате активного синтеза из низкомолекулярных предшественников. Эти вторичные химические соединения нередко содержат азот и другие элементы, которые доступны растениям в ограниченном количестве; более того, на их образование затрачивается энергия. Совершенно очевидно, что продуцирование веществ, отпугивающих животных, налагает на растения определенную плату. Примерно сто лет назад немецкий ботаник Сталь (Stahl, 1888) высказал предположение, что эти вторичные соединения уменьшают съедобность растений. Во многих конкретных случаях взаимоотношений растение—травоядное животное гипотеза Сталя полностью подтвердилась.

Специалисты по сельскому хозяйству и селекционеры вывели множество линий высокоустойчивых к пастбищу растений. Было показано, что генетические разновидности растений (морфы) в природе обладают разной степенью съедобности для животных. Так, Джонс (Jones, 1962, 1966) обнаружил, что разнообразные травоядные животные, от насекомых и улиток до полевых (*Microtus*), предпочитали поедать «нецианогенную» морфу растения *Lotus corniculatus* вместо «цианогенной». Считается, что агентом, отпугивающим некоторых травоядных, являются таннины. Таннин, содержащийся в дубовых листьях, уменьшает скорость роста личинки бабочки *Operophtera brumata* (Feeny, 1968). Часто травоядные животные поедают только молодые части растений и не трогают старых, вероятно, потому, что последние содержат таннины и другие репелленты (Feeny, 1970). К другим химическим соединениям, которые защищают растения от животных и грибов, относят эфирные масла, смолы, алкалоиды, терпены и терпеноиды. Последние два класса соединений имеют весьма резкий запах и вкус; сесквитерпены смертельны для овец. Дикие травоядные животные, эволюция которых проходила вместе с эволюцией ядови-

тых растений, вряд ли станут их есть, а домашний скот и овцы поедают многие ядовитые травы.

Аргументы, высказанные в начале этого раздела, указывают на то, что симпатрические виды растений могут получать выгоду, синтезируя качественно различные вторичные химические средства защиты от травоядных. В результате растения в целом представляют собой не непрерывные ресурсы, а входят в состав спектра качественно различных, дискретных типов пищи. Подобная дивергенция химических средств защиты растений понижает эффективность питания растительноядных полифагов и приводит к ускорению эволюции стенофагов. Поскольку родственные виды растений содержат сходные по составу вторичные химические соединения, филогения некоторых растительноядных насекомых (особенно бабочек) идет параллельно филогении растений-хозяев (Ehrlich, Raven, 1964; Benson, Brown, Gilbert, 1975).

КОЭВОЛЮЦИЯ

В самом широком смысле коэволюция означает совместную эволюцию двух (или более) таксонов, которые объединены тесными экологическими связями, но не обмениваются генами; при этом действует реципрокное давление отбора, приводящее к тому, что эволюция каждого таксона частично зависит от эволюции другого (Ehrlich, Raven, 1964). Следовательно, к коэволюции относится большинство разнообразных форм популяционных взаимодействий, от хищничества и конкуренции до мутуализма и протокооперации. Термин коэволюция нередко используют в более узком смысле, и им обозначают прежде всего взаимозависимые эволюционные взаимодействия между растениями и животными, причем чаще всего имеют в виду животных растительноядных и опылителей. У какого-либо растения может выработаться способность синтезировать некое вторичное соединение, которое будет отпугивать большинство хищников, но если у какого-то травоядного животного в свою очередь выработается способ справляться с этим соединением, то оно может получить источник пищи, недоступный для конкурентов. Благодаря такой коэволюции многие виды животных специализировались на питании одним или несколькими близкородственными видами растений. Например, *Drosophila pachea* — единственный представитель плодовых мушек, который может питаться на кактусах группы «сенита». Эти растения продуцируют алкалоид, который смертелен для личинок всех плодовых мушек, кроме *D. pachea*, выработавшей средства обезвреживания этого вещества (Kircher et al., 1976).

Во многих случаях токсины растений облегчают стенофагам поиски и (или) выбор растения-хозяина. Некоторые животные, например бабочка-данаида, потребляют растительные яды (в данном случае сердечные гликозиды), что в свою очередь делает

их ядовитыми и несъедобными для их собственных потенциальных хищников.

Были предприняты попытки обобщить сведения по козволуции растительной и защитной тактике растений (Orians, 1974). Фини (Feeny, 1975) полагает, что редкие или эфемерные виды растений животным находить трудно, поэтому эти растения оказываются защищенными во времени и пространстве. Более того, он утверждает, что у таких видов растений должны выработаться разнообразные, качественно отличные и дешевые в химическом отношении способы защиты, которые представляют собой эффективные эволюционные барьеры на пути влияния неадаптированных животных-полифагов, наиболее вероятных врагов этих «криптических» растений. Те же вторичные химические соединения не будут представлять собой большого экологического препятствия для адаптированных травоядных стенофагов, против которых прежде всего направлена тактика избегания во времени и пространстве. Фини считает, что многочисленные и (или) часто встречающиеся виды растений легкодоступны травоядным как в экологическом, так и в эволюционном времени. У таких «заметных» видов растений, по-видимому, развились более дорогостоящие количественные способы защиты, например жесткие листья с низким содержанием воды или питательных веществ, имеющие большое количество неспецифических соединений, таких, например, как таннины (табл. 6.6). Фини подчеркивает, что такие способы защиты растений представляют для травоядных мощный экологический барьер, но в эволюционном масштабе они являются слабой помехой, за исключением тех случаев, когда есть качественные химические средства защиты. У некоторых растений имеются оба типа защиты.

Кейтс и Орианс (Cates, Orians, 1975) пришли к несколько иным, но сходным выводам, сопоставляя ранне- и поздне-сукцессионные виды растений. Поскольку первые избегают травоядных в пространстве и времени, Кейтс и Орианс считают, что на химическую защиту от животных эти растения тратят меньшее количество ресурсов, чем более заметные растения поздних стадий сукцессии. Таким образом, растения ранних стадий сукцессии должны представлять собой более ценную пищу для полифагов, чем растения поздних стадий и растения климаксного сообщества. В самом деле, опыты по питанию слизней показали, что ранне-сукцессионные однолетние растения более съедобны, чем поздне-сукцессионные виды (Cates, Orians, 1975). Однако Отте (Otte, 1975) в сходных опытах на кузнечиках пришел к противоположному результату: эти насекомые-полифаги охотнее потребляли виды поздних стадий сукцессии, нежели ранних. Отте полагает, что обнаруженное различие связано с различием в подвижности слизней и кузнечиков. Обобщая материалы по питанию бабочек, Футуима (Futuima, 1976) пришел к заключению, что насекомые,

Таблица 6.6. Некоторые из предполагаемых показателей степени заметности растений

Заметные растения	Незаметные растения
Часто встречаются и легко различимы	Редки и (или) относятся к эфемерам
Древесные многолетники	Травянистые однолетники
Растут медленно, обладают преимуществом в конкуренции	Растут быстро, обычно преходящие виды
Характерны для климакса и поздних стадий сукцессии	Характерны для ранних стадий сукцессии и стадий естественного возобновления
Легко обнаруживаются растительноядными («не защищены» тактикой избегания во времени и пространстве)	«Защищены» от растительноядных тактикой избегания во времени и пространстве (но тем не менее обнаруживаются неспециализированными растительноядными)
Имеют разнообразные «дорогостоящие» (количественные) защитные приспособления (жесткие листья, таннины)	Имеют «дешевые» (качественные) химические защитные приспособления [яды и (или) токсины], для отпугивания неспециализированных растительноядных
Количественные защитные приспособления представляют собой эффективные экологические преграды для растительноядных животных; эти преграды тем не менее легко преодолеваются в эволюционном масштабе, если они не подкреплены качественными защитными приспособлениями	Качественные защитные приспособления в эволюционном масштабе могут утратить свое значение благодаря коэволюции и выработке соответствующих механизмов обезвреживания ядов (в результате появляется специфичность в выборе растительноядным животным растения-хозяина)

питающиеся на травянистых растениях, более специализированы в выборе растения-хозяина по сравнению с насекомыми, питающимися на листьях кустарников и деревьев (этот пример хорошо иллюстрирует идею Фини о разделении растений на «заметные» и «криптические»). Футуима считает, что защитные системы растений более разнообразны во флористически богатых сообществах, чем в сообществах, характеризующихся небольшим разнообразием.

Несоответствия в указанных работах свидетельствуют о том, как трудно делать обобщения и что эти обобщения должны допускать существование исключений [продолжение дискуссии на эту интересную тему можно найти в работах Rhoades, Gates, 1976 и (или) Gilbert, 1977].

Популяции копытня (*Asarum caudatum*) в западной части штата Вашингтон полиморфны в отношении скорости роста, продукции семян и съедобности для местного вида слизня *Ariolimax columbianus* (Gates, 1975). В местообитаниях с низкой численностью

слизня Кейтс обнаружил, что популяция копытня состояла в основном из особей, использующих большую часть энергии на рост и продукцию семян и небольшую часть — на синтез химических соединений, препятствующих поеданию. По-видимому, менее съедобные растения обладали преимуществом в местообитаниях с высокой численностью слизней: несмотря на замедленный рост, потери фотосинтетических тканей вследствие поедания растений слизнями были меньше.

В некоторых случаях, вырабатывая защитные приспособления от травоядных, растения образовали кооперативные связи с животными. Джензен (Janzen, 1966) показал, что некоторые виды *Acacia*, лишенные своей эпифитной фауны муравьев, сильно страдают от растительноядных насекомых, а те виды, которые вообще не имеют муравьев, способных их защищать, менее съедобны. Акации, получающие выгоду от муравьев, имеют нектарники и утолщенные колючки, которые привлекают муравьев и в свою очередь им полезны! Таким образом, у этих растений вещества и энергия затрачиваются на привлечение муравьев, защищающих листья, а не на прямое ведение химической войны. Борьба с врагами растения развернута широким фронтом — муравьи жестоко истребляют разнообразных растительноядных животных.

Поскольку большинство наземных растений не может передвигаться, для опыления и распространения семян они используют животных (некоторые пользуются также ветром). Семена многих плодовых растений проходят неповрежденными через кишечники травоядных и дают начало новому растению, посеянному с помехом животного-сеятеля. Существование красочных цветков с нектаром и ярких плодов можно расценивать только как результат эволюции, направленной на привлечение нужных животных. Здесь, как и в случае взаимодействий растение—растительноядное животное, возникла высокая специфичность связи. Животных, которые опыляют данное растение, называют *векторами опыления*. Например, в Центральной Америке обитают разные виды эвглоссин, проявляющих высокую специфичность в выборе определенных видов орхидей, причем самцам эвглоссин приходится пролетать большие расстояния между отдельными цветками. Разные виды эвглоссин привлекаются запахами разных орхидей (Dressler, 1968), что можно продемонстрировать, выставив «приманки» — искусственно синтезированные вещества, обладающие запахом той или иной орхидеи. Возможно, эти пчелы обусловили развитие огромного разнообразия тропических орхидей, многие из которых весьма редки. Такая специфичность векторов опыления гарантирует перенос пыльцы на яйцеклетки собственного вида. Имеют ли эвглоссины выгоды от такой специфичности — до сих пор не выяснено. Самки эвглоссин не так специфичны в отношении растений, как самцы, но они также участвуют в опылении и могут преодолевать расстояния до 23 км (Jarizen, 1971a), постоянно двигаясь

в поисках пыльцы и нектара между редкими растениями. Вероятно, самки способствуют перекрестному опылению тропических растений, имеющих низкую плотность. Джензен считает, что от подобного «обхода территории» самками эвглоссин, по сути дела, зависит само существование видов растений, имеющих очень низкую численность в результате давления, которое оказывают на семена и проростки этих растений такие факторы, как конкуренция и хищничество.

Некоторые опылители, например бабочки рода *Heliconius* (Gilbert, 1972), получают из пыльцы аминокислоты. Так как продуцирование нектара и пыльцы (а также и плода) требует затрат вещества и энергии, привлечение животных-опылителей (и животных — разносчиков семян) обходится растению недешево. Нектар и плоды обычно богаты сахарами и другими углеводами, но белков содержат сравнительно немного; пыльца и семена, напротив, содержат значительно большее количество азота и других дефицитных веществ. Из-за частой нехватки таких жизненно важных биогенных элементов растения обычно синтезируют углеводы, которые обходятся им дешевле, чем аминокислоты и белки. Следовательно, «содержание» насекомых-опылителей, питающихся пыльцой, стоит растению дороже, нежели содержание потребителей одного нектара. С одной стороны, возмещение затрат, связанных с посещением цветков (или поеданием плодов), должно быть достаточно большим, чтобы окупилась усилия опылителя или разносчика семян, с другой стороны, оно должно быть достаточно малым, чтобы животное было вынуждено преодолевать большие расстояния, необходимые для распространения семян и пыльцы. Эта сложная энергетическая взаимосвязь между растениями и опылителями подробно рассматривается в работах Хейнриха и Равена (Heinrich, Raven, 1972; Heinrich, 1975).

У многих растений семена защищены токсичной и (или) твердой оболочкой. Некоторые семена ядовиты. Несмотря на это, высокое содержание питательных веществ в семенах привело к появлению в процессе эволюции эффективных потребителей семян. Потребление семян может быть очень высоким в тех местах, где они встречаются в больших количествах (например, желуди под дубом), потому что популяция потребителя может достигнуть высокой численности только там, где много пищи (Janzen, 1971b). Таким образом, вероятность выживания и прорастания отдельного семени может быть связана обратной зависимостью с плотностью семян на том или ином участке. У многих видов большинство семян падает недалеко от родительского растения, и по мере удаления от дерева их число монотонно убывает (рис. 6.28). В результате таких противоположно направленных процессов, по мнению Джензена, пополнение семян достигает максимума на некотором расстоянии от родительского дерева (рис. 6.28). Модель истребления и пополнения семян, предложенная Джензеном, мо-

жет помочь при объяснении высокого видового разнообразия тропических деревьев, которые испытывают большие потери семян от специализированных семеноядных хищников. (Вопрос о том, почему в тропиках имеется такое большое число специализированных семеноядных хищников, в этой модели не ставится.)

Сложные коэволюционные связи между красными белками (*Tamiasciurus*) и шишконосными деревьями, на которых они питаются (северо-западное побережье Тихого океана), изучил Смит (С. Smith, 1970). Семена шишек представляют собой основной источник пищи этих белок, способных почти полностью обчистить дерево. У деревьев есть несколько способов, снижающих эффективность хищничества белок: 1) шишки могут образовываться в недоступных для белок местах и иметь приспособления, мешающие белкам вскрыть и (или) унести их; 2) каждая шишка может содержать небольшое число семян (белки питаются только семенами, и, чтобы до них добраться, им надо вылущить шишку); 3) семена могут иметь толстую оболочку, в результате чего белки будут тратить больше времени и энергии на их извлечение; 4) каждое семя может содержать мало энергии (недостатком является то, что проростки мелких семян, плохо обеспеченных питательными веществами, возможно, менее конкурентоспособны, чем проростки крупных семян); 5) выпадение семян из шишек может происходить до того, как молодые белки, родившиеся в данном году, начнут ими питаться; 6) периодические неурожаи шишек могут резко понизить численность белок и тем самым уменьшить интенсивность хищничества в будущем году. Таким образом, хищничество белок имело глубокие эволюционные последствия для

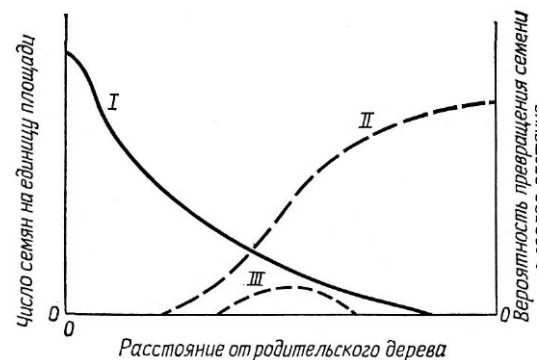


Рис. 6.28. Гипотетическая модель пополнения семян в зависимости от расстояния до материнского дерева. Поблизости от дерева все семена уничтожаются семеноядными хищниками; по мере удаления от родительского дерева вероятность выживания семян возрастает, поскольку их плотность и плотность хищников уменьшаются. Несмотря на уменьшение числа семян с удалением от материнского дерева, точка максимального пополнения находится на некотором расстоянии от дерева. I — число семян; II — вероятность выживания семян; III — кривая пополнения.

формирования разнообразных особенностей размножения хвойных деревьев, включая анатомию шишек, их расположение на дереве, число семян в одной шишке (изменчивость их числа на 1 шишку), время осыпания шишек, толщину семенных покровов и колебания урожая шишек в различные годы. Эволюция защитных механизмов у хвойных в свою очередь привела к возникновению разнообразных приспособлений у белок, таких, как тщательный выбор подходящих шишек и их запасание.

Колебания урожая шишек в различные годы обычно хорошо выражены, и лучше всего их возникновение объясняется стратегией, направленной против белок, поскольку колебания происходят даже при благоприятных климатических условиях. По-видимому, хвойные деревья запасают энергию первичной продукции для ее использования в будущем. Урожаи и неурожаи шишек часто бывают синхронизированы у разных видов деревьев, растущих в данной местности, — еще одно свидетельство в пользу гипотезы защиты от белок. Отдельные деревья, размножающиеся асинхронно, по-видимому, производят меньше семян и погибают под давлением естественного отбора. Смит подчеркивал, что различные виды хвойных дивергировали в процессе эволюции по таким признакам, как строение шишки, ее размер, расположение и время осыпания, но те же самые виды *конвергировали* в отношении колебаний урожая шишек. Оба пути были необходимы для ослабления эффективности хищничества белок.

СИМБИОТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ

Симбиоз означает сосуществование. Обычно этот термин используют в тех случаях, когда имеют в виду пару живущих вместе организмов, которые не причиняют друг другу вреда. Следовательно, под определение симбиоза не подходят паразитизм (+, —) и аменсализм (—, 0), при которых одна из сторон испытывает неблагоприятное воздействие (объяснение символов приведено в начале данной главы и в табл. 6.1). К симбиотическим связям относятся нейтрализм (0, 0), протокооперация (+, +, необлигатное сожительство), мутуализм (+, +, облигатное сожительство) и комменсализм (+, 0). Как указывалось выше, истинный нейтрализм, по-видимому, редкое явление, и поэтому нет необходимости его рассматривать. Что касается протокооперации, мутуализма и комменсализма, то они распространены широко, особенно в сообществах, характеризующихся высоким разнообразием. Упомянутые выше взаимодействия опылитель—растение, растение—разносчик семян, а также акация—муравьи — это примеры протокооперации. Известны и многие другие случаи протокооперации. Некоторые мелкие птицы путешествуют верхом на водяных буйволах (птица получает пищу, а млекопитающее освобождается от многих паразитических насекомых). Другие птицы кормятся, разгуживая в пасти крокодила (птица очищает рептилии

зубы и получает пищу). У птицы медоуказчика и млекопитающего медоеда возник уникальный в своем роде союз. Медоуказчик разыскивает поселения пчел и приводит к ним медоеда, а тот в свою очередь разоряет пчелиное гнездо и досыта наедается медом и личинками, оставляя кое-что и медоуказчику. Медоуказчик легко находит поселения пчел, но не способен их разрыть, а медоед не способен найти пчел, но легко их раскапывает. Как видно, сотрудничество приносит пользу обоим видам.

Мутуализм встречается не так часто, как протокооперация, наверное, потому, что сосуществующие популяции полностью зависят друг от друга и ни одна не может жить по отдельности. Например, термиты сами не способны синтезировать ферменты, необходимые для переваривания древесной клетчатки, но благодаря тому, что в их кишечниках находят прибежище популяции простейших, которые синтезируют эти ферменты, насекомые успешно используют древесину в пищу. Ни термиты, ни простейшие не могут жить друг без друга. Кишечные эндосимбионты переносятся от одного поколения термитов к другому благодаря обмену содержимым кишечника (см. с. 189). Другой пример мутуализма — лишайники, которые состоят из грибов и водорослей. Гриб выполняет функции опорной ткани, а водоросль осуществляет фотосинтез. (Однако водоросли некоторых лишайников можно культивировать без грибов, поэтому не все виды лишайников следует считать примером мутуализма, скорее они иллюстрируют протокооперацию.)

Комменсализм наблюдается тогда, когда одна популяция получает выгоду от присутствия другой, а другая не подвержена никакому влиянию (+, 0). По-видимому, в природе он редок. Примером могут служить небольшие эпифиты — ананасовые и орхидеи, которые растут на поверхности больших деревьев, не причиняя им видимого вреда. Хорошо документированный случай комменсализма — ассоциация египетской цапли и крупного рогатого скота (Heatwole, 1965). Эти цапли сопровождают скот во время пастбы на солнце и ловят свою жертву (сверчков, кузнечиков, мух, жуков, ящериц, лягушек), которые при приближении скота выскакивают из своих убежищ. Хитвоул (Heatwole, 1965) обнаружил, что число цапель, кормящихся со скотом, очень сильно зависело от активности скота. Например, возле отдыхающего стада число цапель было меньше, чем следовало бы ожидать, исходя из того, что ассоциация совершенно случайна, но возле пасущегося на солнце стада их число вдвое превышало ожидаемое значение. Поскольку эти птицы редко ловят жертву (клешей или других эктопаразитов) прямо на теле скота, млекопитающие, вероятно, не получают прямой выгоды от связи с цаплями. Более того, Хитвоул показал, что скорость и эффективность питания цапель были значительно выше, когда те кормились со скотом (табл. 6.7).

Таблица 6.7. Различные аспекты ассоциации египетской цапли и крупного рогатого скота¹

Характер поведения	Число особей крупного рогатого скота	Процент животных	Число цапель, находящихся вместе с крупным рогатым скотом	
			ожидаемое	наблюдаемое
Пастба на солнце	735	39,1	239	439
Пастба в тени	55	2,9	18	21
Стояние на солнце	146	7,8	48	46
Стояние в тени	257	13,7	84	17
Отдых на солнце	503	26,8	164	69
Отдых в тени	143	7,6	47	17
Передвижение	39	2,1	13	3
Сумма	1878	100,0	612	
		Среднее число в 1 мин	Число случаев, при которых оценка была выше оценки альтернативного варианта	Процент случаев, при которых оценка превышала оценку альтернативного варианта
Кормление ($N = 84$)				
В ассоциации		2,34	58	69
Изолированно		1,71	26	31
Шаги ($N=62$)				
В ассоциации		20,1	7	11
Изолированно		32,1	55	89
Отношение кормление/шаг ($N=59$)				
В ассоциации		0,129	52	88
Изолированно		0,051	7	12

¹ Heatwole, 1965.

Примечание. Верхняя часть таблицы показывает число цапель, находящихся вместе с крупным рогатым скотом при разном характере поведения последнего. Нижняя отражает скорость питания, число шагов, сделанных в поисках одного пищевого объекта (затраты энергии при кормлении), и эффективность питания цапель, связанных или не связанных с крупным рогатым скотом.

Симбиотические связи легко моделировать с помощью уравнений, аналогичных уравнениям конкуренции Лотки — Вольтерра (1) и (2), в которых изменены только знаки при коэффициентах конкуренции (а величины K заменены на X , так как они в данном случае не обозначают максимальных плотностей):

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(\frac{X_1 - N_1 + \alpha_{12} N_2}{X_1} \right) \quad (15)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left(\frac{X_2 - N_2 + \alpha_{21} N_1}{X_2} \right) \quad (16)$$

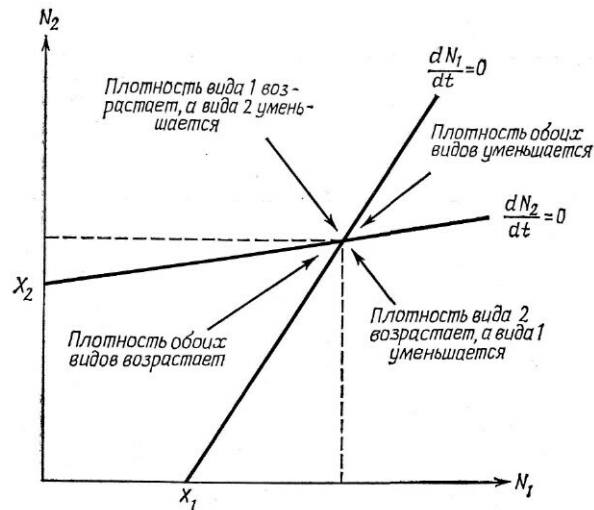


Рис. 6.29. Изоклины для двух видов, оказывающих друг на друга благоприятное воздействие, и их устойчивое совместное равновесие (объяснения см. в тексте).

Условия равновесия описываются парой линейных уравнений и представлены на графиках рис. 6.29. Популяции достигают равновесия при плотности X_1 или X_2 в отсутствие другого вида, а равновесная плотность каждого вида увеличивается, если возрастает плотность другого вида. Если X_1 и X_2 положительны и если α_{12} и α_{21} выбраны таким образом, что изоклины пересекаются (рис. 6.29), то совместное равновесие устойчиво.

Примеры сложных популяционных взаимодействий

Взаимодействия между популяциями часто бывают довольно сложными, что особенно характерно для сообществ с высоким разнообразием. Колуэлл (Colwell, 1973) исследовал взаимодействия четырех видов птиц, питающихся нектаром, четырех видов цветковых растений и двух видов клещей (рис. 6.30) в Коста-Рике. Три вида колибри — *Colibri thalassinus*, *Eugenes fulgens* и *Panterpe insignis* — конкурируют за нектар и являются векторами опыления растений. Цветки разных видов различаются по длине венчика и их посещают разные виды колибри, имеющие разную длину клюва. Нектар растения *Centropogon talamancensis*, цветок которого имеет очень длинный венчик, может достать только колибри *Eugenes*, имеющий самый длинный клюв (рис. 6.30). Однако нектар *Centropogon* «ворует», протыкая основание венчика, колибри *Panterpe*. Четвертый вид птиц (*Diglossa plumbea* — нектарный вор) добывает нектар из всех четырех видов растений, раз-

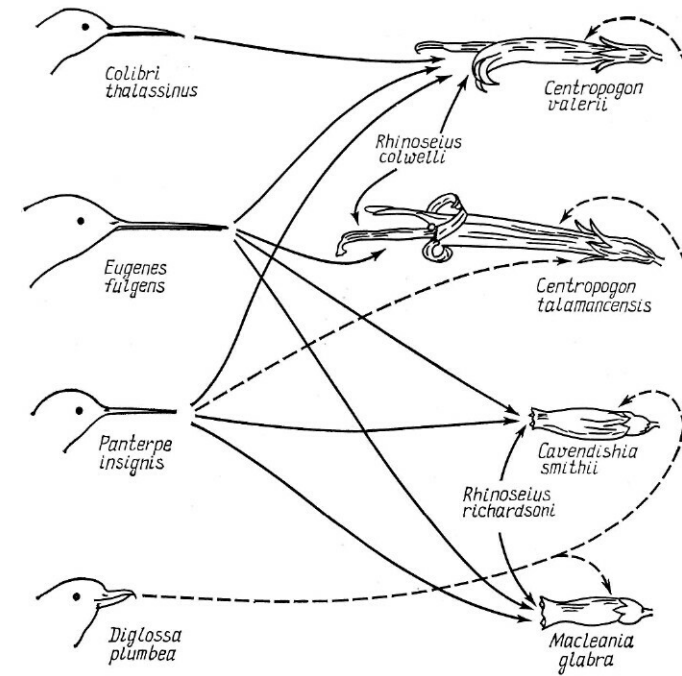


Рис. 6.30. Способы эксплуатации птицами и клещами цветков четырех видов растений. Пунктирные линии показывают «незаконные» пути посещения цветков нектарными ворами, которые добывают пищу, протыкая основание венчика. (Из Colwell, 1973. Авторское право 1973 by The University of Chicago Press.)

рывая основание венчиков. В цветках разных растений живут два вида клещей. С цветка на цветок они перебираются с помощью колибри, заползая на их клювы и путешествуя в ноздрах. Оба вида клещей встречаются на колибри *Panterpe* и *Eugenes*. Первый из двух видов птиц посещает три вида растений, а второй — четыре, причем опыление происходит через венчики. Один вид клещей *Rhinoseius colwelli* живет только на цветках двух видов *Centropogon* и никогда не встречается на цветках *Macleania* или *Cavendishia*. Другой вид — *R. richardsoni* — обнаруживают только на цветках *Macleania* и *Cavendishia* и никогда не находят на цветках *Centropogon*. Важно подчеркнуть, что птицы-опылители посещают цветки таким образом, что переносы между *Macleania* и *Cavendishia* обычны, а переносы между ними и *Centropogon* редки. Экспериментальное помещение клещей на свободные от них цветки показало, что оба вида могут жить и успешно размножаться на цветках, обычно занимаемых только другим видом. Взрослые самцы клещей чрезвычайно агрессивны, особенно если они встречаются с особями другого вида. Колуэлл наблюдал, как самец

R. colwelli убивает особь *R. richardsoni*. В масштабе эволюции взрослые самцы клещей могли усилить наблюдаемую видоспецифичную изоляцию на цветках разных видов, поскольку они уничтожали клещей другого вида, когда те случайно оставляли своих птиц-переносчиков и по ошибке проникали на цветок, занятый взрослыми самцами чужого вида. Таким образом, взаимодействия десяти рассмотренных видов включали интенсивную интерференционную конкуренцию (между двумя видами клещей), эксплуатационную конкуренцию (между нектароядными птицами), протокооперацию (между колибри-опылителями и растениями), паразитизм (между растениями и нектарными ворами) и комменсализм (между клещами и птицами-переносчиками).

Второй пример сложных отношений, которые могут возникнуть у взаимодействующих популяций, касается исследованной Н. Смитом (N. Smith, 1968) панамской воловьей птицы и ее хозяев. Гигантская воловья птица *Scaphidura oryzivora* — это гнездовой паразит; она подкладывает свои яйца в гнездо другого вида и предоставляет ему воспитывать свое потомство. В исследованной области она имеет четырех хозяев — три вида оропендул и один вид американской иволги. Оропендулы и иволги строят вытянутые висючие гнезда и живут смешанными колониями, число гнездящихся пар в которых нередко превышает сотню. Некоторые колонии существуют более 20 лет. В двух колониях, насчитывающих в среднем 173 гнезда, за год выводится и вырастает в среднем 111 воловьих птиц, т. е. примерно одна птица на гнездо. Местные панамцы утверждают, что такая высокая скорость воспроизведения *Scaphidura* наблюдается постоянно (панамцы называют воловьих птиц «черными оропендулами»). В других колониях выводится значительно меньшее число *Scaphidura*. Смит изучил несколько тысяч гнезд. Он срезал их с деревьев, исследовал содержимое, а затем снова подвешивал на прежнее место. Окраска и рисунок яиц воловьих птиц из разных колоний сильно варьировали. В одних колониях *Scaphidura* откладывали миметические яйца, которые были очень похожи на яйца хозяев, в других яйца не были миметическими. В первом случае воловьей птицы никогда не откладывали в гнездо хозяина более одного яйца, причем откладка происходила всегда после того, как уже были отложены яйца хозяина. Немиметические воловьей птицы, которых Смит прозвал «свалочниками», откладывали по 2—3 яйца как в пустые, так и в уже заполненные гнезда. Миметические птицы скрытны, осторожны и избегают попадаться на глаза птицам-хозяевам, свалочники же откладывают яйца на виду у хозяев. Используя искусственные яйца, Смит убедился в том, что хозяева в колониях, где воловьей птицы откладывали миметические яйца, распознавали свои яйца и выкидывали из гнезд чужие. В колониях, где присутствовали свалочники, хозяева не только не отличали подложенных яиц от своих, но охотно принимали даже иначе окрашен-

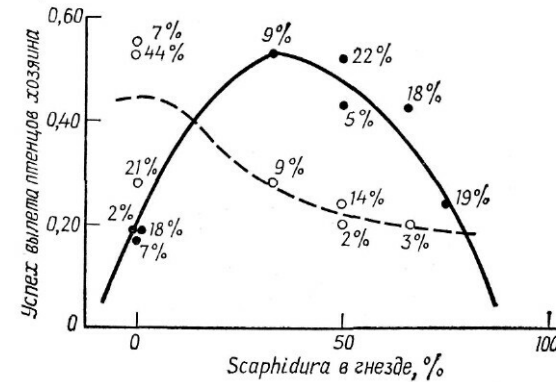


Рис. 6.31. Успех выкармливания птенцов у видов-хозяев — оропендул и американской иволги в зависимости от процента присутствующих в гнезде птенцов воловьей птицы (общий размер кладки варьирует). Черные кружки и сплошная линия относятся к колониям, лишенным пчел и ос; белые кружки и прерывистая линия относятся к колониям с пчелами и осами. Цифры рядом с кружками характеризуют доли гнезд хозяев, наблюдаемые в каждой из различных ситуаций. (Данные взяты из N. Smith, 1968.)

ные яйца *Scaphidura*. Там, где птицы не различали яйца, в 73% гнезд были обнаружены птенцы воловьей птицы, а там, где различали, — всего в 28%.

Колонии оропендул и американской иволги часто бывают расположены возле гнезд ос и нежалящих, но кусающихся пчел (возможно, эти насекомые обеспечивают эффективную защиту гнезд от позвоночных хищников). Однако оказалось, что главная причина гибели молоди не позвоночные, а оводы рода *Philornis*, которые откладывают яйца на птенцов. После вылупления личинка овода проникает в тело птенца и питается его тканями; птенцы, в теле которых живет более 7 личинок, обычно погибают. Проверив птенцов на присутствие личинок и старые гнезда — на присутствие куколок оводов, Смит обнаружил, что в колониях, расположенных возле больших гнезд пчел и ос, паразитизм оводов развит гораздо слабее, чем в колониях, где этих гнезд нет. Даже в колониях, защищенных осами, гнезда, расположенные далее 7 м от осинового поселения, чаще были заражены оводами, чем близлежащие гнезда. Точно не установлено, каким образом пчелы или осы, находясь поблизости от гнезд, обеспечивают им защиту, но вполне вероятно, что они ловят оводов. Колонии, защищенные от *Philornis* пчелами и осами, неизменно состояли из хозяев, различающих чужие и свои яйца, а также из миметических воловьих птиц, а колонии, лишенные пчел или ос, всегда были представлены хозяевами, не различающими чужие и свои яйца, и немиметическими свалочниками. Однако даже в колониях, не защищенных пчелами и осами, птенцы хозяев из гнезд хотя бы с одним птенцом воловьей птицы были ред-

ко заражены паразитическими личинками (8,5% случаев), тогда как птенцы в гнездах, лишенных *Scaphidura*, были сильно заражены ими (90%). Птенцы *Scaphidura*, будучи выводковыми, развиваются быстрее и активно чистят перья своих партнеров по гнезду, поедая яйца и личинок оводов. (Иногда птенцы воловьей птицы ловят даже взрослых оводов!) Таким образом птенцы воловьей птицы предотвращают заражение птенцов хозяев.

Смит провел тщательный учет содержимого 4807 гнезд и оценил успех вылета птенцов хозяев и птенцов воловьих птиц (рис. 6.31). Результаты убедительно показывают, что хозяева, не отличающие чужих яиц от своих, получают преимущество от союза с воловьими птицами, успех же размножения хозяев, отличающих чужие яйца, ослаблен паразитизмом *Scaphidura*. Среднее число птенцов хозяев, вылетевших из гнезда, в колониях с пчелами и осами составило 0,39, а в колониях без них — 0,43. Соответствующие средние для воловьей птицы в этих типах колоний составили 0,76 и 0,73. Следовательно, успех размножения и у хозяина и у гнездового паразита в любом из случаев одинаков, что свидетельствует об установлении тонкого равновесия (если бы одна стратегия была значительно лучше другой, нельзя было бы ожидать, что птицы будут пользоваться обеими стратегиями). Этот пример, таким образом, демонстрирует сложные взаимосвязи между паразитизмом (миметические воловьих птицы и хозяева, отличающие чужие яйца от своих, птенцы оропендулы и американской иволги), протокооперацией (немиметические воловьих птицы и хозяева, не различающие яиц) и комменсализмом (оропендулы или американские иволги и пчелы или осы).

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Введение

Haskell, 1947, 1949; Krebs, 1972; MacArthur, 1972; MacArthur, Connell, 1966; MacArthur, Wilson, 1967; Odum, 1959, 1971.

Конкуренция

Birch, 1957; Brian, 1956; Crombie, 1947; Elton, 1949; Hazen, 1964, 1970; Miller, 1967; Milne, 1961; Milthorpe, 1961; Pianka, 1976a.

Уравнения Лотки—Вольтерра и теория конкуренции

Andrewartha, Birch, 1953; Bartlett, 1960; Haigh, Maynard Smith, 1972; Levins, 1966, 1968; Lotka, 1925; MacArthur, 1968, 1972; May, 1976a; Neill, 1974; Pielou, 1969; Schoener, 1973, 1976b; Slobodkin, 1962; Strobeck, 1973; Vandermeer, 1970, 1972, 1973, 1975; Volterra, 1926a, 1926b, 1931; Wangersky, Cunningham, 1956; Wilson, Bossert, 1971.

Конкурентное исключение

Bovbjerg, 1970; Cole, 1960; DeBach, 1966; Гаузе, 1934; Hardin, 1960; Jaeger, 1971; MacArthur, Connell, 1966; Miller, 1964; Patten, 1961; Pianka, 1972.

Баланс между внутривидовой и межвидовой конкуренцией

Connell, 1961a, 1961b; Fretwell, 1972; Fretwell, Lucas, 1969; MacArthur, 1972; MacArthur, Diamond, Karr, 1972.

Эволюционные последствия конкуренции

Collier et al, 1973; Connell, 1961a, 1961b; Grant, 1972; MacArthur, 1972; MacArthur, Wilson, 1967; Orians, 1962; Pianka, 1973; Ricklefs, Cox, 1972.

Лабораторные эксперименты

Гаузе, 1934, 1935; Gill, 1972; Harper, 1961a, 1961b; Lerner, Ho, 1961; Neill, 1972, 1974; 1975; Neyman, Park, Scott, 1956; Park, 1948, 1954, 1962; Park, Leslie, Mertz, 1964; Vandermeer, 1969; Wilbur, 1972.

Наблюдения в природе

Beauchamp, Uilyott, 1932; Bovbjerg, 1970; Brown, Wilson, 1956; Cody, 1968, 1974; Colwell, Fuentes, 1975; Connell, 1961a, 1961b; Crowell, 1962; Dayton, 1971; Elton, 1946, 1949, 1958; Gadgil, Solbrig, 1972; Grant, 1972; Hairston, 1951; Huey et al., 1974; Hutchinson, 1959; Kohn, 1959, 1968; MacArthur, 1958; Menge, 1972a, 1972b; Menge, Menge, 1974; Orians, Willson, 1964; Pianka, 1969, 1973, 1974, 1975; Pittendrigh, 1961; Schoener, 1965, 1968, 1974a, 1974c, 1975; Terborgh, Weske, 1969; Vaurie, 1951; Williams, 1964.

Перспективы на будущее

MacArthur, 1968, 1972; May, 1973, 1976; Pianka, 1976a; Roughgarden, 1974, 1976; Schoener, 1973, 1976b.

Хищничество

Errington, 1946; Janzen, 1971b; MacArthur, 1972; MacArthur, Connell, 1966; Wilson, Bossert, 1971.

Теория: колебания хищник—жертва

Elton, 1942; Errington, 1946; Гаузе, 1934, 1935; Haigh, Maynard Smith, 1972; Holling, 1959a, 1959b, 1966; Keith, 1963; Levins, 1966; Lotka, 1925; Maynard Smith, 1974; Pielou, 1969; Rosenzweig, 1971, 1973a, 1973b; Rosenzweig, MacArthur, 1963; Solomon, 1949; Volterra, 1926a, 1926b, 1931; Wangersky, Cunningham, 1956; Wilson, Bossert, 1971.

«Расчетливое» хищничество и оптимальный урожай

Beverton, Holt, 1957; Gilpin, 1975; MacArthur, 1960b, 1961; Slobodkin, 1968.

Избранные эксперименты и наблюдения

Connell, 1970; Errington, 1946, 1956, 1963; Force, 1972; Гаузе, 1934, 1935; Holling, 1959a, 1965; Huffaker, 1958; Luckinbill, 1973, 1974; Maly, 1969; Menge, 1972; Murdoch, 1969; Neill, 1972; Paine, 1966; Salt, 1967; Utida, 1957; Wilbur, 1972.

Эволюционные последствия хищничества: тактика избегания хищника

Benson, 1933; Benson, 1972; Benson, Brown, Gilbert, 1975; Cott, 1940; Ehrlich Raven, 1964; Feeny, 1968, 1970; Fisher, 1958b; Gordon, 1961; Janzen, 1966, 1967, 1970, 1971b; Jones, 1962, 1966; Kettlewell, 1956, 1958; McKey, 1974; Otte, Williams, 1972; Sheppard, 1959; Stahl, 1888; Whittaker, Feeny, 1971.

Козволюция

Brower, 1969; Brower, Brower, 1964; Caswell et al., 1973; Gates, 1975; Gates, Orians, 1975; Chambers, 1970; Dressier, 1968; Ehrlich, Raven, 1964; Faegri, van der Pijl, 1971; Feeny, 1975; Fraenkel, 1959; Freeland, Janzen, 1974; Futuyma, 1976; Gilbert, 1971, 1972, 1977; Gilbert, Raven, 1975; Gordon, 1961; Heinrich, 1975; Heinrich, Raven, 1972; Janzen, 1966, 1967, 1971a, 1971b; Kircher, Heed, 1970; Kircher et al., 1967; Lawlor, Maynard Smith, 1976; Orians, 1974; Rhoades, Gates, 1976; Smith C., 1970; Willson, 1973c.

Симбиотические связи

Allee, 1951; Allee et al., 1949; Colwell, 1973; Heatwole, 1965; Seifert, Seifert, 1976; Smith N., 1968.