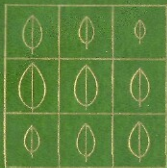


Э. ПИАНКА

ЭВОЛЮЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ



EVOLUTIONARY ECOLOGY

Second Edition

Eric R. PIANKA

The University of Texas at Austin

Harper and Row, Publishers

New York, Hagerstown, San Francisco, London

Э. ПИАНКА

ЭВОЛЮЦИОННАЯ

ЭКОЛОГИЯ

Перевод с английского

канд. биол. наук А. М. ГИЛЯРОВА,

канд. биол. наук В. Ф. МАТВЕЕВА

под редакцией

акад. М. С. ГИЛЯРОВА

ИЗДАТЕЛЬСТВО «МИР»

МОСКВА 1981

ББК 28.08
ПЗ2
УДК 575.3/.7

Пианка Э.

ПЗ2 Эволюционная экология: Пер. с англ./Перевод Гилярова А. М., Матвеева В. Ф.; Под ред. и с предисл. М. С. Гилярова — М.: Мир, 1981. — 400 с. с ил.

В монографии известного эколога из США центральное место отведено принципам популяционной экологии, анализу взаимодействия популяций (главным образом конкуренции и хищничеству) и экологической нише. Рассмотрены также эволюционное значение дрейфа континентов, старение организма, воздействие климата на растительность, биогеография островов.

Для биологов всех специальностей, в первую очередь для экологов, зоологов, ботаников и эволюционистов, для студентов и преподавателей биологических специальностей, а также для широкого круга лиц, соприкасающихся с проблемами окружающей среды.

П 21002—106
041(01)—81 106—81, ч. 12001050000 ББК 28.08

Редакция литературы по биологии

© 1978 by Eric R. Pianka
© Перевод на русский язык, «Мир», 1981

Предисловие редактора перевода

За последние десятилетия в связи с тем значением, которое международная общественность придает проблемам охраны окружающей среды, резко возрос интерес и биологов и широких масс к проблемам экологии.

Ряд монографий зарубежных экологов, позволяющих судить о направлениях и уровне исследований в разных странах, переведен у нас и опубликован издательством «Мир» — для примера можно назвать капитальную сводку Ю. Одума «Основы экологии» (М.: Мир, 1975), книгу Р. Риклефса «Основы общей экологии» (М.: Мир, 1979) и др. Возникает вопрос, какое место в потоке экологической литературы займет предлагаемая читателю книга Э. Пианки?

Автор известен своими полевыми исследованиями в области популяционной экологии животных, в основном ящериц. В то же время он занимается разработкой общих теоретических проблем экологии. В частности, следует отметить его роль в развитии теоретических представлений безвременно скончавшегося Р. Мак-Артура о нишах, о конкретных взаимодействиях и структуре сообществ, о диффузной конкуренции и др.; эти работы, опубликованные в солидных периодических изданиях, хорошо известны специалистам.

Достоинством книги Пианки (вышедшей в США вторым изданием) надо признать сочетание лаконичности изложения сложного и очень обширного материала с живой и доступной формой его подачи.

Книга особенно интересна тем, что в ней собраны и систематизированы взгляды многих современных американских экологов на такие интересующие исследователей проблемы, как количественная оценка экологических ниш, структура популяций и ценозов, регуляция численности популяций, конкуренция и ее типы, роль отбора в динамике популяций и др.

Представления автора об «эволюционной экологии» отличаются от тех представлений, которые развивались в нашей стране академиком С. С. Шварцем и его школой. В книге Пианки разбираются вопросы о том, как в процессе эволюции возникли и развились экологические связи и отношения не только в пределах отдельных популяций, но и в целых сообществах. Автор связывает с современными задачами экологии плодотворные идеи Р. Фишера о возникновении у разных форм различных тактик размножения.

В книге приведены несложные формулы, которые доступны даже малоподготовленному читателю и позволяют убедиться в логичности излагаемого материала. Хотя основная часть книги посвящена популяционной экологии, в том числе проблемам взаи-

модеиствия популяций, экологической нише и структуре сообществ, в ней нашли отражение некоторые вопросы биогеографии, физиологической экологии, климатологии, элементы генетики и т. д. Это позволяет читателю-студенту (книга построена автором на основе его курса лекций) оценить место экологии среди других областей биологии.

Автор придерживается прогрессивных дарвиновских взглядов и много внимания уделяет типам естественного отбора, причем особенно подчеркивает роль стабилизирующего отбора.

В целом можно отметить, что книга Пианки оригинальна по своему построению, интересна по подходам и насыщена доступным материалом, что и позволяет рекомендовать ее не только экологам, но и биологам вообще, в том числе работающим в области прикладной биологии.

М. С. Гиляров

*Рональду Фишеру и Роберту Мак-Артуру,
прозорливость и индуктивный гений которых
внесли так много в основы современной экологии.*

Предисловие

Язык вынуждает нас выражать свои мысли в одномерном потоке слов. Однако природа редко бывает столь проста и легко трактуема; наоборот, она имеет много различных измерений. Это особенно справедливо в отношении экологии, так как ее основной предмет включает много сложным образом взаимосвязанных концепций и явлений, относящихся к нескольким уровням организации. Идеального плана или совершенной последовательности изложения представленного здесь материала не существует. Для того чтобы составить себе представление о современной экологии, студенту необходимо усвоить множество идей. Лучше всего, если бы читатель знал все, что содержится в этой книге, еще не начав читать ее! Возможно, наилучшим решением было бы прочитать ее дважды. Для того чтобы помочь читателю следовать другой

линии мысли, отличной от выбранной мной в данной книге, различные главы и разделы содержат перекрестные ссылки.

Еще когда первое издание было в печати, я настолько продвинулся вперед в разработке проблем тактики разномощения и теории ниши, что посвященные им разделы стали устаревшими. Помимо коренного пересмотра указанных глав основные изменения, внесенные во второе издание, — это изъятие глав о человеке и его среде и объединение в одну главу ранее разбросанных по всей книге сведений по физиологической экологии (я чрезвычайно признателен Р. Дэпсону за предложение сделать это). В гл. 4 под эволюционным углом зрения рассматриваются различные физиологические процессы, в том числе толерантность, сенсорные способности и пути метаболизма; развивается также представление об интегрирующих комплексах адаптации. Упомянутая новая глава позволяет заполнить пробел между материалом о физической среде и взаимодействиях климата с растительностью и материалом по основам популяционной экологии.

Весь текст и ссылки на литературу были приведены в соответствие с современным уровнем знаний. Основательно пересмотрены и расширены за счет новых данных разделы, касающиеся диффузной конкуренции, гипотезы перекрывания ниш, переходящих видов, матриц ресурсов, структуры гильдий, криволинейных конкурентных изоклин, альтернатив коэффициентам конкуренции, матриц перехода, взаимодействий хищник — жертва (в этом разделе были дополнительно освещены вопросы нейтральной устойчивости, предельных циклов и типы функциональных реакций), простых уравнений и графических представлений симбиоза, устойчивости сообществ. В книгу был добавлен также новый раздел, посвященный прикладной биогеографии и охране природы. Значительно больше внимания по сравнению с первым изданием уделено растениям и взаимоотношениям растений с животными, в частности обсуждаются вопросы, касающиеся расположения листьев и величины листовой поверхности, вторичной сукцессии, видовой разнообразия деревьев в тропическом дождевом лесу и защитной тактики криптоических и заметных видов растений.

Пожалуй, наиболее серьезная критика по поводу первого издания данной книги, если не принимать во внимание замечание, сделанное в частном порядке одним талантливым молодым экологом, который назвал периодическую таблицу ниш чепухой (что, быть может, на самом деле и правда), касается того, что недостаточно критическое преподнесение в книге литературы может способствовать «превращению сегодняшних гипотез в завтрашнюю догму». Я надеюсь, что это все-таки не так. Если задача элементарного учебника — сообщить читателю общие представления и основные принципы науки, то в нем следует умолчать о некоторых областях, полных спорных вопросов и непроверенных идей. В противном случае студент будет смущен и сбит с толку. Более того,

по-настоящему критическое изложение всей литературы потребовало бы такой толстой книги, что она уже совершенно не соответствовала бы задуманному мной краткому курсу. Наилучший способ признать и оценить литературу — это прочесть ее. Здесь я постарался дать неполный, но, надеюсь, все-таки солидный фундамент, с которого читатель может окунуться (или прыгнуть!) в обширное море оригинальной литературы по экологии. Эта книга — результат того, что смешалось и выкристаллизовалось во мне относительно фактов, идей и принципов, которые я считаю существенными; она представляет собой остаток основательного просеивания и сортировки большого количества идей и фактического материала. Я использую абстрактный и концептуальный подходы, стараясь дать общие представления о предмете исследования. Более чем что-либо другое, эта книга — часть меня самого, та часть, которая отражает определенную внешнюю реальность, общую для всех нас.

Я очень признателен своим студентам за помощь, которую они мне оказали, временами просто вынуждая меня прояснять идеи и улучшать качество их изложения. На мое собственное мышление оказали существенное влияние мои ученики, учителя и коллеги, особенно Т. Фразетта, Дж. Жиллеспи, Г. Хорн, Р. Хью, Л. Лоулор, Р. Мак-Артур, У. Нейл, Г. Орианс, Д. Отт, Р. Пейн, У. Паркер, Дж. Шелл, К. Смит и М. Уилсон. Мне особенно хотелось бы выразить благодарность Г. Ориансу и моей жене Элен за внимательное прочтение чернового наброска первого издания и многочисленные ценные предложения, касающиеся его улучшения. Много ценных замечаний сделали также Дж. Эвис, Э. Чарнов, Л. Коул, Р. Дэпсон, П. Эрлих, Р. Хью, Л. Лоулор, Т. Шёнер, Э. Треймер, Р. Уиттэкер, Г. Уилбур и Э. Уилсон. Этот проект вряд ли когда-нибудь был бы осуществлен без одобрения, полученного мною от Э. Крамер.

Э. Пианка

Введение

ОБЛАСТЬ ЭКОЛОГИИ: ОПРЕДЕЛЕНИЯ И ОСНОВНЫЕ ПРИНЦИПЫ

Экологи, подобно всем другим ученым, исходят из допущения, что природа представляет собой некую организованную реальность и что можно сформулировать некоторые принципы, которые будут адекватно отражать этот естественный порядок вещей. Важный, имеющий фундаментальное значение способ систематизации биологических явлений — это простое перечисление, подобное перечислению, принятому в классификации организмов или биотических сообществ. Например, можно выделить разные экологические системы: тундру, пустыню, прерию, саванну, листопадный и хвойный лес, дождевой тропический лес. Экология родилась преимущественно как описательная наука, и ее основатели тратили большую часть времени на описание, определение и классификацию разнообразных экологических явлений. Этот процесс послужил необходимой предпосылкой для развития современной экологии. Последняя же, твердо базирующаяся на огромном числе ранее собранных сведений описательного характера, стремится к разработке общих теорий, прогностические возможности которых могли бы быть использованы для предсказания событий реального мира. В настоящее время экологи стремятся в общих чертах понять и объяснить происхождение и механизмы взаимодействий организмов как друг с другом, так и с неживой природой. При разработке подобных общих теорий экологи создают «модели» отдельных явлений, на основе которых могут быть сделаны прогнозы, доступные для проверки. Если прогноз не сбывается, то модель либо исправляют, либо отбрасывают. Те модели и теории, которые недостаточно хорошо совпадают с действительностью, постепенно заменяются другими моделями, лучше отражающими реальный мир. Чрезвычайная сложность экологических систем требует применения графических и математических моделей в такой мере, что современные экологи подчас используют математику в своей работе не меньше, чем биологию. Однако разработка разумных экологических принципов в равной мере зависит и от того, что можно было бы назвать «биологической интуицией». И уж конечно, ничем нельзя заменить основ естественной истории. Вряд ли следует ожидать, что даже самые изящные и сложные модели правильно отобразят окружающий нас мир, если в их основе лежат ошибочные биологические допущения. Следовательно, для понимания

экологии необходимо обладать определенными знаниями в области биологии и математики, а также иметь всестороннюю научную подготовку.

Экология и окружающая среда — слова, часто встречающиеся в последних новостях и в популярных статьях, где они почти неизменно связываются с проблемой взаимоотношений человека и окружающей его среды. Этими понятиями нередко даже злоупотребляют, особенно в политических и других целях. Многие подразумевают под словом «экология» прежде всего экологию человека. Каждый год я начинаю курс лекций для студентов с разъяснения того, что научные основы экологии не являются синонимами изучения влияния человека на его собственное окружение и на другие организмы, а включают на самом деле гораздо более широкий круг вопросов. Тем не менее всегда находятся студенты, которые жалуются на недостаток «экологии» в моих лекциях — наверное, они чувствуют, что некоторым, особенно острым проблемам, связанным с разрушительной деятельностью человека, в них уделяется слишком мало места. Определенные проблемы, с которыми мы сегодня сталкиваемся, наглядно демонстрируют, что может произойти в результате неразумного использования экологических систем, идущего вразрез с главными экологическими принципами. Содержание этой книги на самом деле имеет отношение к экологии человека, однако главное внимание в ней уделено *основным законам* общей экологии, в частности тем, которые приложимы к теории естественного отбора или могут интерпретироваться с ее позиций. Основным концепциям и принципам отведено больше места, чем описанию деталей, но для желающих подробнее ознакомиться с конкретными проблемами в конце каждой главы приведены ссылки на литературу.

Экологии давали самые разные определения, например «научная естественная история», «наука о структуре и функции природы», «социология и экономика животных», «биономика», «наука о распределении и обилии организмов» и «наука о взаимоотношениях между организмами и окружающей их средой». Последнее из приведенных определений, вероятно, наилучшее, если понимать под окружающей средой *сумму всех физических и биологических факторов, оказывающих влияние на конкретную организменную единицу*. Вместо выражения «организменная единица» можно употребить такие термины, как «особь», «семейная группа», «популяция», «вид» или «сообщество». Таким образом, мы вправе использовать понятие «окружающая среда» по отношению как к особи, так и к целой популяции, но для ясности следует всегда специально оговорить, какая конкретная организменная единица имеется в виду. Среда обитания особи содержит меньше элементов, чем среда обитания популяции, которая в свою очередь является только частью среды вида или сообщества. Для того чтобы избежать порочного круга в приведенных выше формулировках, эко-

логию лучше всего определить как науку, *изучающую отношения между организмами и всеми физическими и биологическими факторами, в совокупности воздействующими на данные организмы или находящимися под влиянием последних*. Таким образом, экологи, начав с организма, пытаются понять, как он влияет на свое окружение и как в свою очередь окружение влияет на него.

В понятие среды входит все — от солнечного света и дождя до почвы и других организмов. Для организма среда обитания — это не только растения и животные, с которыми он непосредственно сталкивается (пищевые объекты, деревья для гнездования, хищники и конкуренты), но и чисто физические процессы, например суточные колебания температуры, а также неорганические вещества, как, например, кислород и углекислый газ. Последние из перечисленных компонентов могут находиться под воздействием других организмов, которые косвенно составляют элемент среды первого. Наличие любой слабой связи или взаимодействия между двумя организменными единицами подразумевает, что каждая из них представляет собой часть среды другой.

Поскольку почти все организмы, населяющие какую-либо конкретную территорию, связаны прямыми или косвенными взаимодействиями, биотический компонент среды для подавляющего большинства организмов крайне сложен. Соединение этой чрезвычайной сложности с многогранным физическим окружением превращает экологию в науку, охватывающую чрезвычайно широкий круг вопросов. Нет другой такой дисциплины, которая искала бы объяснений для столь многообразных явлений и на столь большом числе разных уровней. Как следствие этого экология вобрала в себя некоторые аспекты многих других наук, например физики, химии, математики, оперирования с вычислительной техникой, географии, климатологии, геологии, океанографии, экономики, социологии, психологии и антропологии. Строго говоря, экологию следует считать отраслью биологии; и ученые-экологи пытаются связать такие разделы биологии, как эволюционное учение, генетику, систематику, морфологию, физиологию, этологию, а также ее таксономические подразделения: альгологию, энтомологию, ихтиологию, герпетологию, маммологию и орнитологию. Иногда «экологию растений» отделяют от «экологии животных» и хотя разделение это претендует на фундаментальность, оно в высшей степени неудачно: растения и животные неизбежно составляют часть среды обитания друг друга и их экологию всегда следует рассматривать вместе. В последнее время взаимодействие животных и растений стало объектом серьезных теоретических и полевых исследований. Другая перспективная область современной экологии находится на стыке популяционной генетики и популяционной экологии: по мере того как принципы и теории каждой из этих дисциплин, взаимодействуя друг с другом, постепенно сливаются, возникает много новых подходов к изучению популяций..

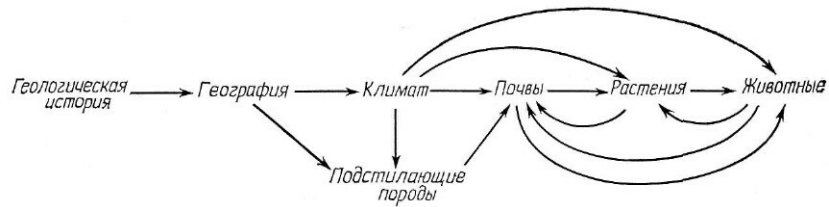


Рис. 1.1. Схема объектов, изучаемых экологией в их естественной последовательности от неорганического мира к органическому. К этой схеме можно добавить много других стрелок, указывающих на прямые и обратные связи, но они будут уже иметь второстепенное значение. Гл. 2 посвящена геологической истории Земли, географии и климату; в гл. 3 кратко рассмотрены взаимоотношения между климатом, почвами и растительностью, а в гл. 4 показано, как животные взаимодействуют со своим физическим окружением. Остальные главы посвящены взаимодействиям между растениями и животными, особенно на уровне популяций и сообществ.

Совершенно очевидно, что ни один эколог не может быть квалифицированным специалистом одновременно во всех разделах этой всеобъемлющей науки, поэтому существует много разных специалистов-экологов, перед которыми открыты широкие перспективы изучения разнообразных объектов. Широта экологии в сочетании с ее молодостью и важностью для встающих перед человечеством проблем делают ее весьма привлекательной и захватывающей областью науки, перед которой открываются реальные возможности для дальнейшего роста и совершенствования. Молодые науки, и особенно комплексные биологические науки, подобные экологии, можно назвать «мягкими» в том смысле, что они не столь точны, как более старые и более устоявшиеся «жесткие» науки, например химия и физика. По мере своего развития каждая наука становится все более абстрактной, а ее гипотезы оттачиваются и совершенствуются до тех пор, пока в конце концов не достигнут статуса «законов», подобных известным нам законам химии и физики. В экологии в настоящее время мало твердо установленных законов, но много гипотез, проверка которых потребует еще немало труда. Наиболее заслуживает статуса «закона» концепция *естественного отбора*, распространяющаяся на все отрасли биологии (см. с. 18—21).

Естественная последовательность, которой следует придерживаться при рассмотрении предмета экологии, — от неорганического мира к органическому — показана на рис. 1.1, где компоненты экологической системы располагаются слева направо в порядке все возрастающей сложности. В этой книге миру организмов уделено гораздо больше внимания, чем миру неживых объектов.

В каждом конкретном месте климат, почвы, бактерии, грибы, растения и животные в совокупности составляют *экосистему*. Таким образом, любая экосистема состоит как из абиотических

(неживых), так и биотических (живых) компонентов. Все биотические компоненты, т. е. организмы взятые вместе, образуют экологическое *сообщество*. Абиотические компоненты подразделяют на неорганические и органические, тогда как среди биотических обычно выделяют продуцентов, консументов и деструкторов. Продуценты, или, как их иногда называют, *автотрофы*, — это зеленые растения, улавливающие солнечную энергию и переводящие ее в энергию химическую. К консументам, или *гетеротрофам*, относят всех животных, питающихся как растениями, так и другими животными. Следовательно, в энергетическом отношении все гетеротрофы прямо или косвенно зависят от растений. Различают несколько уровней консументов (первичные, вторичные, третичные) в зависимости от того, поедают ли они непосредственно растения, травоядных животных или хищников. Деструкторы, также относящиеся к гетеротрофам, — это чаще всего бактерии и грибы; функция деструкторов в экосистеме состоит в расщеплении вещества растений и животных на более простые компоненты и, таким образом, в возвращении биогенных элементов автотрофам. Следовательно, деструкторы важны для замыкания круговорота веществ в экосистеме.

Как уже указывалось выше, растения и животных в экосистеме можно рассматривать на нескольких различных уровнях, например на уровне особи, семейной группировки, популяции и сообщества (в последующих главах описаны все организменные уровни организации, но наибольшее внимание уделяется популяциям). Ни один из этих уровней организации нельзя по-настоящему понять изолированно от других, так как все они взаимосвязаны и влияют друг на друга. Поскольку каждая особь одновременно входит в состав популяции, вида и сообщества, она должна быть приспособлена к функционированию на каждом из этих уровней и должна рассматриваться в соответствующем контексте. Приспособленность особи — ее способность увековечить себя, оцениваемая успехом размножения, — определяется не только ее положением в пределах своей популяции, но также теми разнообразными связями, которые осуществляет тот вид, к которому она относится, и прежде всего местом последнего в конкретном сообществе. Каждое сообщество в свою очередь состоит из ряда популяций и большого числа особей, определяющих многие, хотя не обязательно все его свойства. На каждом уровне организации появляются новые важные качества, не свойственные предыдущему уровню. Так, например, особи характеризуются своей неизменной генетической природой и тем, что они живут или умирают, тогда как популяции характеризуются частотами генов, скоростью рождаемости и смертности. Все эти (и другие) свойства популяции изменяются во времени, по мере того как с изменениями окружающей среды изменяется состав популяции.

ОСНОВЫ МЕНДЕЛЕВСКОЙ ГЕНЕТИКИ

Хотя для оценки многих популяционных и экологических явлений знание основ генетики не обязательно, иногда оно может оказаться полезным, а в некоторых случаях совершенно необходимым. Когда Дарвин (1859) развивал свою теорию естественного отбора, еще были не известны точные законы наследственности, сформулированные немного позднее (Мендель, 1865). В соответствии с взглядами, принятыми в его время, Дарвин признавал механизм *слитной наследственности*. Согласно этой гипотезе, при половом размножении генетический материал обоих родителей смешивается в их потомстве, которое в генетическом отношении оказывается промежуточным между своими родителями. При этом генетическое разнообразие, если только оно поотоянно не создается вновь, быстро утрачивается. Условия слитной наследственности и случайного скрещивания приводят к тому, что в каждом поколении генетическое разнообразие сокращается наполовину. Чтобы объяснить поддержание того генетического разнообразия, которое наблюдается у многих организмов, Дарвин был вынужден постулировать крайне высокие скорости мутирования (Fisher, 1930), однако он отчетливо сознавал, что законы наследственности изучены явно недостаточно. Открытие Менделем корпускулярной наследственности было одним из основных переломных пунктов в биологии.

Мендель, проводя свои опыты по скрещиванию различных форм гороха, обратил особое внимание на изменение во времени одного признака. Он располагал двумя разновидностями гороха, которые при разведении в чистоте всегда давали растения только с желтыми или соответственно только с зелеными семенами. Когда чистопородный зеленый горох скрещивали с чистопородным желтым, все потомство в первом поколении (F_1) имело желтые семена. Однако если растения первого гибридного поколения (F_1) скрещивали друг с другом или подвергали самоопылению, то около четверти всех особей второго поколения (F_2) имели зеленые семена. Более того, лишь около трети растений F_2 , имеющих желтые семена, при дальнейшем разведении давали только желтые семена; остальные две трети при самоопылении давали некоторое число потомков с зелеными семенами. Все растения с зелеными семенами продуцировали потомков, дающих только зеленые семена. Мендель предложил очень простую гипотезу для объяснения своих результатов и, оперируя иными признаками, провел еще много опытов по скрещиванию гороха, результаты которых согласовывались и подтверждали предложенное объяснение. Последующая работа укрепила его гипотезу, хотя привела также к некоторым модификациям и усовершенствованиям. Мендель постулировал, что каждое растение гороха имеет двойную дозу «признака», определяющего цвет семян, но что только одинарная доза переда-

ется в каждую из половых клеток или гамет (каковыми являются клетки пыльцы, сперматозоиды и яйцеклетки). Растения чистой линии, имеющие идентичные дозы, продуцируют генетически идентичные гаметы с одинарной дозой; вместе с тем растения первого гибридного поколения F_1 , имеющие по две разнотипные дозы, продуцируют равные количества гамет двух типов, несущих в себе свойство образовывать только зеленые или только желтые семена. Но поэтому все растения гибридного поколения F_1 образуют желтый или зеленый цвет семян, объединены в одном организме, то действие той из них, которая обуславливает желтый цвет, всегда маскирует действие другой, ответственной за зеленый цвет. Именно поэтому, все растения гибридного поколения F_1 образуют желтые семена, а некоторые растения F_2 при самоопылении дают потомков с зелеными семенами. Все растения с зелеными семенами, содержащие двойную дозу свойства быть зелеными, при дальнейшем разведении давали потомков только с зелеными семенами.

Современная терминология для обозначения различных элементов менделевской теории наследственности следующая: 1) «свойство» («доза»), определяющее отдельный признак, называется *аллелем*; 2) его положение в хромосоме (см. ниже) называется *локусом*; 3) одинарная «доза» — это *гаплоидное* состояние, обозначаемое n , а двойная доза — *диплоидное* состояние, обозначаемое $2n$ (полиплоиды, например триплоиды и тетраплоиды, обозначаются большими числами); 4) совокупность альтернативных аллелей, которые могут встречаться в данном локусе, называется *геном* (у одной диплоидной особи могут быть только два аллеля, но в любой популяции их может быть больше); 5) диплоидные особи чистой линии с идентичными аллелями называются *гомозиготными* по рассматриваемому признаку; 6) особи с двумя различающимися аллелями, подобные поколению F_1 у рассматриваемых выше растений, называются *гетерозиготными* по рассматриваемому локусу; 7) аллель, маскирующий проявление другого аллеля, именуется *доминантным*, а тот, действие которого маскируется, — *рецессивным*; 8) несцепленные аллели при образовании гамет разделяются или *распределяются независимо* друг от друга; 9) в каждом случае скрещивания гетерозиготных или двух гомозиготных по разным аллелям особей новые сочетания аллелей возникают в последующем поколении путем *свободного комбинирования* генетического материала; 10) внешние признаки особей, подобные желтому или зеленому цвету семян в вышеприведенном примере, — это компоненты его *фенотипа*, который включает в себя все внешне проявляющиеся особенности организма; 11) сумма всех генов организма — это его *генотип*, определяющий, размножаются ли его потомки в чистоте.

У некоторых организмов встречаются иногда пары аллелей с *неполным доминированием*. В этих случаях фенотип гетерозигот

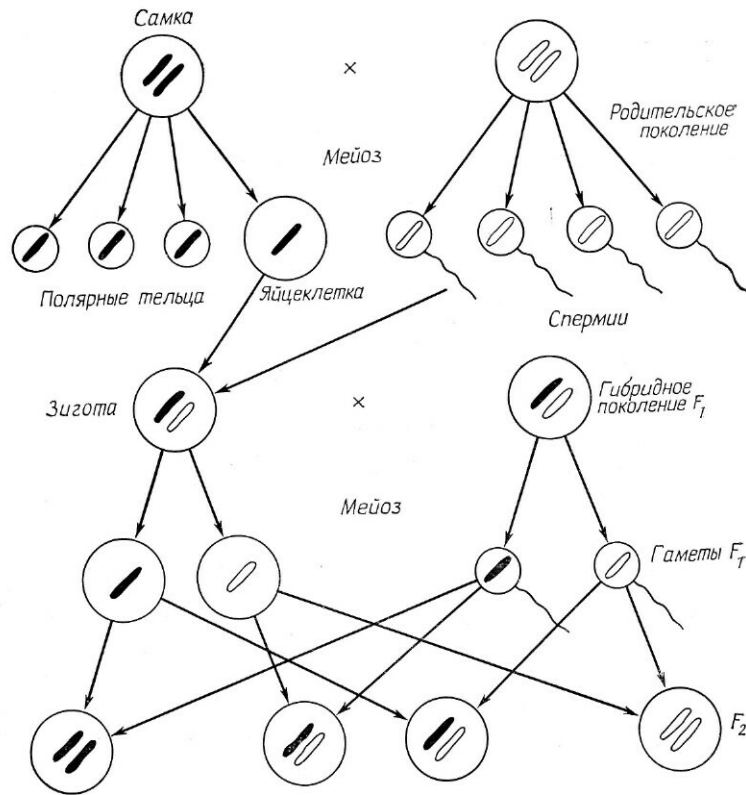


Рис. 1.2. Схема, показывающая, как в процессе деления клеточного ядра геномы родителей распределяются по половым клеткам и снова соединяются посредством рекомбинации во втором (F_2) поколении. Для простоты изображена только одна пара хромосом и опущены сложные процессы редукционного деления (мейоза).

занимает промежуточное положение между фенотипами гомозигот, т. е. фенотип в точности соответствует генотипу, и наоборот. Повидимому, аллели, дающие преимущества их обладателям, со временем обычно становятся доминантными, поскольку доминирование обеспечивает использование преимуществ, даваемых данным аллелем, максимальным числом потомков. Очевидная редкость явления неполного доминирования также свидетельствует в пользу того, что в эволюции чаще развивалось полное доминирование. Более того, аллели так называемого дикого типа, преобладающие в природных популяциях, почти всегда доминируют над другими аллелями того же локуса. Генетики предложили многочисленные теории «эволюции доминирования», однако в деталях проблему эту еще нельзя считать разрешенной.

Цитологическое изучение специально приготовленных препаратов клеточных ядер блестяще подтвердило гипотезу Менделя (рис. 1.2). В ядрах клеток были обнаружены различные под микроскопом удлинённые плотные образования — *хромосомы*, содержащие собственно генетический материал — дезоксирибонуклеиновую кислоту (ДНК). У большинства видов ядра диплоидных клеток, как зиготы (оплодотворенной яйцеклетки), так и соматических (клеток тела), содержат одно и то же число хромосом, хотя у разных видов число это может широко варьировать — от двух у некоторых членистоногих, до сотен у некоторых растений. В диплоидных клетках всегда существуют и обычно четко различаются, пары сходных между собой *гомологичных хромосом*, однако гаметы содержат лишь половину общего числа хромосом (за исключением гамет полиплоидов), и среди этих хромосом нет гомологичных. Таким образом, гаплоидные клетки содержат только по одному полному набору различных хромосом и аллелей, или по одному *геному*, тогда как диплоидные клетки содержат двойные наборы. Когда в процессе редукционного деления (*мейоза*) диплоидные клетки гонад дают начало гаплоидным гаметам, гомологичные хромосомы расходятся по разным гаметам. Позже, когда гаметы самца и самки сливаются, образуя диплоидную *зиготу*, дающую в дальнейшем новый диплоидный организм, гомологичные хромосомы снова оказываются объединенными в одной клетке. Следовательно, у каждого диплоидного организма один из геномов имеет отцовское происхождение, а другой — материнское. Поскольку каждый член пары гомологичных хромосом отделяется от своего гомолога независимо от других пар, хромосомы предыдущего поколения перетасовываются при каждом редукционном делении. Таким образом, генетический материал регулярно перераспределяется и смешивается посредством взаимосвязанных процессов мейоза и слияния гамет.

В каждой хромосоме располагается много различных локусов и систем аллелей. Два различных признака, контролируемые разными аллелями, локализованными в одной хромосоме, не разделяются строго независимо, а, как показывает статистическая проверка, оказываются связанными друг с другом, демонстрируя явление *сцепления* генов. Во время мейоза гомологичные хромосомы могут обмениваться своими участками посредством кроссинговера, в результате чего происходит *рекомбинация*. Поскольку частота кроссинговера зависит от расстояния между отдельными локусами в хромосоме, генетики могут использовать кроссинговер для «картирования» хромосом. Благодаря тесному сцеплению целые блоки статистически связанных аллелей могут передаваться потомству как функционально интегрированные единицы «коадаптированных» генов.

У многих организмов пол определяет единственная пара так называемых *половых хромосом*. Остальные хромосомы, не участ-

вующие в определении пола, называются *аутосомами*. Одна из гомологичных половых хромосом обычно меньше другой. В диплоидном состоянии особь, гетерозиготная по половым хромосомам, — *гетерогаметная*. У млекопитающих самцы являются гетерогаметным полом, обладая парой половых хромосом XY, а самки — гомогаметным полом, несущим пару половых хромосом XX. Поскольку скрещивание самца с самцом невозможно, гомозиготные генотипы YY никогда не встречаются. У птиц и некоторых других групп организмов гетерогаметный пол представлен самками.

ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР

Теория естественного отбора — это, по сути дела, фундаментальная обобщающая теория жизни, и для понимания современной экологии необходимо ее полное признание. Естественный отбор — столь же реальный «факт», как и все другие явления биологии, включая и те, которые изучаются менделевской генетикой. Хотя в науке не существует такого понятия, как «доказательство» (за исключением математики с ее заранее принятыми постулатами), в течение последнего столетия было собрано множество фактических данных, свидетельствующих в пользу теории естественного отбора.

Концепция естественного отбора не сложна, но ее часто понимают неправильно. Наиболее обычная ошибка — это приравнение естественного отбора к эволюции. Однако данные понятия отнюдь не синонимы: под эволюцией понимается любое изменение, происходящее во времени, а естественный отбор представляет собой конкретный способ, посредством которого эти изменения происходят. Помимо естественного отбора существуют и другие механизмы эволюции., например такие, как наследование приобретенных признаков, поток генов, мейотический драйв и дрейф генов. Другая часто встречающаяся ошибка — утверждение, что естественный отбор действует главным образом благодаря различиям в частоте смертности организмов, или благодаря *дифференциальной смертности*.

Отбор может происходить и в гораздо более слабой и незаметной форме. В любом случае, когда один организм оставляет более удачливое, чем у других, потомство, его гены со временем начинают доминировать в генофонде популяции. В устойчивой популяции генотип, оставляющий меньше потомства, в конце концов должен элиминироваться, если только у него не возникает каких-либо преимуществ, связанных с малочисленностью. В итоге *естественный отбор действует только посредством дифференциального успеха в размножении*. Дифференциальная смертность может иметь селективное значение *лишь* в той степени, в какой она приводит к разнице в количестве потомков, производимых отдельными особями.

Использование Дарвином таких выражений, как «борьба за существование» и «выживание наиболее приспособленных», имело довольно печальные последствия. Под влиянием этих выражений люди представляли себе природу как мир, живущий по волчьим законам, и считали такие явления, как хищничество и драки за пищу, преобладающими способами отбора. Естественный отбор слишком часто трактовали, исходя из понятия дифференциальной смертности, а наиболее сильных и быстрых особей рассматривали как имеющих селективное преимущество по сравнению с более слабыми и не такими быстрыми. Однако если бы это было так, то представители каждого вида становились бы все более мощными и более быстрыми. Однако такого не наблюдается, следовательно, должен происходить отбор, ограничивающий возрастание силы и скорости.

Излишняя агрессивность не приносит пользы животному. Крайне агрессивный индивидум тратит так много времени и энергии на преследование других животных, что у него в сравнении с другими особями остается мало времени на поиск брачного партнера и на размножение, в результате чего он в среднем оставляет меньше потомков. Аналогичное явление наблюдается и в том случае, когда индивидум занимает крайне подчиненное положение и расходует слишком много времени и энергии, спасаясь от преследования со стороны других животных. В *стабильных* условиях *промежуточные* варианты в популяции оставляют в среднем больше потомков, чем крайние фенотипы. Про такие варианты мы говорим, что они более «приспособленные», считая при этом, что «приспособленность» особи измеряется той долей, которую составляют ее гены от общего генофонда популяции. Отбор такого рода, который постоянно отбрасывает крайние варианты и стремится поддерживать неизменным некоторый промежуточный или средний фенотип, называется *стабилизирующим отбором* (рис. 1.3, Л). В неизменной среде генетические рекомбинации в каждом поколении увеличивают изменчивость популяции, а стабилизирующий отбор снижает ее приблизительно до уровня изменчивости предыдущего поколения.

Однако в *изменяющейся* среде средние индивидумы (модальные фенотипы) могут оказаться не наиболее приспособленными. В подобном случае происходит *направленный* отбор, сдвигающий средний тип популяции в направлении к новому фенотипу (рис. 1.3, Б), лучше адаптированному к изменившимся условиям среды. В конце концов, если среда уже более не меняется, посредством стабилизирующего отбора достигается новое равновесие, соответствующее новым условиям.

Третий тип отбора, называемый *дизруптивным отбором*, происходит тогда, когда два или большее число фенотипов, обладающих высокой приспособленностью, разделены промежуточными фенотипами, характеризующимися пониженной приспособленно-

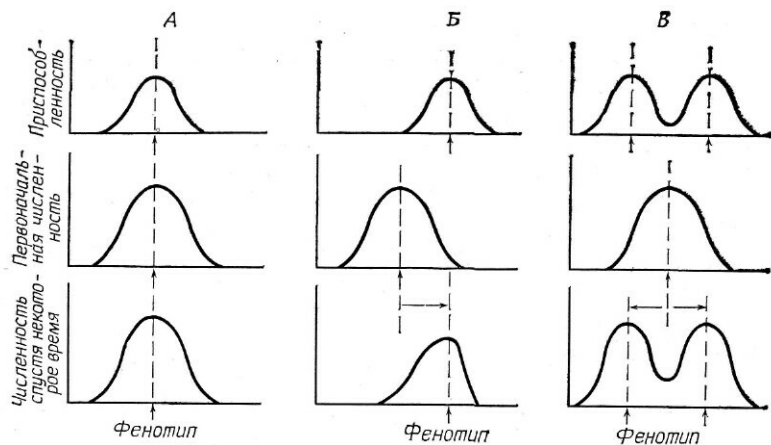


Рис. 1.3. Схема трех типов отбора. А. Стабилизирующий отбор, происходящий в стабильной среде и поддерживающий модальный фенотип неизменным. Б. Направленный отбор, происходящий в изменяющейся среде и приводящий к сдвигу модального фенотипа. В. Дизруптивный отбор, способствующий образованию двух и более модальных фенотипов и происходящий в гетерогенной среде, где можно выделить по крайней мере два разных типа местообитаний.

стью (рис. 1.3, В). Подобное явление наблюдается обычно в явно гетерогенных средах с дискретным числом разных «пятен». Дизруптивный отбор представляет собой тот механизм, который формирует и поддерживает в популяции полиморфизм, в частности - полиморфизм некоторых насекомых в отношении зеленой и коричневой окраски (см. гл. 6). Так, например, существуют определенные виды бабочек (бабочки-листоидки), напоминающие листья, причем в одной популяции могут встречаться зеленые и коричневые особи, маскирующиеся под живые или мертвые листья. Благодаря соответствующему поведению и выбору подходящих мест отдыха каждый из указанных фенотипов обладает относительно высокой приспособленностью, тогда как промежуточный между ними фенотип хуже соответствует своему окружению и характеризуется значительно меньшей приспособленностью.

Хотя на самом деле естественный отбор оперирует с фенотипами особей (так как приспособленность организма определяется непосредственно всем его фенотипом), эффективность отбора в изменении состава популяции зависит от наследуемости фенотипических признаков, или, иначе говоря, определяется той частью общей изменчивости, которая связана с генотипом. Поскольку признаки, не обусловленные генами, не наследуются, дифференциальное размножение фенотипов, обладающих такими непередаваемыми потомству признаками, не способно изменить генофонд популяции. Различные генотипы часто могут иметь очень сходные фенотипы и соответственно обладать сходной приспособленностью.

Отбор может даже благоприятствовать аллелям, которые «хорошо смешиваются» и хорошо взаимодействуют с широким кругом других генов, повышая приспособленность своих носителей (Мауг, 1959). Естественно, что возможна и обратная картина — идентичные генотипы могут давать чрезвычайно разные фенотипы (см. также с. 237—238).

Здесь уместно, однако, несколько предостеречь читателя. Чересчур рьяные поклонники естественного отбора иногда привлекают его для объяснения тех или иных биологических явлений *post factum*, утверждая, например, что животное «ведет себя так, а не иначе потому, что такое поведение увеличивает его приспособленность». Концепция естественного отбора, истолкованная подобным образом, может привести к неверным выводам. Ее популярность и могущество заставляют думать, что почти любое наблюдаемое явление можно считать результатом отбора, хотя на самом деле юно таковым может и не быть. В подобных доводах есть, следовательно, реальная опасность порочного круга, что всегда приводит к необходимости рассматривать альтернативные объяснения всевозможных биологических явлений. Некоторые примеры естественного отбора читатель найдет на с. 238—239.

САМОРЕПЛИЦИРУЮЩИЕСЯ МОЛЕКУЛЯРНЫЕ КОМПЛЕКСЫ

Жизнь началась с первого самореплицирующегося молекулярного комплекса, а как только появляется некий комплекс молекул, способный к самовоспроизведению, вступает в действие естественный отбор. Поскольку ни одно из копирующих устройств не является совершенным, некоторые варианты образовавшихся молекулярных комплексов оказываются лучше других по своей способности выживать и самореплицироваться в конкретных условиях внешней среды. По мере того как ресурсы истощаются, между различными самореплицирующимися единицами может возникнуть конкуренция, и спустя некоторое время худшие варианты, вероятно, вымрут. Таким образом, одни молекулярные единицы максимально увеличивают собственную численность за счет других единиц. На протяжении всего периода, в течение которого изначально простые самореплицирующиеся единицы становились все более и более совершенными, достигнув в конце концов сложной формы современных организмов, действовали одни и те же принципы естественного отбора. Следовательно, мы можем сделать определенные заключения о жизни независимо от знания точного механизма репликации. Например, если бы на Марсе или какой-либо далекой планете оказались бы самореплицирующиеся молекулярные комплексы, тот факт, что они, возможно, не будут подчиняться законам менделевской генетики, не лишит их основных свойств представителей живой материи. *Естественный отбор и конкуренция — неизбежные следствия размножения организмов,*

обладающих наследственностью, в среде, имеющей пределы. Поскольку естественный отбор существует независимо от жизни на Земле, изложенные здесь принципы будут соблюдаться до тех пор, пока в каком-либо уголке Вселенной сохранится хотя бы один самореплицирующийся молекулярный комплекс.

С возникновением существ, способных к самовоспроизведению, возникают качественно новые явления, характерные только для живого мира. Чтобы размножаться, живые организмы (или реплицирующиеся молекулярные комплексы) должны активно потреблять другие молекулы и энергию, а для этого они должны обладать специальными приспособлениями. Прямая и косвенная конкуренция за ресурсы приводит к тому, что те размножающиеся единицы, которые лучше других потребляют вещество и энергию (и могут наилучшим способом передать их потомству), имеют селективное преимущество перед другими единицами, хуже осуществляющими данные процессы. Естественный отбор действует, таким образом, как «эксперт» по эффективности, оптимизируя использование доступных ресурсов для размножения.

Очевидно, что к неизбежному концу этих процессов один наиболее совершенный тип организмов заберет все вещество и энергию, исключив тем самым из среды все остальные типы организмов. Не происходит этого, как уже говорилось ранее, по ряду причин, но особенно важное значение имеет колоссальная изменчивость условий на Земле как в пространстве, так и во времени (см. гл. 2).

ЕДИНИЦЫ ОТБОРА

Действует ли естественный отбор на отдельные особи или на целые их группы, такие, например, как семьи, популяции, виды, сообщества и (или) экосистемы? Что представляет собой «единица» отбора? Эти вопросы нередко обсуждаются и генетиками и экологами, но полное согласие еще не достигнуто.

Довольно часто можно встретить утверждения, подобные следующему: «Способность к размножению могла бы развиваться в такой степени, что это стало бы вредным для вида». Многие вредные последствия перенаселения хорошо известны (Cole, 1954b; курсив мой. — Э.П.). Подчеркивая, что один из механизмов действия естественного отбора — это дифференциальное размножение, Фишер (Fisher, 1958a) предостерегает против аргументов, апеллирующих к «пользе для вида». Несмотря на это предостережение, стало модным рассматривать и объяснять многие поведенческие и экологические особенности вида как выработавшиеся в процессе эволюции для пользы группы, а не особи.

Любая особь, жертвующая своим успехом в размножении для пользы той или иной группы, с точки зрения отбора находится в

невыгодном положении (в пределах данной группы) по сравнению с любой другой особью, не приносящей подобной жертвы. Для того чтобы данные признаки эволюционировали, естественный отбор должен действовать на целые группы организмов, которые в свою очередь должны характеризоваться дифференциальными выживанием и размножением (т. е. дифференциальной приспособленностью). Так как направление отбора в пределах групп не может быть изменено межгрупповым отбором (Wright, 1931), групповой отбор требует наличия некоторых весьма специфических условий. Наиболее важно, чтобы популяция или вид были разделены на отдельные изоляты, в пределах которых наблюдается свободное скрещивание. Для группового отбора необходимо, чтобы вымирание эгоистичных подгрупп происходило быстрее по сравнению с развитием в альтруистических подгруппах эгоистичности, а вновь образованные изоляты были бы в большинстве своем альтруистичными.

Аргументы против группового отбора еще раз с особым пристрастием пересмотрел и дополнил Уильямс (Williams, 1966a), указав при этом, что классический дарвиновский отбор на уровне особей достаточен для объяснения большинства тех черт популяций и видов, которые обычно рассматривают как результат «группового отбора» (Wynne-Edwards, 1962; Dunbar, 1960, 1968, 1972). Уильямс еще раз отмечает, что для группового отбора требуется соблюдение большого числа условий (т. е. этот процесс протекает труднее, чем классический естественный отбор); кроме того, Уильямс считает, что понятие «групповой отбор» следует использовать только тогда, когда более простое объяснение оказывается неудовлетворительным. Хотя групповой отбор, очевидно, возможен, весьма маловероятно, чтобы он в действительности мог противостоять естественному отбору на уровне особей, за исключением крайне необычных обстоятельств. Специальная форма отбора на уровне особей — так называемый *отбор родичей* (kin selection; см. с. 187—190)—часто может быть тем механизмом, который скрывается за явлением, описанным под видом группового отбора. В дальнейших главах мы время от времени будем возвращаться к материалу, изложенному выше (см. также с. 241).

ЛИМИТИРУЮЩИЕ ФАКТОРЫ И ПРЕДЕЛЫ ТОЛЕРАНТНОСТИ

Экологические процессы и такие их результаты, как рост, размножение, фотосинтез, первичная продукция и размер популяции, часто регулируются одним или немногими факторами или компонентами, находящимися в недостатке, тогда как другие ресурсы, имеющиеся в избытке, могут частично недоиспользоваться. Данный принцип получил известность под названием «закона минимума» (Liebig, 1840). Например, в засушливом климате пер-

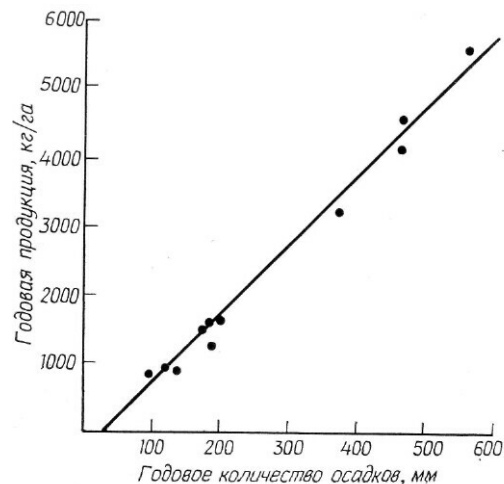


Рис. 1.4. Пример четко выраженной корреляции между годовым количеством осадков и первичной продукцией в пустынных районах Юго-Западной Африки. (Из Odum, 1959 по Walter, 1939.)

вичная продукция (количество солнечной энергии, улавливаемой зелеными растениями) полностью зависит от количества осадков (рис. 1.4); вода является в данном случае «ведущим лимитирующим фактором». Из многих различных факторов, которые могут быть лимитирующими, часто наиболее важными оказываются различные биогенные элементы, вода и температура.

Говоря о популяциях, мы часто используем такие выражения, как лимитирование пищей, лимитирование хищником, лимитирование климатом. С равным успехом популяции могут быть ограничены и другими факторами. Например, плотность размножающихся пар синицы-лазоревки (*Parus caeruleus*) в лесах Англии увеличилась в два раза в результате развески новых искусственных гнездовых (Lack, 1954, 1966), следовательно, лимитирующим фактором для данного вида было количество мест, пригодных для устройства гнезда. Однако далеко не всегда природа лимитирующих факторов бывает столь предельно ясна. Обычно эти факторы взаимодействуют таким образом, что один процесс ограничен одновременно несколькими факторами, и изменение любого из них приводит к новому равновесию. Например, и увеличение доступности пищи, и уменьшение давления хищников могут привести к возрастанию численности популяции.

Сходная концепция, развитая Шелфордом (Shelford, 1913b), известна в настоящее время как «закон толерантности». Любой фактор, присутствующий в слишком больших или слишком малых количествах, может оказаться для популяции вредным. Так, например, ящерицам, живущим в пустыне, ранним утром слишком холодно, а днем в этой же среде им слишком жарко. Отчасти ящерицы компенсируют указанные особенности местообитания.

проводя большую часть времени утром на солнце, а позднее, днем, укрываясь в тени. Для каждого вида ящериц характерен определенный оптимальный диапазон температур с верхним и нижним пределами толерантности. Если говорить более точно, то графики зависимости каких-либо количественных оценок тех или иных свойств популяции (например, приспособленности, выживания или эффективности добывания пищи) от важнейших переменных внешней среды обычно имеют колоколообразную форму (см. также с. 85—88).

УРОВНИ ПОДХОДА К НАУКЕ

Почему перелетные птицы летят на юг осенью? Физиолог мог бы ответить нам так: сокращение длины светового дня (фотопериода) стимулирует возникновение гормональных сдвигов, которые в свою очередь изменяют поведение птиц таким образом, что они становятся все более беспокойными. В конце концов страсть к путешествию берет верх, и они отправляются на юг. Эволюционист же скорее всего объяснит данное явление преимуществами снижения смертности в зимнее время, которые привели к тому, что птицы, улетающие дальше на юг, жили дольше и, следовательно, оставляли больше потомства, чем их немигрирующие родственники. Действуя в течение длительного времени посредством дифференциального размножения, естественный отбор привел к возникновению сложных систем миграционного поведения.

Ответ физиолога касается *механизма*, с помощью которого факторы внешней среды *непосредственно* воздействуют на миграционное поведение, тогда как ответ эволюциониста касается *стратегии*, позволяющей отдельным птицам оставлять наибольшее число потомков в условиях *долгосрочных* повторяющихся изменений внешней среды (например, в соответствии с высокой смертностью зимой). Различие данных ответов — это различие во взглядах исследователей, мыслящих в разных масштабах времени: в «экологическом» (сегодняшнего дня) или в «эволюционном» (геологического времени). Ответ физиолога на уровне его научного подхода является в такой же степени полным, как на другом уровне ответ эволюциониста. Майр (Mayr, 1961) назвал эти два подхода в биологии подходами «Как?» и «Почему?». Их именуют также «функциональными» и «эволюционными» объяснениями или «непосредственными» и «конечными» факторами, оказывающими влияние на то или иное событие (Baker, 1938). Ни один из этих подходов нельзя считать правильным; по-настоящему полный ответ на любой вопрос должен включать оба подхода, хотя часто только первый может быть подвергнут непосредственной проверке. Эти два взгляда на биологические явления не исключают друг друга; экологические проблемы часто бывает выгодно рассмотреть в эволюционном аспекте, точно так же эволюционные проблемы оказывается полезным проанализировать с точки зрения экологии.

Кроме того, сами физиологические механизмы, конечно, должны развиваться в эволюции как ответ на требования окружающей среды (см. гл. 4).

Эволюционный подход к биологическим вопросам сравнительно нов, и за последние 50 лет он буквально произвел революцию в биологии. Прежде большинство биологов принимали просто как непреложную истину широкий круг известных фактов, например факт приблизительного равенства численности полов (50:50), не задаваясь вопросом: «Почему это так?» или: «Как это возникло в процессе эволюции?». Хотя пока мы еще не понимаем полностью причин и следствий многих популяционных явлений, не следует сомневаться в том, что все они имеют эволюционное объяснение. Это справедливо в отношении широкого круга наблюдаемых фактов и установленных закономерностей, среди которых можно указать, например, на то, что: 1) одни гены доминантные, а другие — рецессивные; 2) некоторые организмы живут дольше, чем другие; 3) одни дают много потомков, а другие мало; 4) некоторые организмы обычны, а другие — редки; 5) существуют формы специализированные и неспециализированные; 6) для одних животных характерно беспорядочное спаривание, у других наблюдается полигамия, у третьих — моногамия; 7) некоторые виды мигрируют, другие — нет; 8) в некоторых областях сосуществует больше видов, чем в других. На все перечисленные свойства распространяется действие естественного отбора. В настоящее время популяционные биологи начали мыслить в эволюционных масштабах времени, в результате чего был достигнут существенный прогресс на пути теоретического осмысливания причин многих из указанных выше различий. Рональд Фишер был одним из первых, кто понял все значение последовательного приложения генетической теории естественного отбора к проблемам популяционной биологии, и его книга (Fisher, 1930) стала классической. Очень многие биологи продолжают развивать направление, заложенное работами Фишера, проводя дальнейшие эксперименты и углубляя его теоретические построения. Лэк (Lack, 1954, 1966, 1968) показал, в частности, что естественному отбору подвержены скорости размножения. Другие исследователи изучали эволюцию доминантности, систем брачных отношений, соотношения полов, старости, жизненного цикла, репродуктивной стратегии, тактики добывания пищи, структуры сообщества и т. д. Многие из этих тем являются основным предметом эволюционной экологии и разбираются в гл. 5, 6 и 7.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Область экологии; определения и основные принципы

АИее, 1951; Allee et al., 1949; Andrewartha, 1961; Andrewartha, Birch, 1954; Billings, 1964; Clarke, 1954; Collier et al., 1973; Connell, Mertz, Murdoch, 1970; Daubenmire, 1947, 1968; Dawson, King, 1971; Elton, 1927, 1958; Greig-Smith, 1964;

Harper, 1967; Hazen, 1964, 1970; Kendeigh, 1961; Kershaw, 1964; Knight, 1965; Krebs, 1972; Levins, 1966; MacArthur, 1972; MacArthur, Connell, 1966; MacFadyen, 1963; May, 1973, 1976; Maynard Smith, 1968; Odura, 1959, 1963, 1971; Costing, 1958; Pielou, 1969; Platt, 1964; Ricklefs, 1973; Shelford, 1963; Smith, 1966; Watt, 1973; Whittaker, 1970; Wilson, Bossert, 1971.

Основы менделевской генетики

Darlington, Mather, 1949; Ehrlich, Holm, 1963; Ford, 1931, 1964- Maynard Smith, 1958; Mendel, 1865; Mettler, Gregg, 1969.

Естественный отбор

Birch, Ehrlich, 1967; Darwin, 1859; Dobzhansky, 1970; Ehrlich, Holm, 1963; Emlen, 1973; Fisher, 1930, 1958a, 1958b; Ford, 1964; Holdane, 1932; Kettlewell, 1956, 1958; Lewontin, 1974; MacArthur, 1962; Maynard Smith, 1958; Mayr 1959; Mettler, Gregg, 1969; Orians, 1962; Pianka, 1976b; Salthe, 1972; Williams, 1966a; Wilson, Bossert, 1971; Wright, 1931.

Самореплицирующиеся молекулярные комплексы

Bernal, 1967; Blum, 1968; Calvin, 1969; Ehrlich, Holm, 1963; Fox, Dose, 1972; Jukes, 1966; Опарин, 1957; Ponnampereuma, 1972; Salthe, 1972; Wald, 1964.

Единицы отбора

Boorman, Levitt, 1972, 1973; Brown, 1966; Cole, 1954b; Darlington, 1971; Darnell, 1970; Dawkins, 1976; Dunbar, 1960, 1968, 1972; Emerson, 1960; Emlen, 1973; Eshel, 1972; Fisher, 1958a; Gilpin, 1975; Levins, 1970, 1975; Lewontin 1970; Maynard Smith, 1964; Van Valen, 1971; Wade, 1976, 1977; Wiens, 1966; Williams, 1966a, 1971; Wilson D. S., 1975; Wilson E. O., 1973, 1976; Wright, 1931; Wynne-Edwards, 1962, 1964, 1965a, 1965b.

Лимитирующие факторы и пределы толерантности

Ehrlich, Birch, 1967; Errington, 1956; Hairston, Smith, Slobodkin, 1960; Lack, 1954, 1966; Liebig, 1840; Murdoch, 1966; Odum, 1959, 1963, 1971; Shelford, 1913b; Terborgh, 1971; Walter, 1939.

Уровни подхода к науке

Baker, 1938; Fisher, 1930; Lack, 1954, 1966, 1968; MacArthur, 1959, 1961; MacArthur, Connell, 1966; Mayr, 1961; Orians, 1962.

Земля поддерживает огромное разнообразие организмов. Среди растений мы встречаем такие разные формы, как микроскопические очень недолго живущие, представители фитопланктона, мелкие однолетние цветковые, более крупные многолетние цветковые и гигантские древние секвойи. Хотя среди животных и нет представителей, приближающихся по своим размерам к гигантским секвойям, их многообразие включает такие разные формы, как морской зоопланктон, медузы, морские звезды, морские желуди, двустворчатые и брюхоногие моллюски, рыбы, киты, жуки, бабочки, черви, лягушки, ящерицы, воробьи, ястребы, летучие мыши, слоны и львы. Условия среды, в которых эволюционировали и живут в настоящее время организмы, очень различны. Некоторые виды довольно узко специализированы в отношении потребляемой пищи или используемых микроместообитаний, тогда как другие специализированы значительно меньше. Некоторые организмы являются широко распространенными формами, встречаясь во многих различных местообитаниях, другие же характеризуются более жесткими требованиями к окружающей среде и соответственно имеют более узкое географическое распространение. Временная и пространственная изменчивость физических условий окружающей среды, воздействуя на организмы прямым или косвенным образом, способствует или даже с необходимостью приводит к возникновению их разнообразия. Конечно, взаимодействия между организмами также вносят определенный вклад в поддержание этого великого разнообразия жизни, но прежде чем перейти к этим биологическим взаимоотношениям, рассмотрим кратко ту неживую природу, которая служит основой для всей жизни и которая часто оказывает сильное влияние на экологию любой конкретной организменной единицы. Главный фактор физической среды — климат, так как именно он определяет в конце концов наличие воды и соответствующую температуру, а от этих двух взаимодействующих условий зависит, как мы увидим в гл. 3, то действительное количество солнечной энергии, которое в каждом конкретном случае может быть уловлено и связано растениями в виде первичной продукции. В конечном счете, поскольку именно климат определяет характер почв и растительности, существует тесное соотношение между типом климата и типом природного

биологического сообщества, развивающимся в данных условиях. Взаимодействие между климатом и растительностью рассматриваются в гл. 3.

Глобальные и локальные типы климата кратко описаны в этой главе. Некоторым из затрагиваемых здесь проблем посвящены целые книги, и читателя, интересующегося ими более подробно, можно отослать к библиографии в конце главы.

ОСНОВНЫЕ ФАКТОРЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ КЛИМАТ

Элементы климата (солнце, ветер и вода) связаны друг с другом сложным образом. Достигающая поверхности Земли солнечная энергия распределяется определенным образом, и это распределение наряду с вращением Земли вокруг собственной оси и движением ее вокруг Солнца приводит к возникновению основных ветров и океанических течений. Перемещения воздушных и водных масс в свою очередь сильно влияют на распределение осадков как во времени, так и в пространстве.

Количество солнечной энергии, падающей на единицу площади земной поверхности, сильно варьирует в зависимости от широты. Объяснить это можно двумя обстоятельствами. Во-первых, в высоких широтах лучи входят в атмосферу не под прямым углом и их световая энергия распределяется на большую площадь земной поверхности. Во-вторых, лучи, проникающие в атмосферу не под прямым углом, должны проходить через более толстый слой воздуха, в результате чего значительная часть солнечной энергии отражается частицами, содержащимися в атмосфере. Местный облачный покров также влияет на количество солнечной энергии, достигающей земной поверхности. Известным следствием этих двух эффектов является снижение среднегодовых температур с возрастанием широты (табл. 2.1). В целом можно заключить, что на полюсах холодно, а в тропиках тепло; что же касается сезонных явлений, то они обсуждаются дальше.

Вода, находящаяся в атмосфере, нагревается за счет тепла, излучаемого земной поверхностью; значительная часть этого тепла переизлучается, вновь попадая на землю, что приводит к возникновению так называемого «парникового эффекта», в результате которого тепло удерживается у поверхности земли даже ночью, когда приток солнечной энергии временно прекращается. Не будь этого эффекта температура поверхности земли опускалась бы намного ниже нуля, подобно тому как это наблюдается на теневой стороне Луны. Таким образом, наличие атмосферы смягчает температурные колебания, происходящие в течение суток.

Как известно, горячий воздух поднимается вверх. Поверхность земли и находящиеся над ней воздушные массы в низких широтах получают больше солнечной энергии, чем в высоких (рис. 2.1). Следовательно, тропические воздушные массы, особенно находя-

Таблица 2.1. Средние многолетние температуры (°С) на различных широтах¹

Широта	Средняя годовая температура	Средняя температура января	Средняя температура июля	Предел колебаний среднемесячных температур в течение года
90° с. ш.	−22,7	−41,1	−1,1	40,0
80° с. ш.	−18,3	−32,2	2,0	34,2
70° с. ш.	−10,7	−26,3	7,3	33,6
60° с. ш.	−1,1	−16,1	14,1	30,2
50° с. ш.	5,8	−7,1	18,1	25,2
40° с. ш.	14,1	5,0	24,0	19,0
30° с. ш.	20,4	14,5	27,3	12,8
20° с. ш.	25,3	21,8	28,0	6,2
10° с. ш.	26,7	25,8	27,2	1,4
Экватор	26,2	26,4	25,6	0,8
10° ю. ш.	23,3	26,3	23,9	2,4
20° ю. ш.	22,9	25,4	20,0	5,4
30° ю. ш.	16,6	21,9	14,7	7,2
40° ю. ш.	11,9	15,6	9,0	6,6
50° ю. ш.	5,8	8,1	3,4	4,7
60° ю. ш.	−3,4	2,1	−9,1	11,2
70° ю. ш.	−13,6	−3,5	−23,0	19,5
80° ю. ш.	−27,0	−10,8	−39,5	28,7
90° ю. ш.	−33,1	−13,5	−47,8	34,3

¹ Haurwitz, Austin, 1944.

щиеся около экватора, нагреваются сильнее, чем воздушные массы умеренных широт, что приводит к образованию экваториальной зоны подъема теплого воздуха. Эти экваториальные воздушные массы, по мере того как они поднимаются и в высоких слоях атмосферы расходятся к северу и югу, охлаждаются (рис. 2.2, Л), Холодный воздух, движущийся в направлении более высоких широт, опускается сначала медленно, а потом, на так называемых «конских широтах» около 30° с. ш. и 30° ю. ш., весьма быстро. Часть воздуха, опустившегося в районе этих широт до уровня земли, движется снова к экватору, а часть — к полюсам. Поскольку количество воздуха в атмосфере конечно, воздушные массы, покинувшие какое-либо место, должны быть всегда замещены воздухом, поступившим из других мест, что и образует замкнутую систему циркуляции воздушных масс. Идеализированная схема типичных вертикальных и горизонтальных движений атмосферных течений показана на рис. 2.2. У поверхности земли в районе эква-

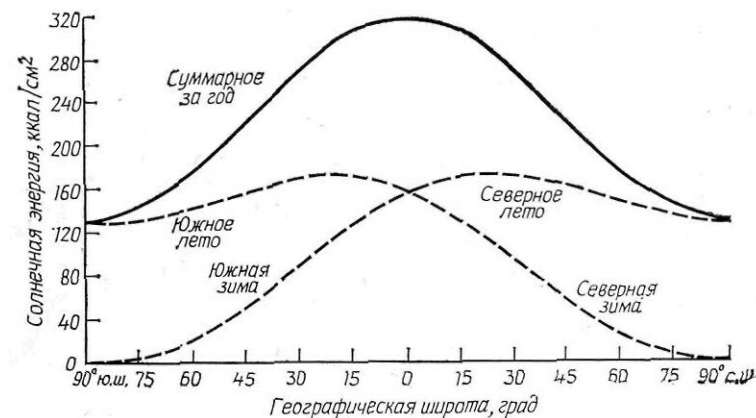
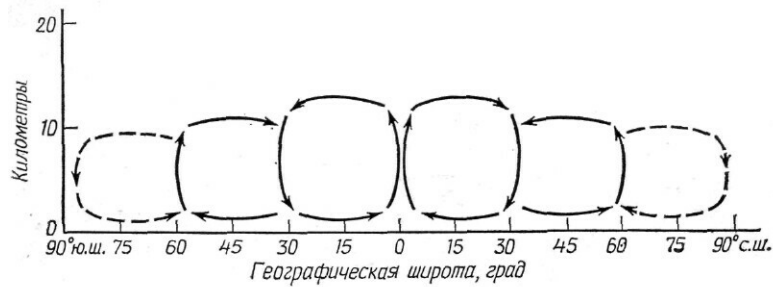


Рис 2.1 Рассчитанное для разных широт количество солнечного излучения, которое поступало бы на поверхность земли в отсутствие атмосферы. Шестимесячный период от весеннего до осеннего равноденствия (см. рис. 2.7) назван «северным летом» и «южной зимой», а от осеннего равноденствия до весеннего — «северной зимой» и «южным летом». (Haurwitz, Austin, 1944.)

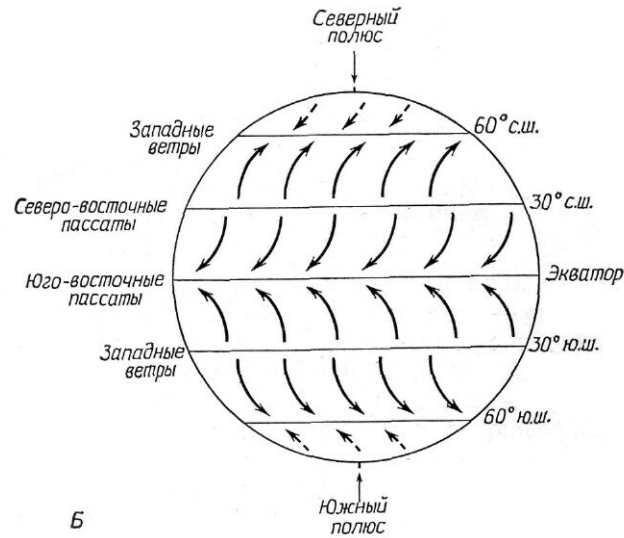
тора находится зона конвергенции воздушных масс, а в районе «конских широт» — зона их дивергенции. Между широтами 0 и 30° воздух у поверхности движется главным образом в сторону экватора, а между широтами 30 и 60° — обычно от экватора. По мере того как воздушные массы переносятся над поверхностью, они медленно нагреваются и в конечном счете снова поднимаются вверх.

Движения воздушных масс происходят не строго в направлении север—юг, как это изображено на рис. 2.2, А, а с некоторым сдвигом в направлении восток—запад, который вызван вращением Земли вокруг своей оси (рис. 2.2, Б). Земля вращается с запада на восток. Человек, стоящий на любом из полюсов, медленно поворачивается и делает полный оборот до исходного положения за каждые 24 ч. (Около Северного полюса Земля под ногами движется против часовой стрелки, а около Южного полюса — по часовой стрелке; другие важные различия между полушариями будут рассмотрены ниже.) Человек, находящийся в районе экватора, в течение 24 ч совершает весьма далекое путешествие, преодолевая расстояние, равное окружности Земли, т. е. около 40000 км за каждый оборот Земли. Следовательно, скорость тела, находящегося на экваторе, составляет примерно 1600 км/ч (относительно земной оси), тогда как тело, находящееся на полюсе, находится в покое (также относительно земной оси).

Исходя из сказанного выше, а также из закона сохранения движения, можно заключить, что объекты, движущиеся в северном полушарии к северу, перемещаются быстрее поверхности земли,



А



Б

Рис. 2.2. Идеализированная схема циркуляции атмосферного воздуха. А. Вертикальный профиль по меридиану. Б. Основные воздушные потоки над земной поверхностью. В зависимости от сезона отмеченные пояса сдвигаются к северу или югу. (По MacArthur, Connell, 1966; MacArthur, 1972, и др.)

и, следовательно, направление их движения смещается вправо. Сходным образом объекты, движущиеся в северном полушарии к югу, перемещаются медленнее поверхности земли, в результате они также смещаются вправо. Напротив, объекты, передвигающиеся в южном полушарии, всегда будут смещаться влево: движущиеся к северу замедляют свое движение относительно поверхности, а движущиеся к югу его ускоряют. Эти силы, известные под общим названием сил Кориолиса, действуя на ветры и водные течения, ориентированные в направлении с севера на юг, несколько смещают их в направлении восток—запад. Максимальное воздействие сил Кориолиса наблюдается на полюсах, где даже небольшое перемещение относительно широты сопровождается зна-

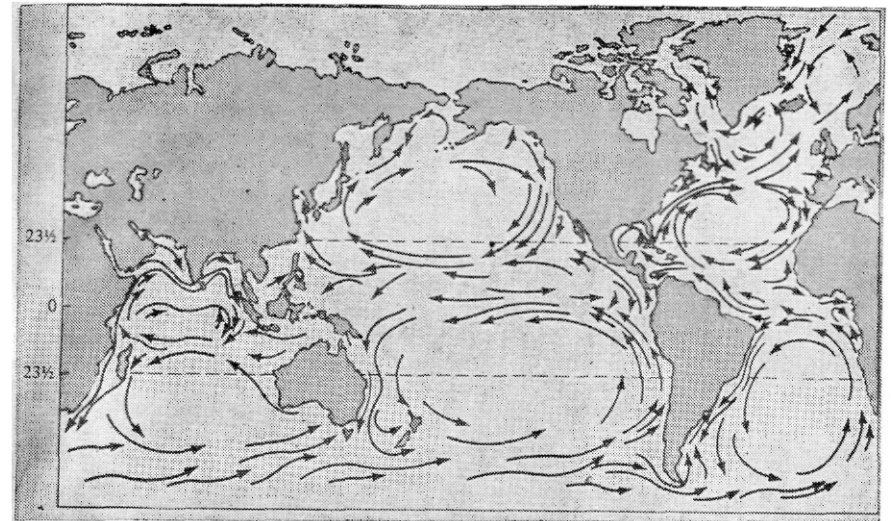


Рис. 2.3. Главные поверхностные течения Мирового океана.

чительными изменениями скорости, а минимальное — на экваторе, где небольшая смена широты оказывает малое воздействие на скорость объекта.

Воздух, находящийся на экваторе у земной поверхности между широтами 0 и 30°, замедляет свое движение относительно Земли и отклоняется в обоих полушариях к западу, порождая восточные ветры, известные под названием северо-восточных пассатов между 0 и 30° с. ш. и юго-восточных пассатов между 0 и 30° ю. ш. В пределах широт 30 и 60° воздух, движущийся над земной поверхностью, ускоряет свое движение относительно нее и отклоняется к востоку, давая начало западным ветрам, существующим на этих широтах в обоих полушариях (рис. 2.2, Б).

Указанные ветры, а также силы Кориолиса, воздействуя вместе на водные массы, перемещающиеся с севера на юг, обуславливают возникновение мировой системы океанических течений. В северном полушарии направление океанических течений совпадает с направлением движения часовой стрелки, а в южном — противоположно ему (рис. 2.3). Двигаясь на запад вдоль экватора, океанические воды нагреваются за счет солнечного излучения. (Эти воды также накапливаются у западных берегов океанических бассейнов: у побережья Центральной Америки уровень Атлантического океана на несколько десятков сантиметров выше уровня Тихого океана.) Подойдя к восточным побережьям материков, эти теплые экваториальные воды направляются к северу или югу, неся экваториальное тепло к полюсам.

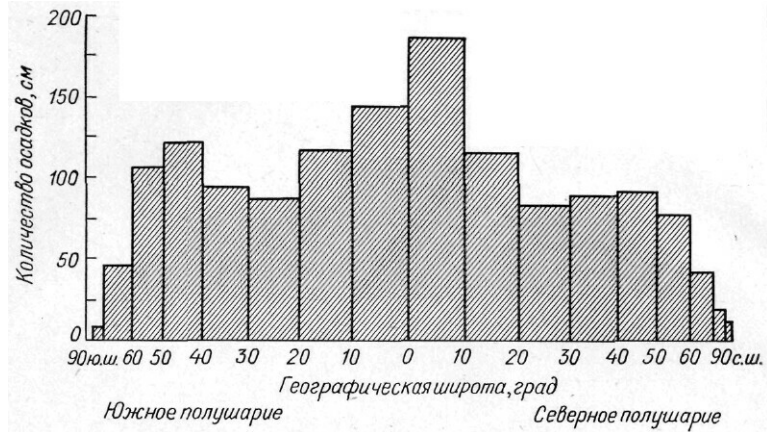


Рис. 2.4. Распределение среднегодового количества осадков по разным широтам. Обратите внимание на то, что главные пустыни расположены в «конских» широтах. (Из Haurwitz, Austin, 1944.)

Холодные полярные воды текут к экватору вдоль западных берегов, именно поэтому Тихий океан около южной Калифорнии холодный, а Атлантический океан на той же широте около берегов Джорджии вполне теплый.

Теплота — это движение молекул. Сжатие некоторого объема воздуха приводит к тому, что частота столкновений и скорость движения молекул возрастают. Следовательно, сжатие воздушных масс вызывает их нагрев. Справедливо и обратное утверждение: расширение сжатого воздуха приводит к сокращению частоты столкновений молекул и остыванию воздушной массы. По мере того как теплый воздух поднимается, атмосферное давление падает; воздух расширяется и остывает «адиабатически», т. е. без изменения общего количества содержащегося в нем тепла. Некоторая часть этого тепла используется при самом расширении. Если холодный воздух опускается и сжимается, он таким же образом адиабатически нагревается.

Теплый воздух может нести больше водяных паров, чем холодный. Когда экваториальный воздух, содержащий пары воды, поднимается и адиабатически остывает, он сначала насыщается водой, а после достижения точки росы пар конденсируется и выпадает в виде осадков. Именно благодаря подобным процессам районы с большим количеством выпадающих осадков по большей части располагаются около экватора (рис. 2.4). В противоположность этому в «конских» широтах холодные сухие воздушные массы по мере опускания и адиабатического нагревания интенсивно поглощают влагу; такой осушающий эффект способствует образованию в этих широтах главных пустынь нашей планеты (см.

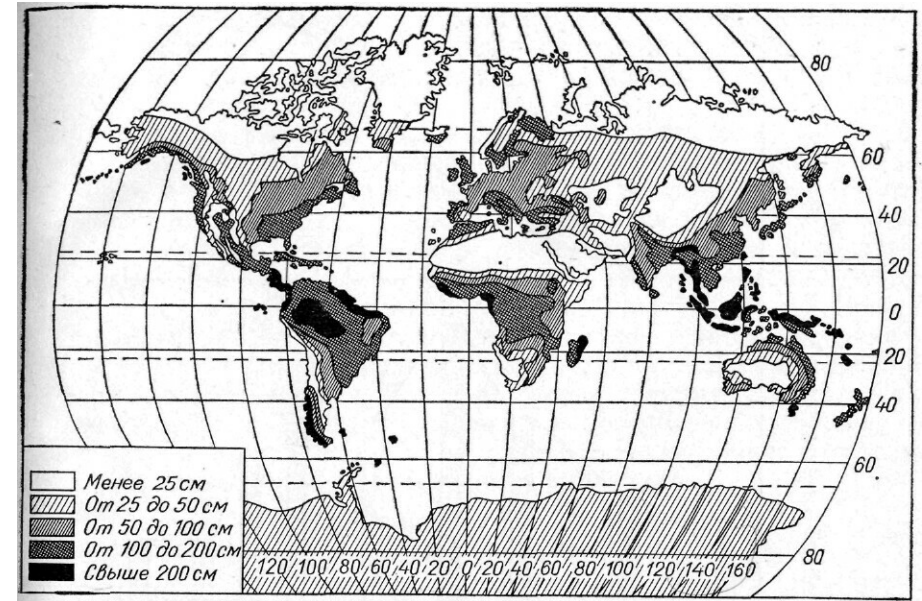


Рис. 2.5. Географическое распределение среднегодового количества осадков. (Из MacArthur, Connell, 1966, по Коерпе.)

рис. 2.4 и 2.5). Пустыни встречаются главным образом в западных частях континентов, где холодные прибрежные воды взаимодействуют с покрывающим их холодным и вследствие этого сухим воздухом; западные ветры, дующие над океанами, не содержат достаточно влаги, которую они могли бы передать опускающемуся сухому воздуху, и поэтому здесь выпадает ничтожно малое количество осадков. Глобальное распределение годовых осадков, показанное на рис. 2.5, в общем подтверждает основную гипотетическую схему, однако в нем наблюдаются многочисленные отклонения и исключения.

ЛОКАЛЬНЫЕ НАРУШЕНИЯ

Главные тенденции в распределении климата изменяются в зависимости от конкретных местных условий, а именно от размеров и взаиморасположения водоемов и массивов суши, а также от топографии последних (особенно в случае горной местности). Подъем в горы во многом можно сравнить с движением по направлению к более высоким широтам: в горах холоднее и ветреннее, чем в прилегающих долинах, а свойственные высокогорным районам сообщества растений и животных в более высоких широтах обычно обитают на значительно меньших высотах (300 м

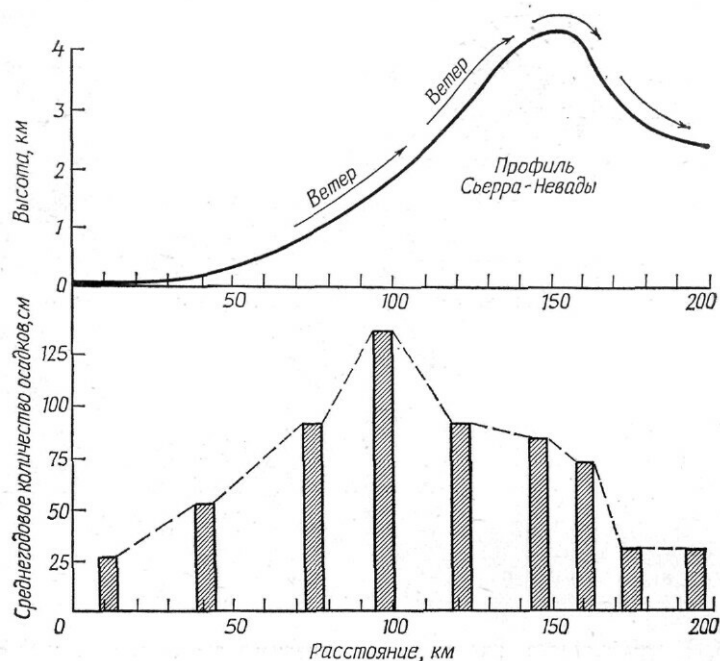


Рис. 2.6. Схема, иллюстрирующая эффект «дождевой тени», создаваемой хребтом Сьерра-Невада в центральной Калифорнии.

подъема вверх примерно соответствует передвижению на 160 км в направлении более высоких широт). Помимо указанного температурного эффекта горы заметно влияют на распределение выпадающих осадков и воды на земной поверхности. Вода быстро стекает со склона, но на более пологом месте она значительно дольше задерживается на поверхности и впитывается в почву. Именно поэтому при одинаковом количестве осадки, выпадающие на горные склоны, в общем менее эффективны, чем осадки, выпадающие на относительно ровную поверхность долины. Наличие гор непосредственно влияет также и на само распределение осадков. Рассмотрим для примера горную цепь, вытянутую с севера на юг и находящуюся в зоне западных ветров (подобно Сьерра-Неваде в западной части США). Воздух, достигнув гор, вынужден подниматься вверх; поднимаясь, он адиабатически охлаждается и насыщается водой, которая частично выпадает в виде осадков на наветренной стороне горной цепи. Миновав хребет, этот же самый воздух, но теперь уже холодный и сухой, опускается и, адиабатически нагреваясь, вбирает в себя большую часть доступной влаги на подветренной стороне гор. Возникающий эффект, называемый дождевой тенью (рис. 2.6), заключается в том, что наветренные склоны оказываются весьма влажными, а подвет-

ренные — значительно более сухими. Осушающее воздействие этих теплых сухих воздушных масс проявляется на многие мили за хребтом, обуславливая наличие пустыни Мохаве в южной Калифорнии и Неваде.

Вода имеет высокую удельную теплоемкость, т. е. для того, чтобы изменить ее температуру, требуется большое количество тепловой энергии. Вместе с тем некоторая масса воды может отдать довольно большое количество тепла, не остывая при этом сильно. Благодаря своей способности сохранять тепло крупные водоемы, особенно океаны, эффективно сокращают амплитуду колебаний температуры на прилегающих участках суши. Именно поэтому «морской» климат побережий отличается от «континентального» климата внутренних частей суши своей мягкостью и большей стабильностью. Большие озера, например такие, как Великие озера в Северной Америке, также уменьшают колебания температуры на прилегающих территориях и тем самым способствуют поддержанию ее на более постоянном уровне.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ВО ВРЕМЕНИ И В ПРОСТРАНСТВЕ

Смена времен года — это следствие эллиптической формы орбиты, по которой Земля совершает свой годовой путь вокруг Солнца, а также наклона оси планеты относительно плоскости своей орбиты (рис. 2.7). По чисто историческим причинам эти астрономические события были описаны с точки зрения наблюдателя северного полушария, хотя благодаря симметрии те же самые события, но со сдвигом по фазе в шесть месяцев происходят и в южном полушарии. Дважды в год в дни весеннего (21 марта) и осеннего (23 сентября) равноденствий солнечные лучи падают на поверхность Земли в районе экватора перпендикулярно (т. е. солнце находится в зените непосредственно над головой наблюдателя и тень на экваторе падает точно в направлении восток — запад). Во время летнего (22 июня) и зимнего (22 декабря) солнцестояний ось Земли имеет максимальный наклон по отношению к солнечным лучам. В северном полушарии ось наклонена на $23,5^\circ$ в сторону солнца во время летнего солнцестояния и на $23,5^\circ$ от солнца во время зимнего солнцестояния (см. рис. 2.7). Во время летнего солнцестояния солнечные лучи падают перпендикулярно (солнце находится в зените) в районе тропика Рака ($23,5^\circ$ с. ш.), а во время зимнего солнцестояния — в районе тропика Козерога ($23,5^\circ$ ю. ш.). Летнее солнцестояние на Северном полюсе приходится на середину шестимесячного периода, в течение которого Солнце не заходит за линию горизонта (полярное лето). Избыток светлого времени суток летом в точности компенсируется его зимним дефицитом, так что общий годовой период светлого времени на любой широте точно равен шести месяцам. На экваторе продолжительность дня неизменно составляет 12 ч, тогда как полюсы

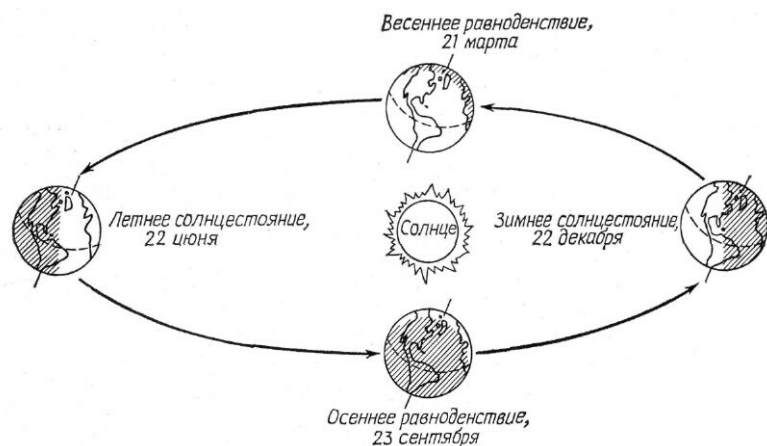


Рис. 2.7. Схематическое изображение движения Земли вокруг Солнца по эллиптической орбите, следствием чего является смена времен года. (Из MacArthur, Cornell, 1-966.)

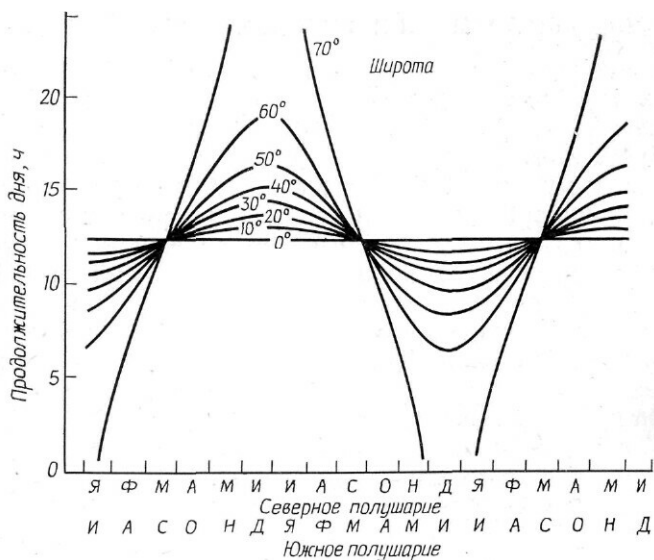
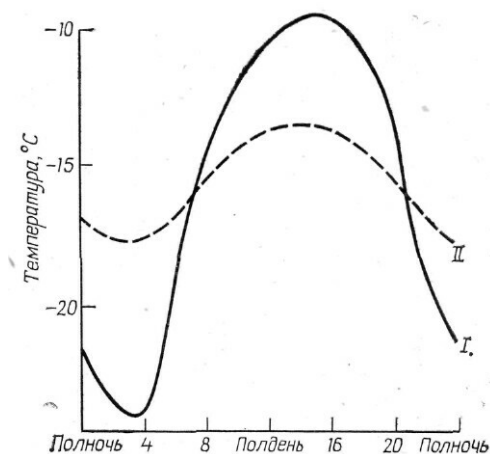


Рис. 2.8. Сезонные изменения фотопериода на различных широтах. (Из Sadleir, 1969.)

получают свою долю солнечного света сразу в течение шестимесячного периода, после чего следует шесть месяцев сумерек и полной темноты. Продолжительность светового дня — один из наиболее чувствительных показателей смены времен года, и многие растения и животные умеренной зоны полагаются на фотопериод как на сигнал окружающей среды (рис. 2, 8).

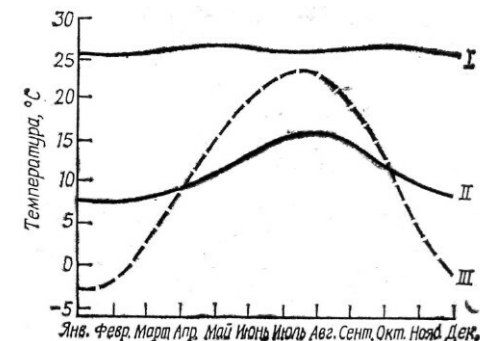
Рис. 2.9. Суточные колебания температуры в облачный и ясный дни. Видно, что облачность уменьшает как амплитуду суточного колебания температуры, так и ее крайние значения. (Из Haurwitz, Austin, 1944.) I — ясный день; II — облачный день.



Конечно, основные ветры и океанические течения не остаются неизменными, как можно предположить, исходя из схем, приведенных на рис. 2.2 и 2.3; на самом деле они варьируют по сезонам в зависимости от движения Земли вокруг Солнца. Широкий пояс, получающий наибольшее количество солнечного излучения («солнечный экватор»), постепенно смещается к северу или югу в пределах от $23,5^\circ$ ю. ш. до $23,5^\circ$ с. ш. Кроме того, широтные пояса восточных и западных ветров также сдвигаются к северу или югу в зависимости от времени года, вызывая тем самым сезонные изменения погоды в более высоких широтах. Вследствие шарообразной формы Земли сезонные колебания инсоляции очень заметно возрастают с увеличением широты.

Хотя температура той или иной местности зависит от господствующих ветров, особенностей топографии, высоты над уровнем моря, близости водоемов, облачного покрова (рис. 2.9) и других факторов, в каждой конкретной области годовой ход средних суточных температур тем не менее хорошо отражает движение Земли вокруг Солнца. Так, средняя суточная температура на

Рис. 2.10. Колебания средних годовых температур в экваториальной местности (Батавия, /) и двух умеренных областях: прибрежной (Спилли, //) и материковой (Чикаго, ///). (Из Haurwitz, Austin, 1944.)



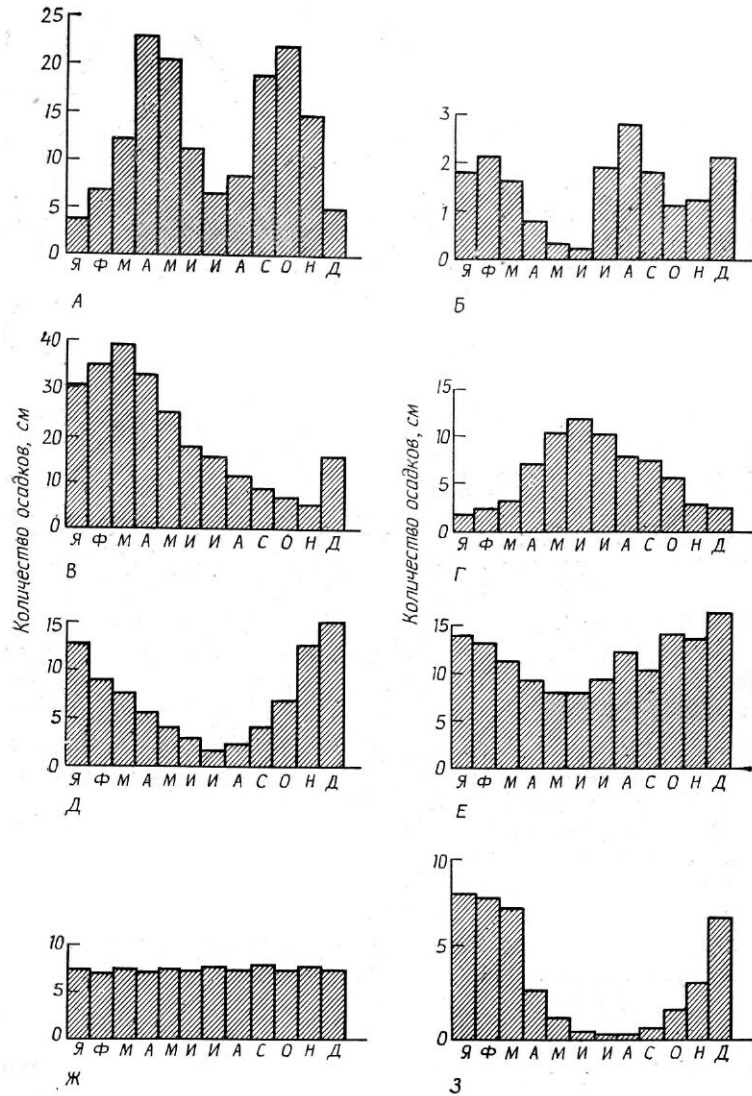


Рис. 2.11. Распределение среднего годового количества осадков в восьми выбранных местностях (см. текст). А. Бимодальное во влажной тропической зоне (Яунде, Камерун). Б. Бимодальное в пустыне Сонора (Феникс, Аризона). В. Унимодальное в экваториальной зоне (Белен, Бразилия). Г. Типичное континентальное с летними дождями (Омаха, Небраска). Д. С зимними осадками в прибрежном районе (Сиэтл, Вашингтон). Е. Типичное морское с дождями, более обильными зимой, чем летом (Валенсия, Венесуэла). Ж. Равномерное в восточной части Северной Америки. З. Распределение, характерное для местностей с летней засухой, поддерживающее растительность «чаппаралля» (Лос-Анджелес, Калифорния). (Из Haurwitz, Austin, 1944.)

экваторе меняется в зависимости от сезона очень слабо, тогда как в более высоких широтах она колеблется в значительно большей степени (рис. 2.10). Годовой диапазон изменений температуры в умеренных широтах также сильно превышает диапазон ее колебаний в тропиках (табл. 2.1).

Движение Земли по орбите отражается на распределении осадков в течение года (рис. 2.11), хотя оно, возможно, и в большей степени подвержено действию локальных условий, чем глобальное распределение температуры. В очень низких широтах,

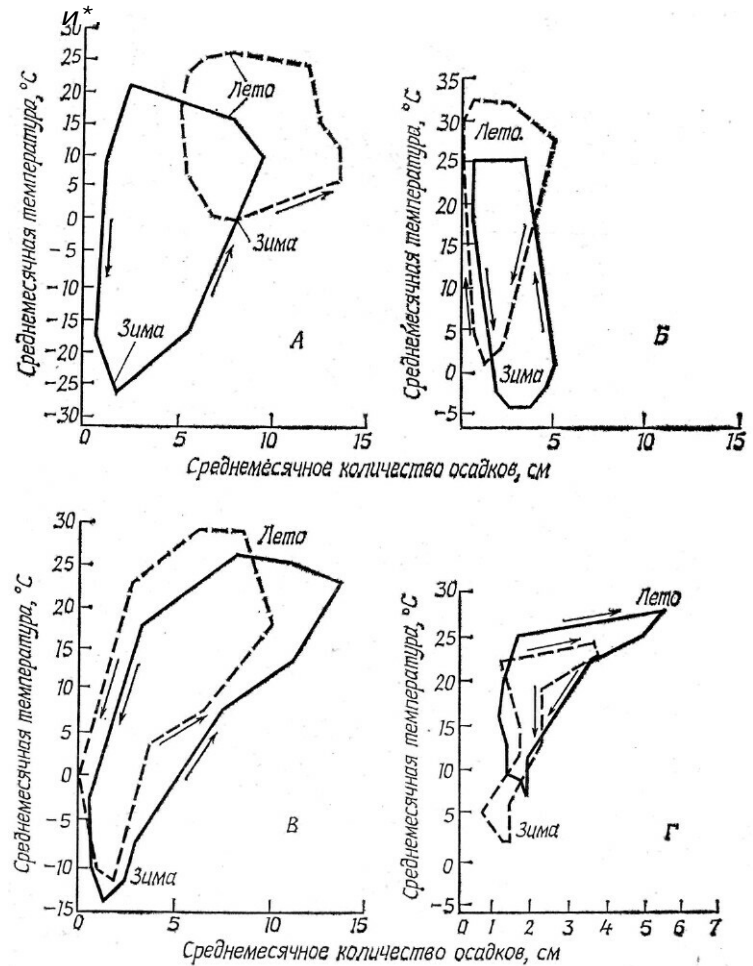


Рис. 2.12. Климодиаграммы для восьми различных местностей с растительностью различных типов. (Из Smith, 1940.) Сплошной линией обозначено: А — бореальный лес; Б — заросли полыни; В — высокотравье; Г — Эль-Пасо, Техас. Прерывистой линией обозначено: А — листопадный лес; Б — южная кустарниковая пустыня; В — низкотравье; Г — Альбукерке, Нью-Мексико.

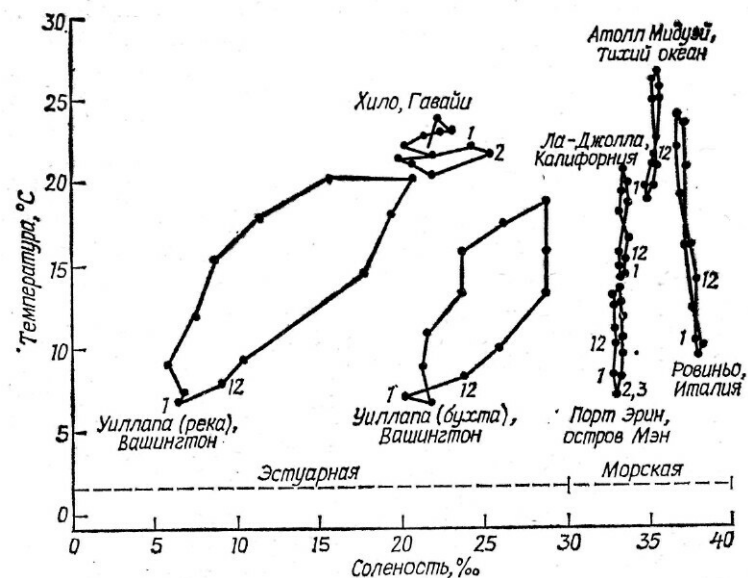


Рис. 2.13. Гидроклимограммы температура—соленость для некоторых морских и эстуарных вод. Обратите внимание, что сезонные изменения солености в солоноватых водах очень велики, а в истинно морских водах — очень незначительны. (Из Odurn, 1971 по Hedgpeth.)

например от 10° ю. ш. до 10° с. ш., в течение года часто наблюдаются два максимума выпадения осадков (рис. 2.11, А), которые приходятся на каждое солнцестояние и вызваны подъемом теплого воздуха во время прохождения солнечного экватора через данную область. Прохождение Солнца дважды в год через экваториальные зоны приводит к образованию бимодального годового распределения осадков. Бимодальность в распределении осадков наблюдается также и в районах более высоких широт, например в пустыне Сонора в Аризоне (рис. 2.11,5), но там такое распределение обусловлено другими причинами. Не все экваториальные районы характеризуются подобным типом распределения осадков, в некоторых из них наблюдается только один период дождей в течение года (рис. 2.11, В).

Летом воздушные массы над центральными частями континентов в высоких широтах нагреваются обычно быстрее, чем над периферийными участками, которые отчасти охлаждаются близкими океанами. Когда горячий воздух над внутренними частями континентов поднимается вверх, образуется зона «низкого» давления, в которую устремляется более прохладный, но еще достаточно теплый и более влажный воздух с океанов и прибрежных районов. Этот влажный воздух, согреваясь над сушей, поднимается и, адиа-

батически охлаждаясь, высвобождает над континентами большую часть содержащейся в нем воды. Именно поэтому континентальный климат в противоположность прибрежному часто характеризуется летними грозами (рис. 2.11, Г). Зимой, когда внутренние области континентов охлаждаются в большей степени, чем омываемые теплыми водами прибрежные области, в них развиваются зоны «высокого» давления и возникают ветры, несущие холодный сухой воздух из центра к побережьям.

Погодный «фронт» образуется при столкновении холодных (чаще всего полярных) воздушных масс с теплыми. Теплый и более легкий воздух вытесняется тяжелым холодным воздухом вверх. По мере того как этот теплый воздух поднимается, он адиабатически охлаждается, и если в нем содержится достаточно водяных паров, то образуются облака и в конечном счете выпадают осадки. Такие фронты типичны для границ между областями полярных восточных ветров и областями западных ветров средних широт; в зависимости от сезона эти границы сдвигаются либо в северном, либо в южном направлении.

На, сезонную периодичность прибрежных дождей другим, почти прямо противоположным образом влияет разная степень нагрева

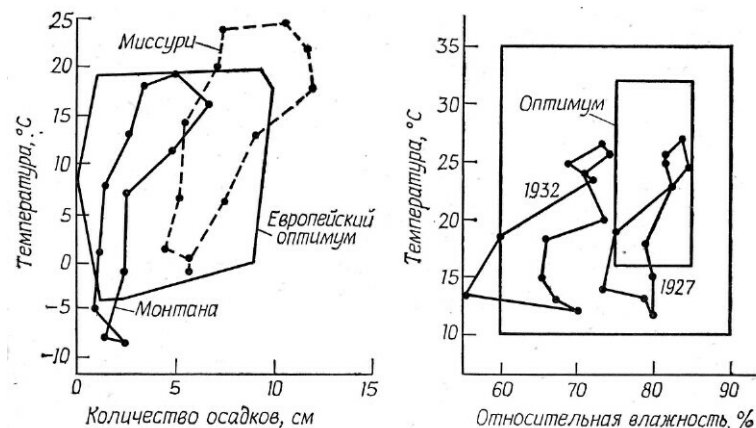


Рис. 2.14. Две климограммы температура—влажность. (Из Odum, 1959.) Слева. Климogramмы для штата Монтана, где была успешно акклиматизирована серая куропатка, и для штата Миссури, где интродукция этого вида не увенчалась успехом в сравнении с климограммой для мест обитания серой куропатки в Европе. Очевидно, что летом в Миссури слишком жарко и (или) слишком влажно для этих птиц. Справа. Температура и относительная влажность на территории нынешнего Израиля в 1927 и 1932 гг. в сравнении с оптимальными (внутренний прямоугольник) и благоприятными (внешний прямоугольник) условиями для средиземноморской плодовой мушки. Обратите внимание, что изображенные прямоугольники не подразумевают взаимодействия температуры и влажности; на самом деле в соответствии с принципом подразделения (см. также гл. 4) их углы должны быть закруглены. Ущерб, нанесенный урожаю фруктов этими мушками, был значительно больше в 1927 г.

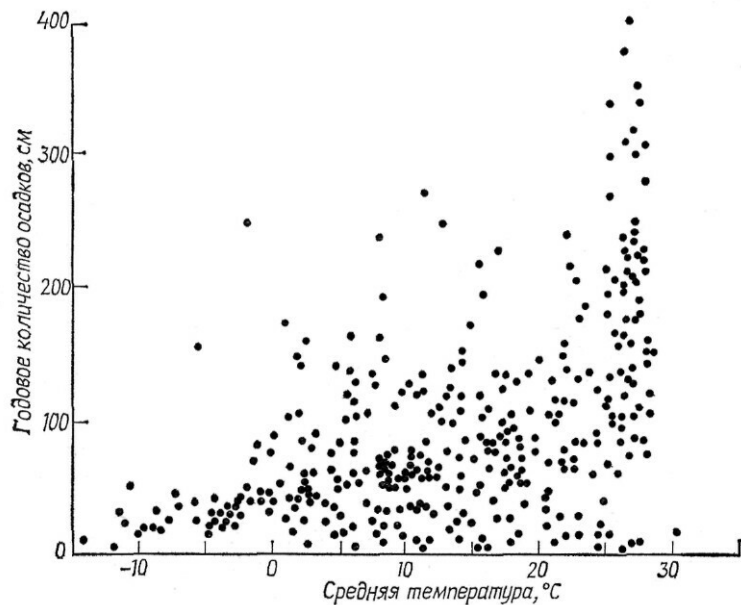


Рис. 2.15. Средняя годовая температура и количество осадков для большой выборки местностей, распределенных более или менее равномерно по поверхности суши. (Из Ricklefs, 1973 по Clayton, 1944.)

суши и воды. В высоких широтах (например, между 40 и 60°) массивы суши зимой остывают и становятся более холодными, чем прибрежный океан; в результате этого ветры, дующие вдоль западных берегов и содержащие много влаги, соприкасаясь с холодной массой суши, высвобождают большую часть содержащейся в них влаги в виде холодного зимнего дождя или снега, выпадающего на побережье (рис. 2.11, Д). Для морского климата вообще характерны осадки в течение круглого года, но зимой они, как правило, несколько обильнее (рис. 2.11, Е). Поскольку между широтами 30 и 60° преобладают западные ветры, для восточных побережий на этих широтах характерен континентальный климат, а для западных — морской. В восточной части Северной Америки осадки распределяются весьма равномерно в течение всего года (рис. 2.11, Ж). Для районов с продолжительным сухим летом и дождливой зимой обычно характерны ассоциации вечнозеленых кустарников (чапарраля) (см. также гл. 3).

Удобный метод представления сезонных климатических изменений — климограммы, которые представляют собой графики зависимости среднемесячных температур от соответствующего среднемесячного количества осадков (рис. 2.12). Хотя такие графики и не отражают колебаний климата от года к году, по ним с первого же взгляда можно судить об изменениях как температуры, так

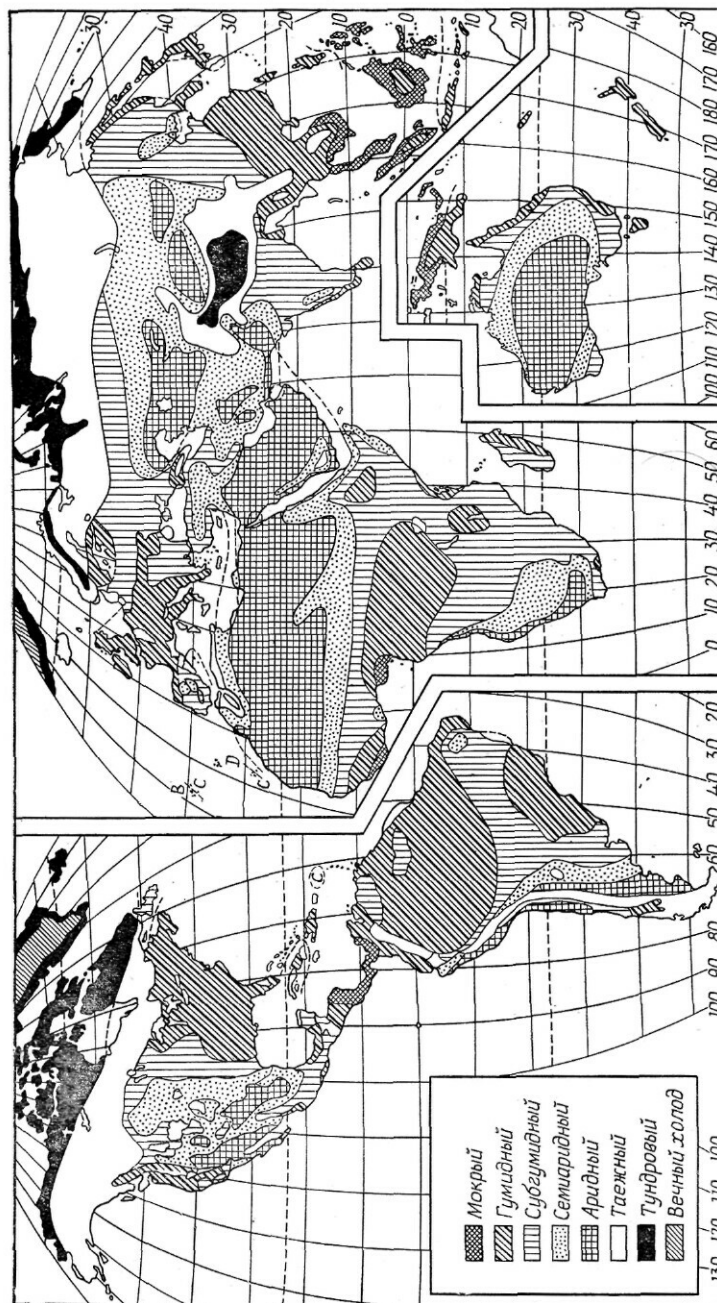


Рис. 2.16. Географическое распределение основных типов климата в соответствии с классификацией Торнтейга. (Из Blumenstock, Thornthwaite, 1941.)

к количества осадков для некоего среднего года, а также о том сезоне (или сезонах), в течение которого обычно выпадают осадки. (На рис. 2.12 смена времен года показана стрелками, так как при отсутствии обозначений, указывающих соответствие отдельных точек конкретным месяцам, бывает трудно отличить весну от осени вследствие того, что оба этих сезона характеризуются умеренными температурами.) Точно такие же графики могут быть построены для любых двух дружных физических переменных, например для температуры и влажности или, в случае водных экосистем, для температуры и солености (рис. 2.13). Этим же способом можно представить многие другие переменные, имеющие важное значение для биологических объектов, например pH и содержание растворенного фосфора или азота. Рассмотрение климограмм и аналогичных им графических построений, совместно с информацией о пределах толерантности тех или иных организмов, оказывается весьма полезным для предсказания реакции последних на изменения окружающей их физической среды (рис. 2.14).

Очень холодный климат обычно бывает сухим, тогда как в более теплых районах среднегодовое количество осадков может широко варьировать (рис. 2.15). Хотя число различных типов климата практически бесконечно, отдельные исследователи пытались классифицировать их. Согласно одной из схем Кёппена, существует пять основных типов климата (наряду с большим количеством второстепенных): 1) тропический дождливый, 2) сухой, 3) теплый умеренный дождливый, 4) холодный снежный лесной и 5) полярный. Другая классификация представлена на рис. 2.16.

ГЕОЛОГИЧЕСКОЕ ПРОШЛОЕ

Изменения климата, происходившие в течение геологического времени и изучаемые палеоклиматологией, представляют значительный экологический интерес, так как организмы должны были эволюционировать в соответствии с этими изменениями. По-настоящему полное экологическое исследование обычно включает рассмотрение геологической истории изучаемой территории. За время своего геологического прошлого Земля несчетное число раз меняла свой лик. Ее полюсы перемещались и блуждали, процессы орогенеза (горообразования), приводящие к тектоническим смещениям земной коры, то усиливались, то ослаблялись в разных местах и в разное время, континенты «дрейфовали», перемещаясь по мантии, а сама планета то нагревалась, то охлаждалась, причем в последнем случае начинались периоды обширного оледенения. Во время оледенений уровни океанов падали, поскольку вода концентрировалась на суше в виде снега и льда (подобные изменения уровня моря, контролируемые изменениями ледников, называются «эустатическими»).

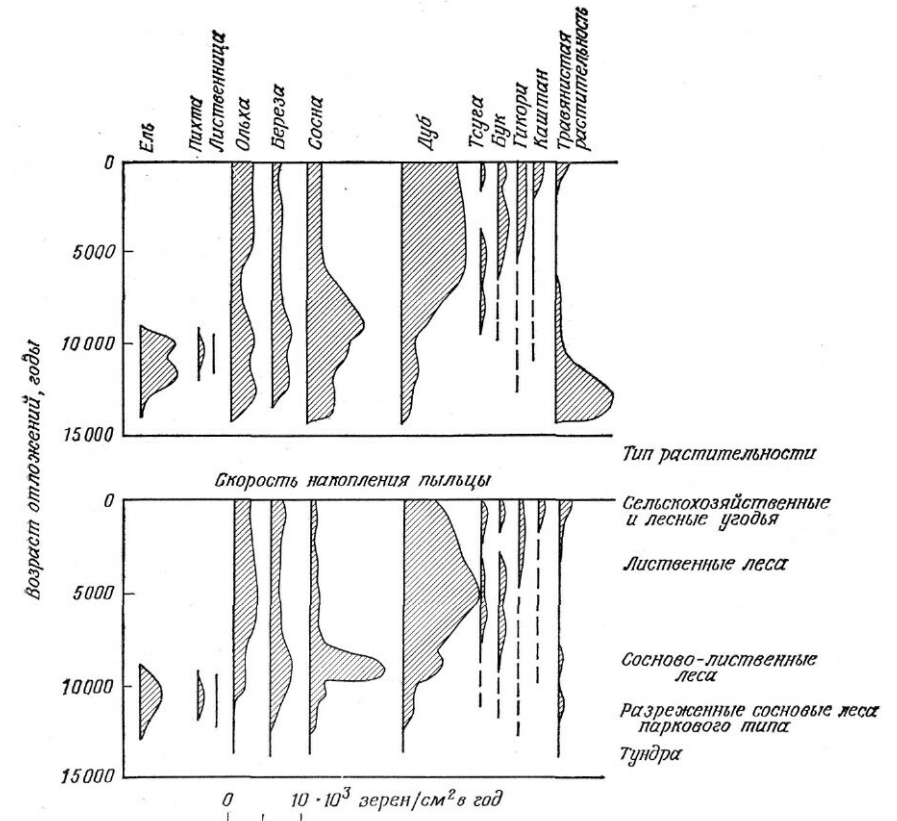


Рис. 2.17. Распределение пыльцы ископаемых растений в пробах озерных отложений последнего ледникового периода на северо-востоке США. А. Число пыльцевых зерен каждой группы видов выражено в процентах от общего числа зерен в пробе. Б. Оценки скорости отложения пыльцы для каждой группы растений. Справа указаны типы растительности, преобладавшие в данной области в то или иное время. (Из Odum, 1971 по Davis.)

Проследить за историческим прошлым Земли бывает порой чрезвычайно трудно, однако, используя специально разработанные, иногда весьма хитроумные методы, можно сделать некоторые выводы относительно происшедших на ней перемен. Наверное, наиболее простой и непосредственный способ заглянуть в прошлое — это изучить ископаемые остатки. Озерные отложения представляют собой идеальный источник послойно захороненных ископаемых, который часто использовался для того, чтобы проследить историю какого-либо района. Пыльцу, сохранившуюся в озерных отложениях, можно довольно легко определить, а поскольку растения, ее образовавшие, были приспособлены к какому-либо конкретному типу климата, пыльца может служить индикатором климата,

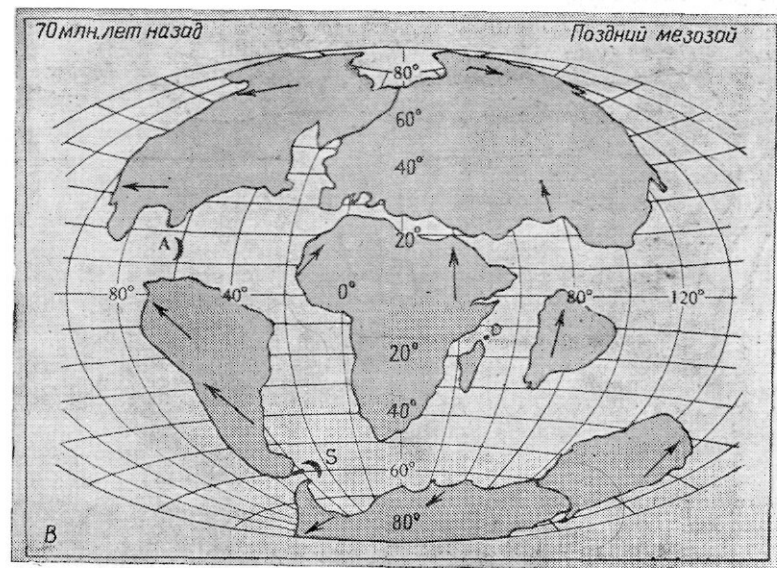
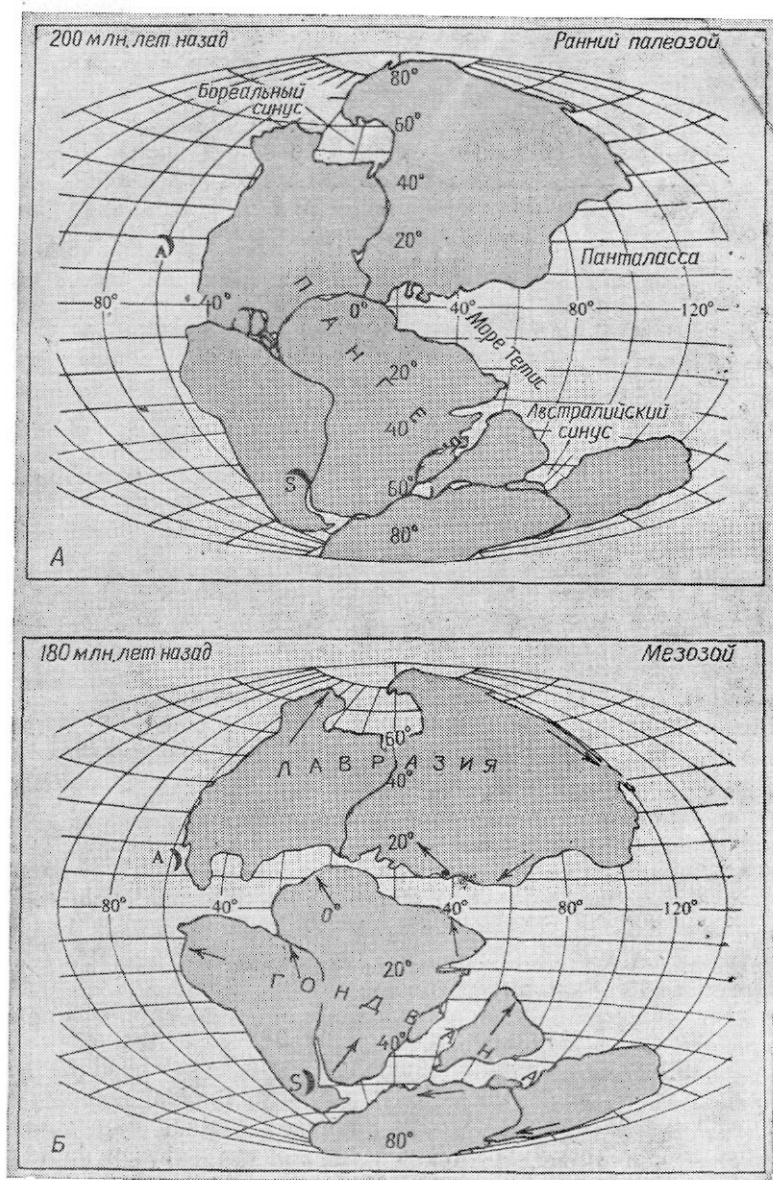


Рис. 2.18. Схема примерного расположения основных материков в различные периоды геологической истории и их возможного передвижения. (Из Dietz, Holden, 1970. The Breakup of Pangaea. Copyright 1970 by Scientific American Inc., All rights reserved.)

ных таксономических групп, так и в скорости ее переноса и захоронения. Кроме того, многие осадки могут содержать смесь пыльцы из нескольких различных сообществ.

Метод, известный под названием углеродного датирования, позволяет оценить возраст ископаемых остатков растений, в том числе пыльцы и древесного угля. Солнечное излучение превращает часть атмосферного азота в радиоактивный изотоп углерода ^{14}C . Изотоп ^{14}C окисляется до двуоксида углерода и потребляется растениями в той пропорции, в которой он содержится в воздухе, окружающем растение. Все радиоактивные изотопы испускают нейтроны и электроны, превращаясь в конечном счете в нерадиоактивные изотопы. Период, в течение которого половина исходного количества изотопа ^{14}C переходит в нерадиоактивный ^{12}C , называется периодом полужизни ^{14}C и составляет 5600 лет. Когда растение отмирает, оно содержит определенное максимальное количество ^{14}C . Сравнение относительного содержания ^{14}C и ^{12}C в современных и в ископаемых растениях позволяет оценить возраст последних. Так, например, возраст растительных остатков, содержащих половину того количества ^{14}C , которое содержится в современных растениях, насчитывает около 5600 лет, а возраст остатков, содержащих одну четвертую часть современной концентрации

который господствовал здесь в прошлом, или, с равным успехом, индикатором типа и видового состава леса, росшего в окрестностях озера в то или иное время (рис. 2.17). Конечно, такой палинологический анализ связан с рядом трудностей, вызванных как различиями в скорости образования пыльцы представителями отдель-

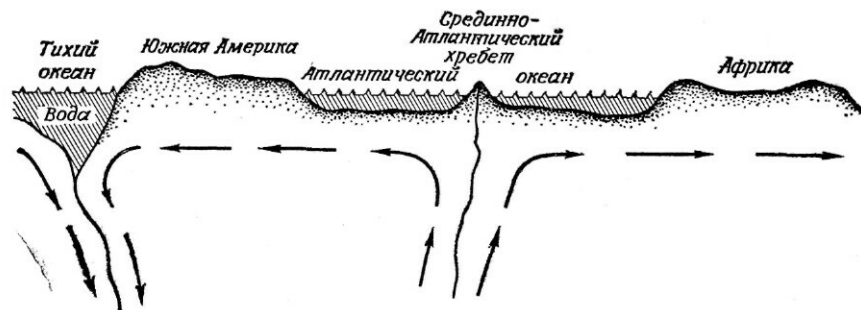


Рис. 2.19. Схематический разрез, показывающий возможные движения земной коры и мантии, приводящие к расширению дна океана и дрейфу континентов. Подъем глубинных слоев мантии в центре Атлантики сопровождается передвижением коры на поверхности в стороны от хребта, находящегося посередине океана. Континенты, которые как бы плавают на поверхности этого передвигающегося более плотного вещества, раздвигаются в стороны. В океаническом желобе, показанном в левой части рисунка, это вещество снова погружается в мантию, образуя замкнутую систему циркуляции.

^{14}C , — около 11 200 лет и т. д. Метод углеродного датирования был проверен на предметах древнеегипетской цивилизации, изготовленных из растительного материала, возраст которых был точно известен. Результаты такой проверки подтвердили надежность метода и доказали, что скорость образования ^{14}C и соотношения ^{14}C и ^{12}C за последние 5000 лет существенно не изменились. Указанный способ позволяет очень точно установить возраст недавно fossilized растительного материала. Разработаны также и другие методы датирования древних образований.

Сходный способ основывается на том, что включение в карбонаты двух изотопов кислорода ^{16}O и ^{18}O зависит от температуры. Таким образом, соотношение этих двух изотопов в ископаемых раковинах отражает ту температуру древнего океана, при которой жил исследуемый моллюск.

В настоящее время существует большое количество данных, свидетельствующих о том, что в отдаленные геологические эпохи континенты действительно передвигались, или «дрейфовали», удаляясь друг от друга (рис. 2.18; см. также с. 331—332). Определенные типы горных пород, особенно базальты, сохраняют магнитную «память» о той широте, на которой происходило их застывание. Подобные палеомагнитные данные явно указывают на то, что континенты двигались относительно друг друга. Образованы континенты из «легких» кремнистых, главным образом гранитных, «плит» толщиной около 30 км, которые в свою очередь плавают на более плотном базальтовом субстрате, представляющем собой мантию. Дно океанов образовано сравнительно тонким видоизмененным верхним слоем мантии. Относительно недавно на карту был нанесен подводный горный хребет, находящийся посередине

Атлантического океана, который, как сейчас полагают, представляет собой место, где происходит подъем вещества мантии. Согласно предлагаемому объяснению, по мере развития процессов подъема дно океанов расширяется и континенты раздвигаются в стороны (рис. 2.19). Таким образом, в соответствии с современной теорией считается, что размеры всех океанов увеличиваются (за исключением Тихого, который сокращается), а возраст океанического дна увеличивается от его центральной части по направлению к окружающим континентам. Другие данные, например возраст островов и мощность осадочного слоя, хорошо согласуются с вышеупомянутой теорией. Представьте себе, как мог влиять на растения и животных климат, изменяющийся по мере того, как континенты дрейфовали через различные широты! Австралия, например, после того как придрейфовала в «конские» широты, стала сухим континентом, но если она будет продолжать двигаться к экватору, ее климат постепенно станет более влажным и более жарким.

Причины многих перемен на нашей планете в прошлом, например таких, как перемещение полюсов или чередование потепления и похолодания, малоизвестны и, возможно, связаны с процессами на Солнце. Сведение воедино всех этих разнообразных и зачастую противоречащих друг другу данных, свидетельствующих о прошлом Земли, — одна из наиболее трудных и привлекательных задач, которая занимает умы многих ученых.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Основные факторы, определяющие климат; локальные нарушения; изменчивость во времени и пространстве

Blair, Fite, 1965; Blumenstock, Thornthwaite, 1941; Byers, 1954; Chorley, Kennedy, 1971; Collier et al., 1973; Finch, Trewartha, 1949; Flohn, 1969; Gates, 1962; Haurwitz, Austin, 1944; Lowry, 1969; MacArthur, 1972; MacArthur, Connell, 1966; Taylor, 1920; Thornthwaite, 1948; Trewartha, 1943; U. S. Department of Agriculture, 1941.

Геологическое прошлое

Birch, Ehrlich, 1967; Dansereau, 1957; Darlington, 1957, 1965; Dietz, Holden, 1970; Hesse, Allee, Schmidt, 1951; Jelgersma, 1966; Martin, Mehringer, 1965; Sawyer, 1966; Udvardy, 1969; Wilson, 1971, 1973; Wiseman, 1966; Wright, Frey, 1965.

3

Климат — главный фактор, определяющий характер растительности. Растения в свою очередь также в некоторой степени воздействуют на климат. Как климат, так и растительность оказывают решающее влияние на процессы почвообразования и на состав животного мира, населяющего данную местность. В этой главе мы рассмотрим некоторые формы взаимодействия климата и растительности, причем наземным экосистемам будет уделено больше внимания, чем водным, хотя о некоторых аналогичных явлениях, наблюдаемых в водных экосистемах, также будет упомянуто. Темы, представленные в данной главе весьма сжато, в других публикациях рассматриваются более подробно (см. литературу в конце главы).

ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ РАСТЕНИЙ И БИОМЫ

У наземных растений, приспособленных к конкретному климатическому режиму, часто наблюдается сходная морфология или характер роста. Так, для тропического дождевого леса типичны ползучие лианы, эпифиты и виды с широкой листовой пластинкой. Вечнозеленые хвойные доминируют в очень холодных районах высоких широт и (или) высокогорий, а мелкие морозоустойчивые тундровые виды занимают еще более высокие широты и большие высоты. Районы средних широт с умеренным количеством осадков обычно покрыты лесами из широколиственных листопадных пород, тогда как жестколистные (склерофитные) вечнозеленые кустарники, или, как их иногда называют, чапарраль, встречаются в районах с зимними дождями и ощутимым дефицитом влаги в течение всей весны, лета и осени. Растительность типа чапаррала можно найти везде, где только господствует подобный климат: в южной Калифорнии, Чили, Испании, Италии, юго-западной Австралии, а также на северной и южной оконечностях Африки (см. рис. 3.1), хотя видовой состав чапаррала в каждом данном районе обычно различен. В областях с устойчивым и хорошо предсказуемым климатом, как правило, встречается меньше различных жизненных форм растений, чем в районах с менее устойчивым климатом (рис. 3.2). В целом климат и растительность хорошо соответствуют друг другу (ср. рис. 2.5 и 2.16 с рис. 3.1), недаром клима-

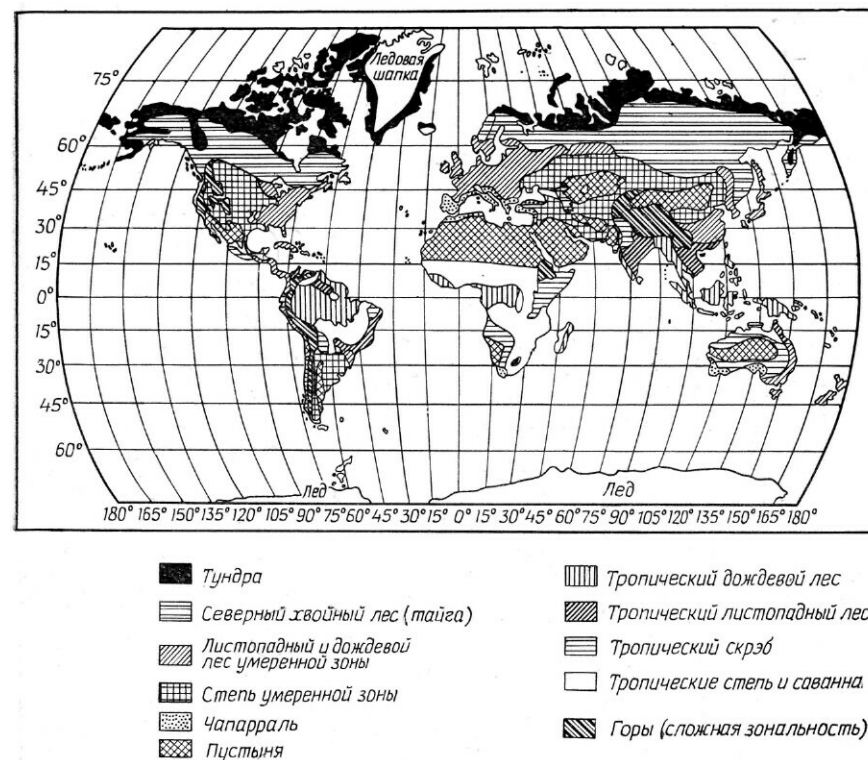


Рис. 3.1. Географическое распространение основных типов растительности. (Из MacArthur, Connell, 1966 по Odum.)

тологи используют иногда характер растительности в качестве наилучшего показателя климата. Так, дождевые леса встречаются в дождливых районах тропиков и субтропиков; листопадные леса произрастают в условиях умеренного и более сухого климата; растительность саванн и прерий преобладает в полусухих областях, а растительность пустынь характеризует еще более сухой климат. Конечно, топография и почвы также играют свою роль в определении типов растительности, или, как их иногда называют, «растительных формаций». Подобного рода крупные сообщества характерных растений и животных известны под названием биомов. Классификация природных сообществ обсуждается далее в этой главе.

МИКРОКЛИМАТ

Даже при полном отсутствии растительности основные климатические воздействия или особенности макроклимата по-разному проявляются в конкретных местах, что и приводит к необходимо-

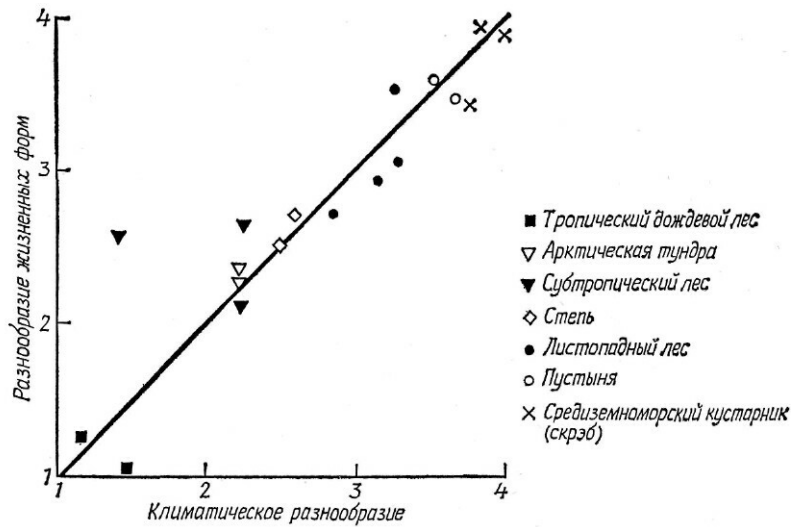


Рис. 3.2. Зависимость разнообразия жизненных форм растений от непредсказуемости осадков или «климатического разнообразия». (Из May, 1975 по T. Givnish.)

сти различать так называемый микроклимат. Например, поверхность почвы претерпевает наибольшие суточные колебания температуры, а размах этих колебаний сокращается с увеличением расстояния от поверхности как при углублении вниз под землю, так и при поднятии вверх в воздух (рис. 3.3). В дневные часы поверхность земли получает наибольшее количество солнечной энергии и быстро нагревается, а в ночное время она охлаждается в большей степени, чем подстилающие ее более глубокие слои грунта или расположенный над ней слой воздуха. Откладывая значения температуры в зависимости от высоты над поверхностью почвы и от глубины под ее поверхностью, мы можем получить так называемые температурные профили. При исследовании водных экосистем часто используют аналогичные графики, называемые батитермограммами; в данном случае значения температуры откладываются в зависимости от глубины (см. рис. 3.23).

Суточные изменения температуры находятся под влиянием топографии местности даже при отсутствии растительности. На склон, обращенный к солнцу, солнечные лучи падают почти перпендикулярно, на склоны же, ориентированные в других направлениях, лучи падают под большим наклоном. Таким образом, южные склоны в северном полушарии получают больше солнечной энергии, чем северные, и соответственно нагреваются быстрее и до более высоких температур (рис. 3.4). Кроме того, южные склоны

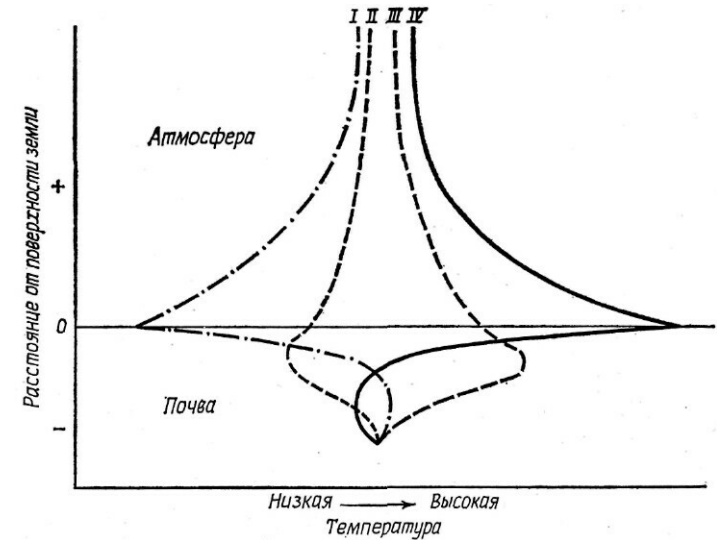


Рис. 33. Идеализированный температурный профиль, показывающий температуру на различном расстоянии от поверхности земли для четырех моментов в течение суток. (Из Gates, 1962.) I — полночь; II — после восхода солнца; III — перед заходом солнца; IV — полдень.

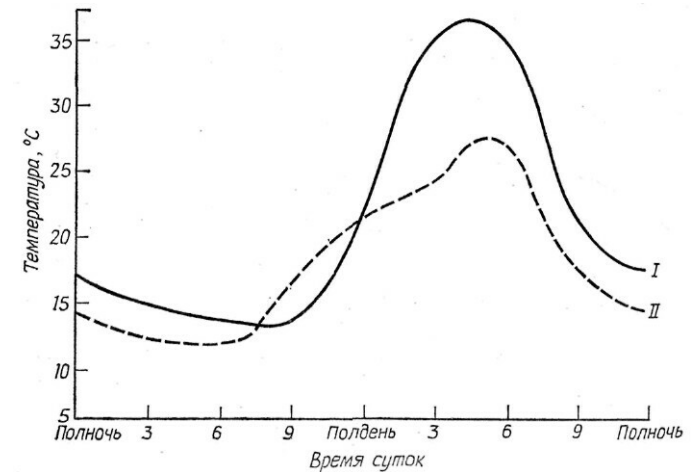


Рис. 3.4. Суточные колебания температуры на южных (I) и северных (II) склонах в конце лета в северном полушарии. (Из Smith, 1966 по van Eck.)

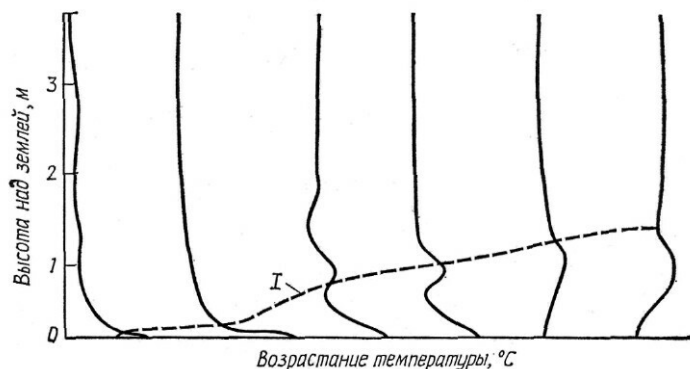


Рис. 3.5. Температурные профили, полученные в полдень на кукурузном поле, находящемся на разных стадиях вегетации. Хорошо заметно влияние, оказываемое растительностью на микроклиматические условия. (Из Smith, 1966.) / — высота растений.

обычно суше, чем северные, так как они получают больше солнечной энергии и, следовательно, с них испаряется больше воды.

Располагаясь параллельно или перпендикулярно солнечным лучам, организмы (или отдельные их части, например листья) могут уменьшать или увеличивать то общее количество солнечной энергии, которое на них в действительности попадает. В полдень листья ярко освещенных крон деревьев часто опускаются, тогда как листья затененного подлеска обычно подставляют солнечным лучам всю свою поверхность. Сходным образом многие пустынные ящерицы утром, когда температура низкая, располагаются на поверхности земли так, чтобы солнечные лучи падали на них перпендикулярно, а в середине дня, когда температура сильно повышается, они забираются на кусты в зону более прохладных температур и, кроме того, располагаясь головой к солнцу, ориентируют свое тело параллельно солнечным лучам (см. также с. 98—102).

Основная роль растительного покрова — смягчение большей части суточных климатических колебаний, например температуры, влажности и ветра. (Однако фотосинтез и дыхание растений влияют также на суточные изменения концентрации кислорода и двуокиси углерода.) Как видно из температурных профилей, характеризующих вертикальное распределение температуры в полдень на поле зерновых (рис. 3.5), около земли температура понижена главным образом вследствие затенения. На созревшем поле наиболее теплый воздух находится на высоте около метра над землей. Сходное влияние растительности на микроклимат наблюдается и в естественных сообществах. Например, участок открытого песка в пустыне может характеризоваться температурным профилем, подобным показанному на рис. 3.3, тогда как температура

подстилки под расположенным рядом густым кустарником колеблется в течение дня значительно меньше.

Растительность оказывает также влияние и на распределение влажности. Так, внутри густой кроны относительная влажность немного выше, чем на открытом воздухе около растения. Тля может провести всю свою жизнь в очень тонком (около 1 мм толщиной) слое воздуха повышенной влажности, который находится в непосредственной близости у поверхности листа. Содержание влаги в глубоких слоях почвы оказывается более стабильным и, следовательно, более надежным, чем на ее поверхности, где из-за высокой температуры вода периодически испаряется, что создает осушающий эффект.

Растительность может также эффективно снижать скорость ветра, которая обычно имеет минимальные значения около поверхности земли (рис. 3.6 и 3.7). Так как воздушные потоки способствуют более интенсивному тепло- и влагообмену, организмы быстрее охлаждаются или согреваются, если находятся на ветру, а не в неподвижном воздухе той же температуры. Ветер также часто уносит влажный воздух и приносит вместо него более сухой, способствуя тем самым испарению и потере воды. Осушающее воздействие подобных сухих ветров может иметь исключительное важное значение для водного баланса организма (см. также с. 102—103).

В водных экосистемах турбулентные потоки воды во многом напоминают ветер, и действие этих потоков ослабляется прикрепленной растительностью, растущей по берегу пруда или речки. В микроскопическом масштабе водоросли и другие организмы, прикрепленные к подводным поверхностям (так называемый пе-

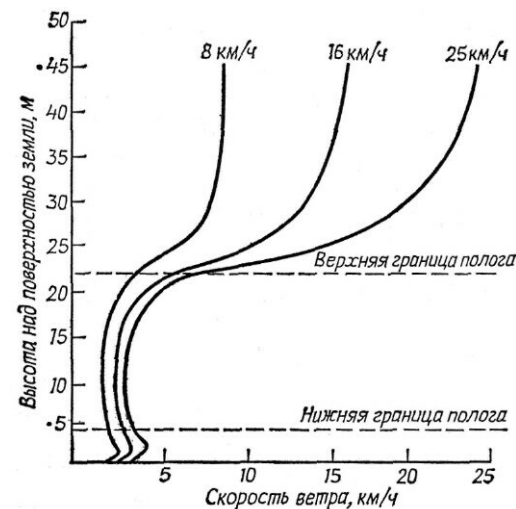


Рис. 3.6. Схема, показывающая незначительные изменения скорости ветра в лесу по сравнению с ее изменениями над пологом леса. (По Fons, 1940.)

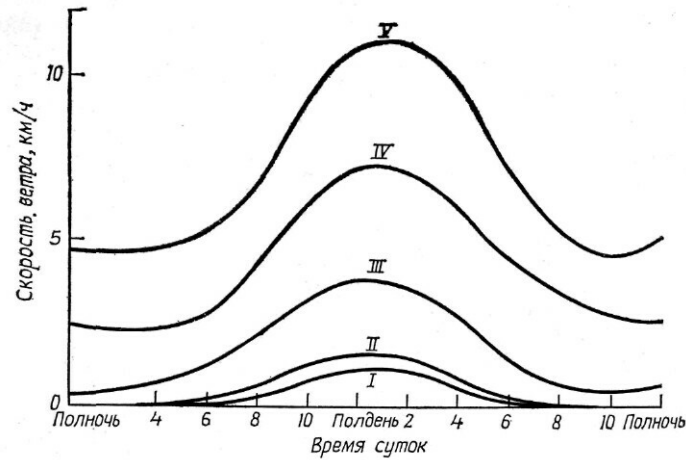


Рис. 3.7. Усредненное для июня суточное изменение скорости ветра в хвойном лесу в Айдахо на разной высоте от поверхности земли. (Из Smith, 1966 по Gibson.) Высота над землей: I — 0,6 м; II — 15 м; III — 26 м; IV — 35 м; V — 50 м.

рифитон), создают тонкую пленку микроместообитания, в которой сильно видоизменены условия, в частности значительно слабее турбулентные потоки. Аналогичные микроместообитания создают в водной среде локализованные пространственно пятна концентраций ионов водорода (рН), солености, растворенных азота, фосфора и т. д.

Выбирая активно или пассивно микроместообитания, организмы могут успешно снижать вариабельность среды и использовать более оптимальные условия по сравнению с теми, в которых они оказались бы при отсутствии подобного выбора. Можно продолжать перечисление других многочисленных влияний микроклимата, но и тех, о которых было упомянуто, достаточно, чтобы продемонстрировать их наличие и важность для растений и животных.

ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ И ЭВАПОТРАНСПИРАЦИЯ

В наземных экосистемах климат в первую очередь определяет то количество солнечной энергии, которое растения способны связать в виде химической энергии, или, иначе говоря, в виде валовой первичной продукции (табл. 3.1). В теплых сухих районах важнейшим лимитирующим фактором является вода, и если сток ее незначителен, первичная продукция оказывается в прямой линейной зависимости от количества осадков (см. с. 23—24 и рис. 1.4). Когда величина годового количества осадков превышает 80 см, рост первичной продукции замедляется и при дальнейшем увели-

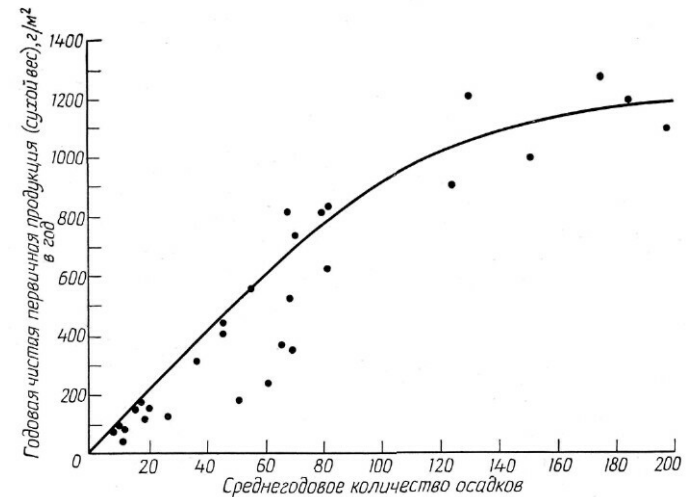


Рис. 3.8. График зависимости чистой первичной продукции (надземных частей) от среднего годового количества осадков. (Из Whittaker, 1970. Перепечатано с разрешения Macmillan Publishing Co., Inc., из «Communities and Ecosystems» by Robert H. Whittaker. Copyright Robert H. Whittaker, 1970.)

чения количества осадков очень медленно выходит на плато (рис. 3.8). Обратите внимание, что на приведенном графике некоторые точки находятся под кривой; это, по-видимому, можно объяснить потерями воды со стоком и просачиванием в хранилища грунтовых вод.

Эвапотранспирацией называется суммарное испарение воды в атмосферу как за счет чисто физического процесса испарения, так и за счет биологических процессов транспирации и дыхания. Количество воды, возвращенное этим способом в атмосферу, строго зависит от температуры, возрастая с ее повышением. То суммарное количество воды, которое в зависимости от температуры *теоретически* могло бы быть «выдано» в виде пара экологической системы при условии очень обильных осадков, называют *потенциальной Эвапотранспирацией* данной экосистемы (ПЭТ). Из-за того, что во многих экосистемах воды обычно не хватает, наблюдаемая *фактическая эвапотранспирация* (ФЭТ) в той или иной степени ниже потенциальной (ясно, что ФЭТ никогда не может превысить ПЭТ и может быть равна ей только в местообитаниях, насыщенных влагой). Фактическую эвапотранспирацию рассматривают как величину, противоположную количеству осадков, поскольку она как раз представляет собой ту массу воды, которая в данном месте возвращается обратно в атмосферу.

Потенциальная эвапотранспирация в любой точке земного шара определяется теми же факторами, что и температура, причем

Таблица 3.1. Чистая первичная продуктивность и чистая первичная продукция для основных экосистем земного шара

	Площадь ¹ (10 ⁶ км ²)	Чистая первичная продуктивность на ед. площади, г сух. в-ва/(м ² -год)		Суммарная первичная продукция (10 ⁶ т сух. в-ва в год)
		диапазон значений	среднее	
Озера и реки	2	100—1500	500	1,0
Болота	2	800—4000	2000	4,0
Тропические леса	20	1000—5000	2000	40,0
Умеренные леса	18	600—2500	1300	23,4
Бореальные леса	12	400—2000	800	9,6
Заросли низкорослых деревьев и кустарников	7	200—1200	600	4,2
Саванна	15	200—2000	700	10,5
Степи умеренной зоны	9	150—1500	500	4,5
Тундра и альпийская растительность	8	10—400	140	1,1
Пустынный кустарник	18	10—250	70	1,3
Бесплодные пустыни, скалы, льды	24	0—10	3	0,07
Сельскохозяйственные угодья	14	100—4000	650	9,1
Суммарное для суши	149		730	109,0
Открытый океан	332	2—400	125	41,5
Континентальный шельф	27	200—600	350	9,5
Заросли прикрепленных водорослей и эстуарии	2	500—4000	2000	4,0
Суммарное для океана	361		155	55,0
Суммарное для планеты	510		320	164,0

¹ Из Whittaker, 1970. Communities and Ecosystems. Перепечатано с разрешения Macmillan Publishing Co., Inc. Copyright Robert H. Whittaker, 1970.

в первую очередь следует назвать географическую широту, высоту над уровнем моря, облачный покров и наклон местности (топография). Между ПЭТ и температурой существует почти однозначное соответствие. Величину ПЭТ можно оценить в сантиметрах воды, а если на одну шкалу времени нанести годовой ход осадков и величины ПЭТ (рис. 3.9), то полученный график покажет изменения количества доступной воды. Дефицит воды наблюдается тогда, когда ПЭТ превышает количество осадков, а избыток — в случае противоположного соотношения указанных величин. В период избытка воды некоторая часть ее может запасаться растениями, а другая часть накапливаться в виде почвенной влаги»

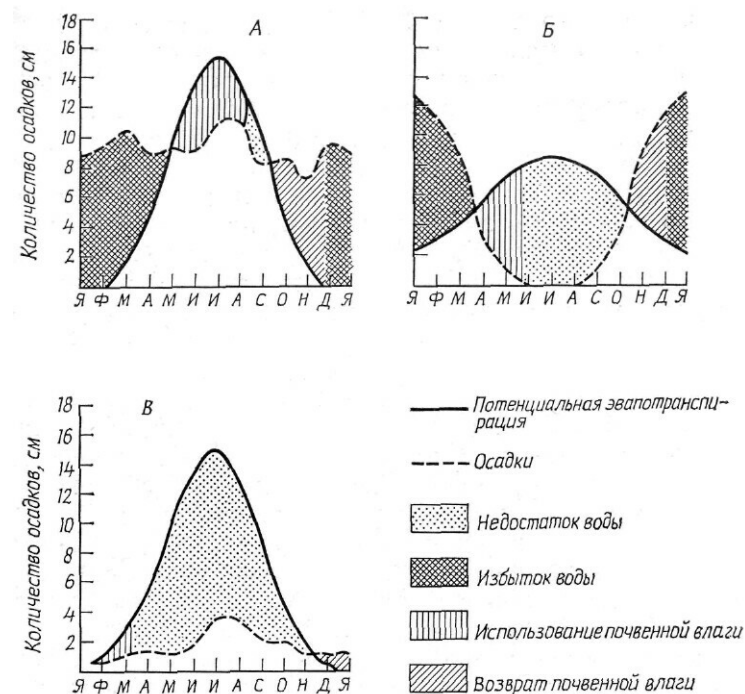
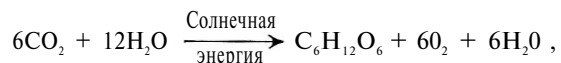


Рис. 3.9. Соотношение годовых колебаний потенциальной эвапотранспирации и годовых колебаний количества осадков, иллюстрирующее обеспеченность влагой в трех экологически различающихся областях. (Из Odum, 1959 по Thornthwaite.) А. Листопадный лес умеренной зоны (Сибрук, Нью-Йорк). Б. Чапарраль — область с зимними дождями (Беркли, Калифорния). В. Пустыня (Альбукерке, Нью-Мексико).

причем количество последней определяется интенсивностью стока и влагоемкостью почвы. Во время наступающего позднего периода дефицита влаги запасенная вода используется растениями и возвращается обратно в атмосферу. Зимние дожди в общем гораздо менее эффективны, чем летние, так как растения зимой характеризуются пониженной активностью (или даже полным покоем). Два района с одинаковым годовым ходом температуры и одним и тем же суммарным годовым количеством осадков могут существенно различаться между собой по типу растительности и продуктивности в зависимости от сезонного распределения осадков. Например, в областях, получающих ежегодно около 50 см осадков, произрастает травянистая растительность, если эти осадки выпадают летом, или чапарраль, если они выпадают зимой.

Розенцвейг (Rosenzweig, 1968) обнаружил, что годовая чистая продукция надземных частей растений хорошо коррелирует с фактической эвапотранспирацией (рис. 3.10). Эта корреляция при-

мечательна тем, что оценка ФЭТ была произведена очень грубо на основе только макроклиматической месячной статистики без учета поверхностного стока воды, влагоудерживающей способности почвы, а также учета использования грунтовых вод. Розенцвейг предположил, что наблюдаемая корреляция объясняется тем, что ФЭТ одновременно оценивает два фактора, наиболее важные для лимитирования первичной продукции в наземных экосистемах: степень обеспеченности водой и интенсивность солнечного излучения. Фотосинтез, этот основной процесс, который поставляет энергию для обеспечения почти всей жизни на Земле, выражается суммарным химическим уравнением:



где $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$ — богатая энергией молекула глюкозы. Концентрация углекислого газа в атмосфере держится на удивительно постоянном уровне — 0,03% — и существенно не влияет на скорость фотосинтеза, которую она может лимитировать только в довольно необычных условиях высокого содержания влаги и полной или почти полной обеспеченности солнечным светом (Meyer, Anderson, Bohning, 1960). Розенцвейг отмечает, что два других необходимых для фотосинтеза фактора — вода и солнечная энергия — подвержены в географическом масштабе гораздо большей изменчивости и соответственно чаще являются лимитирующими, причем доступность обоих оценивается величиной ФЭТ. Температура часто огра-

ничивает скорости тех или иных процессов; она заметно воздействует на фотосинтез, влияя, по-видимому, также и на величину ФЭТ. Для создания первичной продукции важно наличие биогенных элементов, но во многих наземных экосистемах этот фактор имеет сравнительно небольшое значение. В водных экосистемах, наоборот, содержание биогенных элементов почти целиком определяет интенсивность фотосинтеза (см. с. 79—84). Первичная продукция в водных системах, характеризующихся постоянной температурой, например в океанах, часто зависит от наличия света. Вследствие того что освещенность в озерах и океанах быстро падает с глубиной, большая часть первичной продукции в этих экосистемах образуется около поверхности (рис. 3.11, А). Однако короткие волны (синий свет) проникают в воду глубже, чем длинные, и некоторые бентосные (донные) морские «красные» водоросли выработали уникальные адаптации, позволяющие использовать их энергию.

Сходным образом в лесах интенсивность света значительно меняется в зависимости от высоты над уровнем земли (рис. 3.11, Б). Деревья верхнего яруса получают полную дозу солнечного излучения, но чем ближе к земле, тем меньше солнечного света получают деревья более низких ярусов и кустарники. В очень густых лесах до поверхности земли доходит менее 1% той солнечной энергии, которая падает сверху на кроны. Хотя деревья верхнего яруса имеют в своем распоряжении гораздо больше солнечной энергии, чем растущие около самой земли папоротники, по сравнению с последними они должны тратить значительно больше

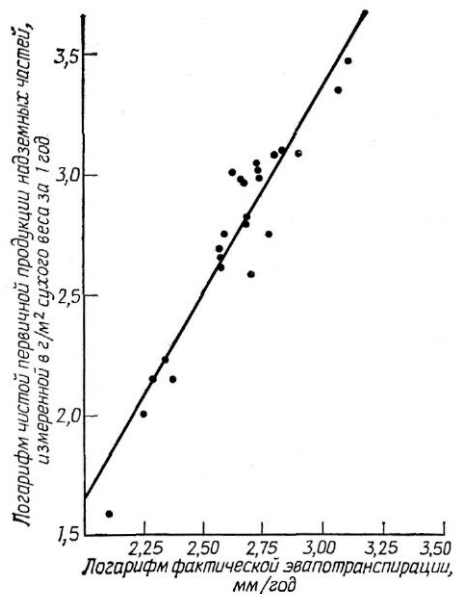


Рис. 3.10. Соотношение чистой первичной продукции надземных частей с фактической транспирацией для 24 различных районов: от бесплодной пустыни до плодородного тропического дождевого леса. (Из Rosenzweig; 1968.)

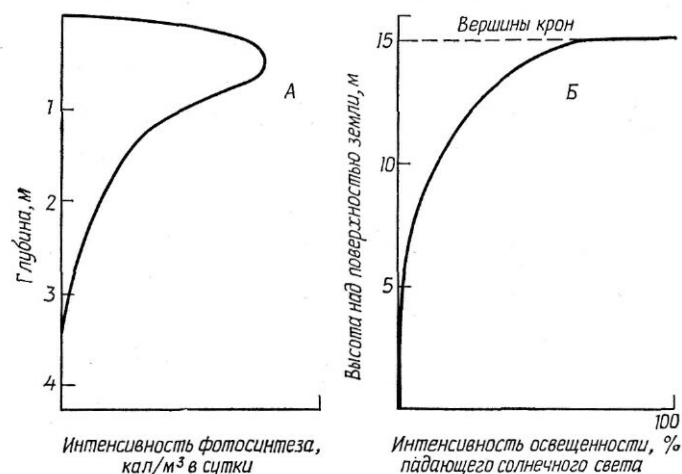


Рис. 3.11. Вертикальное распределение интенсивности фотосинтеза в озере в зависимости от глубины (А) и интенсивности освещенности в лесу в зависимости от высоты над поверхностью земли (Б).

энергии на поддержание своих тканей (древесины). Растения подлеска обычно исключительно теневыносливы и способны осуществлять фотосинтез при очень слабой освещенности. Период роста и цветения травянистых растений, произрастающих под пологом леса, часто приходится на раннюю весну, когда листья на деревьях еще не распустились. Таким образом, каждая жизненная форма растений и каждая стратегия роста характеризуются своими собственными издержками и выгодами, которые между собой тесно взаимосвязаны.

ФОРМА, РАЗМЕР И РАСПОЛОЖЕНИЕ ЛИСТЬЕВ

Разнообразие размеров и формы листьев поистине трудно себе представить. Среди листьев есть опадающие и вечнозеленые, а их пространственное взаиморасположение сильно варьирует у разных видов и даже в пределах одного вида. По-видимому, это грандиозное разнообразие в расположении листьев — результат естественного отбора, направленного на достижение максимального успеха в размножении растений, живущих в различных условиях среды. На расположение и форму листьев оказывает влияние множество факторов, в том числе свет, наличие воды, доминирующие ветры и растительноядные животные. При росте в тени многие растения дают более крупные и менее рассеченные листья, чем при росте на ярком свете. Сходным образом теневыносливые растения подлеска обычно характеризуются более крупными и более простыми по форме листьями, чем виды, образующие полог леса. Похожие типы листьев часто развиваются в эволюции независимо у представителей разных таксономических групп (особенно часто у деревьев), произрастающих в местах, удаленных друг от друга географически, но сходных по климатическим условиям (Bailey, Sinnot, 1916; Ryder, 1954). Деревья влажных долинных тропических дождевых лесов имеют большие вечнозеленые листья с лопастным или ровным краем; у растений чапаррала наблюдается тенденция к образованию мелких вечнозеленых листьев ксерофитного типа, а в сильно засушливых районах часто встречаются суккуленты, состоящие из одного стебля без листьев (как у кактуса) или растения с цельнокрайными листьями (особенно среди вечнозеленых); у растений холодного влажного климата листья часто с выемчатым или лопастным краем и т. д. Наличие этих повторяющихся типов размеров и формы листьев заставляет предположить, что возможна общая теория, объясняющая эволюцию формы и расположения листьев.

Было предложено несколько моделей, объясняющих образование листьев разных размеров, оптимальных для определенных условий среды. Согласно одной из них, в эволюции максимизируется эффективность использования воды (количество граммов углекислого газа, ассимилированного на 1 г израсходованной воды), кото-

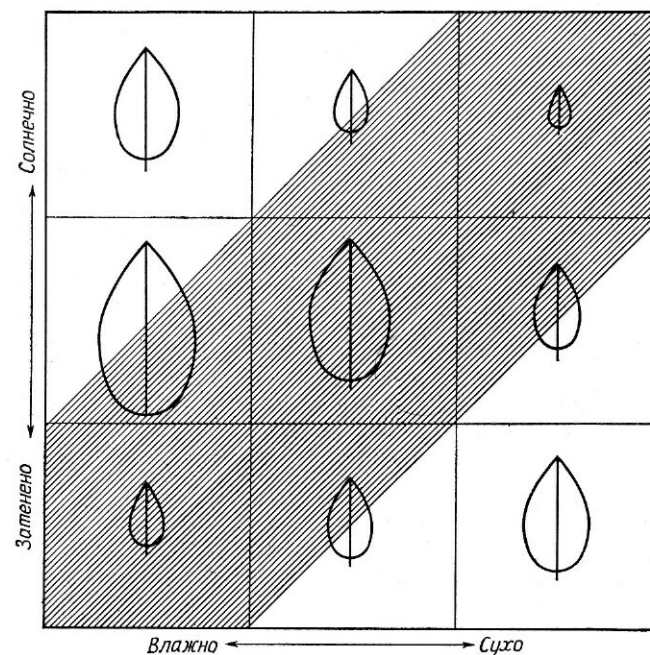


Рис. 3.12. Схема распределения размеров листьев в зависимости от условий обитания растений: от влажных к сухим и от затененных к солнечным. Заштрихованный на рисунке участок соответствует условиям, преобладающим в природе. (Из Givnish, Vermeij, 1976. Copyright 1976 by The University of Chicago Press.)

рая является своего рода мерой производительности растения (Parkhurst, Loucks, 1971). Сходная модель была предложена и для объяснения размеров и формы листьев винограда (Givnish, Vermeij, 1976). Даже эти сравнительно простые модели предсказывают существование нескольких размерных классов листьев, например крупных листьев у растений, произрастающих в теплых влажных затененных местах, и мелких — у растений, произрастающих в более холодных или в более теплых и одновременно солнечных местообитаниях (рис. 3.12).

Дихотомия в возникновении вечнозеленых и листопадных пород также может трактоваться с позиций *баланса* затрат и выгод (Orians, Solbrig, 1977; Miller, 1977). Анализируя форму и расположение листьев у пустынных растений, Орианс и Солбриг (Orians, Solbrig, 1977) расположили все типы листьев в ряд от относительно «дешевого» опадающего мезофитного листа до более «дорогого» вечнозеленого ксерофитного листа. Мезофитные листья осуществляют фотосинтез и транспирацию с большей интенсивностью и поэтому расходуют значительное количество воды (низ-

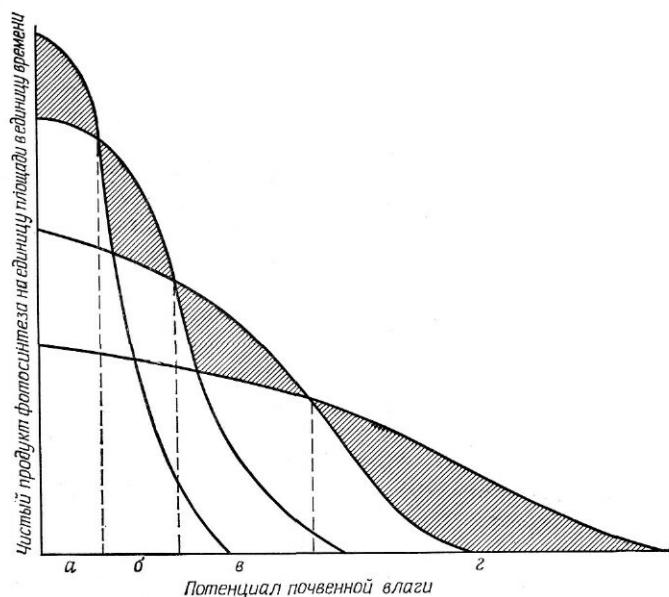


Рис. 3.13. Вероятные отношения между эффективностью фотосинтеза и доступностью воды для различных типов листьев. Листья ксерофитного типа лучше всего функционируют в условиях малой доступности воды (зона г), тогда как листья мезофитного типа — при избытке влаги (зона а). Промежуточные типы обладают преимуществом при промежуточных условиях влажности. Заштрихованные участки указывают на превосходство различных типов листьев в различных условиях доступности почвенной воды. (Из Orians, Solbrig, 1977. Copyright 1977 by University of Chicago Press.)

кий потенциал почвенной влаги). В пустынях такие растения растут преимущественно вдоль русел рек. Ксерофитные листья, наоборот, не могут быстро осуществлять фотосинтез даже в тех случаях, когда воды достаточно, но зато они способны извлекать воду из относительно сухой почвы. Расположение и размер листьев растения в каждом конкретном случае имеют свои преимущества, реализуемые или в разное время, или в разных местообитаниях, что способствует поддержанию разнообразия жизненных форм растений. Во время влажных периодов у растений с мезофитными листьями протекает интенсивный фотосинтез, но в условиях засухи они должны сбрасывать листья и впадать в состояние покоя. Однако в течение таких засушливых периодов растения с ксерофитными листьями, характеризующиеся более медленным фотосинтезом, продолжают функционировать благодаря своей способности извлекать воду из сухой почвы. Конечно, существуют многочисленные промежуточные типы листорасположения и формы листа, каждая из которых при определенной влажности может иметь преимущество в конкуренции (рис. 3.13). В предсказуемой среде

чистая выгода, получаемая на единицу поверхности листа, определяет тот фенотип, который оказывается победителем. Даже сравнительно короткого влажного сезона бывает достаточно, чтобы дать мезофитным листьям преимущество в годовом балансе и соответственно оправдать целесообразность существования таких жизненных форм в пустыне.

Обсуждая проблему листорасположения и структуры леса, Хорн (Horn, 1971, 1975a, 1976) различает «одноярусные» и «многоярусные» растения. Каждое многоярусное растение, произрастающее в лесу (и обычно достигающее хорошо освещенного полога), имеет листья, расположенные на нескольких различных уровнях, тогда как одноярусные растения образуют один слой или покров листьев. Многоярусные растения выигрывают благодаря такой геометрии листорасположения, которая позволяет части света проходить через его собственную крону на более низкие уровни. Хорн выяснил, что дольчатые листья облегчают прохождение света, и такие растения хорошо растут на солнце (в тени в нижних листьях могут интенсивнее протекать процессы дыхания, а не фотосинтеза). Напротив, оптимальная форма дерева, растущего в тени, — одноярусная, благодаря которой каждый лист получает максимально доступное количество света (сами листья крупные и обычно не разделенные). Кроме того, медленно растущие одноярусные растения в процессе конкуренции вытесняют быстро растущие многоярусные виды, которые выживают только благодаря регулярному заселению новых областей, освободившихся в результате непрерывно происходящих нарушений (Horn,

ПОЧВООБРАЗОВАНИЕ И ПЕРВИЧНАЯ СУКЦЕССИЯ

Почва — ключевой компонент наземных экосистем, так как многие процессы, имеющие решающее значение для их нормального функционирования, происходят именно в почве: здесь разрушаются отмершие организмы и здесь содержащиеся в них биогенные элементы сохраняются до тех пор, пока не будут использованы растениями и не возвратятся косвенным путем в сообщество. Почва — это место, где происходит реальное взаимодействие неорганического и органического мира. В почве живут многие организмы, а подавляющее большинство насекомых проводит здесь хотя бы часть своего жизненного цикла. Такие почвенные организмы, как дождевые черви, часто играют главную роль в измельчении крупных органических остатков, благодаря чему создается большая поверхность для деятельности бактерий и, следовательно, облегчается процесс деградации органического вещества. Необходимо отметить, что активность почвенных организмов часто образует узкое место в процессе круговорота биогенных элементов, тем самым контролируя доступность этих элементов и скорости кру-

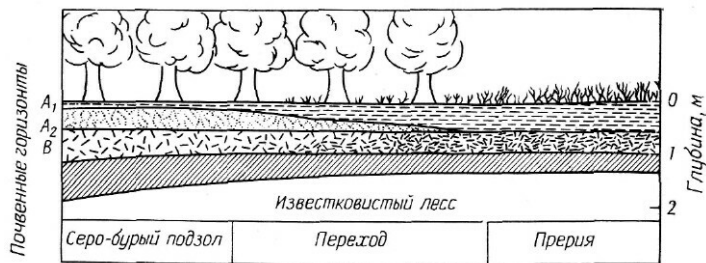


Рис. 3.14. Схема типичной смены почвы при переходе от прерии (мощный поверхностный слой гумуса) к лесу (тонкий слой гумуса) на окраине Великих Северо-Американских равнин. (Из Crocker, 1952.)

говорота их в целом сообществе. В водных экосистемах донные осадки и иловые отложения представляют собой близкие аналоги почвы наземных экосистем.

Многое в современной науке о почве (почвоведении) было предвосхищено в конце XIX в. выдающимся русским почвоведом Докучаевым. Согласно разработанной им теории образования почв (почвообразования), решающая роль в этом процессе принадлежит климату, хотя также признается значение времени, топографии, деятельности организмов (особенно растений) и материнских пород (подстилающих скальных пород, из которых образуется почва). Относительный вклад каждого из этих пяти основных факторов почвообразования варьирует в зависимости от конкретных обстоятельств. На рис. 3.14 показано, как резко меняются почвы при переходе от прерии к лесу на юго-западе США, где единственный заметно изменяющийся фактор — это характер растительности. В работе Дженни (Jenny, 1941) приведено много других примеров влияния каждого из этих пяти основных факторов на процессы образования тех или иных почв.

Результаты воздействия некоторых типов почвы на растительность хорошо иллюстрируются так называемыми серпентиновыми почвами (Whittaker, Walker, Kruckeberg, 1954), существующими на выходах материнских серпентиновых пород. Указанные почвы часто образуют локальные пятна, окруженные почвами других типов; весьма характерно, что растительность на этих пятнах очень резко отличается от окружающей растительности. Серпентиновые почвы богаты магнием, хромом и никелем, но они содержат очень мало кальция, молибдена, азота и фосфора. Обычно они покрыты чахлой растительностью и отличаются низкой продуктивностью по сравнению с соседними участками, характеризующимися разными, но более богатыми почвами. Существует целая флора, представленная специализированными видами, приспособившимися в процессе эволюции к условиям серпентиновых почв (особенно к низкому содержанию кальция). Завезенные в Калифорнию сре-

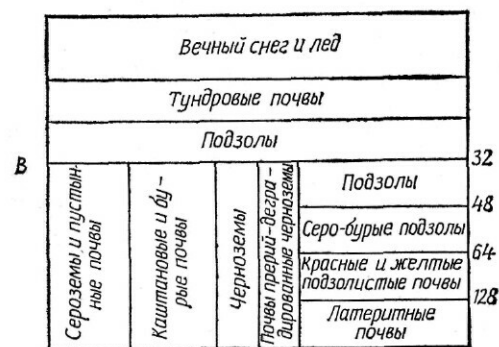
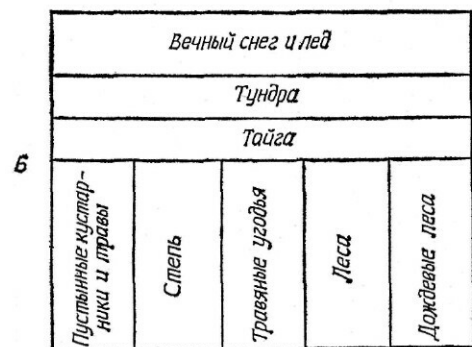
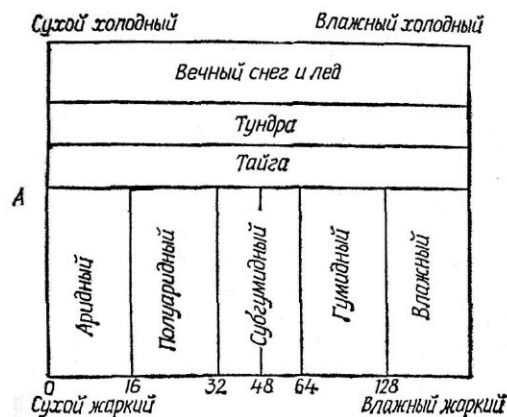


Рис. 3.15. Схема, показывающая связь между температурой, осадками и типами климата (А), растительными формациями (Б) и основными зональными группами почв (В). (Из Blümenstock, Thornthwaite, 1941.)

диземноморские «сорняки» вытеснили эндемичные прибрежные злаки и разнотравье почти везде, кроме серпентиновых почв, где продолжает существовать исконная флора.

Образование почвы на оголенной материнской породе, или первичная сукцессия,— медленный процесс, требующий подчас

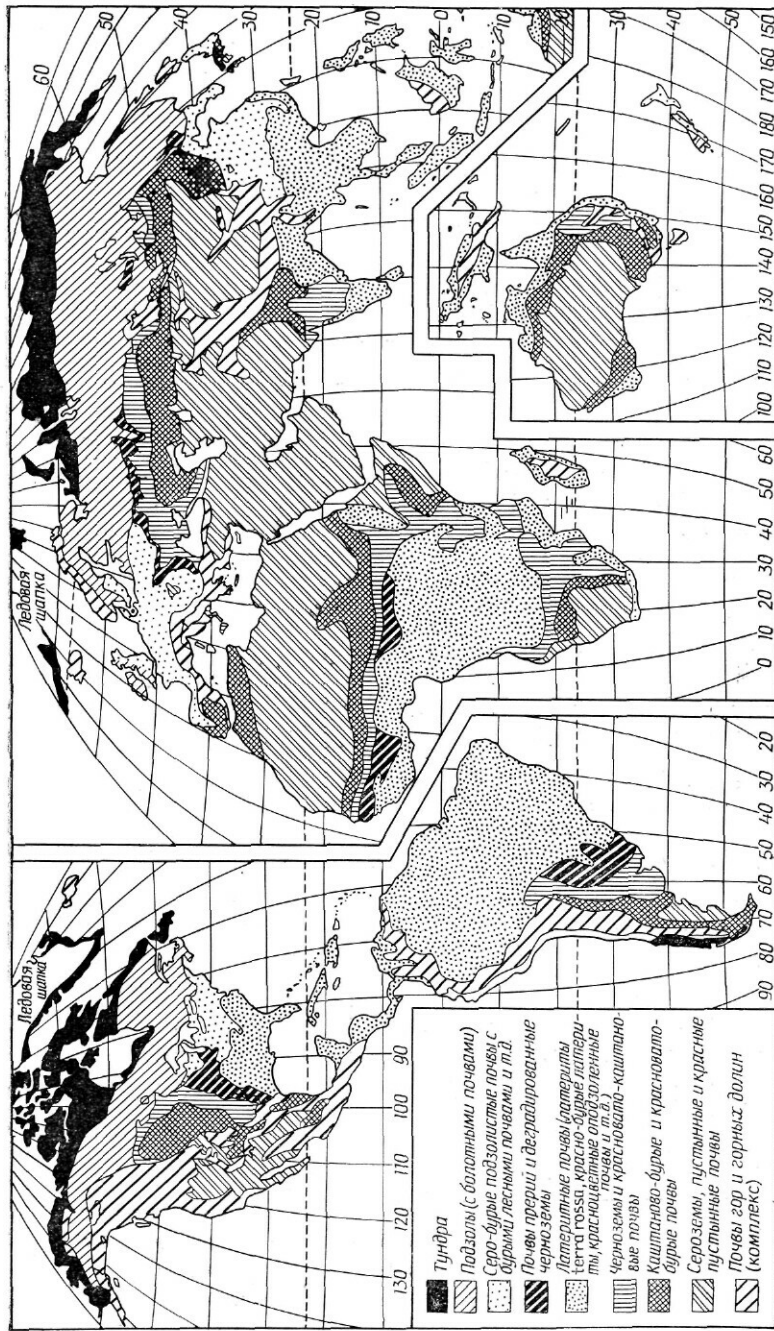


Рис. 3.16. Схематическая карта основных типов почв (ср. с рис. 3.1). (Из Blumenstock, Thornthwaite, 1941.)

столетий. Скальные породы разрушаются вследствие перемен температуры, действия твердых частиц, несомых ветром, а в холодных районах также посредством поочередного замерзания и оттаивания воды. Некоторые химические реакции, например образование угольной кислоты (H_2CO_3) из воды и углекислого газа, также могут способствовать растворению и разрушению определенных типов скальных пород, в частности известняков. Происходящее таким путем выветривание скальных пород высвобождает в минеральной форме биогенные элементы, которые могут быть использованы растениями. Со временем на скальных породах обосновываются лишайники, а по мере того, как укореняются и развиваются другие растения, скальная порода разрушается на более мелкие фрагменты. Поскольку растения обладают способностью к фотосинтезу, они превращают неорганические вещества в органические, которые, накапливаясь в смеси с кусочками горной породы, постепенно образуют почву. На начальных этапах первичной сукцессии синтез нового органического вещества превышает потребление, что приводит к его накоплению в почве. По мере того как почва приближается к своей зрелости, накопление органического вещества приостанавливается (см. также рис. 3.20).

Существует поразительный параллелизм между концепцией почвообразования и концепцией развития экологических сообществ. Почвоведы говорят о «зрелых» почвах, находящихся в стационарном состоянии, тогда как экологи выделяют «климаксные» сообщества, формирующиеся и обитающие на этих самых почвах. Два указанных компонента экосистемы: почвы и растительность—взаимосвязаны между собой чрезвычайно сложным образом; каждый из этих компонентов сильно влияет на другой. За исключением лесов, особенно дождевых, для каждой почвы характерна своя определенная растительность (рис. 3.15). (Сравните также географию распределения типов почвы, показанную на рис. 3.16, с распределением типов растительности, показанным на рис. 3.1.)

Когда образование зрелой почвы закончено, такие нарушения, как уничтожение растительности в результате пожаров или деятельности человека, часто приводят к постепенным последовательным сменам организмов, составляющих сообщество. Подобная временная последовательность сообществ называется вторичной сукцессией.

ЭКОТОНЫ, КОНТИНУУМЫ РАСТИТЕЛЬНОСТИ И ВТОРИЧНАЯ СУКЦЕССИЯ

Сообщества редко являются дискретными образованиями, и обычно они переходят друг в друга как в пространстве, так и во времени. Пространственно-ограниченное сообщество, образующее переход между двумя другими четко различающимися сообщест-

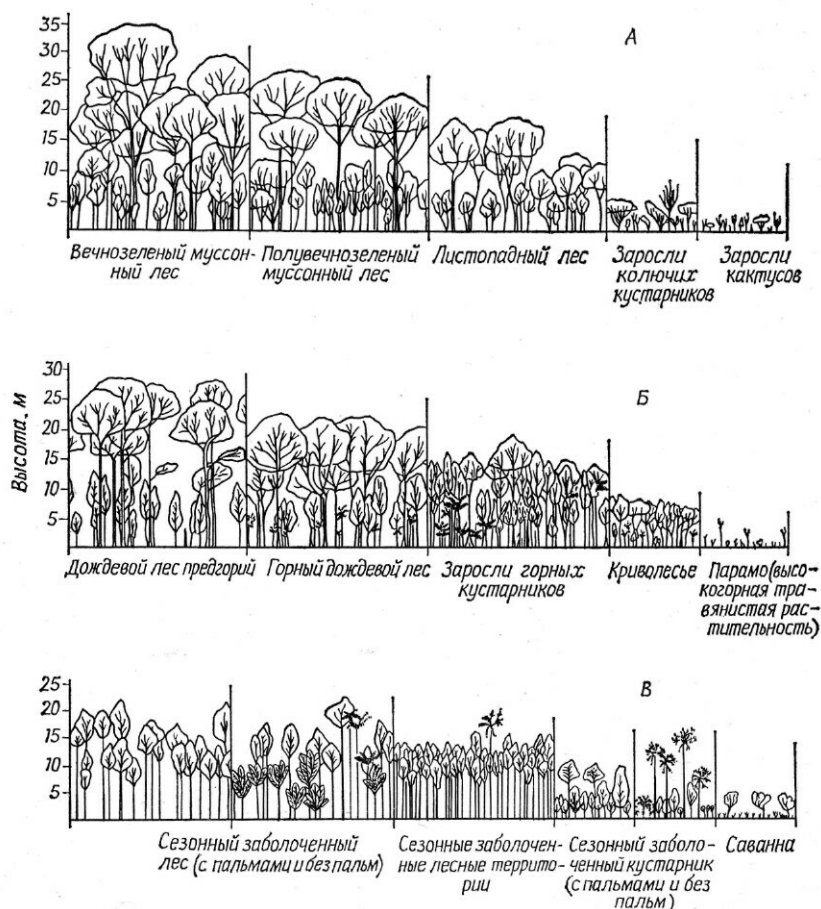


Рис. 3.17. Профили растительности вдоль трех экоклин. А. Градиент влажности от муссонного дождевого леса до пустыни. Б. Градиент высоты над уровнем моря в горной тропической местности от тропического дождевого леса до альпийских травянистых ассоциаций (парамо). В. Градиент влажности от заболоченного леса до саванны. (Из Beard, 1955.)

вами, называется *эктоном*. Типичные экотоны богаты видами, так как они включают представителей обоих основных сообществ, а также могут содержать формы, свойственные и самому экотону. Серии сообществ часто переходят друг в друга почти непрерывно (рис. 3.17). Такое градиентное сообщество называется *экоклин*. Экоклин могут быть прослежены как в пространстве, так и во времени.

Локальное рассмотрение пространственного экоклина приводит к так называемому градиентному анализу (Whittaker, 1967). Оказывается, что изменение численности организмов вдоль ряда гра-

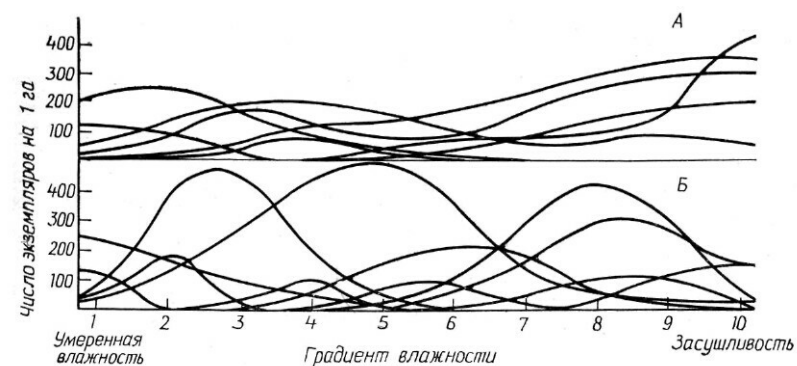


Рис. 3.18. Фактическое распределение популяций некоторых видов растений по градиенту влажности от сравнительно влажных долин до сухих юго-западных склонов в горах Сискиго в северной Калифорнии (А) и в горах Санта-Каталина на юге Аризоны (Б). (Из Whittaker, 1967.)

диентов среды описывается колоколообразными кривыми, напоминающими кривые толерантности (которые будут обсуждены в гл. 4). Эти кривые имеют тенденцию варьировать независимо друг от друга и часто широко перекрываются (рис. 3.18), свидетельствуя о том, что у популяции каждого вида имеются свои специфические требования к среде, свой диапазон толерантности к местообитанию, а следовательно, и своя собственная зона максимального доминирования. Такое непрерывное замещение одних видов растений другими вдоль градиента местообитания называется *континуумом растительности* (рис. 3.18).

Временной экоклин, или изменение состава сообщества во времени, происходящее как посредством смен в относительном доминировании составляющих его популяций, так и путем вымирания одних видов и внедрения других, называется *сукцессией*. Первичная сукцессия, как мы только что видели, есть развитие сообщества на голых скальных породах; вторичные сукцессии — это изменения, происходящие после уничтожения естественной растительности и почвы. Так, например, заброшенное поле в юго-восточной части США, предоставленное естественному зарастанию, по очереди заселяется однолетними сорняками (росичкой кровяной и астрами), бородачом, мелкими многолетниками, разнообразными многолетними кустарниками, сосной и, наконец, дубом и гикори (рис. 3.19). В соответствии с сукцессионными сменами растительности наблюдаются также коренные изменения состава фауны птиц и их видового разнообразия; такая смена в свою очередь является составной частью процесса сукцессии целого сообщества. Растения на каждой стадии сукцессии изменяют среду, делая ее, по-видимому, более пригодной для видов, свойственных последующим стадиям сукцессии. В типичном случае по ходу сукцессии

возрастает теневыносливость. Весь процесс вторичной сукцессии может продолжаться много лет, так, например, в рассмотренном выше случае — более столетия. Только лес из дуба и гикори представляет собой устойчивое сообщество, которое находится в динамическом равновесии и способно к самовозобновлению. Подобная конечная стадия сукцессии называется *климаксом*. В пустынях, где чахлая растительность очень слабо влияет на микроклимат, а образования почвы практически не происходит, первые поселяющиеся растения обычно и являются видами, свойственными климаксу; подобная сукцессия, если только ее можно так на-

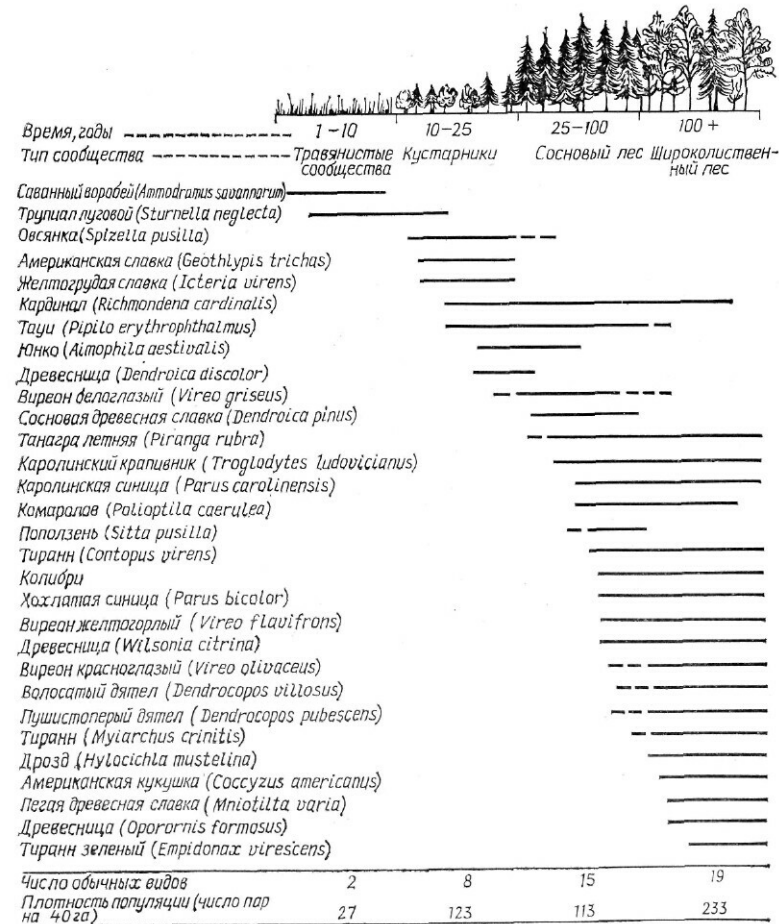


Рис. 3.19. Типичная картина вторичной сукцессии растительности и орнитофауны на заброшенных пустошах в юго-восточной части США. Число видов птиц заметно возрастает с усложнением вертикальной структурированности растительного покрова. (Из MacArthur, Connell, 1966 по Odum.)

Рис. 3.20. Соотношение суммарной первичной продукции и суммарного дыхания в различных сообществах. Обе величины выражены в $г/м^2$ за сутки, что соответствует $кал/м^2$ за сутки. Сообщества, располагающиеся на диагональной линии, находятся в состоянии равновесия: их продукция равна дыханию. Сообщества, продукция которых превышает дыхание (автотрофные), располагаются над диагональю, а те, у которых дыхание превышает продукцию (гетеротрофные), располагаются под диагональю. (Из Odum, 1959 по Н. Odum.)



звать, очень коротка. Биомы Земли представляют собой климаксные сообщества, которые доминируют в тех или иных местах. Нарушения, вызванные как деятельностью человека, так и природными факторами (молнии, пожары, засухи, оползни, ураганы, наводнения), обычно повторяются достаточно часто, поэтому на обширных территориях сообществам не хватает времени для достижения климаксной стадии. Когда же климакс в целом достигнут, доля местообитаний, поддерживающих ранние стадии сукцессии, определяется частотой различных нарушений, происходящих на данной территории. В глобальном масштабе ненарушенные области должны находиться главным образом на стадии климакса. В течение сукцессии продукция за год превышает затраты на дыхание и органические вещества накапливаются, образуя почву и увеличивающую суммарную биомассу растений и животных. На стадии климакса продукция становится равной дыханию, и накопление органического вещества приостанавливается (рис. 3.20).

Анализ вторичной сукцессии в лесах северо-запада США был предпринят Хорном (Horn, 1975). Согласно предложенной им схеме, лес рассматривается как совокупность независимых ячеек¹, причем каждая такая ячейка занята отдельным деревом, а проценты молодых всходов разных древесных пород, растущих под пологом отдельных старых деревьев, используются для составления «переходной матрицы» (табл. 3.2). Хорн предположил, что проценты всходов разных видов под пологом конкретного дерева отражают вероятности замещения его этими видами. Начав с обследования деревьев 25-летнего насаждения, Хорн предсказал

¹ По принятой у нас терминологии — парцелл. — Прим. ред.

Таблица 3.2. Переходная матрица для леса в Принстоне¹

Полог леса	Всходы, %											Сумма
	ТК	БТ	с	нл	л	ДБ	ДК	г	т	КК	БК	
ТК	3	5	9	6	6	—	2	4	2	60	3	104
БТ	—	—	47	12	8	2	8	0	3	17	3	837
С	3	1	10	3	6	3	10	12	—	37	15	68
НЛ	1	1	3	20	9	1	7	6	10	25	17	80
Л	—	—	16	0	31	0	7	7	5	27	7	662
ДБ	—	—	6	7	4	10	7	3	14	32	17	71
ДК	—	—	2	11	7	6	8	8	8	33	17	266
Г	—	—	1	3	1	3	13	4	9	49	17	223
Т	—	—	2	4	4	—	11	7	9	29	34	81
КК	—	—	13	10	9	2	8	19	3	13	23	489
БК	—	—	—	2	1	1	1	1	8	6	80	405

¹ Число всходов каждого из видов, перечисленных в верхнем ряду (приведены сокращения русских названий), выражено как процент от суммарного числа всхода (последний столбец), найденных под пологом видов, перечисленных в левом столбце. Данные цифры интерпретируются как процент особой вида, указанного слева, который может быть за одно поколение замещен видом, указанным в верхнем ряду. Жирным шрифтом выделены проценты самозамещений. Общее число учтенных всходов — 3286. Прочерк означает отсутствие вида, а ноль — что его процент составляет менее 0,5.

Перечислены следующие виды: ТК — тополь крупнозубчатый (*Populus grandidentata*), БТ — береза тополелистная (*Betula populifolia*), С — сассафрас (*Sassafras albidum*), НЛ — нисса лесная (*Nyssa sylvatica*), Л — ликвидамбар (*Liquidambar styraciflua*), ДБ — дуб белый (*Quercus alba*), ДК — дуб красный (группа видов *Q. erythrobalanus*), Г — гикори (*Carya* spp.), Т — тюльпанное дерево (*Liriodendron tulipifera*), КК — клен красный (*Acer rubrum*), БК — бук крупнолистный (*Fagus grandifolia*). Из Horn, 1975b. Copyright by the President and Fellows of Harvard College.

видовой состав «климаксного» сообщества, который хорошо соответствовал действительному составу 350-летнего леса.

КЛАССИФИКАЦИЯ ПРИРОДНЫХ СООБЩЕСТВ

Биотические сообщества классифицировались разными способами. Одна из ранних попыток такой классификации принадлежит Мерриэму (Merriam, 1890), который различал ряд «жизненных зон», выделяемых только на основе температуры (без учета количества осадков). Слишком упрощенная схема Мерриэма теперь не используется, хотя заложенный в ней подход позволил более или менее определенно предсказать соотношение между климатом и растительностью.

Шелфорд (Shelford, 1913a, 1963) и его ученики придерживались другого взгляда на классификацию сообществ. Они не пытались непосредственно связывать климат местности с обитающими в ней растениями и животными, а, основываясь на харак-

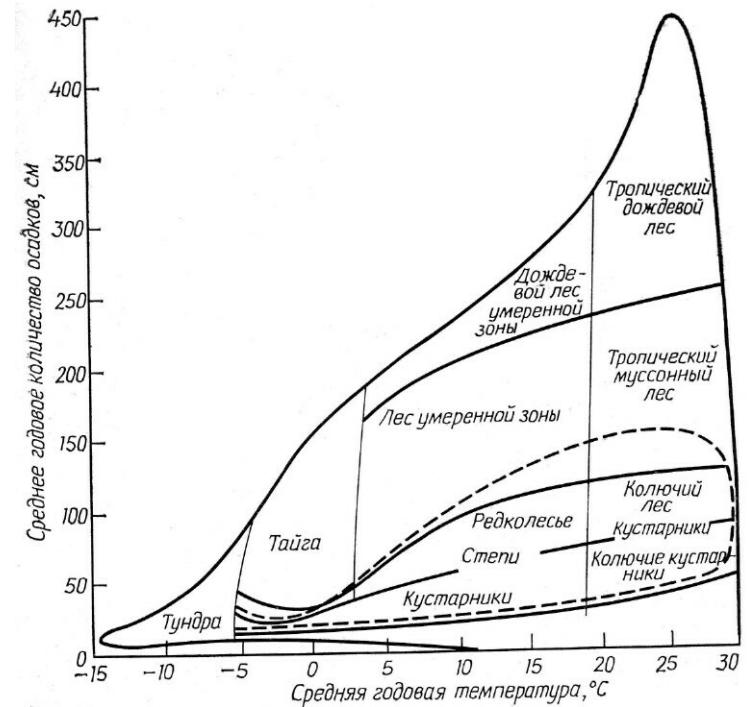


Рис. 3.21. Схема, показывающая корреляцию между климатом (средняя годовая температура и количество осадков) и основными растительными формациями. Границы между растительными формациями приближительны, поскольку на них влияют тип почвы, сезонность в распределении осадков, а также такие разрушительные факторы, как пожары. Пунктирная линия ограничивает климатическую область, в которой может преобладать травянистая или древесная растительность в зависимости от сезонного распределения осадков. Сравните этот рисунок с рис. 2.15 и 3.22. (Из Whittaker, 1970. Воспроизведено с разрешения Macmillan Publishing Co., Inc. из «Community and Ecosystems» by Robert H. Whittaker, 1970. Copyright Robert H. Whittaker, 1970.)

терных видах, разбивали отдельные природные сообщества на большое число так называемых биомов и ассоциаций. Сама по себе такая схема носит скорее описательный характер и на ее основе трудно что-либо предсказать. Подробные описания различных сообществ, например приведенные у Дайса (Dice, 1952) и Шелфорда (Shelford, 1963), часто могут оказаться очень полезными, так как позволяют сравнительно легко познакомиться с тем или иным конкретным сообществом.

Исследователи, разрабатывавшие подобную классификацию, обычно рассматривали сообщества как дискретные образования, причем считали, что переходы между ними выражены слабо или совсем отсутствуют. Так, согласно мнению представителей школы

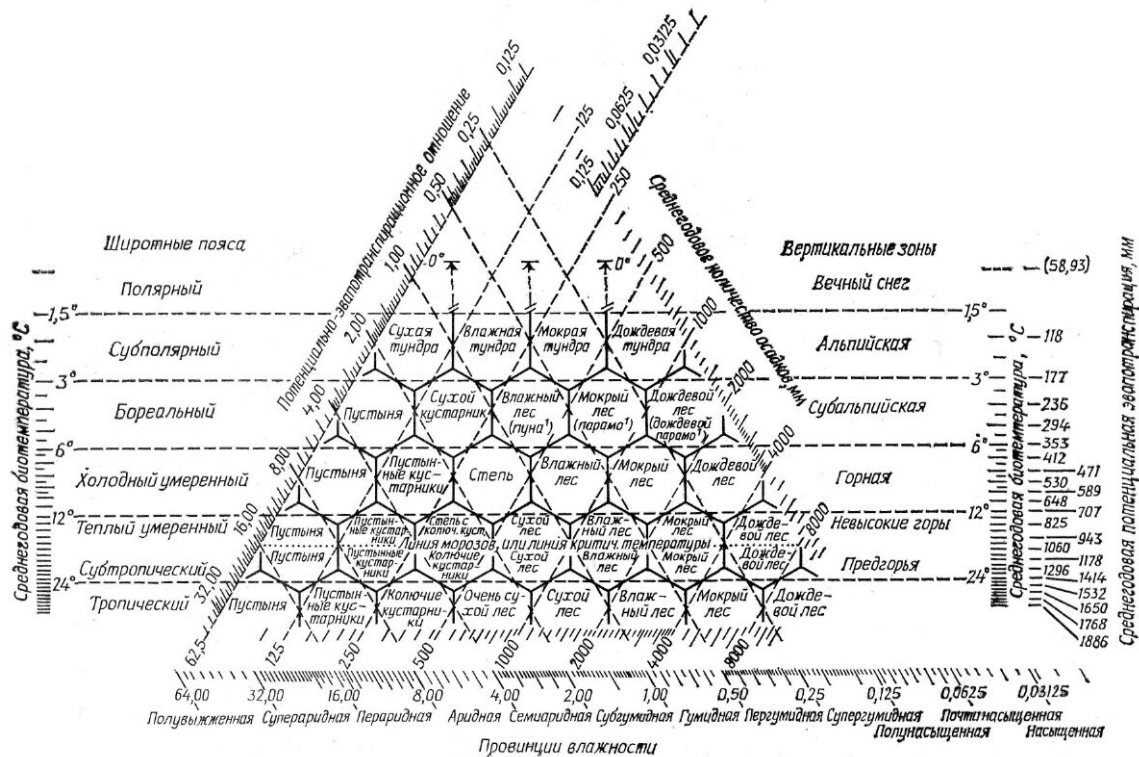


Рис. 3.22. Корреляция между климатом и растительностью, представленная в другой форме. Хотя на первый взгляд эта схема кажется более сложной и содержащей большее количество переменных, она на самом деле не отличается принципиально от той, что изображена на рис. 3.21. Объяснения см. в тексте. (Из Holdridge, 1967). Среднегодовая биотемпература вычисляется из среднемесячных температур, причем все температуры ниже нуля и выше 30 °C принимаются равными нулю. (Как показывают современные исследования, применение данной формулы оправданно.)

Только в субальпийском поясе тропиков.

Шелфорда, биомы — это скорее четко различающиеся, реально существующие в природе объекты, чем искусственные и произвольные конструкции человеческого разума. Представители другой школы (McIntosh, 1967; Whittaker, 1970) придерживаются иной точки зрения, подчеркивая, что сообщества переходят друг в друга и образуют так называемые континуумы или экоклина (рис. 3.17 и 3.18).

Две недавние попытки связать климат и растительность показаны на рис. 3.21 и 3.22 (ср. с рис. 2.15). На схеме, предложенной Уиттэкером (рис. 3.21), строится график среднегодового количества осадков в зависимости от среднегодовых температур, а плоскость графика заполняется растительными формациями, существующими обычно при данном климате. Подобный способ позволяет показать влияние макроклимата на растительность, хотя, как подчеркивает Уиттэкер, эти корреляции не являются жесткими и постоянными, а локальный тип растительности зависит и от ряда других факторов, например типа почвы, сезонности выпадения осадков и частоты нарушений, вызванных пожарами и наводнениями.

На первый взгляд схема Холдриджа (рис. 3.22) выглядит более сложной и уточненной, однако пристальное изучение показывает, что между ними на самом деле мало различий. На рис. 3.22 отложена среднегодовая «биотемпература» (определенная просто как среднегодовая температура без учета значений ниже 0 и выше 30°C) и среднегодовое количество осадков (эти две оси обозначены на рисунке жирным шрифтом). Между среднегодовой биотемпературой и среднегодовой потенциальной эвапотранспирацией существует прямая положительная связь (Holdridge, 1959), что отражено в правой части рисунка. «Широтные районы» и «высотные пояса», выделенные Холдриджем, также целиком определяются среднегодовой биотемпературой. От взаимодействия среднегодовой биотемпературы и среднегодового количества осадков зависит в свою очередь положение двух других осей: «потенциального эвапотранспирационного отношения» и «провинций влажности». Следовательно, по сути дела данная усложненная схема оперирует только с двумя *независимыми* переменными. Эти два рисунка еще раз четко демонстрируют наличие тесной взаимосвязи между климатом и растительностью, о которой уже говорилось в начале главы.

НЕКОТОРЫЕ СООБРАЖЕНИЯ ПО ПОВОДУ ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ

Хотя, по-видимому, в водных и наземных экосистемах действуют одни и те же экологические принципы, между этими системами существуют и серьезные, заслуживающие внимания различия. Например, на суше первичные продуценты — это прикрепленные формы, как правило, крупные и сравнительно долго живущие

(поскольку воздух не оказывает им серьезной механической поддержки, необходимо развитие специальных опорных тканей древесины). Продукты же водных сообществ — это, как правило, формы свободноплавающие, микроскопические (за исключением бурых водорослей) и очень недолго живущие (благодаря большой плотности воды необходимость в образовании опорных тканей отпадает, а к тому же крупное планктонное растение могло бы не выдержать разрушающего действия турбулентных потоков). Большинство экологов изучают либо водные, либо наземные системы, причем экологию водных систем можно подразделить на отдельные области исследования, например экологию пресных вод или экологию моря. Лимнология — это изучение пресноводных экосистем — прудов, озер и рек, а океанология имеет дело с морскими водоемами. Поскольку предыдущая, а в значительной степени и последующая части книги посвящены наземным экосистемам, для полноты картины кратко рассмотрим в этом разделе некоторые, наиболее характерные черты водных экосистем, в первую очередь озер. Как объекты экологического исследования озера особенно привлекательны, поскольку они представляют собой целостные экосистемы, дискретные и почти полностью изолированные от других экосистем. Приток биогенных элементов в озеро и их вынос из озера часто могут быть оценены довольно просто. Изучение озер — это захватывающая область науки, и читателя, интересующегося ею, можно отослать к работам Ратнера (Ruttner, 1953), Хатчинсона (Hutchinson, 1957b, 1967), Коула (Cole, 1975), и Ветцеля (Wetzel, 1975).

На водные организмы сильное влияние оказывают физические и химические свойства воды. Как уже отмечалось выше, вода имеет большую удельную теплоемкость, а в твердом (замерзшем) состоянии ее плотность меньше, чем в жидком (поэтому лед плавает). Вода достигает максимальной плотности при 4°C , и вода, имеющая такую температуру, «тонет». Кроме того, вода — это универсальный растворитель, содержащий в растворенном состоянии множество важнейших веществ.

В относительно глубоком типичном озере умеренной зоны ежегодно можно наблюдать заметные изменения температуры, происходящие по одной схеме. Во время теплых летних месяцев вода на поверхности озера нагревается, а поскольку ее плотность при этом уменьшается, образуется поверхностный слой теплой воды, или *эпилимнион* (рис. 3.23, А). (Передача тепла в озере происходит благодаря перемешиванию, вызванному главным образом ветром.) Более глубоко лежащие массы воды, образующие зону так называемого *гиполимниона*, остаются в течение лета холодными, часто сохраняя температуру около 4°C . Промежуточная зона резкого изменения температуры, отделяющая эпилимнион от гиполимниона, называется *металимнионом* (рис. 3.23, Л). (Купаясь в озере, человек может узнать о существовании слоев воды с раз-

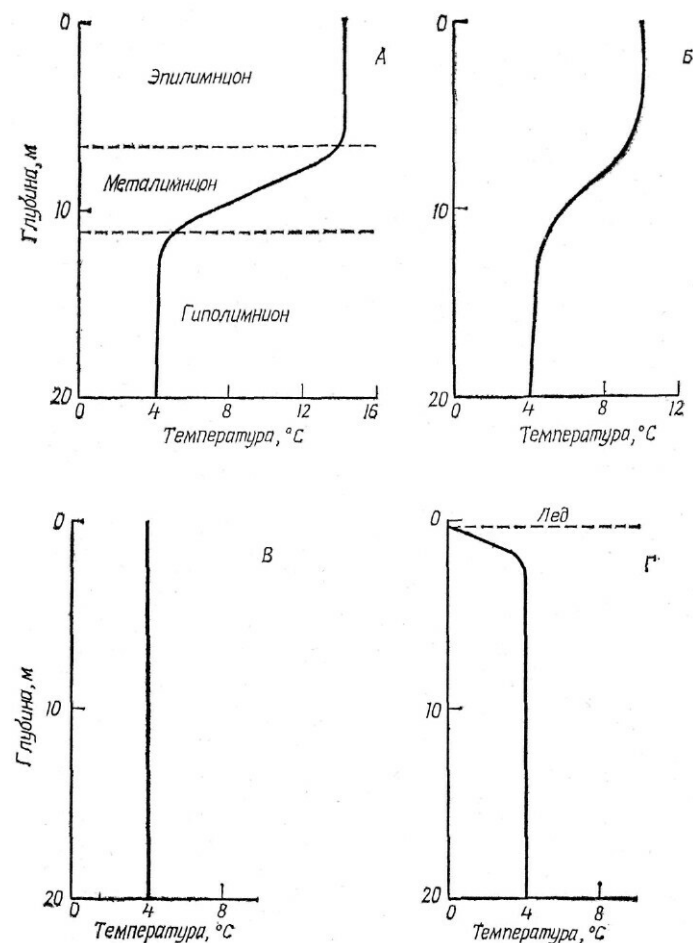


Рис. 3.23. Гипотетическая схема, показывающая сезонные изменения вертикального распределения температуры в глубоком озере умеренной зоны. А. Стратификация в летнее время. Б. Охлаждение верхних слоев воды в начале осени. В. Равномерное вертикальное распределение температуры (в данном случае она равна 4°C), наблюдаемое поздней осенью или в самом начале зимы (состояние гомотермии). Г. Охлаждение воды у поверхности озера слоем льда в морозные, зимние месяцы.

ной температурой, когда, нырнув в глубину или просто опустив ниже ноги, попадает в холодную воду гиполимниона.) Озеро, в котором кривая распределения температуры (или батитермограмма) напоминает ту, что изображена на рис. 3.23, А, называется стратифицированным, так как более теплые слои расположены в нем над более холодными.

Осенью с уменьшением притока солнечной энергии поверхность воды остывает, отдавая тепло окружающей суше и атмосферному воздуху (рис. 3.23, Б). В конце концов эпилимнион охлаждается до температуры гиполимниона, и в озере устанавливается гомотермия (рис. 3.23, В), или период «осеннего перемешивания». С наступлением морозов поверхность озера превращается в лед, а температурный профиль водоема выглядит примерно так, как изображено на рис. 3.23, Г. Весной, когда лед сходит, озере еще раз становится гомотермным (период весеннего перемешивания), после чего поверхностные воды быстро нагреваются и снова устанавливается стратификация.

Благодаря вызывающим течения ветрам вода в поверхностном слое циркулирует. В стратифицированном озере эпилимнион образует более или менее замкнутую ячейку циркуляции, поскольку более глубоко расположенные массы холодной воды только в очень малой степени смешиваются с теплой водой у поверхности. В течение этого периода, называемого периодом летней стагнации, мертвые организмы и взвешенное органическое вещество погружаются в неперемешивающийся гиполимнион. Когда в озере снова устанавливается гомотермия, начинается вертикальная циркуляция водных масс и богатые биогенными элементами глубинные воды возвращаются на поверхность. Данные явления, происходящие весной и осенью, лимнологи называют весенним и соответственно осенним перемешиваниями. Метеорологические условия, особенно скорость ветра и его продолжительность, сильно влияют на перемешивание: если в период гомотермии не наблюдаются сильные ветры, вода в озере может полностью не перемешаться, и большое количество биогенных элементов окажется как бы запертым в глубинах озера. После полного перемешивания характер всей водной массы озера становится одинаковым, и в частности выравниваются концентрации различных растворенных веществ, например кислорода и углекислого газа.

Так как озера различаются по концентрации биогенных элементов и по степени продуктивности, их можно расположить в ряд, характеризующийся постепенным переходом от озер с низким содержанием биогенных элементов и низкой продуктивностью (*олиготрофных*) до озер, характеризующихся высоким содержанием биогенных элементов и высокой продуктивностью (*эвтрофных*). Чистые холодные и глубокие озера, расположенные высоко в горах, как правило, олиготрофные, а более мелкие, теплые и лучше перемешиваемые озера, подобные многим озерам низменностей, обычно эвтрофные. Олиготрофные озера часто населены ценными видами рыб, представляющими интерес для спортивного рыболовства, например форелью, тогда как в эвтрофных озерах часто обитает так называемая «сорная» рыба, например карп. Многие озера, по мере того как они стареют и заполняются донными осадками, претерпевают постепенно процесс естественной эвтро-

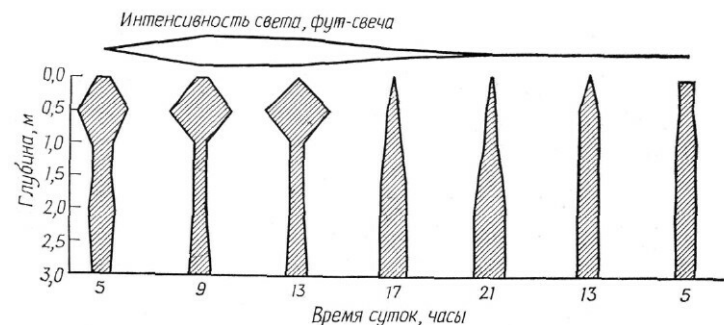


Рис. 3.24. Схема суточных вертикальных миграций, связанных с изменениями освещенности, которые наблюдаются у многих пресноводных планктонных животных. Ширина каждого столбика пропорциональна плотности животных на данной глубине в данное время. (Из Hutchinson, 1967 по Cowles, Brambel.)

фикации, становясь все более и более продуктивными. Человечество ускоряет этот процесс, удобряя озера сточными водами, и благодаря нашему влиянию многие олиготрофные озера быстро превращаются в эвтрофные. Хороший показатель степени эвтрофикации — содержание кислорода летом в глубинных водах. В относительно малопродуктивном озере содержание кислорода слабо меняется с глубиной, и на дне озера кислород имеется в избытке. В противоположность этому в продуктивных озерах содержание кислорода резко падает с глубиной, а около дна в летнее время часто развиваются анаэробные процессы. С началом осеннего перемешивания вода, богатая кислородом, доходит до донных осадков, и там снова создаются возможности для аэробных процессов. Однако, когда такое озеро становится стратифицированным, кислород в его глубинах быстро расходуется бентосными организмами, а восполнение запасов кислорода за счет фотосинтеза происходить не может, так как в глубоких водах он протекает очень слабо или не протекает совсем.

Отмеченные сезонные изменения физических факторов оказывают глубокое влияние на живущие в озере организмы. Ранней весной и после осеннего перемешивания поверхностные воды обогащаются растворенными биогенными элементами, нитратами и фосфатами, и в это время озера умеренной зоны очень продуктивны, тогда как в середине лета для фитопланктона верхних слоев многие биогенные элементы недоступны и первичная продукция сильно уменьшается.

Организмы озерного сообщества обычно распределены во времени и пространстве строго закономерно. Так, существует, например, типичная повторяющаяся сезонная сукцессия планктонных водорослей с максимумом диатомовых зимой, сменяемых весной десмидиевыми и зелеными, которые в свою очередь летом постепенно уступают место сине-зеленым. Состав зоопланктона также

варьирует по сезонам. Такая временная гетерогенность может успешно способствовать процветанию разнообразного планктонного сообщества путем периодического изменения конкурентных преимуществ отдельных видов, что облегчает сосуществование многих видов планктонных растений и животных в сравнительно гомогенной среде (Hutchinson, 1961). Хотя планктон переносится водными течениями, многие планктонные организмы — достаточно сильные пловцы, чтобы выбрать себе подходящую глубину. Такие виды часто совершают настоящие вертикальные миграции в разное время суток и (или) в разные сезоны, пребывая в каждый момент времени на определенной глубине (рис. 3.24).

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Allee et al., 1949; Andrewartha, Birch, 1954; Clapham, 1973; Clarke, 1954; Colinaux, 1973; Collier et al., 1973; Daubenmire, 1947, 1956, 1968; Kendeigh, 1961; Knight, 1965; Kormondy, 1969; Krebs, 1972; Lowry, 1969; Odum, 1959, 1971; Costing, 1958; Ricklefs, 1973; Smith, 1966; Watt, 1973; Weaver, Clements, 1938; Whittaker, 1970.

Жизненные формы растений и биомы

Cain, 1950; Clapham, 1973; Givnish, Vermeij, 1976; Horn, 1971; Raunkaier, 1934; Whittaker, 1970, 1975.

Микроклимат

Collier et al., 1973; Gates, 1962; Geiger, 1966; Lowry, 1969; Schmidt-Nielsen, 1964; Smith, 1966.

Первичная продукция и эвапотранспирация

Collier et al., 1973; Gates, 1965; Horn, 1971; Meyer, Anderson, Bohning, 1960; Odum, 1959, 1971; Rosenzweig, 1968; Whittaker, 1970, 1975; Woodwell, Whittaker, 1968.

Форма, размер и расположение листьев

Bailey, Sinnott, 1916; Clements, 1904; Esser, 1946a, 1946b; Gentry, 1969; Givnish, Vermeij, 1976; Horn, 1971, 1975a, 1975b, 1976; Howland, 1962; Janzen, 1976; Miller, 1977; Opatowski, 1945, 1946; Orians, Solbrig, 1977; Parkhurst, Loucks, 1971; Ryder, 1954; Vogel, 1970.

Почвообразование и первичная сукцессия

Black, 1968; Burges, Raw, 1967; Crocker, 1952; Crocker, Major, 1955; Doeksen, van der Drift, 1963; Eyre, 1963; Fried, Broeshart, 1967; Jenny, 1941; Joffe, 1949; Costing, 1958; Richards, 1974; Schaller, 1968; Waksman, 1952; Whittaker, Walker, Kruceberg, 1954.

Экотоны, континуум растительности и вторичная сукцессия

Clements, 1920, 1949; Horn, 1971, 1975a, 1975b, 1976; Kershaw, 1964; Loucks, 1970; Margalef, 1958b; McIntosh, 1967; Pickett, 1976; Shimwell, 1971; Terborgh, 1971; Whittaker, 1953, 1965, 1967, 1969, 1970, 1972.

Классификация природных сообществ

Braun-Blanquet, 1932; Clapham, 1973; Dice, 1952; Gleason, Cronquist, 1964; Holdridge, 1947, 1959, 1967; McIntosh, 1967; Merriam, 1890; Shelford, 1913a, 1963; Tosi, 1964; Whittaker, 1962, 1967, 1970, 1975.

Водные экосистемы

Clapham, 1973; Cole, 1975; Ford, Hazen, 1972; Frank, 1968; Frey, 1963; Grice, Hart, 1962; Henderson, 1913; Hochachka, Somero, 1973; Hutchinson, 1951, 1957b, 1961, 1967; Mann, 1969; National Academy of Sciences, 1969; Perkins, 1974; Russell-Hunter, 1970; Ruttner, 1953; Sverdrup et al., 1942; Watt, 1973; Welch, 1952; Wetzel, 1975; Weyl, 1970.

Задача физиологической экологии, или экофизиологии, — определить, как организмы функционируют в физических условиях их местообитания, как они адаптируются к этим условиям, как на них реагируют и как используют. Специалистов, занимающихся физиологической экологией, интересуют прежде всего те непосредственные функциональные и поведенческие механизмы, с помощью которых организмы взаимодействуют со своим абиотическим окружением. Совершенно очевидно, что физиологические механизмы должны соответствовать тем экологическим условиям, в которых существует организм, а взаимные ограничения, накладываемые на организм особенностями его физиологии и экологии, приводят к тому, что физиология и экология организмов оказываются в процессе эволюции тесно взаимосвязанными.

Одно из центральных понятий физиологии — *гомеостаз*, или поддержание относительно стабильного внутреннего состояния организма в широком диапазоне меняющихся условий окружающей среды. Гомеостаз достигается не только за счет физиологических механизмов, но также и с помощью соответствующих поведенческих реакций. Примером может служить терморегуляция, позволяющая организмам поддерживать довольно постоянную температуру тела при значительной вариабельности температуры окружающей среды. Следует заметить, однако, что гомеостаз никогда не бывает совершенно идеальным. В процессе эволюции развились самые разнообразные гомеостатические механизмы, в том числе такие, которые сглаживают существующие во внешней среде колебания влажности, интенсивности освещения, концентрации ионов водорода (рН), содержания различных веществ, например солей, и т. д. Эффективно сглаживая пространственную и временную изменчивость физической среды, гомеостаз позволяет организмам существовать и быть активными в пределах очень широкого диапазона внешних условий, увеличивая тем самым их приспособленность. Предмет экологической физиологии чрезвычайно обширен; ссылки на основную литературу приведены в конце этой главы.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ОПТИМУМ И КРИВЫЕ ТОЛЕРАНТНОСТИ

Физиологические процессы при различных условиях протекают с разными скоростями. Скорости большинства процессов, в том

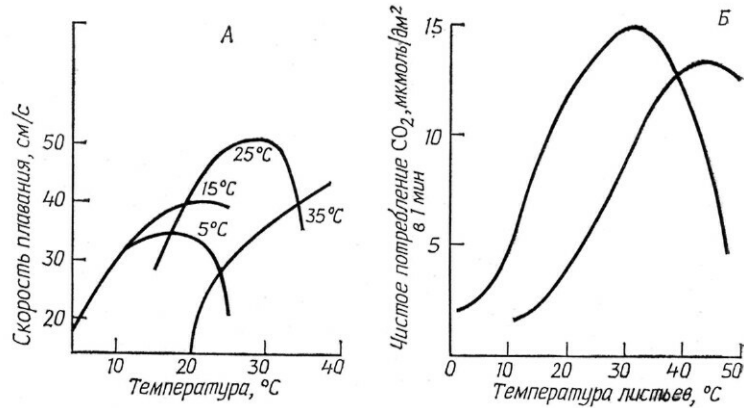


Рис. 4.1. Интенсивность двух физиологических процессов в зависимости от температуры. А. Скорость плавания золотой рыбки у особей, акклиматизированных к разным температурным условиям (температуры акклиматизации указаны около кривых). Заметно, что в большинстве случаев максимальная скорость отмечается при той температуре, к которой данные особи были акклиматизированы. (Из Ricklefs, 1973 по Fry, Hart, 1948.) Б. Интенсивность фотосинтеза в зависимости от температуры листьев у *Artiplex lentiformis* из двух разных местообитаний. (Из Моопеу, Bjorkman, Berry, 1975.)

числе и таких, как движение и фотосинтез, зависят от температуры (рис. 4.1). Скорости других процессов изменяются в зависимости от концентрации различных веществ, например воды, двуокиси углерода, азота или ионов водорода (рН). Кривые интенсивности, этих процессов, известные также под названием *кривых толерантности* (Shelford, 1913b), обычно унимодальны и имеют форму колокола, вершина которого отвечает условиям, оптимальным для данного процесса, а хвосты соответствуют *пределам толерантности*. Для некоторых особей и видов характерны очень острые пики кривых толерантности, иллюстрирующие узкий ее диапазон, тогда как другим свойственны плавные кривые, соответствующие широкому диапазону толерантности. Широкие диапазоны толерантности обычно обозначают приставкой «эври-» (эвритермный, эвригалинный и т. д.), а узкие — приставкой «стено-» (например, стенофаг и т. д.). Сходным образом можно рассматривать использование организмами ресурсов окружающей среды, например пищи или разных микроместообитаний, а успех использования этих ресурсов оценивать количественно в понятиях выживаемости, рождаемости, эффективности добывания пищи и приспособленности.

Иногда в течение жизни особи кривые ее толерантности можно изменить, помещая особь в различные внешние условия. Кратковременные изменения физиологического оптимума называют *аккламацией* или акклиматизацией (рис. 4.1). В эволюционном масштабе кривые толерантности должны отчасти изменяться

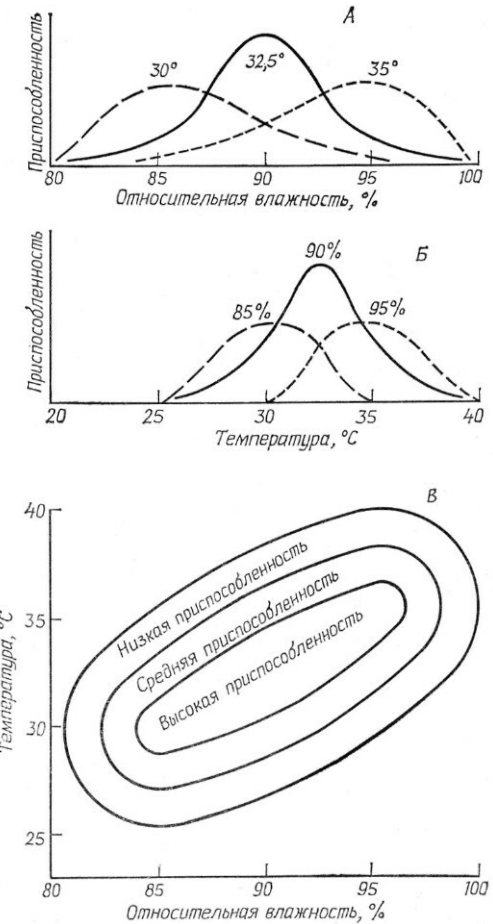


Рис. 4.2. Гипотетические кривые, показывающие, как взаимодействуют две переменные, определяя приспособленность организма. При экстремальных значениях как температуры, так и влажности приспособленность снижается, а диапазон толерантности по отношению к влажности уже при экстремальных температурах, чем при промежуточных.

(Brown, Feldmeth, 1971) по мере того, как естественный отбор приводит их в соответствие с изменившимися внешними условиями. Однако об эволюции толерантности пока известно очень мало, и большинство исследователей просто констатируют тот диапазон условий, в которых может существовать или которые может использовать тот или иной "конкретный организм. Зачастую кривые толерантности просто принимают как нечто данное и неизменное и не рассматривают экологические и эволюционные силы, которые их сформировали.

Интенсивность каких-либо процессов или их толерантность часто оказывается чувствительной к двум или большему числу факторов окружающей среды. Например, приспособленность некоего гипотетического организма к разным микроместообитаниям может зависеть от относительной влажности (или дефицита вода-

ных паров) подобно тому, как это показано на рис. 4.2, А. Предположим, что приспособленность данного организма варьирует также вдоль градиента температуры (рис. 4.2, Б). На рис. 4.2, В показана зависимость изменения приспособленности сразу от двух переменных — влажности и температуры (третья ось — ось приспособленности не показана на рисунке, хотя она и подразумевается). Размах температурных колебаний, выдерживаемых организмом при очень низкой и очень высокой влажности, уже, чем при промежуточных, более оптимальных ее значениях. Сходным образом диапазон толерантности данного организма в отношении влажности при крайних значениях температуры уже, чем при более близких к оптимуму. Температурный оптимум организма зависит от условий влажности, и наоборот. Приспособленность достигает своего максимума при промежуточных значениях температуры и влажности. Следовательно, в данном примере толерантность организмов к температуре и толерантность к относительной влажности взаимосвязаны. Концепция единственного фиксированного оптимума представляет собой артефакт, обусловленный тем, что в каждый конкретный момент времени рассматривают только одно измерение окружающей среды.

ЭНЕРГЕТИКА МЕТАБОЛИЗМА И ДВИЖЕНИЯ

Общее количество энергии, необходимое организму в единицу времени для поддержания своего существования, возрастает с увеличением веса тела (рис. 4.3). Однако, поскольку у мелких животных отношение поверхности тела к объему довольно велико, они обычно характеризуются значительно более высокой интенсивностью обмена и соответственно большими потребностями в энергии на единицу веса тела, чем крупные животные (рис. 4.4). Животные, поддерживающие внутреннюю температуру тела на относительно постоянном уровне, называются *гомойотермными*, а животные, у которых внутренняя температура тела широко варьирует в зависимости от температуры окружающей среды, — *пойкилотермными*. Эти два термина иногда путают с двумя другими, также употребляемыми терминами. Любой организм, получающий свое тепло из наружной среды, называют *эктотермным*, а организм, производящий большую часть собственного тепла в результате протекающего в его теле окислительного метаболизма, называется *эндотермным*. Все растения и подавляющее большинство животных относятся к эктотермным организмам, а настоящие эндотермные организмы — только птицы и млекопитающие, но даже среди них многие в определенный период являются эктотермными. Существуют такие пойкилотермные животные (крупные пресмыкающиеся и некоторые быстро плавающие рыбы, например тунец), которые временами, по крайней мере частично, становятся эндотермными. Некоторые эктотермные животные (многие ящерицы и

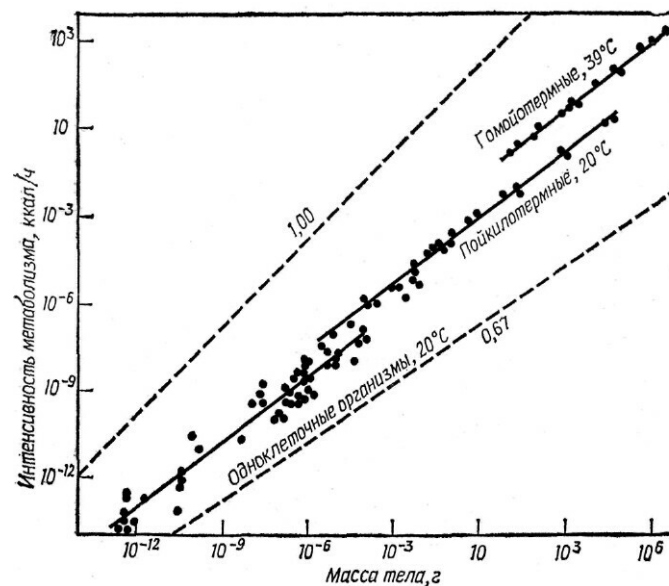


Рис. 4.3. Интенсивность метаболизма у различных организмов разных размеров (логарифмические шкалы по обеим осям). Видно, что общее потребление кислорода возрастает с увеличением размеров тела. (Из Schmidt-Nielsen, 1975.)

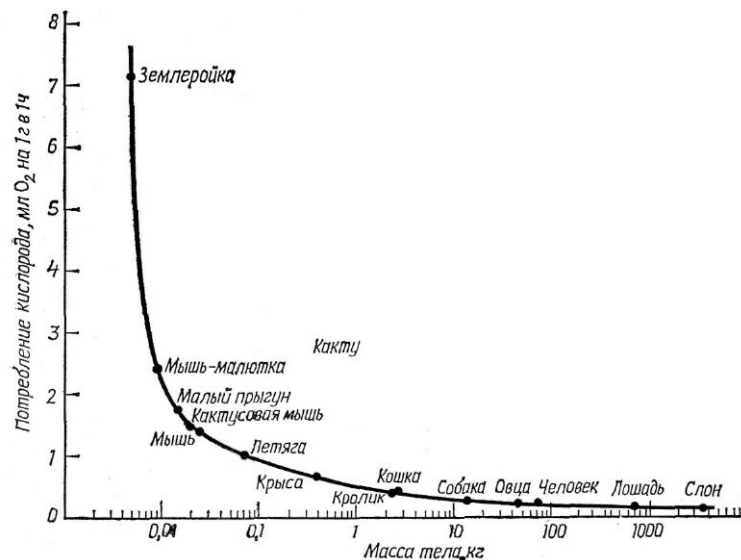


Рис. 4.4. Интенсивность потребления кислорода на единицу массы тела (логарифмическая шкала) для обширной выборки млекопитающих разного размера. (Из Schmidt-Nielsen, 1975.)

летающие насекомые умеренной зоны), находясь в активном состоянии, довольно эффективно регулируют температуру тела при помощи поведенческих реакций. Таким образом, эктотермные организмы иногда могут быть гомойотермными. Температура тела у находящихся в активном состоянии шмеля или пустынной ящерицы может достигать такой же величины, как у птицы или млекопитающего (и следовательно, употребляемые неспециалистами термины «теплокровные» и «холоднокровные» лишь вводят в заблуждение и поэтому должны быть отброшены). Поскольку для поддержания постоянной температуры тела требуется энергия, эндотермные животные характеризуются более высокой интенсивностью обмена и большими потребностями в энергии, чем эктотермные животные такого же веса. Существует четко выраженный нижний предел размеров тела для эндотермных животных, близкий к размерам мелкого колибри или мелкой землеройки (2—3 г). В самом деле, и колибри и землеройки характеризуются необычайно высокой интенсивностью обмена и вследствие этого довольно «рискованными» энергетическими соотношениями, ставящими их в тесную зависимость от постоянного снабжения энергетически полноценной пищей. Мелкие колибри могли бы умереть от голода во время холодных ночей, если бы температура их тела не снижалась и они не впадали бы в состояние оцепенения.

Размер тела, рацион и движение сложным образом взаимосвязаны с энергетикой обмена. Для поддержания своего существования крупным животным требуется большее количество веще-

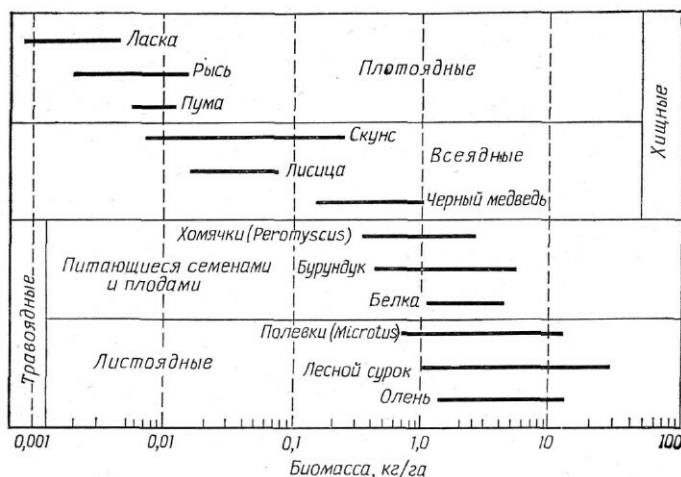


Рис. 4.5. Биомасса (в кг/га) различных млекопитающих, ранжированных в соответствии с типом их питания. Хотя размеры млекопитающих изменяются в пределах класса на пять порядков, различия между видами, потребляющими сходную пищу, значительно меньше. Плотность плотоядных и всеядных во много раз меньше, чем травоядных. (Из Odum, 1959 по Mohr, 1940.)

ства и энергии, чем мелким, и чтобы получить это количество, они вынуждены перемещаться по более обширным пространствам, чем потребляющие сходную пищу животные небольших размеров. Характер питания также влияет на передвижение животного и величину используемой им территории. Поскольку пища травоядных животных, поедающих зеленые части растений (тех, которые пасутся, объедая траву или ошипывая листья с деревьев), обычно имеется в избытке, они, как правило, не занимают большие территории. В отличие от них хищники и те травоядные, которые вынуждены искать свою пищу (например, питающиеся семенами и плодами), часто тратят много времени и энергии на поиски, перемещаясь при этом по большим пространствам. Мак-Нэб (McNab, 1963) назвал первую группу животных «жнецами», а вторую — «охотниками». «Жнецы» обычно используют пищу, имеющуюся в изобилии, а «охотники» специализированы на добывании более редкой пищи. «Охотники», как правило, территориальны, тогда как «жнецы» редко защищают свою территорию. «Жнецы» и «охотники» не образуют дискретных групп, а связаны на самом деле постепенным переходом (рис. 4.5). Животное, ошипывающее листья с какого-либо редкого дерева, с большим основанием может быть отнесено к «охотникам», чем животное, питающееся семенами какого-нибудь обычного растения. Однако подобные промежуточные типы настолько редки, что в большинстве случаев упомянутое разделение следует считать весьма полезным для различных целей. На рис. 4.6 показана корреляция между величиной территории и весом тела для различных видов млекопитающих, разделенных на «жнецов» и «охотников». Аналогичные линии регрессии, но с разным угловым коэффициентом и (или) свободным членом были получены для птиц и ящериц (Schoener, 1968b; Turner, Jennrich, Weintraub, 1969). Очень подвижные животные, например птицы, обычно перемещаются по большим территориям, чем менее подвижные, например наземные млекопитающие и ящерицы. В районах низкой продуктивности, таких, как пустыни, животные, для того чтобы найти достаточное количество пищи, как правило, вынуждены передвигаться по большим пространствам, чем в районах высокопродуктивных. Обширные индивидуальные участки или территории обычно способствуют поддержанию низкой плотности, которая в свою очередь заметно ограничивает возможность развития общественного образа жизни. Последнее обстоятельство особо подчеркивает Мак-Нэб (McNab, 1963), указывая, что сложное общественное поведение обычно появляется в процессе эволюции у «жнецов» и (или) у исключительно подвижных «охотников».

Метаболическая стоимость движения зависит как от его способа, так и от размера тела животного. Цена перемещения единицы веса тела на некоторое стандартное расстояние для крупных животных в действительности меньше, чем для мелких (рис. 4.7).

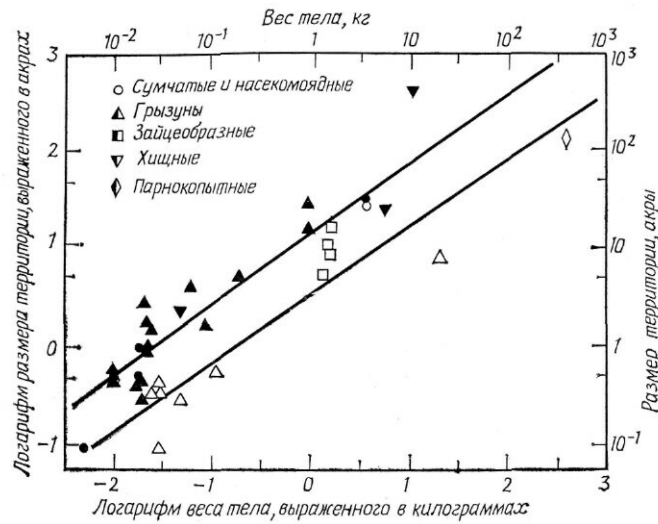


Рис. 4.6. Сопоставление (в логарифмических масштабах) среднего размера территории, занимаемой видом, с его средним весом для ряда млекопитающих, разделенных на «жнецов» (светлые условные знаки и нижняя линия регрессии) и «охотников» (темные условные знаки и верхняя линия регрессии). (Из McNab, 1963.)

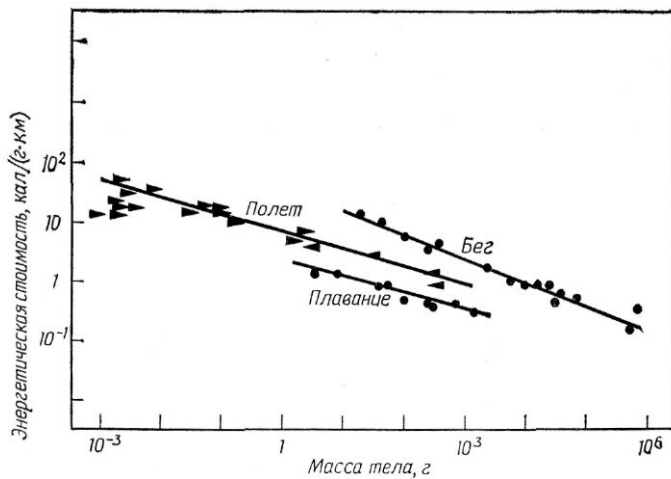


Рис. 4.7. Сравнение энергетической стоимости перемещения единицы веса тела на 1 км при различных способах передвижения. (Из Schmidt-Nielsen, 1975.)

Передвижение по суше требует наибольших затрат, полет характеризуется некоторой средней величиной энергетических затрат, а плавание при условии удлинённой веретеновидной формы тела и нейтральной плавучести наиболее экономично (рис. 4.7).

Физиологи обнаружили множество корреляций между изменениями органов и особенностями метаболизма. Например, у млекопитающих, сильно различающихся по своим размерам, вес сердца всегда составляет около 0,6% общего веса тела, а на объем крови почти неизменно приходится 5,5% массы тела (так как степень развития этих систем органов прямо пропорциональна размеру). Другие физиологические параметры, например площадь поверхности легких у млекопитающих, непосредственно зависят от интенсивности обмена, а не от размеров. Однако объем некоторых органов, например почек или печени, прямо не связан ни с размером тела, ни с интенсивностью обмена (Schmidt-Nielsen, 1975). Подобные «физиологические правила», очевидно, диктуют возможные пути для физиологических изменений, накладывая определенные ограничения на возможные экологические адаптации.

ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ БЮДЖЕТ И ПРИНЦИП ПОДРАЗДЕЛЕНИЯ

Каждый организм располагает определенным ограниченным количеством доступной энергии, которую он может израсходовать на рост, поддержание обмена и размножение. То, каким образом организм подразделяет эту энергию и другие ресурсы для удовлетворения разных, противоречащих друг другу потребностей, представляет для исследователя чрезвычайный интерес, поскольку знание такого подразделения помогает полнее понять проблему взаимоотношения организма с окружающей средой. Кроме того, поскольку любой организм имеет конечный энергетический бюджет, его способность к регуляции и гомеостазу жестко ограничена. Организмы, доведенные до стрессового состояния действием какого-либо фактора, способны выдержать меньший диапазон изменений других факторов (см. рис. 4.2). На разнообразные кривые толерантности или кривые интенсивности физиологических процессов, по-видимому, накладываются определенные ограничения (Levins, 1968). Так, например, их ширина (дисперсия) обычно не может увеличиваться без одновременного уменьшения их высоты и наоборот. Это полезное понятие выменивания, известное как принцип подразделения (allocation), может помочь в понимании и интерпретации многочисленных экологических явлений.

В качестве примера, иллюстрирующего принцип подразделения, представьте себе животное некоторого размера с ротовым аппаратом определенного строения. Часть имеющегося набора жертв является для данного животного оптимальной, а другие менее оптимальны, поскольку они слишком велики или слишком малы,

чтобы их можно было успешно поймать и проглотить. Каждое животное имеет свою «кривую использования», показывающую фактическое число жертв разного размера, съеденных в единицу времени при определенных внешних условиях. В идеализированной абсолютно стабильной и бесконечно продуктивной среде для кривой использования типичен очень острый максимум (дисперсия практически равна нулю), характеризуя, таким образом, организм, использующий только самый оптимальный тип ресурсов. В действительности ограничения и изменения доступности, ресурсов как во времени, так и в пространстве приводят к образованию обычных кривых использования, имеющих определенную ширину и высоту. Согласно принципу подразделения, особь, приспособленная к питанию жертвами, размер которых широко варьирует, предположительно не будет столь эффективной в потреблении жертв постоянного промежуточного размера по сравнению с другой особью, отличающейся более специализированным питанием. Другими словами, тот, кто берется за много дел сразу, не в состоянии хорошо выполнить ни одно из них. Более подробно мы рассмотрим эту проблему в гл. 7 (с. 280—284).

АДАПТАЦИЯ И УХУДШЕНИЕ СРЕДЫ

Организмы приспособлены к выживанию и размножению в характерной для них среде. Они должны взаимодействовать с условиями внешней среды для того, чтобы нормально существовать. Адаптация может быть определена как *соответствие между организмом и его средой*. Растения и животные адаптированы к окружающей среде посредством генетических механизмов, а также посредством более гибких физиологических, поведенческих и эмбриональных механизмов. Различают инстинктивное поведение и научение. Адаптация характеризуется многими измерениями, поскольку большинство организмов должны одновременно соответствовать многим различным аспектам своего местообитания. Таким образом, адаптация организма к окружающей среде включает не только приспособление к физическим условиям, например температуре и влажности, но также и взаимодействие с конкурентами, хищниками и жертвами. Противоречивые требования этих различных компонентов среды часто вынуждают организм принимать компромиссную тактику в процессе адаптации к действию отдельных факторов. Приспособление к любому конкретному компоненту среды требует затраты определенного количества энергии, которое, следовательно, становится уже недоступным для других процессов адаптации. Присутствие хищников, например, вынуждает животных быть крайне осторожными, что в свою очередь, вероятно, уменьшает эффективность их питания и тем самым понижает их конкурентоспособность.

Организмы могут сравнительно легко приспосабливаться к хорошо предсказуемым условиям обитания даже в том случае, если последние подвержены регулярным изменениям, не достигая, однако, при этом экстремальных значений. Адаптация к непредсказуемым условиям гораздо более затруднительна, а адаптация к крайне непостоянным местообитаниям может даже оказаться просто невозможной. У многих организмов в процессе эволюции развились покоящиеся стадии, позволяющие им переживать неблагоприятные периоды, как предсказуемые, так и непредсказуемые. Хорошими примерами могут служить распространенные повсюду однолетние растения и встречающиеся в пустынных районах жаброноги. Яйца жаброногов, находясь в соленой корке высохших пустынных озер, сохраняют **жизнеспособность** в течение многих лет. Когда редкий для пустынных районов дождь заполняет водой какое-либо из этих озер, из яиц вылупляются жаброноги, которые быстро растут, достигают половозрелости и дают снова большое число яиц. Известно, что некоторые семена, возраст которых оценивается в сотни лет, еще сохраняют свою жизнеспособность и прорастают при определенных условиях. Различные изменения местообитания, вызывающие снижение общей адаптации к нему организма, обобщенно называются «ухудшением окружающей среды». Подобные изменения служат причиной направленного отбора, в результате которого происходит приспособление к новым условиям.

Простая модель адаптации к ненаправленному ухудшению внешней среды была разработана Фишером (Fisher, 1930). Он исходил из того, что ни один организм не является «совершенно адаптированным», а на свой лад и в разной степени не соответствует окружающей его среде. Однако можно себе представить идеально адаптированный организм (фактически отражающий определенную среду) и сравнивать с этим организмом реально существующие организмы. Фишер, приводя математические обоснования, оперирует бесконечным числом «измерений» для адаптации (в нашем примере для простоты рассматриваются только три). Вообразите себе пространство адаптации в трех координатах, соответствующих конкуренции, хищничеству и физическому окружению (рис. 4.8). Положению идеального, «совершенно адаптированного» организма в этом пространстве соответствует определенная точка (например, точка *L*), а положению какого-либо конкретного организма соответствует другая точка (например, *B*), расположенная на некотором расстоянии *d* от точки совершенной адаптации. Изменение положения точки *A* соответствует изменениям в окружающей среде, приводящим, к другому оптимуму адаптации, а изменения положения точки *B* соответствуют изменениям в самих, рассматриваемых организмах, например мутациям. Расстояние между двумя точками отражает степень соответствия между организмом и средой, или иначе — уровень адап-

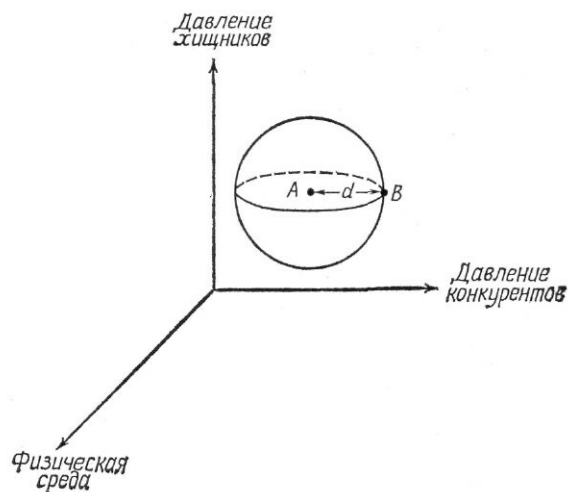


Рис. 4.8. Предложенная Фишером модель адаптации организма и ухудшения среды обитания. Точка *A* соответствует гипотетическому «идеально адаптированному» организму; реальный организм (точка *B*) никогда не адаптирован в совершенстве к своей среде и поэтому всегда располагается на схеме на некотором расстоянии *d* от точки *A*. Сферическая поверхность представляет собой геометрическое место точек, уровень адаптации которых равен уровню адаптации рассматриваемого организма. Очень незначительные ненаправленные изменения, затрагивающие или организм (точка *B*) или среду (точка *A*), могут с равной вероятностью как повысить, так и понизить уровень адаптации *a*.

тации. По мнению Фишера, существует один шанс из двух, что очень незначительные *ненаправленные* изменения, затрагивающие или организм или среду обитания, окажутся для организма полезными (т. е. сократят расстояние между *A* и *B*). Вероятность подобного улучшения связана с величиной происшедшего изменения обратной зависимостью (рис. 4.9). Очень большие перемены, касающиеся как организма, так и окружающей среды, всегда мало адаптивны, поскольку они, даже если происходят в нужном направлении, «перескакивают» через точку более оптимальной адаптации. (Конечно, есть некоторая малая вероятность того, что подобные существенные изменения во внешней среде, или «макромутации», поместят организм в совершенно новую сферу адаптации и, таким образом, поднимут его общий адаптационный уровень.) Фишер проводит здесь аналогию с настройкой микроскопа, при которой очень осторожные движения микрометрического винта в равной степени могут улучшить или ухудшить фокусировку рассматриваемого объекта, но резкие движения макрометрического винта почти наверняка выведут объект из фокуса. Можно представить себе, что организмы «следуют» за средой как в экологическом, так и в эволюционном масштабе времени, изменяясь вслед за изменениями окружающей их среды. Следовательно, если

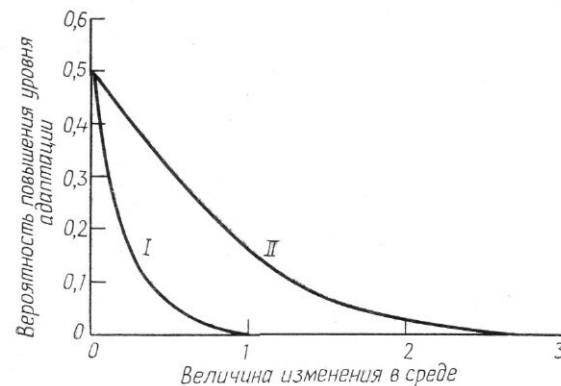


Рис. 4.9. Зависимость вероятности повышения уровня адаптации (т. е. сокращения *d*) от величины ненаправленного изменения в среде для случая большого числа переменных (измерений) среды. Кривые соответствуют двум гипотетическим организмам: высокоадаптированному специализированному (*I*), с узкой зоной толерантности, и менее адаптированному, неспециализированному (*II*), с широкой зоной толерантности и (или) с большим числом размерностей ниши. Любое случайное изменение той или иной силы с большей вероятностью вызовет повышение уровня адаптации у неспециализированного организма, чем у специализированного. (Частично заимствовано из Fisher, 1958a.)

точка *A* сдвигается из-за происходящих в среде суточных, сезонных или долгосрочных флуктуаций, точка *B* следует за ней. Подобное следование за средой может иметь физиологическую (как при акклимации), поведенческую (включая научение) и (или) генетическую (эволюционную) основу в зависимости от временного масштаба изменений, происходящих в среде.

При прочих равных условиях приспособленность отдельных организмов с узкими пределами толерантности, например хорошо адаптированных специализированных форм, при ухудшении среды обычно снижается больше, чем приспособленность организмов, менее специализированных, характеризующихся более пластичными потребностями. Таким образом, формы, более специализированные и (или) имеющие ограниченные гомеостатические возможности, не могут вынести таких крупных перемен во внешней среде, которые успешно выносят формы, неспециализированные или с более развитым гомеостазом (рис. 4.9). Организмы, адаптированные лучше (*d* меньше) и (или) адаптированные к большему числу факторов среды, способны пережить более серьезные перемены во внешней среде, чем организмы, адаптированные хуже (*d* больше) или адаптированные к меньшему числу факторов среды. Модель Фишера приложима только к *ненаправленным* изменениям в любой из частей адаптивного комплекса, например мутациям, и, возможно, к определенным колебаниям климата или другим случайным событиям. Однако, по-видимому, многие перемены во внешней

среде не случайны. Изменения других организмов, связанных с изучаемым, особенно его хищников и жертв, неизменно приводят к снижению степени соотвественности организма окружающей среде и, следовательно, к ухудшению этой среды (гл. 6). Направленные изменения, затрагивающие конкурентов, могут как повысить, так и понизить общий уровень адаптации в зависимости от того, будут ли эти изменения направлены на избегание конкуренции или на усовершенствование конкурентоспособности.

ТЕПЛОВОЙ БЮДЖЕТ И ТЕРМАЛЬНАЯ ЭКОЛОГИЯ

Усредняя данные за достаточно продолжительный период времени, нетрудно убедиться, что количество тепла, получаемое организмом, точно уравновешено количеством тепла, отдаваемым в окружающую среду; если бы этого не происходило, то растение или животное должно либо перегреться, либо охладиться (рис. 4.10). Тепловой бюджет тесным образом связан с энергетическим бюджетом, а поддержание теплового баланса организма, находящегося в условиях непостоянной внешней среды, требует выработки очень разнообразных адаптаций. В разное время суток температура окружающей среды может изменяться, будучи то слишком холодной, то слишком теплой по сравнению с оптимальной для данного конкретного организма. Животные, обитающие в жарких пустынях, должны избегать перегрева, и, следовательно, они должны быть способны эффективно рассеивать тепло и сокращать тепловые нагрузки до минимально возможных. Животные более холодных мест (например, больших высот или полярных районов), напротив, вынуждены избегать переохлаждения, и в процессе эволюции они выработали эффективные средства удержания тепла, например теплоизоляцию (жировую прослойку, перья или мех), которая уменьшает скорость теплообмена организма с внешней средой.

Как мы уже знаем из предыдущих глав, температура среды в отдельных точках земного шара колеблется по-разному как в течение суток, так и в зависимости от времени года. Если нет тенденций к долгосрочному потеплению или похолоданию, то среднегодовая температура в любой точке земли остается из года в год довольно постоянной. Напомним, однако, что диапазон колебаний средних годовых температур в высоких широтах значительно больше, чем в районе экватора (см. табл. 2.1). Животное может уравновесить свой годовой тепловой бюджет, просто позволяя температуре тела следовать за изменениями температуры окружающей среды и оказываясь, таким образом, *пассивным терморегулятором* (рис. 4.11 и 4.12). Очевидно, что это животное является также эктотермным. Другой крайний случай — поддержание абсолютно постоянной температуры тела при помощи физиологических и (или) поведенческих механизмов, которые способствуют рассеиванию

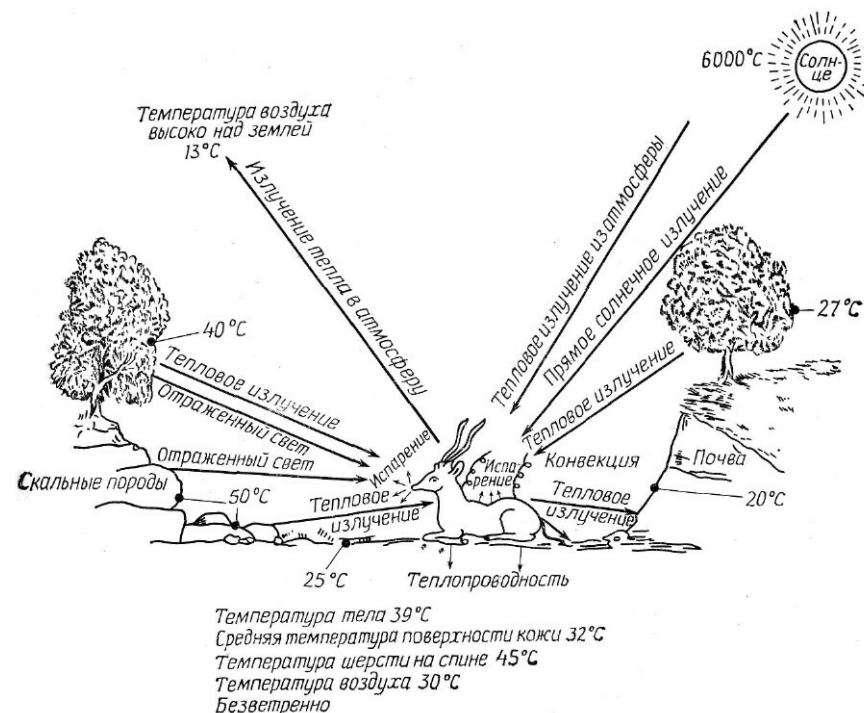


Рис. 4.10. Схема различных путей получения животным тепловой энергии из среды и ее потерь в умеренно-теплых температурных условиях. Обмен теплом между животным и средой примерно пропорционален величине поверхности тела; поскольку мелкие животные характеризуются более высоким отношением поверхности тела к его массе, они соответственно продуцируют и теряют сравнительно больше тепла, чем крупные. (Из Bartholomew, 1972. In: M. S. Gordon (ed.). *Animal Physiology: Principles and Adaptations*. Copyright 1972 by The Macmillan Co., Inc.)

избыточного тепла (или его избеганию) в теплые периоды и удержанию (или выработке) тепла в холодные. У эндотермных животных в холодное время года потребление энергии часто увеличивается, а для того чтобы покрыть возросшие тепловые потери, животные интенсифицируют обменные процессы, что приводит к повышенной теплопродукции. Животные, точно регулирующие температуру тела, являются *активными терморегуляторами* (или, иначе, гомойотермными). Напомним, что регулировать температуру могут как эндотермные, как и эктотермные животные. Конечно, абсолютный конформизм в отношении к температуре и совершенная регуляция связаны между собой промежуточными типами регуляции. Напомним еще раз, что гомеостаз никогда не бывает полным. Совершенно очевидно, что развитие регуляционных способностей имеет свои преимущества, но вместе с тем свя-

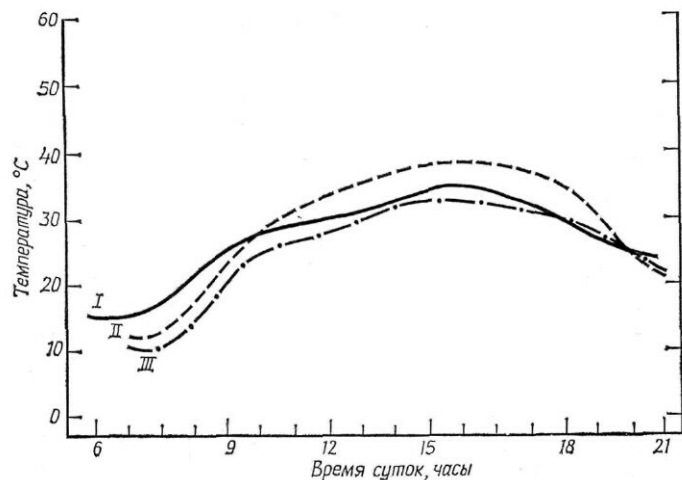


Рис. 4.11. Средняя температура листьев *Larrea divaricata* (III) и *Ambrosia deltoidea* (II) в течение трех солнечных дней в июне при слабом ветре, / — температура воздуха на высоте 30 см. (Из Patten, Smith, 1975.)

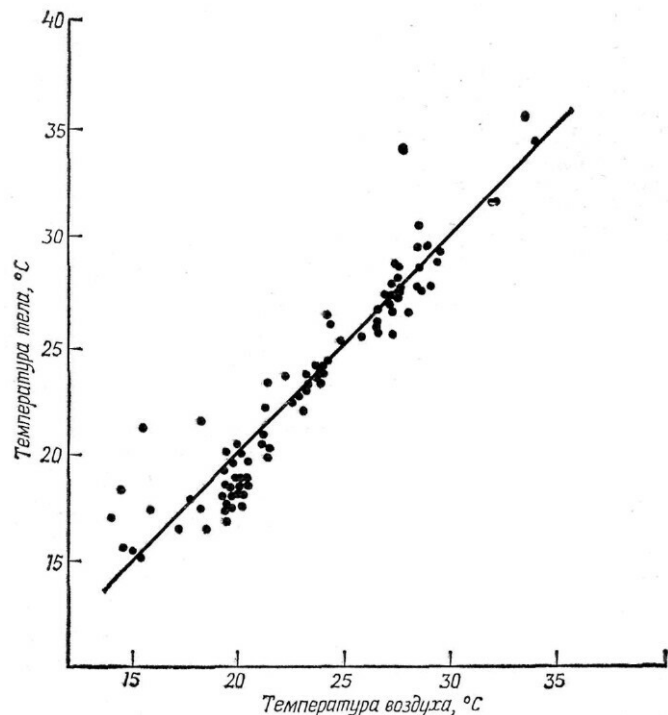


Рис. 4.12. Температура тела у 86 особей ночного вида гекконов (*Nephurus laevisimus*) в сравнении с температурой окружающего воздуха. Прямая линия соответствует температуре, равной температуре воздуха.

зано с определенными затратами и риском, поэтому оптимальный уровень регуляции, согласно существующим концепциям, зависит от точного соотношения затрат и выгод данного процесса в конкретных экологических условиях (Huey, Slatkin, 1976).

Терморегуляция часто обеспечивается не только физиологическими механизмами, но также и поведенческими реакциями. Для иллюстрации последних рассмотрим поведение типичной наземной пустынной ящерицы, ведущей дневной образ жизни. Рано утром, когда температура воздуха низкая, ящерица выбирает среди имеющейся мозаики участков с разной температурой микрообитания с наиболее теплым микроклиматом (например, небольшие углубления на открытой местности или стволы деревьев), стараясь при этом расположиться так, чтобы солнечные лучи падали на нее почти под прямым углом; тем самым максимально увеличивается количество получаемого ею тепла. По мере повышения температуры в течение дня ящерицы начинают искать более прохладные, затененные участки. Некоторые виды при повышении температуры укрываются в норах, а другие забираются повыше от поверхности земли, где прохладнее, и располагаются головой к солнечным лучам, уменьшая таким образом общее количество получаемого телом тепла. Подобное поведение позволяет ящерицам сохранять активность в течение более продолжительного периода времени, чем это было бы возможно, если бы температура их тела пассивно следовала за температурой окружающей среды. Вероятно, виды, обладающие подобными поведенческими адаптациями, являются более сильными конкурентами и могут более эффективно спасаться от хищников.

В жарких засушливых районах обычно обитает множество разнообразных ящериц, тогда как в более холодных районах, под пологом леса, число видов и особей ящериц значительно меньше. Способствуя снижению интенсивности метаболизма, наблюдаемому как в течение суток, так и в течение года, пойкилотермия позволяет ящерицам успешно использовать случайные источники пищи. Кроме того, большинство эндотермных дневных птиц и млекопитающих вынуждены на охлаждение тела в жаркое полуденное время суток затрачивать значительную часть энергии метаболизма, ящерицы же могут успешно сглаживать временную гетерогенность среды, пассивно пережидая неблагоприятные периоды под землей и снижая при этом интенсивность обмена. (Некоторые пустынные грызуны впадают в спячку, когда в окружающей среде не хватает пищи и (или) воды.) Пойкилотермностью ящериц можно, по-видимому, частично объяснить тот факт, что в засушливых районах их больше, чем птиц и млекопитающих. Леса и степи представляют собой, вероятно, слишком прохладные и затененные местообитания для эктотермных ящериц, которые не могут здесь прогреться на солнцепеке достаточно, чтобы стать активны-

ми. В противоположность этому птицы и млекопитающие чувствуют себя в умеренных областях хорошо, что в какой-то степени объясняется их эндотермной природой.

ВОДНЫЙ РЕЖИМ У ПУСТЫННЫХ ОРГАНИЗМОВ

Поскольку сохранение воды — главная задача пустынных животных, их физиологические и поведенческие адаптации для получения воды и ее экономного расходования изучены очень хорошо. Эти интересные адаптации чрезвычайно разнообразны. Подобно энергетическому и тепловому бюджету водный бюджет также должен быть уравновешен: потери воды должны возмещаться ее поступлениями. В качестве примера механизма запасаения воды рассмотрим развитие корневой системы у растений. Как правило, пустынные растения должны иметь значительно более развитую корневую систему, чем растения относительно влажных областей. В одной из работ (Caldwell, Fernandez, 1975) было показано, что у многолетних кустарников, произрастающих в пустыне Большого Бассейна, почти 90% биомассы приходится на подземные ткани, тогда как в сухом широколиственном лесу на корни приходится значительно меньшая (около 10%) доля суммарной биомассы. Кустарники *Larrea divaricata* имеют не только поверхностные корни, но также и чрезвычайно глубокий стержневой корень, который часто достигает водоносных горизонтов. Этот длинный стержневой корень снабжает растение водой даже во время продолжительной засухи, когда поверхностные слои почвы содержат ничтожно малое количество влаги. Кактусы, напротив, имеют хорошо развитую, но относительно неглубокую корневую систему, и в засушливые периоды они используют запасенную воду. Для многих пустынных растений характерны жесткие листья ксерофитного типа, не позволяющие испаряться большому количеству влаги (вследствие этого фотосинтез протекает в них также с небольшой интенсивностью). В пустыне встречаются и мезофитные растения, причем фотосинтез протекает у них очень интенсивно, но растут они только в сравнительно влажные периоды, а в засушливые теряют листья и переходят в состояние покоя (см. с. 054—055). Помимо этого, растения могут уменьшать расход воды в полуденную жару, закрывая устьица и опуская листья. Многие пустынные растения и животные адсорбируют и используют влагу из атмосферы и (или) с субстрата. Большая часть их способна выносить значительное обезвоживание. Верблюды в период недостатка воды живут не за счет сделанных предварительно запасов воды, как это часто считают, а благодаря тому, что в связи с нехваткой влаги могут потерять до четверти своего веса (Schmidt-Nielsen, 1964). У верблюдов, как и у многих пустынных животных, сохранению воды способствует то, что температура их тела в середине дня может повышаться. Мелкие

млекопитающие, живущие в пустыне, например кенгуровые крысы, не пьют воды совсем, существуя только за счет метаболической воды, полученной при окислении потребленной пищи. В данном случае налицо взаимодействие энергетического и водного бюджетов. Большинство пустынных грызунов ведут ночной образ жизни и, следовательно, избегают расходования воды на терморегуляцию, проводя жаркие дневные часы в прохладных норах под землей, где сохраняется высокая относительная влажность, и сокращая тем самым потери воды на испарение до минимума. Характерно, что большая часть пустынных животных прибегает к охлаждению посредством различных механизмов, связанных с испарением, например при помощи учащенного дыхания, только в исключительных случаях. Моча кенгуровых крыс очень концентрированная, а фекалии их тоже содержат очень мало влаги (Schmidt-Nielsen, 1964). Многие другие пустынные животные также сокращают до минимума потери воды, связанные с экскрецией. Птицы и ящерицы в больших количествах образуют твердые продукты катаболизма, в частности мочевую кислоту, а не мочевину, уменьшая тем самым потери воды на выделение. Пустынные ящерицы сохраняют также воду, укрываясь в жаркое время суток в норах и снижая интенсивность обмена.

ДРУГИЕ ЛИМИТИРУЮЩИЕ ФАКТОРЫ

Многие ионы, в том числе ионы кальция, хлора, магния, азота, калия и натрия, могут иметься в количествах, недостаточных для того или иного конкретного организма, и, следовательно, должны расходоваться экономно. Функция нервной системы у животных зависит от наличия ионов натрия, калия и хлора, которые часто бывают доступны только в ограниченных количествах. Многие травоядные млекопитающие, питаясь растительной пищей, получают мало натрия (у растений нет нервов, и натрий не имеет существенного значения для протекающих в растительном организме физиологических процессов), поэтому эти животные должны сохранять натрий и (или) найти дополнительные его источники, например солонцы. По мнению Финн (Feeny, 1975) способность растений обходиться без натрия может даже рассматриваться как своеобразная тактика защиты от травоядных. Сходным образом многим насекомым, например бабочкам *Heliconius*, не хватает аминокислот, и они дополняют свою диету богатой белками пыльцой (Gilbert, 1972).

Потребности каждого организма в биогенных элементах и витаминах в значительной степени обусловлены эволюцией его метаболических путей; кроме того, эти пути сами могут определять некоторые его пищевые потребности. В качестве иллюстрации приведем следующий пример: подавляющее большинство позво-

ночных могут самостоятельно синтезировать аскорбиновую кислоту, однако человек и некоторые приматы не обладают такой способностью и их ежедневный рацион должен включать некоторое количество аскорбиновой кислоты, известной также под названием витамина С. Среди тысяч других видов млекопитающих известны только два, утратившие способность синтезировать аскорбиновую кислоту: морская свинка и один из видов крыланов, обитающий в Индии и питающийся плодами. Некоторые виды птиц также нуждаются в том, чтобы их диета включала витамин С. Таким образом, лягушка, ящерица, воробей и крыса могут сами синтезировать аскорбиновую кислоту, но мы этого сделать не в силах. Почему естественный отбор благоприятствовал потере способности продуцировать столь важное для жизни вещество? Полинг (Pauling, 1970) полагает, что животные, утратившие способность к синтезу аскорбиновой кислоты, эволюционировали в такой среде, где большие запасы этого вещества содержались в их пище. В подобных условиях действительно целесообразно редуцировать ставшую излишней систему синтеза аскорбиновой кислоты в пользу развития каких-либо других возможностей. Напротив, отбор должен благоприятствовать способности организмов синтезировать любое необходимое вещество, если это вещество не может с гарантией быть получено из наличной пищи (конечно, организмы не способны при этом синтезировать химические элементы, например травоядные не могут образовывать необходимый им натрий).

СЕНСОРНЫЕ СПОСОБНОСТИ ОРГАНИЗМОВ И СИГНАЛЫ, ПОСТУПАЮЩИЕ ИЗ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ

Способности животных воспринимать окружающую среду чрезвычайно разнообразны. Большинство (за исключением некоторых обитателей пещер и морских глубин) ориентируются с помощью света. Однако видимый спектр и острота зрительного восприятия могут очень сильно различаться. Для некоторых животных, - например насекомых, ящериц и птиц, характерно цветное зрение, тогда как другим (например, большинству млекопитающих, за исключением белок и приматов) оно не свойственно. Муравьи, пчелы и некоторые птицы могут воспринимать поляризованный свет и ориентироваться по положению солнца; у голубей существует малопонятная система обратной связи, позволяющая им успешно возвращаться домой даже в том случае, когда их зрение выключено с помощью темных контактных линз. Многие виды растений и животных умеренной зоны способны предчувствовать сезонные изменения климата по изменению длины светового дня (а некоторые — по изменению атмосферного давления). У некоторых змей, например ямкоголовых и удавов, есть рецепторы, воспринимающие инфракрасные лучи, что позволяет этим живот-

ным находить и схватывать эндотермных жертв в полной темноте. Большинство животных обладают слухом, хотя чувствительность к отдельным частотам очень сильно варьирует, а некоторые виды могут воспринимать ультразвуковые сигналы. Летучие мыши и дельфины испускают ультразвуковые сигналы, которые используют в качестве эхо-локационных средств при навигации. Подобно им электрические рыбы, ведущие ночной образ жизни, исследуют свое непосредственное окружение с помощью электрических полей, которые сами генерируют. В некоторых последних работах предполагается, что птицы способны воспринимать магнитные поля.

Только немногие животные, в том числе птицы и человек, обладают довольно слабым обонянием, тогда как подавляющее большинство животных имеют очень чувствительные хеморецепторы и (или) органы обоняния. Самцы определенных видов ночных бабочек способны различать крайне малые концентрации феромонов, выделенных самкой, удаленной на километр с наветренной стороны, что весьма облегчает им поиск самок, находящихся на больших расстояниях. Сходным образом навозные жуки используют зигзагообразный полет для того, чтобы, улавливая распространяющийся по ветру запах, с поразительной точностью обнаружить фекальные массы.

Различные сигналы, поступающие из окружающей среды, снабжают животное информацией, разнообразной как в качественном, так и в количественном отношении. Одни сигналы используются для того, чтобы поймать добычу или избежать хищника, другие могут помочь согласовать сроки размножения с наступлением периода, благоприятного для воспитания молоди. Некоторые сигналы ближе к обычному шуму, и они менее важны для животного, чем другие. Способность к обработке информации, полученной из среды, ограничена реальными возможностями нервной системы. Согласно принципу подразделения и понятию выменивания, животное не может воспринимать все сигналы окружающей среды одинаково хорошо. Если способность улавливать широкий диапазон внешних стимулов действительно связана со снижением остроты восприятия каждого типа сигналов, то естественный отбор должен усовершенствовать способности восприятия некоторых критических видов информации в ущерб развитию восприятия других, менее важных стимулов. Очевидно, что эхо-локация в высшей степени необходима летучим мышам, ведущим ночной образ жизни, тогда как в зрении они нуждаются значительно меньше. Напротив, для белки, обитающей на деревьях и ведущей дневной образ жизни, относительная важность этих двух чувств находится в обратном соотношении. В пределах филогенетических ограничений, накладываемых эволюционным прошлым, сенсорные способности животных можно трактовать как своего рода биологическое испытание значимости для данного вида разных типов восприятия информации и разных сигналов.

АДАПТИВНЫЕ КОМПЛЕКСЫ

Согласно основному положению данного раздела, каждый конкретный организм обладает уникальным коадаптированным комплексом физиологических, поведенческих и экологических особенностей, дополняющих друг друга и способствующих более успешному его размножению. Подобное созвездие адаптации называли оптимальной композицией (design; Rosen, 1967) или *адаптивным комплексом* (suite; Bartholomew, 1972).

В качестве примера рассмотрим обитающую в пустыне рогатую ящерицу *Phrynosoma platyrhinos*. Различные особенности ее анатомического строения, поведения, диеты, временной активности, терморегуляции и тактики размножения, будучи проанализированы в их взаимосвязи, могут дать обобщенную картину экологии этого интересного животного (Pianka, Parker, 1975). Рогатые ящерицы специализируются на питании муравьями и обычно, кроме них, ничего не едят. Поскольку муравьи — животные мелкие и содержат много неусвояемого хитина, ящерица должна поедать их в большом количестве. Соответственно вид, специализирующийся на питании муравьями, должен обладать большим, относительно размеров тела, желудком. Вес желудка рогатой ящерицы, выраженный в долях от веса тела, составляет значительную величину (13%) по сравнению с желудками других симпатрических видов ящериц, включая травоядную игуану *Dipsosaurus dorsalis*, хотя обычно у травоядных скорость ассимиляции ниже и они имеют более крупный желудок, чем хищники. Обладание таким объемистым кишечником приводит к изменению формы тела (тело этих животных напоминает бочонок), что в свою очередь снижает скорость их движения и ограничивает способность удирать от хищников. Вследствие этого естественный отбор благоприятствовал развитию шипов на поверхности тела и скрытного образа жизни, хотя большинству видов ящериц свойственны гладкая поверхность и высокая подвижность, позволяющая быстро скрываться от врагов. Вероятность быть съеденным хищником возрастает тогда, когда животное в поисках пищи пребывает длительное время на открытых пространствах. Снижение подвижности, даже под угрозой потенциального хищника, может оказаться выгодным, так как движение привлекает внимание хищника и уменьшает преимущества, даваемые покровительственной формой и окраской тела. Подобная сниженная подвижность, несомненно, хотя бы отчасти объясняет большую изменчивость температуры тела у *Phrynosoma*, которая значительно превышает таковую у всех других симпатрических видов ящериц.

Phrynosoma platyrhinos, активна также в течение более продолжительного времени по сравнению с другими, совместно с ней обитающими видами. Значительные колебания температуры тела рогатой ящерицы, наблюдаемые в природных условиях, вероятно,

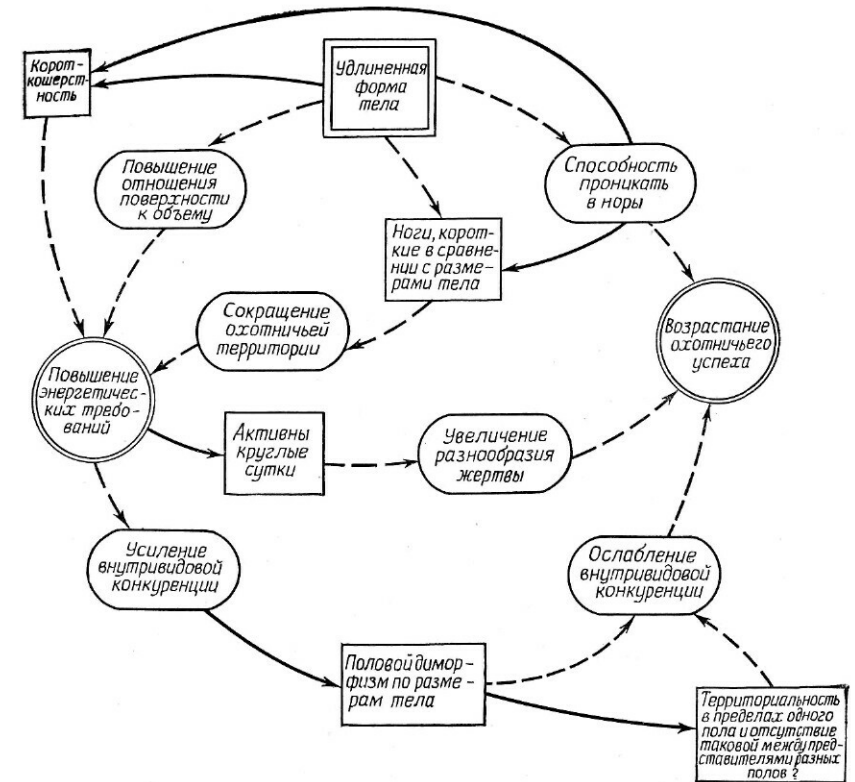


Рис. 4.13. Схема взаимодействия различных факторов, обусловивших эволюцию удлинненной формы тела у мелких куньих. В кружках указаны первичные последствия появления в процессе эволюции удлинненного тела; в эллипсах — вторичные последствия; в прямоугольниках — те фенотипические признаки куньих, на которые влияет развившаяся в процессе эволюции удлинненная форма тела. Сплошные линии обозначают давление отбора, а пунктирные — неизбежные причинные следствия. Изменения происходят в направлениях, указанных стрелками, до тех пор, пока отбор благоприятствует более вытянутой форме тела. (Из Brown, Lasiewski, 1972. Copyright by the Ecological Society of America.)

объясняются как большей продолжительностью периода активности, так и малыми перемещениями животных из тени на солнце и обратно (большинство встреченных особей обычно держится на солнце). Очевидно, у рогатой ящерицы имеется больше времени для такого вида активности, как питание, а видам, специализирующимся на питании муравьями, всегда требуется для этого много времени. Специализация на питании муравьями экономически оправдана только тем, что последние образуют четко выраженные скопления в пространстве и, следовательно, являются концентрированным источником пищи. Для того чтобы извлечь пользу из

питания этой сконцентрированной, но не очень питательной пищей, у *P. platyrhinos* в процессе эволюции выработался уникальный комплекс адаптации, включающих объемистый желудок, шипы на поверхности тела, продолжительный период активности и ослабленную терморегуляцию (эвритермность). То, что взрослые рога-тые ящерицы затрачивают так много энергетических ресурсов на размножение, вероятно, представляет собой прямое следствие их массивной формы тела. У тех ящериц, которые вынуждены сохранять высокую подвижность для того, чтобы убежать от хищников (как, например, у *Cnemidophorus*), вряд ли следует ожидать столь большого относительного веса яиц, как у видов, подобных *P. platyrhinos*, почти целиком полагающихся в защите от хищников на свои шипы и защитную окраску.

Энергетика обмена у мелких куньих представляет собой другой, более близкий к физиологии пример комплекса адаптации (Brown, Lasiewski, 1972). Благодаря своей удлинённой и утончённой форме тела мелкие куньи характеризуются высоким отношением поверхности к объёму по сравнению с другими млекопитающими более обычной формы и вследствие этого имеют более высокие энергетические потребности. По-видимому, преимущества, даваемые удлинённой формой тела, превышают недостатки, связанные с большими энергетическими затратами: в противном случае естественный отбор не способствовал бы возникновению в эволюции типичной формы мелкого куньего. По мнению некоторых исследователей (Brown, Lasiewski, 1972), главное преимущество удлинённой формы тела связано с возможностью проникать в норы своих жертв — мелких млекопитающих, что повышает эффективность охоты и позволяет сбалансировать свой энергетический бюджет (рис. 4.13). Другие возможности, предоставляемые удлинённой формой тела, — это выработка в процессе эволюции значительного полового диморфизма, выражающегося в различии самца и самки по размерам, что позволяет снизить пищевую конкуренцию между полами посредством использования жертв разного размера. У родственных мелким куньим скунсов и барсуков столь заметного полового диморфизма по размерам не наблюдается.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Bligh, 1973; Cloudsley-Thompson, 1971; Florey, 1966; Folk, 1974; Gates, Schmerl, 1975; Gordon, 1972; Guyton, Horrobin, 1974; Hadley, 1975; Hochachka, Somero, 1973; Levitt, 1972; Prosser, 1973; Schmidt-Nielsen, 1964, 1975; Vernberg, Vernberg, 1974; Vernberg, 1975; Wieser, 1973; Yousef, Horvath, Bullard, 1972.

Физиологический оптимум и кривые толерантности
Brown, Feldmeth, 1971; Ruibal, Philibosian, 1970; Schmidt-Nielsen, 1975; Shelford, 1913b.

Энергетика метаболизма и движения
McNab, 1963; Pearson, 1948; Schmidt-Nielsen, 1972, 1975; Schoener, 1968b; Tucker, 1975; Turner, Jennrich, Weintraub, 1969.

Энергетический бюджет и принцип подразделения
Fitzpatrick, 1973; Levins, 1968; Randolph, Randolph, Barlow, 1975.

Адаптация и ухудшение среды

Fisher, 1930, 1958a, 1958b; Henderson, 1913; Maynard Smith, 1976; Van Valen, 1973, 1974.

Тепловой бюджет и термальная экология

Bartholomew, 1972; Bartlett, Gates, 1967; Brown, Feldmeth, 1971; Brown, Lasiewski, 1972; Cowles, Bogert, 1944; Dawson, 1975; Gates, 1962; Hamilton, 1973; Heinrich, 1975; Huey, Slatkin, 1976; Porter, Gates, 1969; Porter et al., 1973; Ruibal, 1961; Ruibal, Philibosian, 1970; Schmidt-Nielsen, 1964; Schmidt-Nielsen, Dawson, 1964; Whitlow, 1970; Wiesser, 1973.

Водный режим у пустынных организмов

Cloudsley-Thompson, 1971; Folk, 1974; Gindell, 1973; Hadley, 1975; Main, 1976; Schmidt-Nielsen, 1964, 1975.

Другие лимитирующие факторы

Feeny, 1974; Gilbert, 1972; Pauling, 1970.

Сенсорные способности организмов и сигналы, поступающие из окружающей среды
Griffin, 1958; Machin, Lissmann, 1960; Schmidt-Nielsen, 1975.

Адаптивные комплексы

Bartholomew, 1972; Brown, Lasiewski, 1972; Frazzetta, 1975; Pianka, Parker, 1975b; Rosen, 1967; Wilbur, 1977.

Принципы популяционной

экологии

5

ВВЕДЕНИЕ

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

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

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

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

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

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

ТАБЛИЦЫ ВЫЖИВАНИЯ И ТАБЛИЦЫ РАЗМНОЖЕНИЯ

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

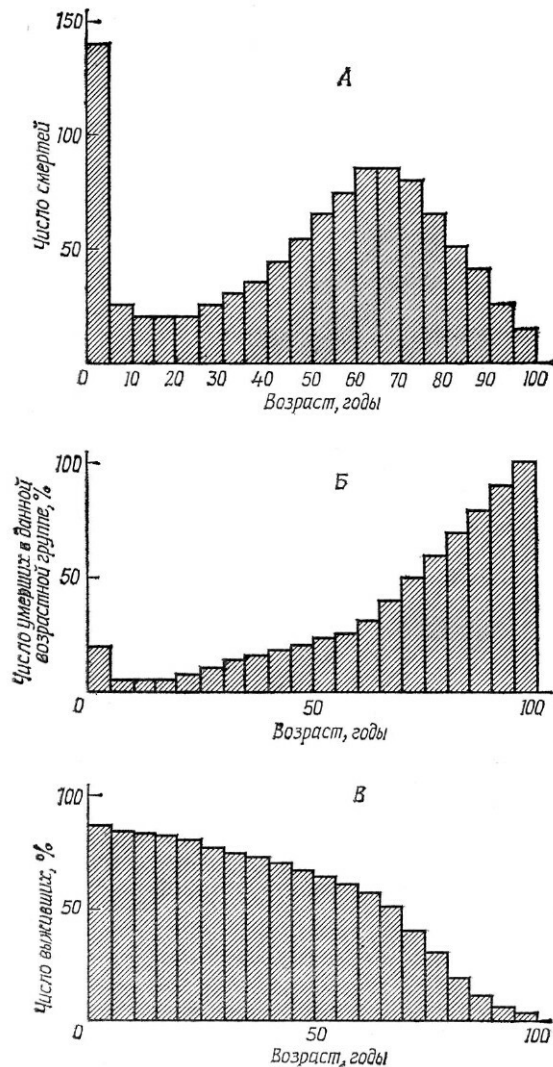


Рис. 5.1. Гипотетические данные, характеризующие смертность в некой популяции человека, используемые при расчете страховой суммы (сведения по каждому полу в принципе должны рассматриваться отдельно). *А.* Необработанные данные, показывающие распределение общего количества смертей по разным возрастам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

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

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

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

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

В формализованном виде данное положение может быть записано следующим образом:

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

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

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

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

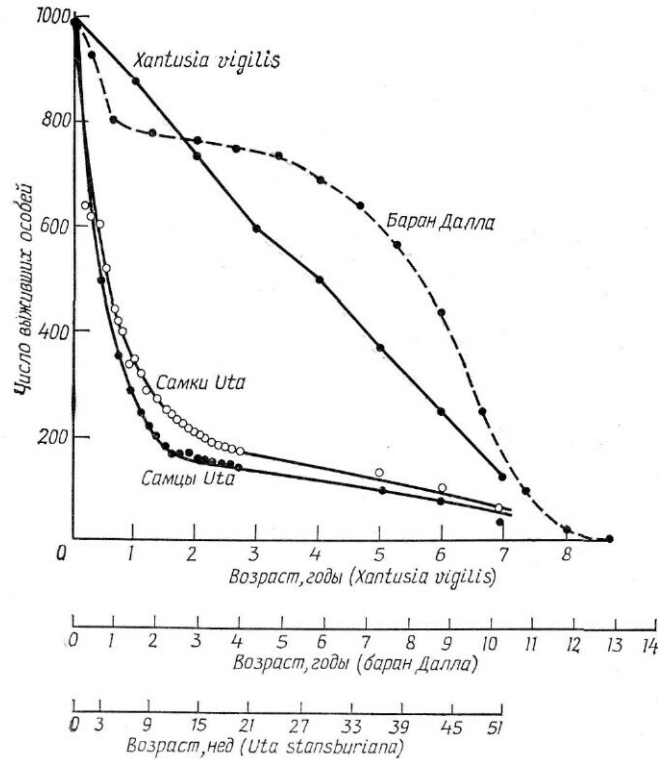


Рис. 5.2. Несколько кривых выживания в арифметическом масштабе (сравните их с сильно выпуклыми кривыми при представлении данных в полулогарифмическом масштабе, как это показано на рис. 5.3). Хотя обычно пользуются и теми и другими графиками, предпочтение все же следует отдать полулогарифмическим. График,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

Ожидаемая продолжительность жизни:

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

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

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

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

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

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

Репродуктивная ценность:

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

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

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

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

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

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

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

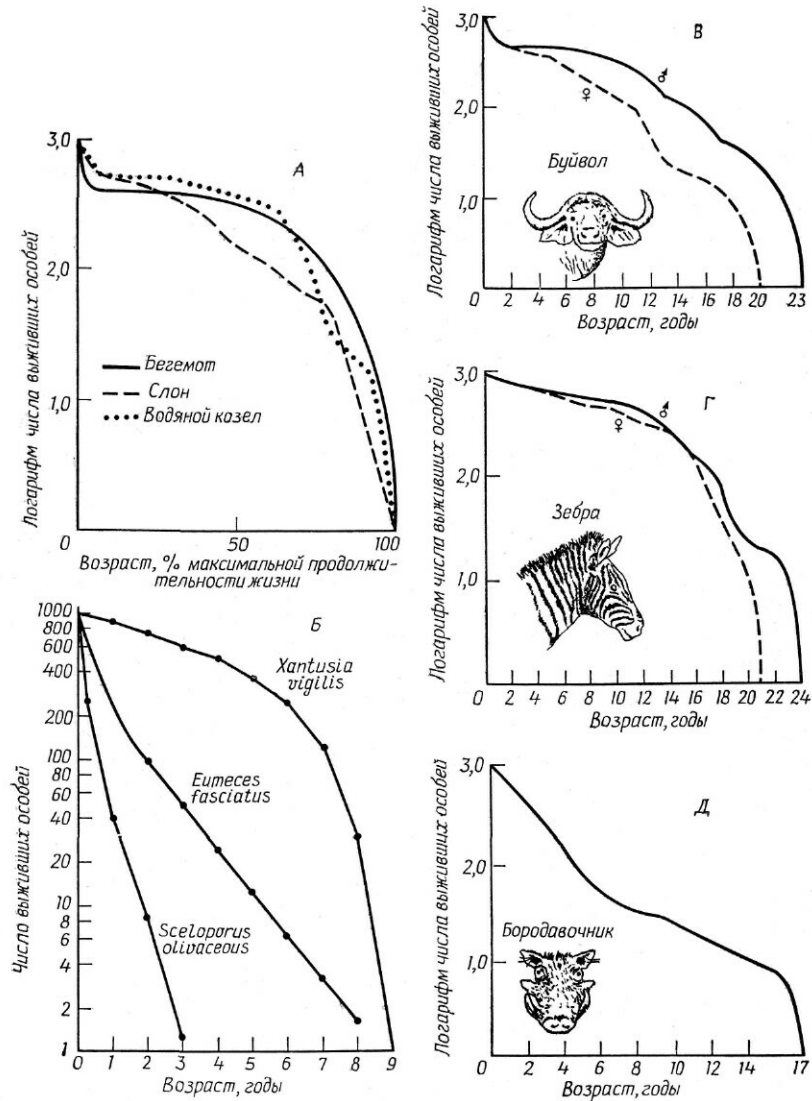


Рис. 5.3. Кривые выживания для некоторых видов животных, представленные в полулогарифмическом масштабе. Сравните кривую для *Xantusia* (Б) с кривой для этого вида на рис. 5.2, построенной по тем же самым данным. Преимущество полулогарифмической шкалы в том, что прямая на таком графике соответствует одинаковой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

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

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

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

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

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

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

ЧИСТАЯ СКОРОСТЬ РАЗМНОЖЕНИЯ И РЕПРОДУКТИВНАЯ ЦЕННОСТЬ

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

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

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

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

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

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

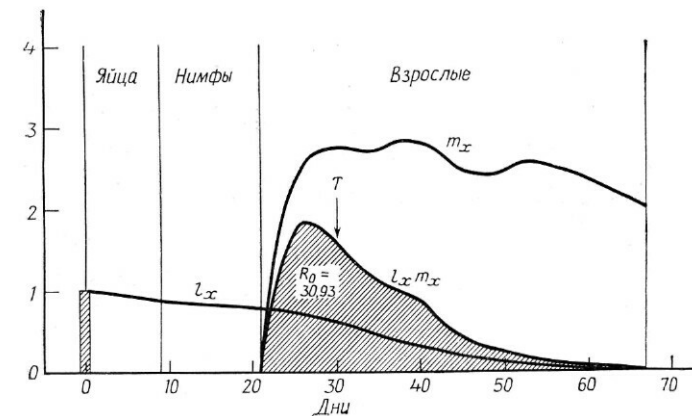


Рис. 5.4. Непрерывное распределение величин l_x и m_x и их произведений $l_x m_x$ для популяции вши *Pediculus humanus* в зависимости от возраста. Заштрихованная площадь под кривой $l_x m_x$ соответствует реализованной плодовитости, которая равна чистой скорости размножения R_0 . (Из Smith F. E. Dynamics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

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

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

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

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

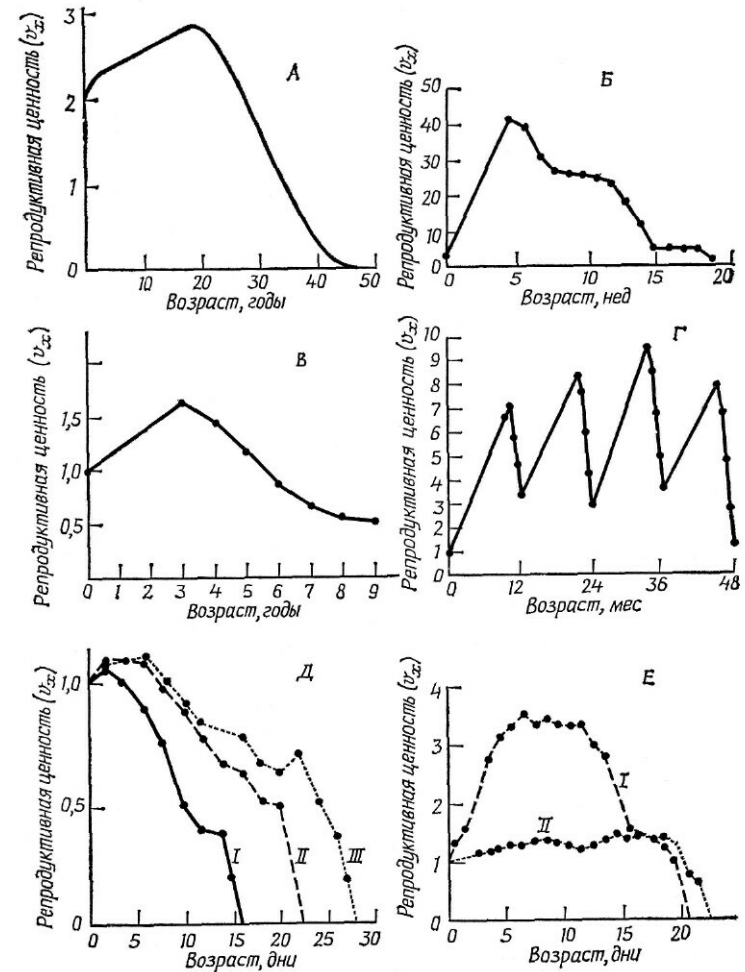


Рис. 5.5. Изменение репродуктивной ценности в зависимости от возраста для различных популяций. А. Женщины Австралии (1911 г.). (Из Fisher 1958a.) Б. Лабораторная популяция жуков *Calandra oryzae*. (По данным Birch, 1948.) В. Живородящая ящерица *Xantusia vigilis* (из Калифорнии), дающая по одному помуту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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

СТАБИЛЬНОЕ ВОЗРАСТНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ

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

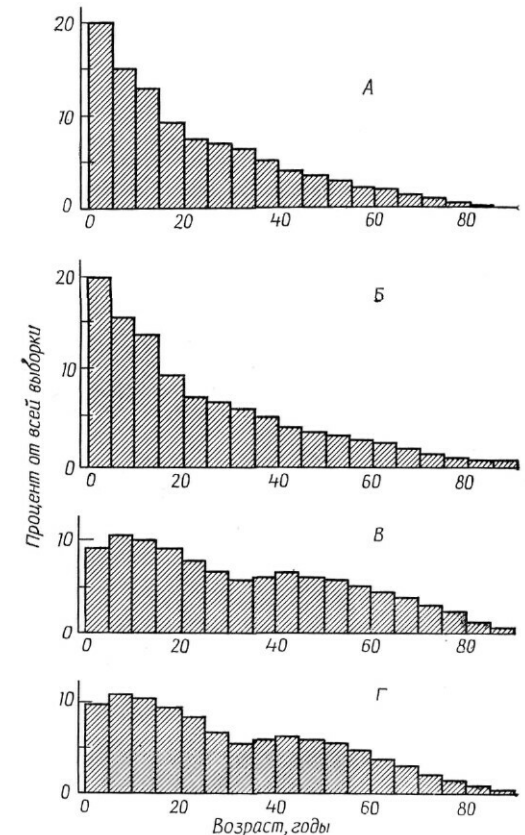


Рис. 5.6. Возрастные распределения двух популяций человека: быстро растущей популяции Алжира (А — женщины, Б — мужчины) и не столь быстро увеличивающейся популяции США (В — женщины; Г — мужчины). (Из Krebs, 1972 по данным 1968 г. Demographic Yearbook of the United Nations, Copyright, United Nations,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

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

СПЕЦИФИЧЕСКАЯ СКОРОСТЬ ЕСТЕСТВЕННОГО УВЕЛИЧЕНИЯ ПОПУЛЯЦИИ

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

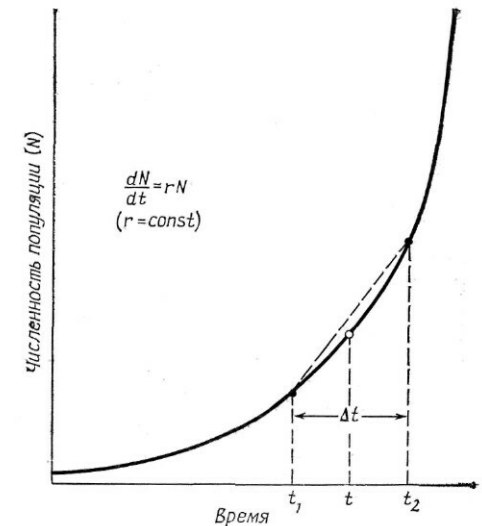
Систематическая группа	Вид	r_{\max}	Время генерации t , сут
Бактерии	<i>Escherichia coli</i>	~60,0	0,014
Простейшие	<i>Paramecium aurelia</i>	1,24	0,33—0,50
Простейшие	<i>Paramecium caudatum</i>	0,94	0,10—0,50
Насекомые	<i>Tribolium confusum</i>	0,120	~ 80
Насекомые	<i>Calandra oryzae</i>	0,110 (0,08—0,11)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

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

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

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

Рис. 5.7. Экспоненциальный рост популяции, основывающийся на предположении о постоянстве удельной скорости увеличения (r), не зависящей от изменения плотности популяции. Обратите внимание на то, что оценка скорости увеличения популяции в момент времени t при использовании линейной экстраполяции становится все более и более точной по мере сближения t_1 и t_2 ; в пределе, когда t_1 и t_2 приближаются к t или $\Delta t \rightarrow 0$, скорость роста популяции становится равной углу наклона прямой, касательной к кривой в точке, соответствующей моменту времени t (светлый кружок).



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

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

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

где e — основание натуральных логарифмов.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

РОСТ И РЕГУЛЯЦИЯ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ

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

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

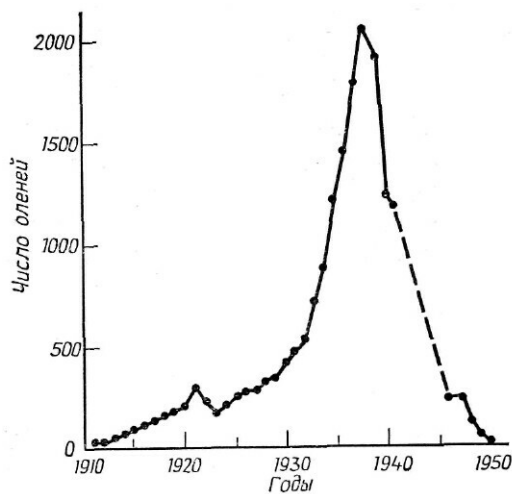


Рис. 5.8. В 1911 г. на остров Сент-Пол (острова Прибылова, Аляска) было завезено 25 северных оленей. Популяция росла очень быстро, почти по экспоненте, до 1938 г., когда на острове площадью примерно 106 км² обитало уже более 2000 оленей. В результате перевыпаса была серьезно подорвана пищевая база (главным образом, лишайники), и популяция потерпела крах: в 1950 г. на острове осталось только 8 особей. Подобная последовательность событий наблюдалась и на острове Сент-Метью в период с 1944 по 1966 г. (Из Krebs, 1972 по данным Scheffer.)

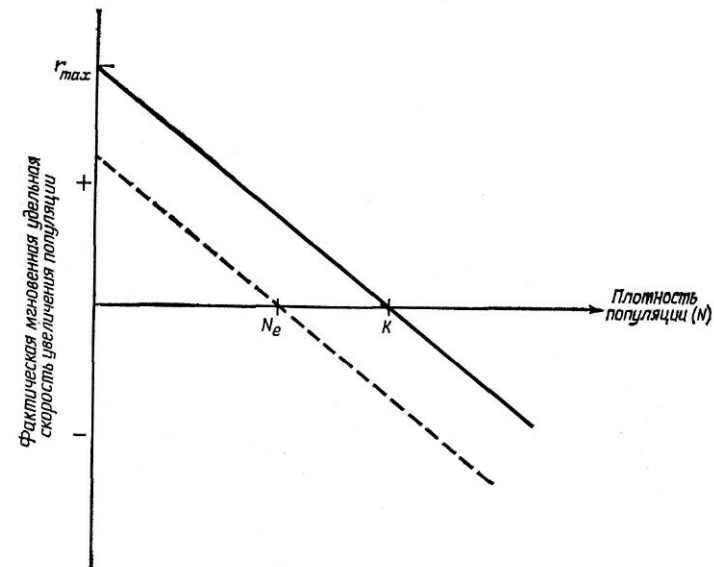


Рис. 5.9. В соответствии с допущением логистического уравнения Ферхюльста — Пирла фактическая мгновенная удельная скорость увеличения популяции (r_a) при возрастании плотности популяции линейно снижается. Сплошная линия соответствует оптимальным условиям, при которых разность между b и d максимальна.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

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

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

$$\frac{dN}{dt} = rN - rN \left(\frac{N}{K} \right) = rN \left(1 - \frac{N}{K} \right). \quad (16)$$

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

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

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

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

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

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

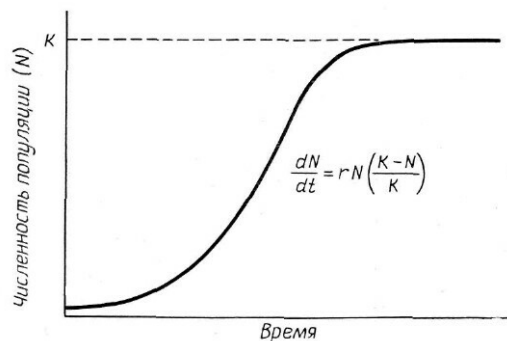


Рис. 5.10. График роста популяции, происходящего в соответствии с логистическим уравнением Ферхюльста — Пирла, представляет собой S-образную кривую, выходящую на плато при так называемой предельной плотности насыщения K . Плотность развивающейся популяции, если ее начальная плотность была выше K , уменьшается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

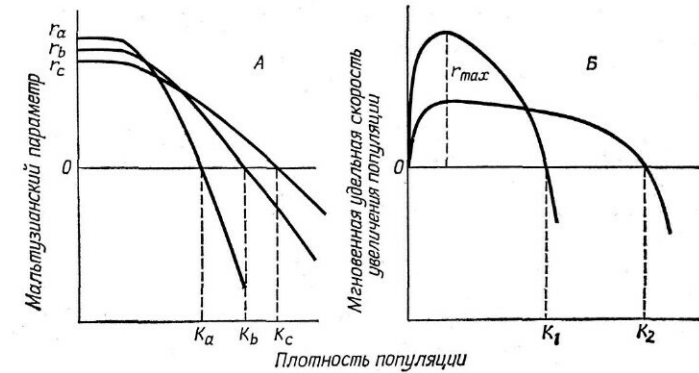


Рис. 5.11. Гипотетические криволинейные зависимости мгновенной скорости увеличения популяции от плотности. Возможны также и вогнутые кривые. (Из Gadgil, Bossert, 1970; Pianka, 1972.)

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

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

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

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

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

Фактическая мгновенная удельная скорость увеличения популяции (r_a) включает в себя два компонента: фактическую мгновенную удельную рождаемость (скорость рождаемости) b и фактическую мгновенную удельную смертность (скорость смертности) d . Разность между b и d , т. е. $(b-d)$, — это и есть r_a . При воображаемых идеальных условиях, когда значение b максимально, а d минимально, r_a достигает своей наибольшей величины, равной r_{\max} . Согласно логистическому уравнению, подобное положение реализуется при минимальной плотности или в условиях «полного конкурентного вакуума». Для большей точности обозначим величины b и d индексом, показывающим, что эти величины зависят от плотности. Тогда $b_N - d_N = r_N$ (которая представляет собой величину r_a при плотности N), а $b_0 - d_0 = r_{\max}$. Когда $b_N = d_N$, величины r_a и dN/dt равны нулю, а популяция находится в состоянии равновесия. На рис. 5.12 показано, как в соответствии с логистическим уравнением b и d линейно зависят от N . При любой заданной плотности значения b_N и d_N определяются линейными уравнениями:

$$b_N = b_0 - xN, \quad (20)$$

$$d_N = d_0 + yN, \quad (21)$$

где x и y — углы наклона прямых на рис. 5.12 (см. также Bartlett, 1960; Wilson, Bossert, 1971). Мгновенная смертность d_N , очевидно, характеризуется как зависимыми, так и независимыми от плотности компонентами. В уравнении (21) и на рис. 5.12 величина yN измеряет компонент d_N , зависимый от плотности, а d_0 — независимый. При равновесии b_N должно равняться d_N :

$$b_0 - xN = d_0 + yN. \quad (22)$$

Обозначив N в условиях равновесия через N_e , а разность $(b_0 - d_0)$ через r и произведя некоторые преобразования, получим

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

или

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

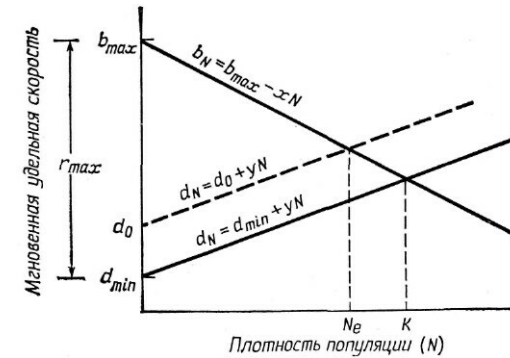


Рис. 5.12. Согласно логистическому уравнению, при увеличении плотности популяции мгновенная удельная рождаемость падает, а мгновенная удельная смертность возрастает по линейному закону. Для смертности приведены две прямые, соответствующие ее высокому уровню (прерывистая) и низкому (сплошная). Величина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

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

ФАКТОРЫ, ЗАВИСЯЩИЕ И НЕ ЗАВИСЯЩИЕ ОТ ПЛОТНОСТИ

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

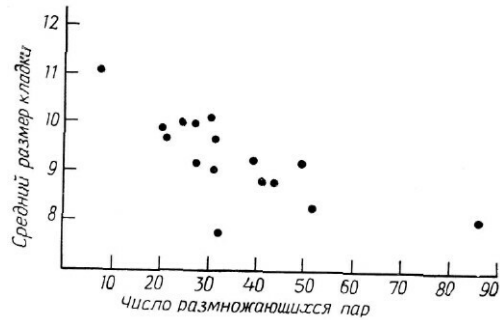


Рис. 5.13. Связь между средним размером кладки и плотностью размножающейся части популяции большой синицы в лесу, обследовавшемся в течение 17 лет. (По Pen-ins, 1965.)

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

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

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

¹ Из Odum, 1959, по Gunter.

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

ОПОРТУНИСТИЧЕСКИЕ И РАВНОВЕСНЫЕ ПОПУЛЯЦИИ

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

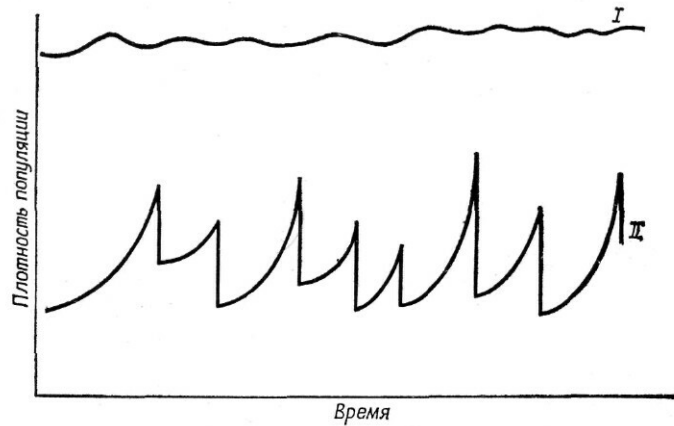


Рис. 5.14. Рост популяции у равновесных (I) и оппортунистических (II) видов, подверженных нерегулярной катастрофической смертности.

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

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

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

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

	<i>r</i> -отбор	<i>K</i> -отбор
Климат	Изменчивый и(или) непредсказуемый; неопределенный	Весьма постоянный и(или) предсказуемый; более определенный
Смертность	Обычно катастрофическая, ненаправленная, не зависящая от плотности	Более направленная, зависящая от плотности
Кривая выживания	Обычно типа III	Обычно типа I и II
Размер популяций	Изменчивый во времени, неравновесный; обычно значительно ниже предельной емкости среды; сообщества или их части не насыщены; экологический вакуум; ежегодное заселение	Довольно постоянный во времени; равновесный, близкий к предельной емкости среды; насыщенные сообщества; повторные заселения не являются необходимыми
Внутри- и межвидовая конкуренция	Изменчивая, часто слабая	Обычно острая
Отбор благоприятствует	<ol style="list-style-type: none"> 1. Быстрому развитию 2. Высокой максимальной скорости увеличения популяции, r_{max} 3. Раннему размножению 4. Небольшому размеру тела 5. Единственному в течение жизни акту размножения 6. Большому числу мелких потомков 	<ol style="list-style-type: none"> 1. Более медленному развитию 2. Большой конкурентоспособности 3. Более позднему размножению 4. Более крупному размеру тела 5. Повторяющимся в течение жизни актам размножения 6. Меньшему числу более крупных потомков
Продолжительность жизни	Короткая, обычно менее одного года	Долгая, обычно более одного года
Приводит к:	Продуктивности	Эффективности
Стадии сукцессии	Ранние	Поздние, климаксные

¹ Pianka, 1970.

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

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

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

ПОПУЛЯЦИОННЫЕ «ЦИКЛЫ»: ПРИЧИНЫ И СЛЕДСТВИЯ

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

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

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

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

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

Гипотеза восстановления пищевых ресурсов. Согласно данной гипотезе (Pitelka, 1964; Schultz, 1964, 1969), одна из причин периодического сокращения численности популяций грызунов (особенно леммингов) заключается в том, что качество их растительной пищи претерпевает циклические изменения. Во время пиков численности леммингов многие важные биогенные элементы, например такие, как азот и фосфор, становятся недоступными для растений, поскольку они связаны в экскрементах, покрывающих буквально всю поверхность земли. В холодной арктической тундре для разрушения экскрементов требуется много времени, а в течение этого периода численность леммингов сокращается из-за недостаточного полноценного питания. Спустя несколько лет экскременты разрушаются, и растения используют заключенные в них биогенные элементы, вновь вводя их в круговорот. Поскольку пища леммингов становится особенно питательной, они быстро увеличивают свою численность и весь цикл повторяется. Шульдц (Schultz, 1969) приводит данные, свидетельствующие о подобных циклических изменениях, однако окончательно не установлено, являются ли эти изменения причиной или простым следствием колебаний численности леммингов. Гипотеза восстановления пищевых ресурсов не может служить объяснением миграционных циклов у полевок, так как Кребс и Делонг (Krebs, DeLong, 1965) показали, что снабжение дополнительной пищей не может приостановить падение численности популяций *Microtus*. Для того чтобы выяснить относительное значение различных механизмов, регулирующих численность популяций, необходимо проведение экспериментов, результаты которых можно трактовать более однозначно.

Сходная гипотеза, предложенная Фрилэндом (Freeland, 1974), основана на изменениях количественного соотношения токсичных растений и съедобных кормовых растений, которые более конкурентоспособны, но преимущественно выедаются полевками.

Гипотеза количества пищи. Численность популяции полярного зайца колеблется иногда и в отсутствие рыси; эти колебания являются типичными колебаниями «хищник — жертва», где в качестве хищника выступает заяц, а в качестве жертвы — его кормовое растение. Согласно данной гипотезе, популяция зайца, характеризующиеся высокой плотностью, уменьшают количество доступной пищи, что в свою очередь приводит к сокращению численности зайцев. Со временем растительность восстанавливается, а спустя некоторое время начинает расти и популяция зайцев. Очевидно, что рысь также может быть вовлечена в этот цикл.

Гипотеза генетического контроля. Эта гипотеза, связанная с именем Читти (Chitty, 1960, 1967a), объясняет колебания численности популяций изменениями их генетического состава. В периоды депрессий численности животные испытывают слабую конкуренцию и подвержены главным образом г-отбору, тогда как на пиках численности внутри популяции наблюдается весьма интенсивная

конкуренция и особи подвергаются К-отбору. Таким образом, в популяции всегда действует направленный отбор, связанный с ее плотностью. Модальные фенотипы никогда не представлены наиболее приспособленными особями, и в каждом поколении происходит изменение генофонда. Поскольку популяция всегда несколько запаздывает в своем следовании за изменяющимся давлением отбора, устойчивое равновесие никогда не устанавливается. Некоторые данные, свидетельствующие о генетических изменениях, имеются для популяций *Microtus* (Tamarin, Krebs, 1969), но в этом случае также крайне трудно отличить причину от следствия.

Исследователю всегда следует опасаться излишних упрощений и «мышления в рамках одного фактора»; большинство или даже все предложенные выше гипотетические механизмы могут действовать сообща, приводя к наблюдаемым циклическим колебаниям численности популяции. Уже отмеченная выше крайняя трудность в отделении причины от следствия в значительной степени усложняет экологические проблемы. В настоящее время крайне необходимы простые тесты, подобные, например, тесту, предложенному Кребсом и Делонгом (Krebs, DeLong, 1965), на основании которых можно отвергнуть ту или иную гипотезу. Действительно, для того чтобы научное понимание проблемы быстро и успешно продвигалось вперед, абсолютно необходима строгая логическая схема *опровергаемых* альтернативных гипотез (Platt, 1964).

ЭВОЛЮЦИЯ ТАКТИКИ РАЗМНОЖЕНИЯ

Естественный отбор признает только один вид «валюты»: благополучное потомство. По-видимому, все живые существа подвержены естественному отбору, максимально увеличивающему их суммарный в течение всей жизни репродуктивный успех, однако конкретные способы размножения организмов отличаются значительным разнообразием. Некоторые организмы, например большинство однолетних растений, множество насекомых и некоторые рыбы вроде тихоокеанских лососей, размножаются только один раз в течение своей жизни. Такие организмы, использующие тактику «концентрированного удара», или одноразового размножения, обычно затрачивают колоссальные усилия на осуществление этой одной-единственной возможности оставить после себя потомство. Фактически чисто материальный вклад таких видов в размножение настолько велик, что почти неизбежно приводит к гибели родителей. Многим другим организмам, например многолетним растениям и большинству позвоночных животных, не свойствен подобный самоубийственный способ оставления потомства, и на протяжении своей жизни они могут размножаться неоднократно, иными словами, они используют тактику повторяющегося размножения. Даже в пределах группы организмов, использующих способ «концентрированного удара» или размножающихся много-

кратно, отдельные особи и виды сильно различаются по количеству произведенных потомков. Число семян, образованных за год одним каким-либо деревом, изменяется от сотен и тысяч (что свойственно многим видам, семена которых иногда могут быть довольно велики, как, например, желуди у дуба) до буквально нескольких миллионов (например, у красного дерева) (Harper, White, 1974). Продукция семян может существенно варьировать даже у отдельных растений, принадлежащих к одному виду, но растущих в разных условиях среды. Так, например, мак (*Papaver rhoeas*) образует всего четыре семени в стрессовых условиях и около 300 тыс. в хороших условиях (Harper, 1966).

Плодовитость изменчива также и у рыб: самка трески мечет миллионы сравнительно мелких икринок, тогда как большинство хрящевых образуют значительно меньшее число гораздо более крупных икринок. Изменчивость размера кладки (или помета) среди представителей других классов позвоночных весьма значительна, хотя и не так велика, как у рыб. Например, у ящериц размер кладки колеблется от одного яйца у некоторых гекконов и представителей рода *Anolis* до 40 у определенных видов рогатых ящериц (*Phrynosoma*) и у крупных видов рода *Iguana*. Время приступания к первому размножению также различно у разных организмов. Поскольку всегда существует определенная вероятность гибели особей, более раннее размножение при прочих равных обстоятельствах всегда оказывается и более выгодным. Тем не менее многие организмы откладывают свое размножение на более поздний период. Столетнику (*Agave*) требуются многие годы для вегетативного роста, прежде чем он сможет внезапно зацвести, хотя некоторые родственные *Agave* однодолные цветут гораздо раньше. Позднее размножение свойственно большинству многолетних растений, многим рыбам (например, лососям), некоторым насекомым (в частности, цикадам), некоторым ящерицам и многим млекопитающим и птицам (среди последних — особенно крупным морским птицам).

Число примеров, свидетельствующих о разнообразии в природе способов размножения, может быть увеличено до бесконечности. Очевидно, естественный отбор влияет на различные тактики размножения таким образом, чтобы в каждом конкретном местообитании они обеспечивали данному виду максимально возможный репродуктивный успех в течение всей его жизни. Биологи, изучающие популяции, хотели бы понять, какие факторы определяют эволюцию различных способов размножения.

Репродуктивное усилие

Каков должен быть вклад организма в каждый акт размножения? Этот вопрос уже много лет назад был поставлен Фишером (Fisher, 1930): «Было бы весьма важно выяснить не только фи-

зиологический механизм, определяющий пропорцию, в которой усвоенная пища идет на функционирование половых желез и на остальные части родительского организма, но также и то, какие особенности жизненного цикла и окружающей среды делают выгодным трату большей или меньшей доли доступных ресурсов на размножение?» (курсив мой — Э. П.).

Среди факторов, определяющих подразделение ресурсов, идущих, с одной стороны, на поддержание репродуктивных тканей и на активность, связанную с размножением, а с другой — на всю остальную жизнедеятельность, Фишер ясно различал непосредственные (физиологические механизмы) и конечные (особенности жизненного цикла и среды обитания). Понятие *репродуктивного усилия*, определяемого в общих чертах как вклад организма в каждый данный акт размножения, играет важнейшую роль в рассуждениях о тактике размножения. Данное понятие весьма важно для развития всей концепции, однако адекватные количественные оценки этой величины еще не разработаны. В идеальном случае оценка репродуктивного усилия должна была бы включать не только непосредственные затраты вещества и энергии на размножение, но также и цену риска, связанного с определенной интенсивностью очередного размножения. Другая трудность касается распределения во времени процессов накопления и расходования вещества и энергии. Многие организмы запасают вещество и энергию в течение периодов, которые для размножения неблагоприятны, и тратят эти накопления позже, когда условия становятся более подходящими. Большая первая кладка жирной, только что окончившей зимовку ящерицы на самом деле может вносить *незначительный* вклад в размножение по сравнению с последующими более мелкими кладками, образованными за счет меньших энергетических резервов. Возможно, что репродуктивное усилие могло бы наилучшим способом измеряться теми эффектами, которые оказывает очередное размножение на успех размножения в будущем (см. также ниже).

Несмотря на отмеченные довольно серьезные трудности, определение для какого-то момента отношения массы репродуктивных тканей к массе тканей всего тела служит иногда в первом приближении довольно хорошей оценкой репродуктивного усилия организма (для оценки используются как единицы массы, так и калории). Измеренная таким образом доля от общих доступных для какого-либо организма ресурсов, которую он отводит на размножение, широко варьирует у разных видов. У различных видов растений энергетические затраты на размножение, определенные для всего периода жизни организма, могут меняться от очень незначительных величин, равных почти нулю, до 40% (Harper, Lovell, Moore, 1970). У однолетних растений наблюдается тенденция к большим энергетическим затратам, чем у большинства многолетних (около 14—30% для первых по сравнению с 1—24% для

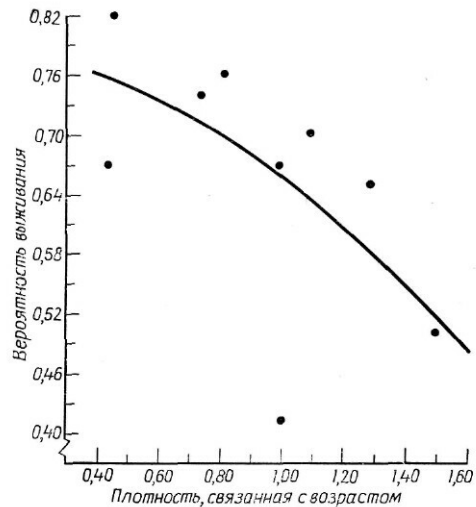


Рис. 5.15. Вероятность выживания коловратки *Asplanchna* снижается по мере того, как со временем увеличивается ее плодовитость. (Из Snell, King, 1977.)

последних). Данные экспериментального изучения однолетнего молочая *Chamaesyce hirta* показали, что энергия, идущая на размножение, находится в прямой зависимости от доступности питательных веществ и в обратной — от плотности растений и интенсивности конкуренции (Snell, Burch, 1975).

Возвращаясь к подчеркнутому Фишером разделению энергии на поддержание репродуктивных и нерепродуктивных, соматических, тканей, органов и связанных с ними типов деятельности, рассмотрим оптимальное репродуктивное усилие. Соматические ткани, конечно, необходимы организму для потребления вещества и энергии, но вместе с тем тело (сома) организма не имеет селективной ценности, за исключением того вклада, который оно вносит на протяжении всей жизни в успешное образование новых потомков. Само по себе расходование времени, энергии и вещества на размножение обычно приводит к сокращению роста соматических тканей и часто вызывает снижение будущей плодовитости. Возрастное репродуктивное усилие может также происходить ценой падения выживаемости сомы, что особенно хорошо заметно в крайних случаях одноразового размножения, когда организм вкладывает все, чем располагает, в самоубийственный акт размножения, а затем погибает. Встречаются также и менее заметные изменения выживаемости, связанные с незначительными изменениями репродуктивного усилия (рис. 5.15).

Какому же риску должен подвергать оптимальный организм свою сому при каждом акте размножения? Для того чтобы ответить на этот вопрос, используем величину остаточной репродуктивной ценности (см. с. 122), которая представляет собой просто специфическое для каждого возраста ожидание всего последующего потомства. Оптимальный организм, для того чтобы макси-

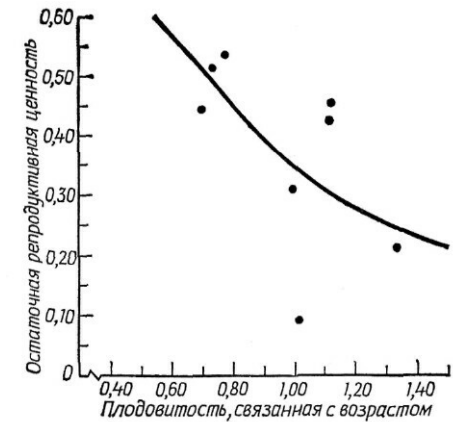


Рис. 5.16. Ожидание будущего потомства, снижающееся с увеличением текущего вклада в размножение у лабораторной популяции коловратки *Asplanchna*. (Из Snell, King, 1977.)

мально увеличить свой суммарный за всю жизнь вклад в будущее поколение, должен сопоставить выгоды от ближайшего размножения с ценой аналогичных выгод от размножения в будущем (Williams, 1966b). Особь с высокой вероятностью успешного размножения в будущем должна подвергать меньшему риску свою сому в процессах, связанных с текущим размножением, по сравнению с другой особью, имеющей более низкую вероятность успешно размножаться в будущем. Кроме того, насколько происходящее в определенный момент размножение уменьшает дальнейшую продолжительность жизни, настолько оно непосредственно снижает остаточную репродуктивную ценность. По обоим указанным причинам текущий вклад в размножение должен быть связан обратной зависимостью с ожиданием будущего потомства (рис. 5.16).

Несколько различных возможных вариантов обратной зависимости между репродуктивным усилием и остаточной репродуктивной ценностью показаны на рис. 5.17. В этой простой графической модели кривые показывают затраты и прибыль от будущего потомства относительно затрат и прибыли текущего размножения при условии, что успех последнего измеряется потомством, произведенным в настоящий момент. Каждая кривая описывает все разнообразие тактик, доступное данному организму в конкретный момент: от репродуктивного усилия, равного нулю, до всеисчерпывающего одноразового размножения по принципу «концентрированного удара». В стабильной популяции потомство, рожденное в настоящий момент, и то, которое появится в более отдаленном будущем, имеют одинаковую ценность для сохранения генов данного организма (см. также с. 0106—0108); в этом случае прямая с отрицательным наклоном в 45° отражает равномерное продуцирование потомства в течение всей жизни. Семейство таких кривых (прерывистые линии) показано на рис. 5.17. Некой оптимальной

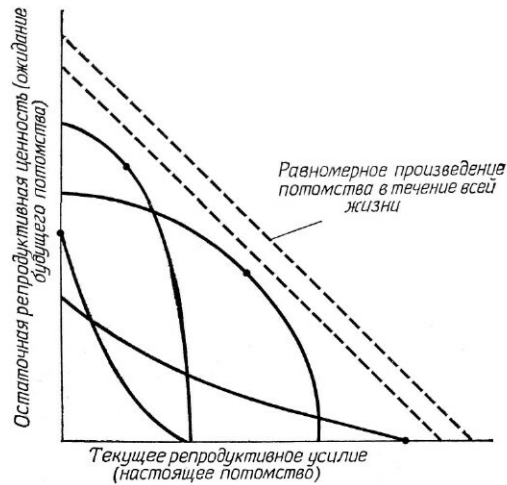


Рис. 5.17. Соотношение между текущим репродуктивным усилием и ожиданием будущего потомства для каждого конкретного момента (или возраста). Четыре кривые показывают связь относительного расхода на будущее поколение в сравнении с выгодой, получаемой от настоящего поколения (и наоборот). Точка на каждой кривой соответствует такой тактике размножения, которая максимально повышает суммарный для всей жизни репродуктивный успех. Вогнутые кривые соответствуют тактике «все или ничего» (или тактике «концентрированного удара»), тогда как выпуклые кривые характерны для многократного размножения.

тактике размножения соответствует точка пересечения любой кривой, описывающей определенную тактику, с той прямой одинакового репродуктивного успеха в течение всей жизни, которая максимально удалена от начала координат; этот уровень текущего размножения максимально увеличивает как репродуктивную ценность настоящего возраста, так и суммарную для всей жизни продукцию потомства (точки на кривых рис. 5.17). Для любой кривой, соответствующей определенной тактике, все другие тактики приведут к снижению суммарного для всей жизни репродуктивного успеха. Таким образом, оптимальный уровень репродуктивного усилия в каждый момент времени определяется соотношением потомства, произведенного в настоящий момент, и потомства, ожидаемого в будущем. Обратите внимание, что вогнутые кривые всегда соответствуют тактике размножения посредством «концентрированного удара», тогда как выпуклые кривые — размножению в течение всей жизни. Происходит это вследствие максимизации репродуктивной ценности и суммарного репродуктивного успеха при промежуточном текущем уровне размножения.

Возможные соотношения между размножением в настоящий момент и будущим репродуктивным успехом для многократно размножающихся организмов представлены на рис. 5.18. Поверх-

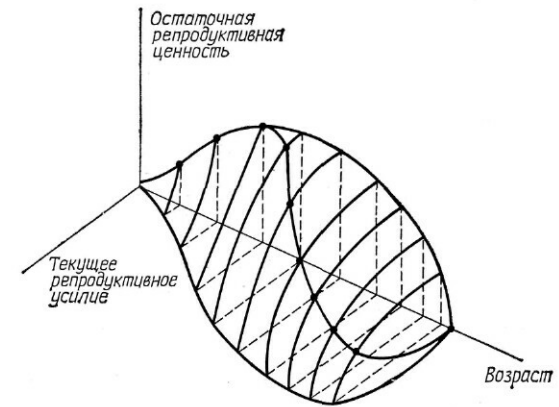


Рис. 5.18. В течение жизни особи, которой свойственно многократное размножение, соотношение между текущим репродуктивным усилием и будущим репродуктивным успехом может изменяться, как это показано на данном рисунке. Точки отмечают кривую оптимальной тактики размножения, максимизирующей суммарный для всей жизни репродуктивный успех. Форма этой трехмерной фигуры будет изменяться в зависимости от непосредственных условий добывания пищи, выживания и размножения, а также от конкретной тактики размножения, используемой данной особью. (Из Pianka, 1976b.)

ность этой фигуры показывает влияния разных уровней текущей плодовитости на будущий репродуктивный успех: точки отмечают линию той оптимальной тактики, которая максимально увеличивает суммарный за всю жизнь репродуктивный успех. Проецируя эту кривую на плоскость «текущее репродуктивное усилие — возраст», можно получить распределение размножений по возрастам, которое обычно фигурирует в демографических исследованиях. У многих организмов остаточная репродуктивная ценность сначала возрастает с возрастом, а затем падает. Оптимальный уровень текущего размножения повышается по мере того, как уменьшается ожидание будущего потомства. Аналогичный график для организмов, размножающихся однократно, показан на рис. 5.19; здесь текущая плодовитость также возрастает при снижении остаточной репродуктивной ценности, но поверхность для таких организмов всегда будет вогнутой. Точные формы поверхностей, изображенных на этих двух рисунках, зависят от реальной репродуктивной тактики размножения, используемой организмом, а также от непосредственных условий, которые предоставляет среда для питания, размножения и выживания. Конечно, на точный вид соотношения между настоящим потомством и ожиданием будущего потомства оказывают влияние многочисленные факторы, в том числе обилие хищников, доступность ресурсов и многочисленные аспекты физического окружения. Условия, неблагоприятные для ближайшего размножения, сокращают цену ресурсов, идущих на сома-

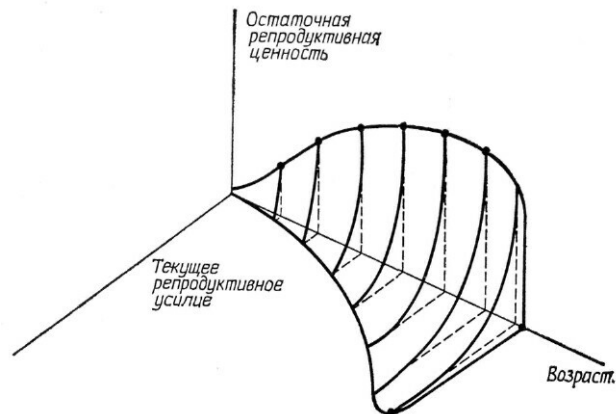


Рис. 5.19. Взаимосвязь текущего репродуктивного усилия и будущего репродуктивного успеха (аналогичная представленной на рис. 5.18) для типичного представителя, использующего тактику «концентрированного удара». Поверхность, показывающая соотношение между затратами и прибылями, связанными с настоящим поколением, в сравнении с таковыми, связанными с будущими поколениями всегда вогнутая, и размножение происходит по принципу «все или ничего». Как и в предыдущем случае на действительную форму данной поверхности будут оказывать влияние непосредственные условия среды и конкретная тактика размножения, которой прибегает тот или иной организм. (Из Pianka, 1976b.)

тические ткани и активность, снижая тем самым репродуктивное усилие. Улучшение абиотических условий существования или сокращение численности хищников должно оказывать сходное влияние, так как увеличивает возврат, ожидаемый от вклада в сом. Напротив, хорошие условия размножения или плохие условия выживания повышают текущее репродуктивное усилие и снижают будущий репродуктивный успех.

Затраты на потомство

Не все потомки равноценны: те из них, которые произведены в конце вегетационного сезона, обычно имеют меньшую вероятность дожить до взрослого состояния по сравнению с потомками, появившимися на свет раньше, и соответственно их вклад в увеличение приспособленности родителей меньше. Подобно этому затраты на продуцирование более крупных потомков больше, но и «стоимость» их также больше. Сколько должны родители затрачивать на каждого потомка? При постоянной величине репродуктивного усилия средняя приспособленность отдельного потомка связана обратным соотношением с их числом. Один крайний вариант — вложить все в единственного очень крупного к очень хорошо приспособленного потомка. Другой — максимально увели-

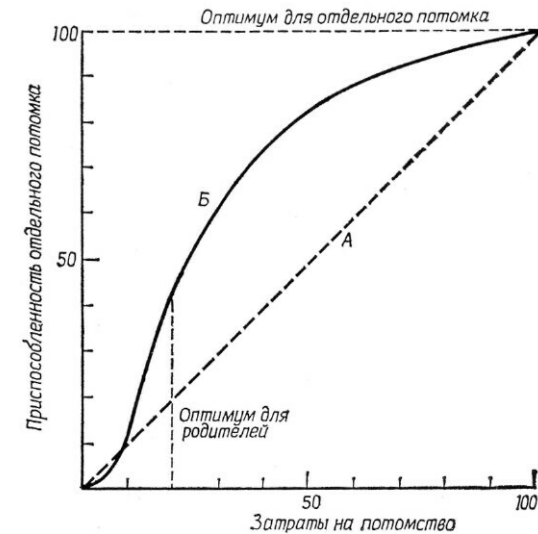


Рис. 5.20. Приспособленность каждого отдельного потомка в общем должна возрастать по мере увеличения родительских затрат. Поскольку первоначальные расходы на потомство обычно вносят больший вклад в его приспособленность, чем последующие, кривая Б биологически более реалистична, чем прямая А. Обратите внимание на то, что оптимум для родителей отличается от оптимума для отдельно взятого потомка.

чить общее число произведенных потомков, вложив в каждую особь как можно меньше. Приспособленность родителей часто максимизируется продуцированием некоторого промежуточного числа потомков, обладающих средней приспособленностью. В данном случае наилучшая тактика размножения — это компромисс между двумя противоположными требованиями: образованием максимально возможного общего числа потомков (r -отбор) и образованием потомства максимально высокой приспособленности (K -отбор).

Указанное соотношение количества и качества потомства иллюстрирует простая графическая модель (рис. 5.20 и 5.21). В довольно маловероятном случае линейной зависимости приспособленности потомков от затрат на них родителей (прерывистая линия А на рис. 5.20) приспособленность каждого отдельного потомка уменьшается с увеличением размера кладки или помета (нижняя прерывистая кривая А' на рис. 5.21). Поскольку приспособленность родителей, или, что то же самое, общая приспособленность всех потомков — постоянная величина, с точки зрения родителей не существует оптимального размера кладки (верхняя прерывистая линия А на рис. 5.21). Однако если ввести биологически обоснованное предположение о S-образном возрастании

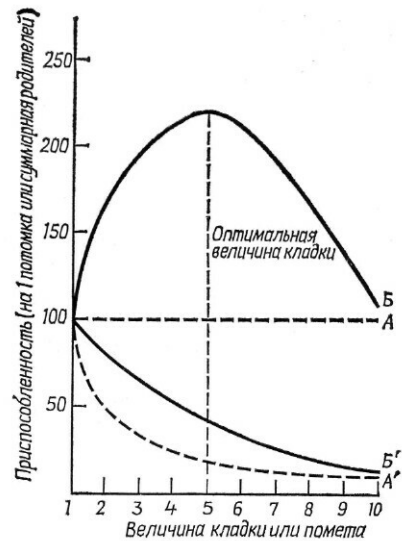


Рис. 5.21. Приспособленность в расчете на 1 потомка (A' и B') и общая приспособленность родителей, т. е. сумма приспособленностей всех произведенных потомков (A и B), представленные как функции величины кладки (или помета) при допущениях, использованных на рис. 5.20. Предполагается, что суммарный вклад в размножение, или репродуктивное усилие, постоянен. Обратите внимание, что при принятии предположения B пик приспособленности родителей соответствует некоторому промежуточному размеру кладки (или помета); в нашем случае этот размер соответствует 5 яйцам (или детенышам).

приспособленности потомков при увеличении вклада родителей¹ (кривая B на рис. 5.20), то будет очевидно наличие некоторого оптимального размера кладки (пик самой верхней кривой B на рис. 5.21). В данном гипотетическом примере родители, расходующие только 20% своего репродуктивного усилия на каждого из пяти своих потомков, получают большую отдачу от своего вклада, чем при любом другом размере кладки (рис. 5.21). Подобная тактика, будучи оптимальной для родителей, не является наилучшей для каждого отдельно взятого потомка, максимальная приспособленность которого достигается в том случае, когда он единственный отпрыск, получающий полный вклад своих родителей. Таким образом, в данном случае «налицо конфликт родителей и детей» (Trivers, 1974; Alexander, 1974; Brockelman, 1975). На точную форму кривой, выражающей зависимость приспособленности потомков от затрат родителей, у реального организма оказывает влияние множество факторов, в том числе продолжительность жизни, размер тела, выживаемость взрослых и молоди, плотность популяции, а также распределение доступных ресурсов в пространстве и времени. Конкурентная обстановка, по-видимому, особенно важна для молоди, поскольку более крупные и лучше обеспеченные особи, как правило, отличаются повышенной выживаемостью и в целом более конкурентоспособны, чем мелкие.

¹ Выигрыш в приспособленности потомков на единицу вклада родителей, по-видимому, больше при низких затратах на потомство, чем при высоких, так как пропорциональное увеличение на единицу вклада больше при низком его уровне. При очень высоких затратах родителей на потомков кривые приспособленности последних выходят на плато по «закону уменьшающегося дохода».

Молодые и взрослые особи часто испытывают очень разное давление отбора. Репродуктивное усилие должно отражать действие факторов внешней среды на взрослых, тогда как затраты на потомство находятся под сильным влиянием той среды, в которой существует молодь. Поскольку любые две части триумвирата определяют третью, оптимальный размер кладки или потомства является прямым следствием оптимального текущего репродуктивного усилия в сочетании с оптимальными затратами на потомство (размер кладки фактически равен отношению репродуктивного усилия к затратам на одного потомка). Конечно, размер кладки сам по себе подвержен действию естественного отбора. Вспомним пример рогатых ящериц, которые живут долго и во взрослом состоянии подвержены K -отбору, но которые благодаря своей бочкообразной форме тела характеризуются значительным репродуктивным усилием и продуцируют множество мелких потомков, подверженных очень высокой смертности (см. с. 106—108).

Величина кладки у птиц

В настоящее время собран богатый материал, касающийся оптимальной величины кладки у птиц (Lack, 1954, 1966, 1968). Этими изящными исследованиями показано, что кладки средней величины в сравнении с очень малыми или очень большими дают (пропорционально своей величине) больше потомков, доживающих до момента собственного размножения в следующем сезоне. Данное наблюдение является прекрасным примером стабилизирующего отбора. Птенцы, вылупившиеся в больших кладках, оставляя гнездо, характеризуются меньшим весом (рис. 5.22) и значительно более низкой выживаемостью в послегнездовой период. Очевидно, оптимальное число яиц в кладке такое, при котором родители в среднем способны обеспечить достаточным количеством пищи всех

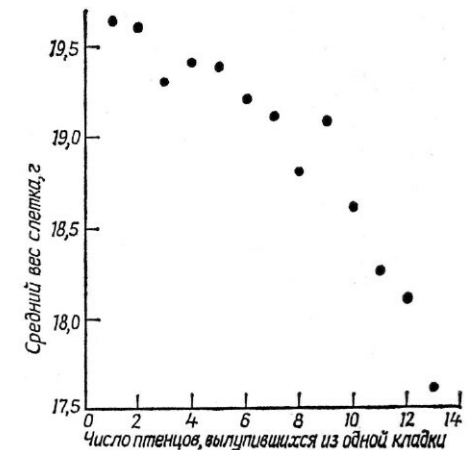


Рис. 5.22. Зависимость среднего веса слетка большой синицы от величины кладки; видно, что вес молодых особей в больших кладках снижается. (По данным Perrins, 1965.)

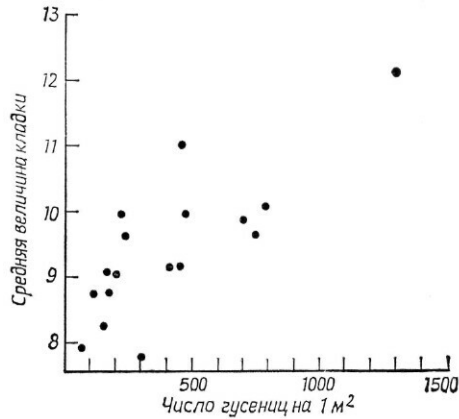


Рис. 5.23. Средняя величина кладки в популяции большой синицы, меняющаяся на протяжении 17 лет в зависимости от плотности гусениц. Заметна тенденция к увеличению размера кладки в годы, когда гусеницы имеются в изобилии. (По Perrins, 1965.)

птенцов. Это положение хорошо иллюстрируется (Perrins, 1965) данными по изучению популяции большой синицы (*Parus major*), величина кладки у которой на протяжении 17-летнего периода варьировала от 8 до 12 яиц, что зависело от количества основной пищи — гусениц (рис. 5.23). Винн-Эдвардс (Wynne-Edwards, 1962) считает, что оптимальна такая кладка, при которой численность молодых, достигших периода размножения, будет точно равна численности родителей. Подобное объяснение само по себе включает понятие группового отбора (см. гл. 1), поскольку отдельные птицы не обязательно стремятся иметь как можно больше потомков, а производят их ровно столько, чтобы заменить самих себя. Ясно, что «мошенник», дающий больше потомков, должен вскоре «затопить» генофонд своими генами. В конце главы мы еще вернемся к этому вопросу.

Даже в пределах одного распространенного вида птиц или млекопитающих особи, живущие в более высоких широтах, производят больше потомков, чем живущие в более низких широтах (рис. 5.24). Явление увеличения кладки (помета) в зависимости от географической широты весьма распространено, благодаря чему

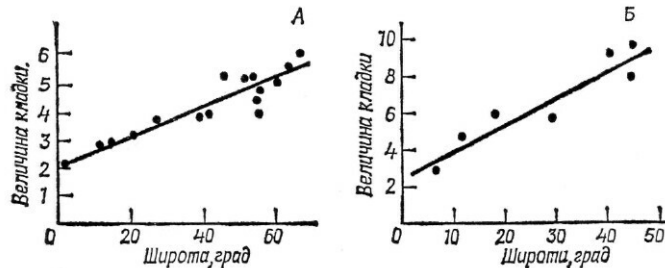


Рис. 5.24. Зависимость размера кладки от географической широты для птиц рода *Emberiza* (А) и *Oxyura* (Б). (Из Cody, 1966.)

оно и привлекло внимание многих популяционных экологов. Для объяснения этого явления предложено несколько гипотез, отнюдь не взаимоисключающих друг друга.

Гипотеза продолжительности светового дня. Как указывалось в гл. 2, в конце весны и летом продолжительность дня в высоких широтах больше, чем в низких. Вследствие этого дневные птицы располагают большим светлым временем суток для сбора пищи и, таким образом, способны прокормить больше птенцов. Однако у птиц и млекопитающих, ведущих ночной образ жизни, величина кладки (или помета) также возрастает с широтой, хотя очевидно, что виды эти имеют более короткий период для сбора пищи.

Гипотеза весеннего изобилия (или гипотеза конкуренции). Многие птицы умеренной зоны совершают перелеты, тогда как в тропиках таких видов очень мало. Весной в средних широтах наблюдается резкое увеличение первичной продукции и быстрое возрастание численности насекомых, зависящих от этого источника вещества и энергии. Численность же популяций самих птиц, как перелетных, так и оседлых, весной очень невелика из-за массовой гибели в зимний период. Поэтому прилетающие весной особи оказываются в условиях обилия пищи и сравнительно слабой конкуренции. Зимующие в тропиках перелетные виды испытывают там обычную для этих мест острую конкуренцию, тогда как в умеренной зоне в весенние месяцы конкуренция значительно ослабляется. Таким образом, птицы более высоких широт благодаря тому, что они могут собрать больше корма в единицу времени, способны прокормить большее число потомков до того возраста, когда последние начнут питаться самостоятельно.

Гипотеза влияния хищников. По-видимому, в тропиках по сравнению с умеренной зоной больше хищников как по числу видов, так и по общему числу особей (см. также гл. 8). Неудачи в период гнездования, причиной которых являются хищники, в тропиках случаются особенно часто. Было высказано предположение (Skutch, 1949, 1967), что многие хищники, специализирующиеся на разорении гнезд, находят их, выслеживая родителей. Поскольку родители должны гораздо чаще навещать гнездо с большой кладкой, чем с малой, крупные кладки подвергаются большему риску нападения со стороны хищников, чем мелкие (однако данный эффект не был подтвержден конкретными наблюдениями). В пользу этой гипотезы свидетельствует тот факт, что среди птиц, гнездящихся в норах и мало страдающих от гнездовых хищников, не наблюдается такого увеличения кладки с увеличением географической широты, которое отмечается у других видов, не гнездящихся в норах (Cody, 1966). Кроме того, на тропических островах, населенных меньшим числом хищников по сравнению с прилегающими материками, отмечена тенденция к увеличению размера кладок по сравнению с размером кладок у представителей материковых популяций.

Довольно трудно согласовать с любой из трех перечисленных гипотез часто отмечаемый факт возрастания величины кладки с возрастанием высоты над уровнем моря, как это происходит, например, у американского певчего воробья на Тихоокеанском побережье (Johnston, 1954). Ни продолжительность светового дня, ни интенсивность конкуренции или хищничества с высотой функционально не связаны. Коуди (Cody, 1966) предположил, что неопределенность климата как в смысле его неустойчивости, так и непредсказуемости может приводить к ослаблению конкуренции на больших высотах.

Используя принцип подразделения, Коуди (Cody, 1966) объединил перечисленные выше гипотезы и развил более общую теорию, объясняющую оптимальный размер кладки как некоторый компромисс между противоречивыми требованиями избегания хищников, конкурентоспособности и размером кладки. Интерпретация, данная Коуди, достаточно хорошо соответствует наблюдаемым фактам, как того и следует ожидать от модели, более сложной и содержащей большее число параметров.

На широтные градиенты величины кладки или помета может также оказывать влияние соотношение между ожиданием будущего потомства и оптимальным текущим вкладом в размножение. Если случаи гибели особей во время миграций или зимовок в более высоких широтах неизбежно приводят к возрастанию смертности, то ожидаемая продолжительность жизни и остаточная репродуктивная ценность в высоких широтах должны обязательно сократиться. Это в свою очередь будет способствовать увеличению репродуктивного усилия в текущем размножении и, следовательно, увеличению размера кладки.

ЭВОЛЮЦИЯ СМЕРТНОСТИ И СТАРЕНИЯ

Почему организмы по мере увеличения их возраста стареют? Ведь можно было бы ожидать и прямо противоположного эффекта, поскольку с возрастом организмы становятся опытнее и, следовательно, должны научиться избегать хищников, поскольку у них содержится больше антител и поскольку они вообще становятся умнее и лучше адаптированы как в поведенческом, так и в иммунологическом отношении. Если физиология старения давно интересовала исследователей и ей уделялось должное внимание, то эволюционный аспект данного процесса стали изучать только в самое последнее время (Medawar, 1957; Williams, 1957; Hamilton, 1966; Emlen, 1970). Эта проблема также была предвидена Фишером (Fisher, 1930), который своей концепцией репродуктивной ценности наметил пути ее разработки.

Медавар (Medawar, 1957) хорошо проиллюстрировал эволюцию старения при помощи простой модели, в которой фигурируют неживые объекты. Предположим, что в химической лаборатории

находится запас стеклянных пробирок в количестве 1000 штук, а ежемесячная скорость их разбивания равна 10%. Каждый месяц по совершенно случайным причинам разбивается 100 пробирок, а для того чтобы восполнить их запас, добавляются 100 новых пробирок. (Хотя в данном случае скорость разбивания пробирок — вполне определенная величина, модель может быть легко построена с использованием вероятностных или стохастических понятий.) Все новые пробирки получают отметку о дате начала использования и их возраст (в месяцах) в дальнейшем всегда может быть определен. Каждая пробирка имеет абсолютно одну и ту же вероятность переживания от одного месяца до следующего, равную $900/1000 = 0,9$. Таким образом, пробирки, которые изначально были старше, имеют такую же «смертность», как и более молодые, и никакого «старения» не наблюдается: все пробирки потенциально бессмертны. Вероятность выживания в течение двух последующих месяцев представляет собой произведение вероятностей выживания в каждом месяце по отдельности, т. е. $0,9 \cdot 0,9 = 0,9^2 = 0,81$. Вероятность выживания в течение трех месяцев равна $0,9^3$, а в течение x месяцев — $0,9^x$. Спустя несколько лет «популяция» из 1000 пробирок достигнет устойчивого возрастного распределения, при котором 100 пробирок имеют возраст 0 мес, 90 — 1 мес, 81 — 2 мес, 73 — 3 мес, ... 28 — 12 мес, ..., 8 — 24 мес, ..., 2,25 — 36 мес, ... не более одной пробирки в данной партии имеет возраст более 48 мес и т. д. (Конечно, данные числа представляют собой просто ожидаемые количества пробирок определенного возраста. Ошибка выборки и стохастические вариации приводят к тому, что числен-

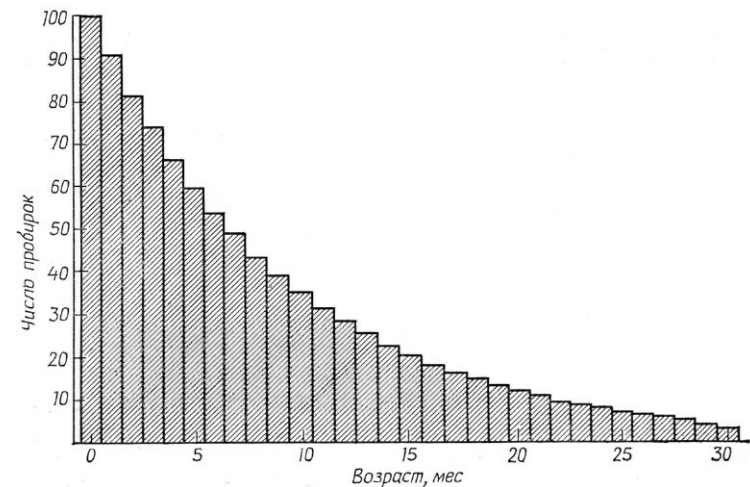


Рис. 5.25. Стабильное возрастное распределение пробирок при скорости их разбивания 10% в месяц. Поскольку очень немногие пробирки «живут» дольше 30 мес, распределение произвольно оборвано на этом возрасте.

ность некоторых возрастных групп будет выше, а некоторых — ниже ожидаемой.) На рис. 5.25 показана часть ожидаемого стабильного возрастного распределения, при котором число более молодых пробирок всегда будет превышать число более старых. Хотя потенциально каждая пробирка бессмертна, в рассматриваемой группе практически отсутствуют пробирки, возраст которых превышал бы 5 лет. Удлинение срока эксплуатации пробирки, происходящее с возрастом, почти неизбежно приводит к ее разбиению.

Усложняя далее свою модель, Медавар приписал каждой из 900 пробирок, выживающих в течение 1 мес, одинаковое участие в ежемесячном «размножении» (т. е. в появлении 100 добавляемых вновь пробирок). Таким образом, каждая выживающая пробирка размножается со скоростью 1/9 пробирки в месяц. В этой модели плодовитость не меняется с возрастом, но меняется соотношение размножающихся пробирок. Более молодые возрастные группы участвуют в ежемесячном размножении в значительно большей степени, чем старые, просто потому, что они многочисленнее. Кроме того, специфическое для их возрастной группы ожидание будущего пополнения или их суммарная репродуктивная ценность также более высоки (рис. 5.25), поскольку у них больше суммарная ожидаемая продолжительность дальнейшей жизни. Однако в такой популяции, характеризующейся потенциальной бессмертностью и одинаковой плодовитостью, репродуктивная ценность отдельных индивидуумов с возрастом не меняется.

Теперь, предположив, что наши пробирки имеют «гены», рассмотрим судьбу мутанта, фенотипическое выражение которого проявляется в несколько большей хрупкости по сравнению со средней. Очевидно, что такой ген оказывается вредным для своего носителя, поскольку он снижает вероятность его выживания, а следовательно, и приспособленность. Подобный мутант находится в неблагоприятных с селективной точки зрения условиях, и он неизбежно будет элиминирован из популяции. На следующем этапе рассмотрим судьбу другой группы мутантных аллелей по локусу, контролирующему время проявления гена хрупкости. Различные аллели этого второго локуса по-разному изменяют время проявления гена хрупкости: некоторые приводят к его сдвигу на более ранний возраст, а другие — на более поздний. Очевидно, что пробирки, несущие ген хрупкости и ген-модификатор, тормозящий его проявление, имеют преимущество по сравнению с пробирками, гены-модификаторы которых приводят к более раннему проявлению гена хрупкости, поскольку они живут в среднем дольше и, следовательно, производят большее число потомков. Таким образом, хотя ген хрупкости постепенно и элиминируется отбором, «поздние» модификаторы накапливаются за счет гибели «ранних» модификаторов. Чем позднее проявляется ген хрупкости, тем больше вклад данного индивидуума в будущие поколения. В предель-

ном случае, когда репродуктивная ценность снижается до нуля, естественный отбор, оперирующий только путем дифференциального успеха размножения, не может далее откладывать проявления губительного признака, эффект которого выражается в старении. Таким образом, признаки, проявление которых посредством отбора генов-модификаторов переносится на период старости, успешно изымаются из генофонда популяции. По этой причине период старости можно рассматривать как своего рода «генетическую свалку», а процесс отбора, откладывающий проявление губительных генетических признаков, называют *удалением открытых эффектов аллеля*.

В точности такие же аргументы приложимы и к изменениям времени проявления благоприятных генетических признаков, только в данном случае естественный отбор будет сдвигать его на более ранний возраст, вследствие чего обладатели этих признаков смогут извлечь из них наибольшую выгоду. Такой результат естественного отбора называется *прецессией* (precession) *благоприятных эффектов аллеля*.

В случае лабораторных пробирок размножение начинается немедленно и репродуктивная ценность не меняется с возрастом. Однако в большинстве реальных популяций организмы не обладают потенциальным бессмертием; кроме того, начало размножения обычно несколько откладывается, так что репродуктивная ценность сначала растет с возрастом, а затем падает (см. рис. 5.5). Следовательно, особи среднего возраста имеют наибольшую вероятность ожидания будущего потомства. В такой ситуации вредные признаки, впервые проявившиеся *после* пика репродуктивной ценности, могут легко получить отсрочку путем отбора соответствующих модификаторов. Однако трудно себе представить, как отбор может отложить реализацию в фенотипе вредного признака, если она происходит еще до пика репродуктивной активности, и особенно если данный признак вообще не позволяет своим носителям размножаться.

В двух лабораторных исследованиях жуков *Tribolium* (Sokal, 1970; Mertz, 1975) искусственный отбор на раннее размножение привел к сокращению продолжительности жизни, демонстрируя таким образом эволюцию старения. В опытах Мерца (Mertz, 1975) отобранные линии продуцировали больше яиц в раннем возрасте, но суммарная для всей жизни плодовитость оставалась весьма постоянной, как этого и следовало ожидать, исходя из принципа подразделения.

СОПРЯЖЕННАЯ ЭВОЛЮЦИЯ РОЖДАЕМОСТИ И СМЕРТНОСТИ

Очевидно, что вид, характеризующийся высокой смертностью, для того чтобы выжить, должен обладать высокой плодовитостью. Ясно также, что вид, отличающийся повышенной плодовитостью,

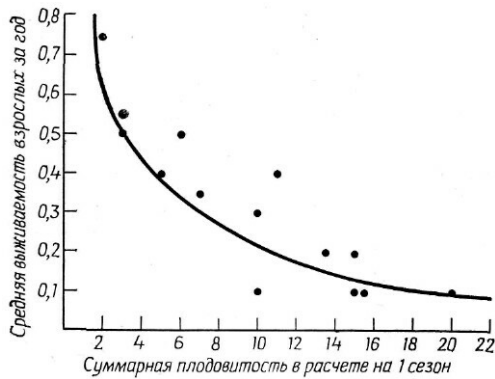


Рис. 5.26. Суммарная плодовитость в расчете на 1 сезон, сопоставленная с выживаемостью в следующем репродуктивном сезоне 14 популяций ящериц. (Из Tinkle, 1969.) Кривая соответствует популяциям, у которых чистая скорость размножения (R_0) равна единице. Отклонения от этой кривой могут быть связаны как с большей или меньшей величиной R_0 , так и с различиями в выживаемости молоди.

должен в среднем претерпевать и значительную смертность, так как в противном случае его популяция будет продолжать все время расти. При малой плодовитости организмы обычно характеризуются низкой смертностью, так же как высокий уровень выживаемости ведет к снижению плодовитости. На рис. 5.26 показана обратная связь между выживаемостью и плодовитостью для ряда популяций разных видов ящериц. Рождаемость и смертность эволюционируют вместе и должны сохранять своего рода равновесие: изменение любой из них неизбежно затрагивает другую.

Удобный показатель способности организма увеличивать свою численность — максимальная мгновенная скорость прироста популяции (r_{max}), которая объединяет в себе и рождаемость и смертность. В табл. 5.2 показан диапазон значений, которые может приобретать величина r_{max} . Поскольку фактическая мгновенная скорость увеличения популяции, будучи усредненной за достаточно продолжительный период времени, равна нулю, виды, имеющие высокие значения r_{max} , как, например, *Escherichia coli*, в меньшей мере реализуют свойственную им максимальную скорость увеличения популяции, чем виды с низким значением r_{max} , как, например, *Homo sapiens*. Фактически r_{max} , как указывает Смит (Smith, 1954), является мерой «суровости» обычных условий обитания данного организма, и эта величина — один из лучших показателей положения организма в континууме $r - K$ -отбора. Виды, которым свойственны более высокие значения r_{max} , как правило, характеризуются и гораздо большей изменчивостью величины фактической скорости увеличения популяции r_a по сравнению с теми видами, которые имеют низкие значения r_{max} (см. также рис. 5.14).

Из рис. 5.27 видна обратная отрицательная связь между r_{max} и временем генерации T . Мелкие организмы обычно имеют значительно более высокие значения r_{max} , чем крупные, что объясняется в первую очередь менее продолжительным временем генерации, положительная корреляция которого с размером тела показана на

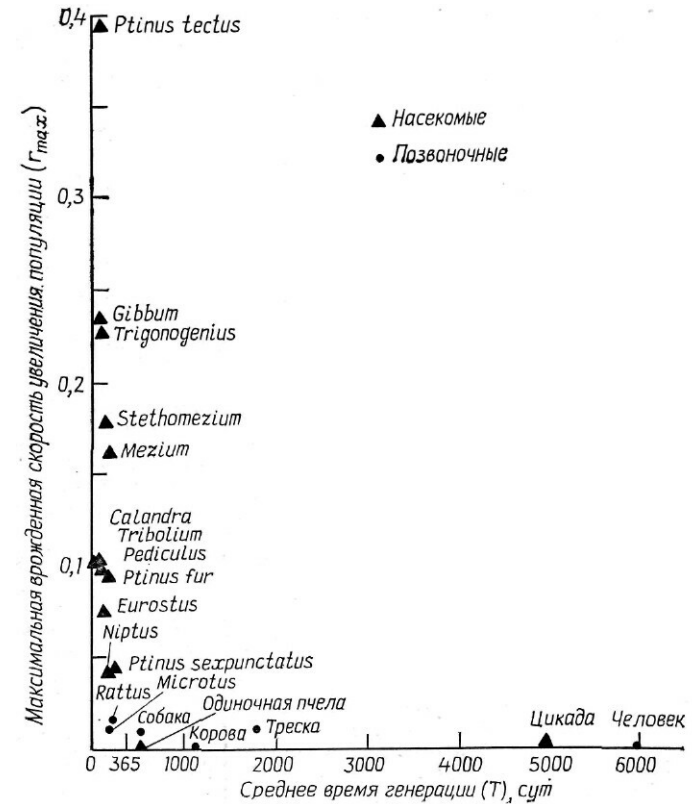


Рис. 5.27. Гиперболическая зависимость между максимальной врожденной скоростью увеличения популяции r_{max} и средним временем генерации T , выраженным в днях. (Из Pianka, 1970; частично заимствовано из Smith, 1954.)

рис. 5.28. Причина подобной корреляции понятна, так как организму, для того чтобы достичь крупных размеров, требуется значительно больше времени. Отсрочка периода размножения также неизбежно ведет к сокращению r_{max} .

Тем не менее преимущества, даваемые большими размерами тела, должны достаточно часто перевешивать недостатки, связанные с сокращением r_{max} , так как в противном случае крупные организмы никогда не появились бы в процессе эволюции. Тенденция к возрастанию размеров тела с течением геологического времени, прослеженная по ископаемым остаткам для многих филетических рядов (Newell, 1949), послужила основанием для введения понятия «увеличение филетического размера». Многие преимущества, даваемые крупными размерами тела, совершенно очевидны, но то же самое можно сказать и о связанных с этим

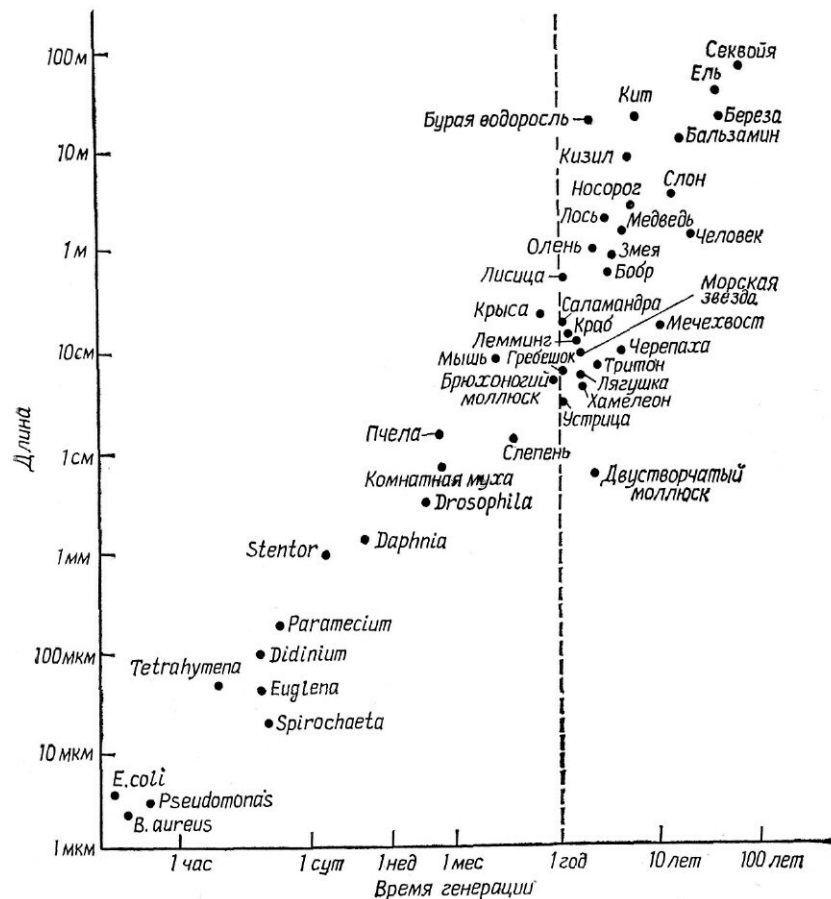


Рис. 5.28. Соотношение длины тела и времени генерации (обе величины в логарифмическом масштабе) в пределах широкого круга организмов. (Из John Tyler Bonner, *Size and Cycle: An Essay on the Structure of Biology*, Copyright 1965 by Princeton University Press, рис. 1, стр. 17. Перепечатано с разрешения Princeton University Press.)

недостатках. Конечно, более крупный организм имеет меньше шансов стать жертвой хищника и, следовательно, он должен привлекать меньше потенциальных хищников и отличаться лучшей выживаемостью. Мелкие организмы находятся в тесной зависимости от физической среды, даже очень слабые изменения которой часто могут оказаться для них губительными. Более крупные организмы сравнительно легче могут смягчать воздействие подобных изменений и соответственно лучше от них защититься. Из недостатков, связанных с большими размерами, укажем, что: 1) более крупным организмам в сравнении с мелкими требуется

больше вещества и энергии в расчете на 1 особь в единицу времени и 2) для крупных организмов существует гораздо меньше укрытий и безопасных мест.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПРОСТРАНСТВА: ИНДИВИДУАЛЬНЫЕ УЧАСТКИ И ТЕРРИТОРИАЛЬНОСТЬ

Большинство местообитаний представлено пространственно-временной мозаикой разнообразных, часто переходящих друг в друга элементов, каждый из которых содержит свой набор организмов и ресурсов. Из-за этой чрезвычайной гетерогенности окружающей среды точное местонахождение в ней особи часто наилучшим образом определяет непосредственную приспособленность последней. Особи видов-жертв на одних участках своего местообитания хорошо защищены от хищника, тогда как на других — в высшей степени подвержены риску его нападения. Естественный отбор, способствуя тем индивидуумам, которые лучше выбирают свои микроместообитания, должен приводить к корреляции между предпочтением определенного типа участка окружающей среды и приспособленностью организма к существованию в нем. Плотность популяций других видов, присутствующих на данном участке, сильно влияет на его пригодность. Кроме того, поскольку большинство животных для разных целей или в разное время суток используют несколько, а иногда и много отдельных микроместообитаний, связь приспособленности с использованием пространства обычно очень сложна. Некоторые следствия обитания в «пятнистом» местообитании будут рассмотрены ниже, а другие — в гл. 6 и 7.

Существуют два крайних типа распределения организмов на занимаемой ими территории: организмы могут встречаться группами (*пятнистое*, или *контагиозное*, *пространственное распределение*) или они могут быть распределены равномерно (*регулярное пространственное распределение*). Промежуточное положение между двумя этими крайними вариантами занимает *случайное пространственное распределение*, при котором организмы случайно размещены на занимаемой территории. Для того чтобы количественно оценить пространственные взаимоотношения организмов в популяции, разработаны специальные статистические методы. Один из таких методов основан на использовании отношения дисперсии к среднему, вычисленному по числу особей в ряде пробных квадратов. Когда это отношение равно единице, размещение организмов на обследуемой территории описывается пуассоновским распределением и является случайным. Если величина указанного отношения меньше единицы, то распределение особей равномерное, а если больше единицы, — то групповое. Равномерное распределение организмов в пространстве в общем виде свидетельствует о конкуренции и *K*-отборе, однако случайный и пятнистый

типы распределения сами по себе мало что говорят о факторах, определяющих такое распределение.

По степени своей подвижности (или *мобильности*) организмы широко варьируют. Некоторые, как, например, наземные растения и сидячие морские беспозвоночные, подобные морским желудям, проводят всю взрослую жизнь на одном месте, и их расселение происходит на стадии гамет и (или) личинок. Другие, например дождевые черви и брюхоногие моллюски, хотя и подвижны, но редко передвигаются на большие расстояния. Есть и такие виды, которые в течение своей жизни регулярно преодолевают расстояния во много километров, как, например, бабочка-монарх и перелетные виды птиц.

Исследование многих видов птиц с помощью кольцевания показало, что даже после миграции на тысячи километров особи часто возвращаются в общем на ту же самую территорию, где они выросли. Сходным образом для плодовых мушек (*Drosophila*), помеченных радиоактивными изотопами, показано, что они обычно не перемещаются на большие расстояния. Подобные ограничения в передвижении, по-видимому, позволяют особям адаптироваться генетически к местным условиям. По характеру передвижений различают два крайних типа популяций (хотя, конечно, и в данном случае возможны все промежуточные варианты): это так называемые *вязкие популяции*, особи которых обычно далеко не передвигаются, и *текущие популяции*, особи которых покрывают громадные расстояния. В «вязких» популяциях поток генов невелик, и вследствие этого наблюдается значительная генетическая изменчивость при переходе от одного места к другому, тогда как прямо противоположные черты свойственны «текучим» популяциям. Обратите внимание на то, что так называемый «отбор родичей» (kin selection; см. с. 187—190) гораздо более вероятен в «вязких», нежели в «текучих» популяциях.

Важные различия существуют между организмами и в способе использования пространства. Так, например, фундаментальным следует считать различие между двухмерным и трехмерным использованием пространства (с некоторым приближением можно выделить и одномерное использование пространства, например вдоль берега реки, озера или океана). Определенное экологическое сходство обнаруживается при этом между такими, казалось бы, разными организмами, как представители планктона, пелагические рыбы, летающие насекомые, многие птицы и летучие мыши, поскольку все они живут в трехмерном мире.

То пространство, в котором животное обычно передвигается в течение суток и проводит большую часть своего времени, называется его *индивидуальным участком* (home range). Часто индивидуальные участки нескольких особей перекрываются. Индивидуальные участки не защищаются и не служат для того, чтобы исключить пребывание на них других особей. В противополож-

ность этому *территории* защищаются и используются только единичной особью, парой особей, семьей или небольшой группой животных, связанных тесным родством. Неперекрывающиеся территории обычно приводят к равномерному пространственному распределению и неизменно указывают на конкуренцию за некоторый ресурс, находящийся в дефиците.

В соответствии со своими функциями выделяется несколько типов территорий. Многие морские птицы, например чайки, обороняют только свое гнездо и непосредственно примыкающий к нему участок, т. е. они имеют *гнездовую территорию*. У некоторых видов птиц (тетеревиные) и млекопитающих (морские львы) самцы защищают так называемую *брачную территорию*, служащую только для процессов, непосредственно связанных со спариванием. Однако наиболее широко распространенный тип территории — это *кормовая территория*, которая характерна для некоторых насекомых, рыб, многих ящериц, млекопитающих и подавляющего большинства птиц.

Для того чтобы в процессе эволюции могла развиваться территориальность, необходим дефицит некоторых ресурсов, которые должны при этом охраняться (рис. 5.29). Непосредственно пищевые объекты обычно не охраняются, поскольку большинство животных съедают свою жертву сразу же, как только ее обнаружат. Однако тот участок, где обитает данная жертва, часто можно защитить, затратив, конечно, на это определенные усилия. Охранять участок с пищевыми объектами иногда бывает нелегко, особенно если объекты эти очень редки или исключительно подвижны. При таких условиях кормовые территории не возникают в эволюции, поскольку затраты на их защиту превышают выгоды, которые могут быть при этом получены (Brown, 1964). Оптимальный размер территории соответствует такому случаю, когда разница между выгодой, полученной от ее защиты, и затратами на защиту достигает максимальной величины (рис. 5.30).

Часто птицы, гнездящиеся колониями (например, морские птицы и ласточки), защищают свою гнездовую территорию, но так как их пищевые объекты очень подвижны и, следовательно, трудны для охраны, у этих видов нет кормовых территорий и они кормятся совместно. Особенно развита территориальность у насекомыхоядных и хищных птиц, что, возможно, связано с необходимостью экономии энергии при полете (гл. 4) и с их большой подвижностью, которая делает защиту территории экономически выгодной. Обычно самцы этих видов устанавливают границы территорий ранней весной, часто еще до прилета с зимовки самок. В течение этого периода между самцами происходят многочисленные столкновения, а нередко и настоящие драки за право обладания определенной территорией. Однако, когда начинается пора высиживания яиц и выкармливания птенцов, случаи оспаривания границ территорий становятся значительно менее острыми, и самцы заявля-



Рис. 5.29. Схема, показывающая взаимодействие различных факторов, влияющих на эволюцию территориальности. (Из Brown, 1964.)

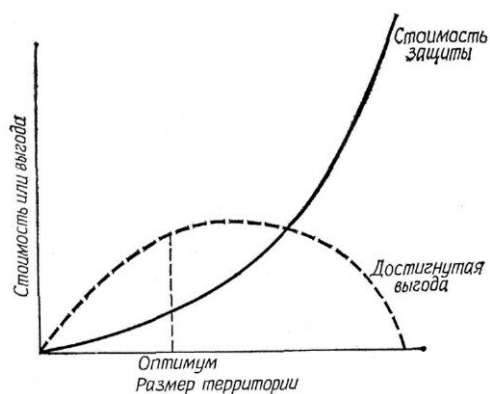


Рис. 5.30. Стоимость защиты территории монотонно возрастает с увеличением ее площади, но получаемые при этом выгоды, начиная с определенного размера территории, сокращаются. При оптимальной величине территории *разность* между выгодами и затратами максимальна.

ют о своих территориальных правах только в течение короткого времени в утренние и вечерние часы.

Самцы желтоголовых американских славков распознают своих соседей по их территориальным песням. Воспользовавшись этим, Уидон и Фолс (Weedon, Falls, 1959) записывали песни славков на магнитофонную ленту, а затем, проигрывая ее в разных местах в разное время и с разной скоростью, наблюдали ответную реакцию самцов. Когда с соседней территории воспроизводили запись песни другой особи, не являющейся соседом (предварительно убрав настоящего соседа), то самец славки, реагируя на «нового» соседа,

пел очень часто и громко. Очевидно, испытуемый самец распознал подмену, поскольку такой бурной реакции на голос своего изначального соседа у него не наблюдалось. При использовании того же метода для изучения функции территориальной песни белошейной воробьиной овсянки было обнаружено (Falls, 1969), что чем чаще воспроизводится запись песни, тем сильнее ответная реакция. Следовательно, при более высоком уровне мотивации те птицы поют интенсивнее, у которых больше вероятность столкновения с захватчиком территории.

Распознавание территориальных сигналов ближайших соседей и ослабление реакции на них приносят безусловную пользу индивидууму. Бурное реагирование было бы бесполезной тратой времени и энергии, поскольку территориальные границы в данном случае уже установлены раньше. Оба индивидуума только выигрывают от такого «джентльменского соглашения», касающегося границ их территорий.

Наличие индивидуальных участков или территорий служит также и другим важным целям: ознакомившись с небольшой и конкретной территорией, животное может узнать: 1) когда и где можно найти пищу, 2) где находятся убежища от хищников и, в некоторых случаях, 3) когда и где можно ожидать встречи с хищником. Таким образом, оседлые особи обычно имеют явное преимущество по сравнению с непрерывно мигрирующими (так называемыми *бродячими*). Проблеме территориальности посвящена огромная литература, и интересующийся читатель может начать знакомство с ней, заглянув в библиографический список, приведенный в конце данной главы.

СТРАТЕГИЯ ДОБЫВАНИЯ ПИЩИ

Другой важный аспект использования пространства — тактика добывания пищи, включающая те способы, посредством которых животное получает вещество и энергию, необходимую для роста, поддержания существования и размножения. Само добывание пищи, однако, также имеет определенную стоимость, поскольку в процессе его животное часто может подвергаться нападению хищника, а к тому же значительная часть времени, потраченного на поиски пищи, становится недоступной для других форм активности, в том числе для размножения. Оптимальная тактика добывания пищи максимизирует разность между полученными от него выгодами и необходимыми затратами. По-видимому, естественный отбор, действуя как эксперт по эффективности, часто благоприятствует такой оптимальной стратегии добывания пищи. Рассмотрим для примера животное, питающееся рядом жертв, различающихся своими размерами и по признаку, который можно назвать «способностью быть пойманной» (или просто доступностью). На-

сколько велико должно быть усилие, предпринимаемое животным для того, чтобы добыть жертву определенной доступности и определенного размера (а следовательно, и определенного содержания вещества и энергии)? Очевидно, что оптимальный потребитель охотно затрачивал бы больше энергии на поиск и поимку таких пищевых объектов, которые давали бы максимальный энергетический выход на единицу израсходованной энергии. Кроме того, животное, применяющее наилучшую стратегию добывания пищи, должно пользоваться для этого естественными маршрутами и не терять времени и энергии на поиски жертв в неподходящих местах или в неподходящее время. То, что бывает оптимально для одних условий, редко подходит для других, а конкретное строение животного также сильно ограничивает его возможности в добывании пищи. Существуют убедительные данные в пользу того, что животные действительно пытаются максимально повысить эффективность своего питания и теория оптимальной тактики добывания пищи довольно хорошо разработана (см. также с. 284—287).

Многие аспекты теории оптимизации добывания пищи в краткой форме отлично изложены Мак-Артуром в одной из глав его книги «Geographical ecology», специально посвященной «экономике выбора консумента» (MacArthur, 1972). Вначале Мак-Артур вводит несколько допущений: *А.* Для структуры среды характерна повторяемость, поэтому существует определенная статистическая вероятность обнаружения в ней конкретных ресурсов (местообитаний, микроместообитаний, пищевых объектов и т. п.). *Б.* Пищевые объекты образуют непрерывный унимодальный спектр, как, например, распределение насекомых различных размеров (Schoener, Janzen, 1968; Hespenshide, 1971). (Данное положение, очевидно, не соблюдается для состава пищи ряда животных, например насекомых-монофагов или вообще фитофагов, так как средства химической защиты растений в типичном случае дискретны; см. с. 244—248.) *В.* Животные, обладающие сходными фенотипами, обычно оказываются почти равноценными по своей способности добывать пищу, а промежуточный фенотип может наилучшим образом использовать тот вид пищи, который является промежуточным между оптимальными видами пищи для двух смежных фенотипов (см. также с. 275—279). И наоборот, близкие виды пищи потребляются с почти одинаковой эффективностью; так, эффективность питания ящерицы, челюсти которой имеют размер, оптимальный для поимки насекомых длиной 5 мм, оказывается лишь незначительно сниженной при поедании насекомых длиной 4 или 6 мм. *Г.* Соблюдается принцип подразделения, и ни один фенотип не может быть максимально эффективен при потреблении всех типов жертв. Повышение эффективности добывания определенного типа пищи обязательно приводит к снижению эффективности использования других пищевых объектов. *Д.* Конечная «цель» экономики отдельного индивидуума — максимиза-

ция суммарного потребления пищевых ресурсов. (Допущения *Б*, *В* и *Д* не являются основными.)

Затем Мак-Артур разбивает весь процесс добывания пищи на четыре этапа: 1) принятие решения, где искать; 2) поиск съедобных пищевых объектов; 3) по обнаружении местонахождения потенциального пищевого объекта принятие решения: преследовать его или нет; 4) преследование с *возможной* поимкой объекта и его поеданием. Эффективность поиска и преследования для каждого типа пищи в любом местообитании полностью определяется указанными выше допущениями, касающимися морфологии (допущение *В*) и повторяемости среды (допущение *А*). Кроме того, от эффективностей поиска и преследования зависят вероятности, связанные с соответствующими этапами (этапы 2 и 4) добывания пищи. Мак-Артур, таким образом, рассматривает только два решения, предпринимаемые искомым животным: «Где искать пищу?» (этап 1) и «Какие пищевые объекты преследовать?» (этап 3). Очевидно, что наилучший консумент должен добывать свою пищу там, где вероятность встретить ее максимальна; к данному решению легко прийти при наличии определенного знания о вышеупомянутых эффективностях и структуре окружающей среды (на самом деле животные не обладают, конечно, подобной информацией). Решить, какие пищевые объекты преследовать, также несложно, поскольку, найдя потенциальный пищевой объект, консумент имеет только две альтернативы: или преследовать данный объект, или продолжить поиск лучшего объекта, а обнаружив последний, начать его преследование. Оба решения заканчиваются началом нового поиска, так что наилучший выбор, очевидно, тот, при котором за единицу времени потребляется наибольшее количество пищи. Таким образом, оптимальный потребитель должен принять решение о преследовании определенного пищевого объекта только в том случае, если за время, необходимое для его поимки и поедания, он не сможет обнаружить, поймать или съесть лучший объект (т. е. такой, который даст ему больше энергии на единицу затраченного времени).

Многие животные, например насекомоядные птицы, проводят значительную часть своего времени в поисках добычи — мелких малоподвижных насекомых, но расходуют на их преследование, схватывание и поедание сравнительно мало времени и энергии, так как обычно это бывает достаточно легко. У таких «искателей» (searchers) среднее время поиска в расчете на один съеденный объект велико в сравнении со средним временем, затраченным на преследование, и поэтому наилучшей стратегией будет такая, при которой поедаются все встреченные съедобные насекомые. Другие животные — «преследователи» (pursuers) затрачивают немного энергии на поиски добычи, но овладение ею требует от них значительных усилий. Такие животные (к которым относятся, например, сокол или лев) должны выбирать жертву, на преследование

которой тратится в среднем мало времени и не очень много энергии. Соответственно «преследователи» должны быть более разборчивы и более специализированы, чем «искатели». Кроме того, поскольку в местах, богатых пищей, среднее время поиска, приходящееся на один пищевой объект, меньше, чем в местах, бедных пищей, оптимальной стратегией консумента в первом случае будет ограничение своего рациона только наилучшими видами пищи. До настоящего времени теория оптимальной стратегии добывания пищи развивалась главным образом с помощью понятия скорости потребления энергии в единицу времени. Роль лимитирующих факторов, например находящихся в дефиците биогенных элементов, и риск подвергнуться нападению хищника пока еще не привлекли во внимание. (Оптимальная стратегия добывания пищи рассматривается дальше на с. 284—287).

ПОЛ, СООТНОШЕНИЕ ПОЛОВ, ПОЛОВОЙ ОТБОР И ТИПЫ БРАЧНЫХ ОТНОШЕНИЙ

Половое размножение, по-видимому, встречается у подавляющего большинства организмов, хотя существует целый ряд растений и беспозвоночных животных, использующих его очень редко. Эволюционное происхождение и селективное преимущество (или преимущество) полового размножения по-прежнему остаются одной из главных нерешенных проблем биологии (Williams, 1971, 1975). Половой процесс позволяет генам, образующим генофонд популяции, в каждом поколении перемешиваться и образовывать различные новые сочетания. Генетическая изменчивость как таковая создается именно в результате полового размножения. Потенциальная скорость эволюции популяций с половым размножением выше, чем у организмов, размножающихся бесполом путем, поскольку в случае полового размножения одна особь может накапливать множество благоприятных мутаций. Однако сама по себе быстрота потенциальной эволюции не приносит выгоды конкретной особи. Конечно, половое размножение является основой существования диплоидных организмов и, несомненно, их древним и очень примитивным признаком. Однако для отдельного индивидуума половое размножение расточительно, так как гены его смешиваются с генами другого организма и, следовательно, каждому потомку переходит только половина генома. В противоположность этому самка, размножающаяся бесполом путем (в том числе и партеногенетически), передает каждому из своих потомков только свой собственный геном. Даже Фишер (Fisher, 1930) полагал, что разделение полов возникло в эволюции для блага группы путем группового отбора. Весьма удивительно, что, несмотря на многократно происходившие в эволюции случаи временной утраты сексуальности и ее вторичного развития, видимо, только сравнительно немногие организмы

полностью утратили способность обмениваться генами с другими организмами на протяжении геологического времени. Вероятно, эволюционные преимущества, даваемые генетической рекомбинацией и возросшей изменчивостью, оказываются более существенными, чем те выгоды (в сравнении с недостатками), которые дает полный переход всего генотипа из поколения в поколение. Одно из преимуществ, даваемое индивидууму половым размножением, заключается в том, что он может повысить общую приспособленность своего потомства, смешав свои гены с другими генами, благоприятно влияющими на его выживаемость. Конечно, может наблюдаться и обратное явление, так как, спариваясь с менее приспособленным партнером, организм может снизить свою приспособленность. (Однако в той степени, в которой гетерозиготность сама по себе увеличивает приспособленность, половое размножение, безусловно, выгодно для особей.)

Существуют различные формы полового размножения. Организмы могут быть *обоеполовыми*, или гермафродитами, причем в случае *одновременного гермафродитизма* один индивидуум в одно и то же время имеет мужские и женские гонады (как у многих беспозвоночных и растений), а в случае *последовательного гермафродитизма* происходит смена пола с возрастом (например, при *протерандрии* каждая особь в молодом возрасте функционирует как самец, а в более старшем — как самка). По-видимому, наиболее распространены *раздельнополые* организмы, у которых особи могут быть либо одного, либо другого пола (как у большинства позвоночных и некоторых растений).

В популяциях многих двуполых организмов соотношение самцов и самок примерно одинаковое. *Соотношение полов* определяется как доля самцов в популяции. Для большей точности различают соотношение полов в момент оплодотворения (*первичное соотношение полов*) и в конце периода родительской опеки (*вторичное соотношение полов*). Соотношение полов у животных, которые только недавно обрели независимость, но еще не размножаются (например, у вылетевших из гнезда птенцов), называют *третьичным*, а у взрослых размножающихся особей — *четвертичным*.

Почему численности особей противоположных полов обычно равны и, следовательно, половое соотношение равно 0,5? Дарвин (1871) полагал, что такое соотношение выгодно группе, так как в пределах каждого пола оно до минимума сокращает конкуренцию за полового партнера. Другие исследователи считали, что, поскольку один самец может легко оплодотворить довольно много самок, «для вида было бы лучше» изменить соотношение полов в популяции в сторону преимущественного развития самок, так как это привело бы к увеличению общего числа произведенных потомков. В аналогичных рассуждениях признается иногда, что самцы слишком многочисленны и поэтому «необязательны». Так как подобные интерпретации апеллируют к концепции группового отбо-

ра, предпочтительнее искать объяснение равенства численности полов в понятиях отбора на уровне особей. Данная проблема впервые также была решена Фишером (Fisher, 1930), подчеркнувшим, что у диплоидных организмов, размножающихся половым путем, каждому поколению переходит ровно половина генов (точнее, половина аутосомных хромосом) от самцов и половина от самок. Хотя это утверждение и означает просто, что каждый организм имеет мать и отца, оно имеет важные следствия, касающиеся соотношения полов. Объяснения Фишера по поводу данного соотношения точны и логически обоснованны: «Молодые особи любого вида, приступающие к самостоятельному образу жизни, снабжены определенным биологическим капиталом, заимствованным у своих родителей. Размер этого капитала может сильно варьировать у разных видов, но у всех движимые инстинктом родители должны расходовать дополнительное питание на свое потомство вплоть до момента обретения им независимости от родителей. Давайте рассмотрим репродуктивную ценность этого потомства тогда, когда родительские затраты на него прекращаются. Ясно, что для поколения в целом суммарная репродуктивная ценность всех самцов точно равна суммарной репродуктивной ценности самок, так как каждый из полов должен наполовину участвовать в образовании потомства. Из сказанного следует, что соотношение полов под влиянием естественного отбора будет подгоняться таким образом, чтобы суммарные затраты родителей на детей обоих полов были одинаковы. В противном случае, например, если суммарные расходы на самцов будут меньше, чем на самок, родители, производящие благодаря своим особенностям больше самцов, должны вследствие равенства репродуктивных ценностей обоих полов при тех же затратах образовать большую репродуктивную ценность и стать предками большего числа потомков, чем родители, производящие преимущественно самок. В подобной ситуации отбор должен сдвигать соотношение полов до тех пор, пока затраты на самцов точно не уравновесятся затратами на самок. Если молодые особи мужского пола в период зависимости от родителей подвержены большей смертности (как, например, у человека), то их образование обходится дороже, так как будущие расходы на каждую сотню благополучно родившихся особей мужского пола включают затраты не только на тех особей, которые успешно переживут весь период зависимости от родителей, но и на определенное число особей, которые погибнут преждевременно, не получив еще всей предназначенной для них доли родительских затрат. Следовательно, средний расход на каждого выросшего мальчика больше, а на каждого рожденного мальчика меньше, чем соответствующие расходы на девочек того же возраста. Из сказанного выше мы должны заключить, что естественный отбор приводит к тому, что рождается больше мальчиков, но затем, вследствие их более высокой смертности, к концу периода

родительской опеки девочек становится больше. Фактическое соотношение полов у человека довольно близко к отношению 1:1, особенно если принять во внимание значительное снижение младенческой и детской смертности, происшедшее в последнее время. А поскольку упомянутое регулирование осуществляется за счет неравенства соотношения полов в момент зачатия (которое априорно никак не может быть объяснено), нельзя не прийти к выводу, что соотношение полов действительно контролируется подобным способом.

Таким образом, соотношение полов в конце периода заботы о потомстве зависит от дифференциальной смертности за этот период, а также от дифференциальных (если таковые существуют) требований, предъявляемых в это время молодыми особями. В период половозрелости дифференциальная смертность не влияет на соотношение полов. Таким образом, относительные численности особей разного пола, приближающихся к половозрелости, могут изменяться без соответствующей компенсации посредством дифференциальной смертности на протяжении промежутка времени между окончанием периода зависимости от родителей и моментом достижения половозрелости. Однако любая существенная дифференциальная смертность в этот период будет контролироваться естественным отбором, поскольку равенство суммарных репродуктивных ценностей обоих полов приводит к тому, что представители менее многочисленного пола будут более ценными, а следовательно, и интенсивнее будет отбор в пользу всех изменений, направленных на сохранение особей более редкого пола. Численности особей разного пола к моменту достижения половозрелости могут быть неравными, если различия в строении или в поведении разных полов выгодны по другим причинам, но любое существенное и сохраняющееся численное неравенство полов в период половозрелости должно сопровождаться дифференциацией полов, имеющей решающее биологическое значение» (Fisher, 1930, с. 142—143).

Фишер приходит к выводу, что оптимальный организм в состоянии равновесия должен тратить на образование потомства каждого пола ровно половину своего репродуктивного усилия. Таким образом, если продуцирование одного самца связано примерно с такими же затратами, что и продуцирование одной самки, то оптимальное соотношение полов в семье должно быть 50:50 при условии, что популяция находится в состоянии равновесия или в состоянии, близком к нему. Обратите внимание, что в аргументацию Фишера никак не входит конкуренция за брачного партнера, поскольку предполагается, что все самцы имеют одинаковые шансы на спаривание (так же как предполагается, что все самки имеют одинаковую приспособленность).

На рис. 5.31 и в табл. 5.5 приведен пример двух гипотетических популяций, иллюстрирующий принцип Фишера. В первом случае не наблюдается каких-либо различий в энергетических затратах на

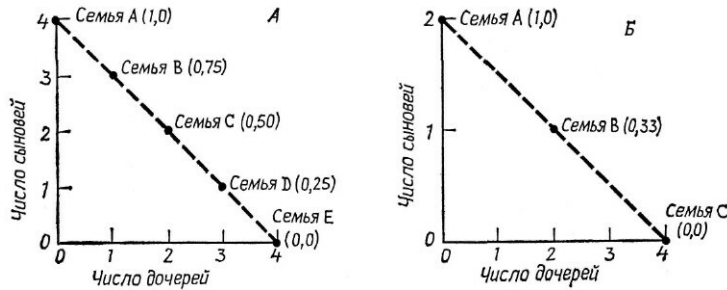


Рис. 5.31. Гипотетическая схема, показывающая возможные варианты структуры семей, в которых для родителей нет разницы в затратах на потомков того или иного пола (А) и такая разница имеется (Б). Предполагается, что общий вклад родителей в каждое размножение — постоянная величина. В случае А затраты на потомков обоих полов одинаковы и оптимальное соотношение полов в семье 0,5 (в условиях равновесной популяции). В случае Б потомки мужского пола обходятся родителям в два раза дороже, чем потомки женского пола, и затраты на потомство обоих полов уравниваются при семейном соотношении полов 0,33 (снова при условии равновесной популяции). В табл. 5.5 и в тексте разъясняется, почему в равновесной популяции родительский вклад должен точно разделяться поровну между потомками обоих полов.

образование потомков того или иного пола, и родительский вклад может быть непосредственно переведен в количество потомков, что приводит в состоянии равновесия к оптимальному соотношению полов, равному 0,5. Однако если вклад родителей в образование одного потомка меняется в зависимости от его пола, то численное равенство полов в потомстве уже не наблюдается. Так, например, если эти вклады различаются в два раза, то оптимальное соотношение полов при равновесии будет равно 0,33 или 0,67 в зависимости от того, образование особей какого пола обходится дороже. В обоих случаях, если соотношение полов в популяции будет отличаться от оптимального соотношения полов в одной семье при условии равновесия, то последнее соотношение будет изменяться. В подобных ситуациях семьи, продуцирующие больше особей дефицитного пола (в сравнении с соотношением полов при равновесии), имеют селективное преимущество. Последнее обстоятельство приводит к дополнительному производству особей того пола, которого недостает, что в свою очередь сдвигает соотношение полов в популяции в сторону равновесия. Соотношение полов в популяции представляет собой частный случай *зависящего от частоты отбора*, происходящего тогда, когда селективная ценность признака изменяется в зависимости от частоты его встречаемости. Из рис. 5.32 видно, как оптимальное соотношение полов в семье связано с соотношением полов в популяции при условии равной цены их продуцирования. Данный обобщенный график показывает зависимость оптимального вклада семьи в продуцирование самцов от крупных перемен в затратах на него всей популяции. Обратите

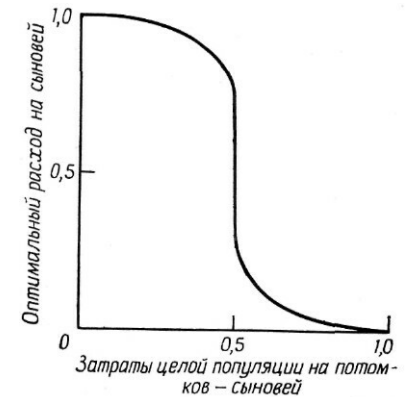


Рис. 5.32. Оптимальные для семьи затраты на сыновей изменяются в зависимости от затрат на потомков мужского пола популяцией в целом.

внимание, что, когда затраты на потомство обоих полов в среднем для популяции уравниваются (1:1), разнообразие оптимальных семейных стратегий в образовании потомков того или иного пола может быть очень большим. По мере того как суммарные для популяции расходы на продуцирование потомства разных полов становятся все более неравными, оптимальные тактики семей все более сдвигаются в сторону преимущественного образования более ценного, малочисленного пола.

Таким образом, единственный фактор, который может влиять на первичное и вторичное соотношение полов, — это разница в стоимости потомков разного пола для их родителей. Особый случай представляет собой дифференциальная смертность разных полов в *период родительской опеки* (рис. 5.33). Поскольку дифференциальные энергетические требования и дифференциальная смертность разных полов после этого периода уже не связаны с родительскими затратами, они не могут непосредственно вызвать изменение первичного или вторичного соотношения полов до тех пор, пока их эффекты не проявятся также и в период родительской опеки. Половому диморфизму, т. е. физиологическим, морфологическим и поведенческим различиям между полами, уделяется важное место в любой дискуссии, касающейся соотношения полов. Ниже мы рассмотрим огромное разнообразие экологических факторов, способных влиять на половой диморфизм, причем особенно подробно обсудим половой отбор и систему брачных отношений, которые между собой сложным образом взаимосвязаны.

Фишер (Fisher, 1958a) цитирует неназванного «современного» биолога, задающего вопрос: «Какое преимущество имел бы *любой вид*, если бы самцы сражались из-за самок, а самки сражались из-за самцов?» (курсив мой. — Э.П.). Как отмечает далее Фишер, такой вопрос является ложным по сути, поскольку основные единицы естественного отбора — это особи, а не виды. Вопрос, таким

Таблица 5.5. Сравнение вклада в будущие поколения разных семей, принадлежащих к популяциям с разным соотношением полов для случаев А и Б, проиллюстрированных на рис. 5.31

Случай А	Число самцов	Число самок
Начальное состояние популяции	100	100
Семья А	4	0
Семья С	2	2
Последующее состояние популяции (сумма)	106	102
$C_A = 4/106 = 0,03773$		
$C_C = 2/106 + 2/102 = 0,03846$ (семья С имеет больший репродуктивный успех)		

Случай Б	Число самцов	Число самок
Начальное состояние популяции	100	100
Семья А	2	0
Семья В	1	2
Последующее состояние популяции	103	102
$C_A = 2/103 = 0,01942$		
$C_B = 1/103 + 2/102 = 0,02932$ (семья В более успешна)		
Начальное состояние популяции	100	100
Семья В	1	2
Семья С	0	4
Последующее состояние популяции	101	106
$C_B = 1/101 + 2/106 = 0,02877$		
$C_C = 4/106 = 0,03773$ (семья С более успешна, чем семья В)		
Естественный отбор будет благоприятствовать семьям, в которых больше самок, до тех пор, пока популяция не достигнет равновесного соотношения полов (ниже)		
Начальное состояние популяции	100	200
Семья В	1	2
Семья С	0	4
Последующее состояние популяции	101	206
$C_B = 1/101 + 2/206 = 0,01971$		
$C_C = 4/206 = 0,01942$ (теперь имеет преимущество семья В)		

Примечание. Вклад семьи x сокращенно обозначается C_x .

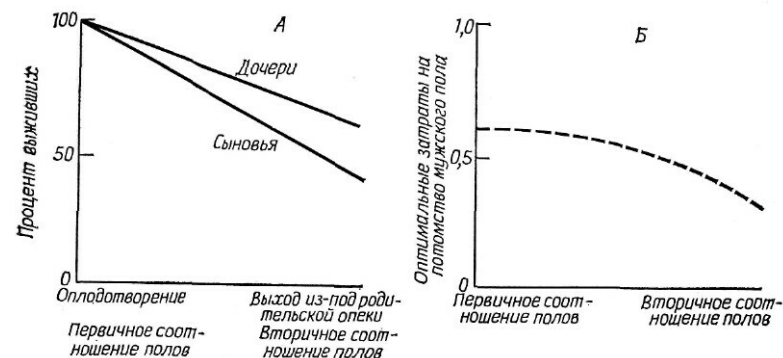


Рис. 5.33. Если в период родительской опеки для потомства разного пола характерен разный уровень смертности, то расходы родителей на оба пола могут быть уравновешены только при смещенном первичном или вторичном соотношении полов. Например, если сыновья умирают в более раннем возрасте, чем дочери (А), то оптимальное первичное соотношение полов будет сдвинуто в сторону сыновей, а оптимальное вторичное соотношение — в сторону дочерей (Б). Криволинейность обусловлена тем, что доля самцов относительно самок сокращается все быстрее по мере того, как последние накапливаются в популяции.

образом, отражает позицию сторонника группового отбора. На протяжении нескольких следующих страниц мы уточним, почему приведенный вопрос бессмыслен с экологической точки зрения.

Предположим, что некая особь смешивает свои гены (в процессе полового размножения) с генами другой особи, значительно отличающейся по своему фенотипу. Особь, спаривающаяся с очень приспособленным партнером, смешивает свои гены с «хорошими» генами партнера и, таким образом, передает их будущим поколениям более эффективно, чем другая генетически идентичная особь (близнец), спаривающаяся с менее приспособленным партнером. Следовательно, те члены популяции, которые находят наилучших партнеров для спаривания, вносят значительно больший численный вклад в будущие поколения. В результате этого в пределах каждого пола возникает конкуренция за лучших половых партнеров противоположного пола, ведущая в свою очередь к появлению внутривидового компонента полового отбора. Внутривидовой отбор обычно вызывает антагонистические и агрессивные взаимоотношения между представителями одного пола, в результате которых особи, способные доминировать над другими, занимают относительно лучшее положение. Настоящие физические схватки особей обычно не являются необходимыми, и простых жестов (или каких-либо других проявлений своей «мощи») достаточно для того, чтобы определить, кто стал «победителем» при очередной встрече. Данное поведение имеет определенный селективный смысл: поскольку исход подобного «сражения» очевиден, вряд ли может быть извлечена какая-нибудь дополнительная

польза из настоящей схватки, скорее это может привести только к неблагоприятным последствиям из-за реального риска ранения обоих соперников. Сходные соображения применимы и к проблеме защиты территории.

Мэйнард Смит (Maynard Smith, 1956) убедительно продемонстрировал наличие определенного предпочтения брачных партнеров в лабораторных популяциях плодовой мушки *Drosophila subobscura*. Самки этих мух обычно спариваются только один раз в течение своей жизни и хранят сперматозоиды в семяприемнике. Самцы спариваются многократно. Мэйнард Смит скрещивал генетически сходных самок с двумя линиями самцов — одной инбредной (гомозиготной) и другой — аутбредной (гетерозиготной), а затем собирал все яйца, отложенные самками в течение всей их жизни. Выяснилось, что обе группы самок дали одинаковое число яиц, но процент яиц, из которых вылупились личинки, сильно различался. Каждая самка, спарившаяся с инбредными самцами, отложила в среднем по 264 оплодотворенных яйца, тогда как на 1 самку, спарившуюся с аутбредным самцом, приходилось в среднем по 1134 оплодотворенных яйца (следовательно, эти самки производили в четыре раза больше жизнеспособных потомков). Мэйнард Смит полагал, что в данном случае среди самок должен был происходить строгий отбор на предпочтение спариваться с аутбредными, а не с инбредными самцами. Когда девственных самок помещали в сосуд с аутбредными самцами, то в течение часа 90% их спаривалось, тогда как при объединении их с инбредными самцами только 50% самок спаривалось в течение первого часа. Самцы обоих типов усиленно ухаживали за самками и пытались с ними спариваться, но аутбредные самцы оказались в этом отношении гораздо более удачливыми. Тщательно наблюдая за брачными ухаживаниями этих маленьких мух, Мэйнард Смит обнаружил, что инбредные самцы в сравнении с аутбредными медленнее реагировали на специальный быстрый танец самок (side-step dance). По-видимому, из-за такого промедления самке часто отвергали предложения инбредных самцов и улетали до того, как были осеменены. Указанные наблюдения убедительно свидетельствуют о том, что самки оказывают предпочтение определенным самцам. Подобный выбор брачного партнера почти наверняка существует в большинстве естественных популяций, хотя выявить его обычно нелегко. В эволюционных масштабах времени действие естественного отбора приводит к возникновению корреляции между приспособленностью самцов и предпочтением, оказываемым им самками, поскольку те самки, которые выбирают наиболее приспособленных самцов, соединяют свои гены с лучшими генами и, следовательно, дают наиболее приспособленных потомков мужского пола (приспособленность самок по тем же самым причинам коррелирует с предпочтением, оказываемым им самцами).

В результате подобных брачных предпочтений в популяции образуется определенная, свойственная ей *структура скрещиваний*. Один крайний вариант этой структуры — инбридинг, при котором друг с другом скрещиваются генетически сходные организмы (*гомогамия*), а другой крайний вариант — аутбридинг, при котором скрещиваются генетически различающиеся организмы (*гетерогамия*). Аутбридинг ведет к соединению непохожих генов и, таким образом, порождает генетическое разнообразие. Инбридинг дает в локальном масштабе генетическую однородность, хотя при этом изменчивость может сохраняться в пределах более обширного географического района. Оба крайних варианта представляют собой примеры неслучайных структур скрещивания; *панмиктические* популяции со случайным скрещиванием, описываемые уравнением Харди — Вайнберга, занимают промежуточное положение между двумя указанными крайними вариантами. Маловероятно, однако, что в природе действительно существуют панмиктические популяции.

Популяции животных характеризуются также определенными *системами брачных отношений*. Подавляющее большинство видов насекомоядных и хищных птиц, а также хищных млекопитающих *моногамны*, т. е. брачную пару образует один самец и одна самка. В подобных случаях обычно оба родителя принимают участие в воспитании потомства. *Полигамия* — это такая система брачных отношений, при которой одна особь вступает в брачную связь одновременно с более чем одним представителем противоположного пола. Существуют два типа полигамии, в зависимости от того, какой пол поддерживает множественные связи. У некоторых птиц, например у желтоголового трупяла, один самец имеет одновременно брачные связи с двумя или большим числом самок (*полигиния*). Значительно реже встречается *полиандрия*, при которой одна самка поддерживает брачные отношения с более чем одним, самцом. Полиандрия, по-видимому, наблюдается иногда у птиц, в частности у некоторых видов якан, пастушковых и тинамовых. При *полибрахигинии* (Selander, 1972) один самец вступает в кратковременную брачную связь с несколькими самками поочередно; в типичном случае такая связь устанавливается только на время, необходимое для копуляции и осеменения. Полибрахигиния встречается у ряда птиц (в том числе у некоторых скворцов, колибри и тетеревиных) и млекопитающих (многих ластоногих и некоторых копытных). Наконец, идеальная структура брачных отношений (или, может быть, правильное сказать отсутствие таковых) — это *промискуитет*, когда любая особь имеет равную вероятность скрещивания с любой другой особью. Истинный промискуитет, приводящий к панмиктической популяции, в высшей степени маловероятен и, по-видимому, не существует. Может быть, отчасти к нему приближаются некоторые многощетинковые черви и морские лилии, выпускающие свои гаметы просто в море, или наземные

ветроопыляемые растения, т. е. такие организмы, гаметы которых переносятся водными течениями или воздушными потоками. Однако даже у этих прикрепленных организмов, по-видимому, встречаются различные формы химической дискриминации гамет и соответственно — предпочтения при скрещивании.

Тот компонент полового отбора, который связан с отношениями представителей разных полов, называется *эпигамным отбором*. Его часто определяют как «возрастание репродуктивного преимущества тех генотипов, которые обеспечивают наиболее сильные гетеросексуальные стимулы», или также как «борьбу полов». Эпигамный отбор оперирует предпочтением в выборе брачного партнера. Первостепенное значение имеет тот факт, что особенности, максимизирующие приспособленность самца, не обязательно совпадают с таковыми самки, и соответственно наоборот. Например, у большинства позвоночных животных самец обычно может оставить больше генов в условиях полигинии или полибрахиинии, тогда как самка, по-видимому, достигнет максимального репродуктивного успеха при моногамии или полиандрии. Поскольку сперматозоиды мелки и их образование требует незначительных энергетических затрат, они образуются в больших количествах, а так как вклад самцов позвоночных в каждый акт размножения сравнительно мал, они могут спариваться часто и достаточно неразборчиво (иными словами, самцы тяготеют к промискуитету). Самки позвоночных, наоборот, обычно вносят гораздо больший вклад в каждый акт размножения, так как образование яиц или детенышей требует больших энергетических затрат. Из-за того что самки гораздо сильнее связаны с каждым актом размножения, они склонны предъявлять значительно более строгие требования к брачному партнеру, чем самцы, и гораздо более разборчивы. Отказываясь спариваться с самцами, которым свойствен промискуитет, самки позвоночных могут иногда «заставить» самцов стать моногамными и внести свою долю в воспитание потомства. Фактически полигиния — это такой исход борьбы полов, при котором выигрывают самцы (патриархат), а полиандрия — при котором выигрывают самки (матриархат). Моногамия представляет собой компромисс между этими двумя крайними вариантами. При моногамной системе брачных отношений самец должен быть уверен в том, что потомство, которое он выращивает, его, так как в противном случае он может тратить энергию на чужого самца (заметьте, что для самок такой проблемы не возникает). Неудивительно, что моногамные самцы ревниво охраняют своих самок от копуляций с посторонними самцами. Вместе с тем самки, связанные моногамными отношениями, очень уязвимы дезертирством самцов в случае начавшегося размножения.

Рассмотрим теперь экологические факторы, определяющие систему брачных отношений. Иногда можно встретить утверждение, что данной системой «руководит» соотношение полов; при

такой интерпретации недостаток самцов приводит к полигинии, а недостаток самок — к полиандрии. Согласно этому объяснению, многие виды являются моногамными просто потому, что численности разных полов у них примерно равны. На самом деле справедливо прямо противоположное утверждение, а именно то, что половой отбор и системы брачных отношений косвенным и прямым образом определяют половой диморфизм, а следовательно, и различные соотношения полов. У многих птиц и некоторых млекопитающих существуют текущие популяции неразмножающихся самцов. Наличие их может быть легко продемонстрировано простым изъятием размножающихся особей: обычно они быстро замещаются более молодыми и менее опытными самцами (Stewart, Aldrich, 1951; Hensley, Cope, 1951; Orians, 1969b).

Из 291 вида североамериканских воробьиных только у 14 видов (т. е. у 5%) регулярно наблюдается полигиния (Werner, Willson, 1966). Из этих 14 видов 11 (почти 80%) гнездятся в прериях, болотистых ландшафтах и саваннах. Согласно предположению Вернера и Уилсона, в этих чрезвычайно продуктивных местообитаниях постоянно появляются новые поколения насекомых и таким образом быстро возобновляется запас пищи, что позволяет нескольким самкам использовать одну и ту же кормовую территорию. Однако полигинные виды воробьиных, обитающих в Европе (которые также составляют около 5% общего числа видов) не стремятся к гнездованию в подобных местообитаниях (Haartman, 1969). Основываясь на каких-то не очень ясных обстоятельствах, Хартман (Haartman, 1969) высказал мнение о ведущей роли в определении полигинной системы брачных отношений наличия закрытых безопасных гнезд, а не особенностей областей их гнездования. Были высказаны также предположения (Crook, 1962, 1963, 1964, 1965), что среди африканских ткачиков моногамия развивается при условии малого количества пищи и необходимости участия обоих родителей в выкармливании птенцов, тогда как полигиния развивается в продуктивных местообитаниях, где пищи много и необходимость помощи самца в выкармливании птенцов не столь велика. Подобные аргументы, конечно, полностью игнорируют «борьбу полов» (эпигамный отбор).

Одним из лучших полевых исследований полигинии до настоящего времени остается работа Вернера (Werner, 1964), изучавшего американских длинноклювых болотных крапивников в штате Вашингтон. Самцы этого вида строят в разных местах своих территорий фиктивные гнезда (не используемые самками). Во время периода ухаживания самец сопровождает самку по всей своей территории и демонстрирует ей все фиктивные гнезда (что, вероятно, позволяет самкам оценить качество территории данного самца). У некоторых самцов было по две самки (а у одного даже три), тогда как на прилегающих участках обитали самцы, имеющие только по одной самке или вообще холостые. Территории полигам-

ных самцов по сравнению с территориями моногамных самцов и холостяков отличались не только большим размером, но и тем, что на них произрастало больше отдельных возвышающихся растений, на которых преимущественно кормятся самки крапивников. Вернер предположил, что самка, находящаяся в брачной связи с самцом, который имеет еще одну самку, занимает лучшую территорию и способна выкормить больше потомков, чем самка, вступающая в связь с холостым самцом, занимающим худшую территорию, хотя в первом случае она получает от самца меньшую помощь. Подобное явление было описано также для краснокрылых трупялов (рис. 5.34). Как отмечает Вернер, эволюция полигинии зависит от способности самцов защитить территорию, на которой пищи достаточно для того, чтобы обеспечить существование более чем одной самки и ее потомства. Это условие, необходимое для возникновения в эволюции полигинии, может соблюдаться только в очень продуктивных местообитаниях. Самки длинноклювых болотных крапивников находятся между собой в антагонистических отношениях, поэтому самец не может спариться со второй самкой до тех пор, пока первая самка не начнет насиживать яйца. Таким образом возникает смена самок во времени (Verner, 1965). На основе работ Вернера по крапивникам и материалов по изучению трупялов, было выдвинуто представление о *пороге полигинии* (Verner, Willson, 1966), определяемом как минимальное различие в качестве территорий, удерживаемых самцами одного общего района, достаточное для того, чтобы благоприятствовать возникновению у самцов полигамных браков (рис. 5.35).

Значительно чаще, чем у птиц, полигиния встречается у млекопитающих. Возможно, это связано с тем, что у большинства млекопитающих только самки выкармливают своих детенышей и по крайней мере у травоядных самцы мало чем могут им помочь¹ (обычно таким видам свойствен ярко выраженный половой диморфизм). Замечательное исключение представляют собой хищные млекопитающие, которые в период размножения часто бывают моногамны, и самец участвует в добывании пищи как для самок, так и для детенышей (половой диморфизм у этих видов обычно выражен слабо). Большинство хищных и насекомоядных птиц также моногамны, и их самцы приносят корм птенцам. Половой диморфизм у этих птиц обычно выражен слабо, а если он и есть, то обычно у мигрирующих видов (Hamilton, 1961), для которых, как полагают, он важен в связи с необходимостью распознавания видов и образования брачных пар. Те птицы, у которых вылупляются уже довольно развитые птенцы (так называемые *выводковые* в противоположность *птенцовым*), как правило, характеризуются слабой заботой самцов о потомстве. У этих видов часто наблюда-

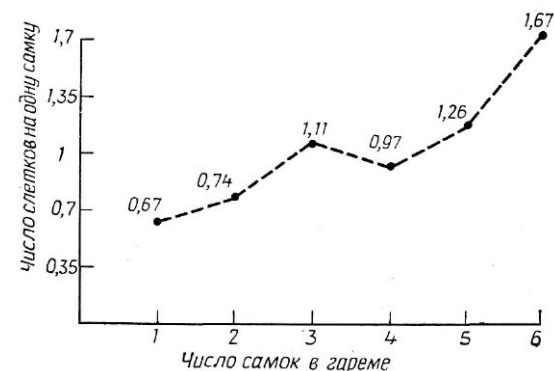


Рис. 5.34. Успех размножения самок краснокрылого трупяла, находящихся в брачных отношениях с самцами, обладающими гаремами разной величины. [Из Alcock, 1975. *Animal Behavior* (по данным Holm, 1973). Copyright by the Ecological Society of America.]

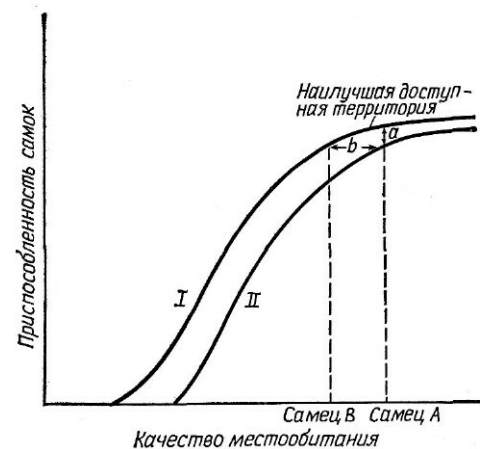


Рис. 5.35. Графическая модель, показывающая условия, необходимые для эволюции полигинии. Репродуктивный успех самок коррелирует с качеством окружающей среды, и самки выбирают таких брачных партнеров, которые дают им максимальную приспособленность. Расстояние *a* — это разница между приспособленностью самок, состоящих в моногамном браке (I), и приспособленностью самок, состоящих в бигамном браке (II), при условии, что и те и другие самки населяют сходные местообитания. Расстояние *b* — это *порог полигинии*, или та максимальная разница между качеством отдельных территорий, удерживаемых разными самцами одного района, которая достаточна для предпочтения самками бигамных браков. (По Ogians, 1969b.)

¹ Вопрос о том, почему самцы млекопитающих не способны к лактации, остается нерешенным.

ется полигиния или полибрахигиния и обычно хорошо выражен половой диморфизм.

Если в популяции равное соотношение полов и моногамная система брачных отношений, то любой индивидуум (как самец, так и самка) имеет достаточно высокую вероятность спариться и передать следующему поколению свои гены. Однако при равном соотношении полов и полигинии избранная группа наиболее приспособленных самцов обеспечивает непропорционально большое число спариваний. Покрытые боевыми шрамами самцы морских львов (*Eumetopias jubata*), «отбившие» скалистые островки, на которых обычно происходит спаривание, часто имеют гаремы по 10—20 самок. В данном случае немногие доминирующие самцы являются отцами подавляющего большинства потомства, и их гены составляют половину генофонда последующего поколения. Поскольку признаки, обеспечивающие их высокие боевые качества и делающие их доминантными, наследуются и переходят сыновьям, борьба за брачную территорию в следующем поколении может усиливаться. Так как лишь те самцы, которые побеждают соперников, способны передать свои гены потомству, в данном случае строго соблюдается принцип «все или ничего». В результате такой интенсивной конкуренции за брачную территорию внутривидовой отбор приводит к ярко выраженному половому диморфизму в размерах: если вес взрослой самки обычно менее 500 кг, то вес взрослых самцов может достигать тонны. Различие в размерах полов особенно велико у калифорнийского морского льва *Zalophus californianus*, самки которого весят только около 100 кг, тогда как самцы — почти 500 кг. Вероятно, предел увеличения разницы в размерах определяется всевозможными другими экологическими факторами, например такими, как давление хищников, эффективность добывания пищи и ее доступность (см. также гл. 4 и 7).

В чем-то сходная ситуация наблюдается среди различных полигинных полибрахигинных видов птиц. Полибрахигиния встречается у многих тетеревиных, самцы которых проявляют свою половую активность в группах, собирающихся на токовищах. Доминируют обычно старшие самцы, которые занимают центральную часть общего токовища и участвуют в непропорционально большой доле спаривания. Самки, находящиеся на токовище, быстро бросают периферийных самцов, стремясь к спариваниям с самцами, занимающими центральное положение. Для многих тетеревиных характерен заметный половой диморфизм в размерах, оперении, окраске и поведении. В дополнение к внутривидовому отбору эпигамный отбор, действуя через выбор, осуществляемый самками, также может привести к возникновению и усилению полового диморфизма. Как правило, оба типа полового отбора происходят одновременно и различить их результаты часто бывает трудно. Выбор самками для спаривания ярких, бросающихся в глаза сам-

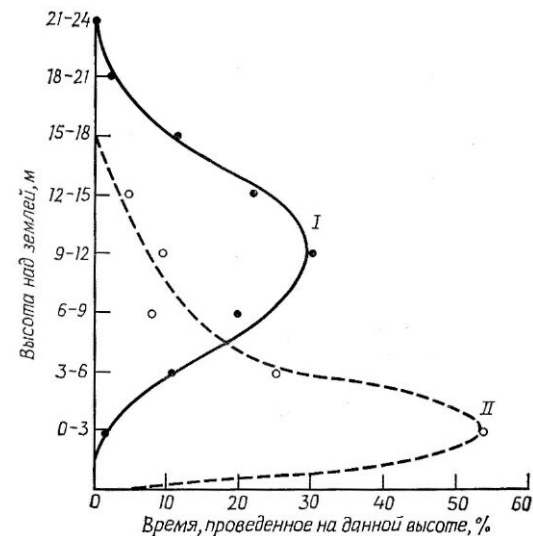


Рис. 5.36. График, показывающий, что самцы (I) красноглазого вироона (*Vireo olivaceus*) предпочитают кормиться на большей высоте, чем самки (II). (Из Williamson P., 1971. Copyright by the Ecological Society of America.)

цов, по-видимому, приводит к возникновению у самцов в процессе эволюции ряда странных признаков, таких, например, как очень длинные хвосты, характерные некоторым райским птицам. Беседковым птицам (шалашникам) удалось избежать яркости (а следовательно, и опасной заметности) путем выработки в эволюции уникальных особенностей поведения: самцы для привлечения самок и ухаживания за ними строят богато украшенные беседки, служащие как бы показателем сексуальной привлекательности самца. Весьма часто одни и те же половые признаки (такие, как размер, окраска, оперение, особенности пения и поведения) служат одновременно для демонстрации как своего положения среди представителей того же пола, так и своей привлекательности для особей противоположного пола. Подобное совпадение явно имеет эволюционный смысл, поскольку суммарная приспособленность особи определяется ее успехом, достигаемым совместным действием обоих типов полового отбора, которые между собой должны обычно положительно коррелировать. Кроме того, такое совпадение половых сигналов позволяет также экономить расход энергии.

Половой диморфизм иногда выполняет еще и другую экологическую функцию, уменьшая перекрывание ниш и снижая интенсивность конкуренции между представителями разных полов (рис. 5.36). У некоторых ящериц, обитающих на островах (Schoepf, 1967, 1968a), и некоторых птиц (Selandier, 1966) сильный половой диморфизм в размере ротового аппарата (челюстей и клювов) коррелирует с дифференцированным использованием пищевых ресурсов (см. также гл. 7).

ПРИСПОСОБЛЕННОСТЬ И ПОЛОЖЕНИЕ ОСОБИ В ПОПУЛЯЦИИ

Приспособленность организма определяется взаимодействием между его фенотипом и всей средой в целом. У видов, подверженных K -отбору, приспособленность особи определяется главным образом ее биотическим окружением, и особенно тем положением, которое она занимает в собственной популяции. Однако у видов, подверженных r -отбору, приспособленность часто может в меньшей степени определяться биотической средой и находиться под сильным влиянием абиотического окружения.

В сравнении с размножающимися особями члены неразмножающейся текучей популяции имеют очень низкую для данного момента приспособленность, хотя в дальнейшем она может и повыситься, если особи начнут размножаться. Даже внутри размножающейся популяции различные особи часто могут существенно различаться по своей приспособленности; например, среди длиноклювых болотных крапивников приспособленность отдельных самцов сильно варьирует, будучи более высокой у полигамных, чем у моногамных. Описано также преимущественное выедание хищниками «лишних» особей в популяциях виргинской куропатки и ондатры (Eggington, 1956, 1963): по-видимому, поймать оседлых особей, хорошо знающих свою территорию и индивидуальный участок, значительно труднее, чем бродячих, не имеющих в популяции твердого статуса.

ПОДДЕРЖАНИЕ РАЗНООБРАЗИЯ

Главный источник изменчивости особей — половое размножение; перетасовка и рекомбинация генов, происходящие в каждом поколении, приводят к тому, что в любой популяции, характеризующейся определенной генетической изменчивостью, регулярно появляются новые генотипы. У высокоразвитых организмов не бывает двух генетически идентичных особей (за исключением однойцовых близнецов и потомства, образованного в результате бесполого размножения). Биологи, изучающие популяции, пытаются понять, как создается и поддерживается генетическое разнообразие природных популяций (Selander, Johnson, 1972). Указанное разнообразие как в пределах одной популяции, так и в их совокупности является продуктом многих генетических механизмов, в том числе таких, как сцепление генов, инверсии хромосом, транслокации и гетерозис (см. также гл. 1).

Для начала мы должны различать фенотипическую и генотипическую изменчивость. Фенотипический компонент изменчивости — это все наблюдаемое разнообразие, а генотипический компонент — это только та изменчивость, которая имеет генетическую основу. Обычно бывает трудно отличить изменчивость, генетически обу-

словленную, от изменчивости, вызванной воздействием внешней среды. Однако, выращивая в разных условиях клоны генетически идентичных особей (т. е. имеющих один и тот же генотип), биологи могут определить, какая доля изменчивости обеспечивается пластичностью развития конкретного генотипа в различных условиях среды.

Исследования родословных показывают, что примерно половина фенотипической изменчивости роста в популяциях человека имеет генетическую основу, а остальная изменчивость связана с воздействием внешней среды. Поскольку естественный отбор может действовать только на наследуемые признаки, непосредственная селективная ценность многих фенотипических вариантов может быть и невелика. Степень пластичности данного фенотипического признака (реализующаяся в процессе развития организма) сильно влияет на приспособленность организма. Если признак проявляется у большого числа особей, несмотря на их генетическое разнообразие и различия в окружающей среде, его называют *канализированным*. Вероятно, некоторые гены, например гены, обуславливающие так называемый «дикий тип» особей, канализированы довольно сильно, тогда как другие не являются такими жесткими детерминантами, позволяя их носителям изменяться в соответствии с изменениями внешних воздействий. Подобные фенотипические вариации, индуцированные влиянием окружающей среды, обычны у растений, но среди животных они встречаются не столь часто, возможно, из-за того, что подвижные организмы могут сами легко выбрать подходящие для них условия. Для организма может оказаться ценным с селективной точки зрения то, что некоторые его признаки находятся под строгим генетическим контролем, тогда как другие допускают некоторую гибкость в ответных реакциях на различные факторы внешней среды, увеличивая тем самым его индивидуальную приспособленность.

Сама по себе генотипическая и фенотипическая изменчивость, по-видимому, редко служит объектом естественного отбора, однако она часто может возрастать и поддерживаться на высоком уровне при помощи ряда других более или менее косвенных способов. Особенно важны изменения окружающей среды. В изменяющейся во времени среде постоянно меняется давление отбора, что в свою очередь обуславливает постоянную смену фенотипа, характеризующегося наибольшей приспособленностью. Реакция на давление отбора всегда происходит с неизбежным запаздыванием, и организмы, приспособившиеся выносить широкий диапазон различных условий, обычно находятся в преимущественном положении (гетерозиготы часто могут оказаться более приспособленными к переживанию в разнообразных средах, чем гомозиготы). В местобитаниях, которые изменяются труднопредсказуемым образом, успех размножения обычно может быть максимально увеличен продуцированием потомства с широким спектром фенотипов, что,

по-видимому, является главным преимуществом, даваемым половым размножением.

Сходные рассуждения применимы и к среде, меняющейся в пространстве, так как к наилучшему использованию различных «пятен» приспособлены обычно разные фенотипы (см. также гл. 7). В более широком географическом масштабе различия между отдельными местообитаниями, по-видимому, часто приводят к различиям в свойственном им отборе, а следовательно, и к возникновению ряда разных генофондов, каждый из которых адаптирован, к конкретным местным условиям. Потоки генов между такими дивергирующими популяциями и в пределах каждой из них могут даже в одном месте создать значительное генетическое разнообразие (процесс, объясняемый так называемой «гипотезой связи изменчивости с потоком генов», с. 345—346).

Конкуренция среди представителей одной популяции за предпочитаемые ресурсы (гл. 6) часто может дать относительное преимущество тем особям, которые в силу своих индивидуальных особенностей могут лучше использовать побочные ресурсы. Таким путем внутривидовая конкуренция может непосредственно благоприятствовать возрастанию изменчивости в пределах данной популяции. Благодаря существованию различий между особями популяция эффективно использует более широкий спектр ресурсов и характеризуется большей «шириной ниши», причем особенно важным оказывается ее «межфенотипический компонент» (Roughgarden, 1972, см. также с. 275—280 и 342—345). Поскольку упомянутая фенотипическая изменчивость особей способствует формированию более широкой популяционной ниши, подобное объяснение получило название «гипотезы изменчивости ниши» (Soule, Stewart, 1970). Похожая ситуация возникает и в среде, характеризующейся малой доступностью ресурсов, однако, поскольку в этом случае каждая особь должна обладать достаточно широкой нишей, различия между особями невелики (т. е. «внутрифенотипический» компонент ширины ниши выражен слабо, а «межфенотипический» — сильно).

Еще одно обстоятельство, делающее изменчивость выгодным признаком, связано с взаимодействиями между особями, относящимися к разным видам (гл. 6), особенно если эти виды — конкуренты или представляют собой хищника и жертву. Фишер (Fisher, 1958) представил эти межвидовые отношения и коэволюцию как связанные компоненты исполинской эволюционной игры, в которой каждый ход чередуется с ходом противника. Согласно предположению Фишера, эволюционировать против непредсказуемого и изменчивого полиморфного вида гораздо труднее, чем против более стандартного и предсказуемого мономорфного вида. Примером могут служить птицы, у которых в процессе добывания пищи формируется определенный «образ искомого», соответ-

ствующий наиболее часто встречаемым видам пищи, и которые нередко пропускают менее многочисленные, но вполне подходящие виды пищевых объектов.

ОБЩЕСТВЕННОЕ ПОВЕДЕНИЕ И ОТБОР РОДИЧЕЙ

Полагают, что довольно широкий круг экологических явлений выработался в процессе эволюции на благо популяции, а не особи. В данной связи уже обсуждались выше проблемы размера кладки, соотношения полов и полового отбора. Крики тревоги, возвещающие о хищнике и так называемое «благоразумное хищничество», будут рассмотрены в гл. 6, а «отбор на уровне экосистем» — в гл. 8. Другая обширная область, в которой скрыты возможности объяснения ряда процессов и явлений с позиции выгоды группы, — это общественное поведение. Почему, например, рабочая пчела жертвует своим собственным размножением для блага колонии? Хорошо известно, что она может даже пожертвовать своей жизнью ради защиты семьи. Для того чтобы найти возможный ответ на данный вопрос, необходимо рассмотреть сначала некоторые общие идеи и дать ряд определений.

Настоящий альтруизм встречается только тогда, когда одна особь испытывает определенные лишения, благодаря которым соседняя особь (или особи) получает каким-то образом определенную выгоду (рис. 5.37). Очевидно, что эгоистичное поведение всегда будет иметь селективное преимущество. Проблема состоит в том, чтобы объяснить наличие явно альтруистического поведения, подобного поведению рабочей пчелы.

	<i>Сосед(и) выигрывает (ют)</i>	<i>Сосед(и) проигрывает (ют)</i>
<i>Индивидуум выигрывает</i>	<i>Псевдоальтруистическое поведение (отбор родичей)</i>	<i>Эгоистичное поведение (процрывается отбором)</i>
<i>Индивидуум теряет</i>	<i>Истинно альтруистическое поведение (отбрасывается отбором)</i>	<i>Обоюдно невыгодное поведение (отбрасывается отбором)</i>

Рис. 5.37. Четыре возможных варианта поведения индивидуума и его влияния на соседа. Отбор родичей происходит тогда, когда индивидуум действительно больше выигрывает, чем теряет (что обусловлено преимуществами, даваемыми поддержанием своих генов у соседей, которые являются на самом деле родственниками). Данное обстоятельство позволяет считать такое поведение псевдоальтруистическим. Истинно альтруистическое поведение, при котором индивидуум действительно теряет, а его сосед выигрывает, неизвестно в природе (за исключением, возможно, только человека); кроме того, для эволюции истинного альтруизма необходим групповой отбор.

Как подчеркивает Гамильтон (Hamilton, 1964), само существование общественного поведения подразумевает, что *особи*, живущие кооперированными группами, фактически вносят больше генов в генофонд популяции, чем особи, живущие поодиночке. Таким образом, можно считать, что общественное поведение развивается в тех случаях, когда жизнь в группе дает явное преимущество. Развивая свой тезис, Гамильтон вводит понятие *отбора родичей* (kin selection) для обозначения отбора, действующего среди близкородственных индивидуумов и приводящего к образованию кооперации. В крайнем варианте особь теоретически должна пожертвовать своей собственной жизнью, если таким способом она может спасти по крайней мере пару близнецов, каждый из которых унаследовал от нее половину генов. Подобное поведение фактически более эффективно способствует процветанию и размножению генотипа, чем самого живущего организма, но его нельзя считать по-настоящему альтруистическим, так как особь, приносящая «жертву», на самом деле больше выигрывает, чем теряет. Отбор родичей действует более тонко: близкородственные особи с гораздо большей вероятностью выигрывают от такого псевдоальтруистического поведения, чем дальние родственники; для того, чтобы последние оказались в преимущественном положении, потери особи, оказывающей помощь, должны быть невелики, а дальних родственников, которым эта помощь оказывается, должно быть много. Таким образом, для того чтобы эволюция подобного псевдоальтруистического поведения была возможна, суммарная выгода, полученная от него родственниками, должна превышать потери, испытываемые псевдоальтруистом. Родительская забота, конечно, является специальным случаем отбора родичей.

Здесь следует еще раз сослаться на Фишера (Fisher, 1930), выдвинувшего интересные идеи при обсуждении проблемы проявления у насекомых в эволюции несъедобности и предупреждающей окраски. Многие несъедобные или даже ядовитые насекомые, особенно гусеницы некоторых бабочек, имеют яркую окраску, и позвоночные хищники, главным образом птицы, быстро обучаются не поедать их. Как отметил Фишер, трудность в объяснении появления кричаще яркой окраски состоит в том, что первые обладающие ею мутанты в высшей степени заметны и, по-видимому, вначале должны подвергаться усиленным атакам со стороны необученных хищников, а следовательно, — находиться в положении, крайне невыгодном с точки зрения отбора по сравнению с другими, не столь ярко окрашенными особями. Фишер предположил, что предупреждающая окраска может легче возникнуть в семейном скоплении близнецов-мутантов, обитающих на одной ветке, где сверхзаметные особи могут выступать в роли «псевдоальтруистов». Своим аргументам Фишер придал и количественный аспект, указав, что, хотя каждый из близнецов разделяет только поло-

вину генов, вследствие того что самих близнецов много, общее количество сохранившихся генов превышает количество, содержащееся в геноме одной погибшей особи.

Насекомые—представители отряда перепончатокрылых (Hymenoptera), куда входят муравьи, пчелы, осы и шершни, — часто образуют колонии и демонстрируют явно альтруистическое общественное поведение. У перепончатокрылых интересная гаплодиплоидная генетическая система: самцы образуются из неоплодотворенных яиц и являются гаплоидами. Таким образом, все гаметы, образуемые данным самцом, в генетическом отношении идентичны (за исключением случаев соматических мутаций) и несут полный геном самца. Иными словами, у самцов нет отца, но обязательно есть дед. Самки — нормальные диплоидные организмы, каждое яйцо которых включает ровно половину их генома. Поскольку у многих перепончатокрылых матка спаривается только один раз в течение жизни и запасает мужские гаметы в сперматоцеле, все ее потомки имеют одного отца. В результате такой необычной системы передачи генов сестры оказываются между собой более близкими родственниками, чем мать и дочери, так как в первом случае у них три четверти общих генов, а во втором только половина. Из этого соотношения можно предсказать, что рабочим пчелам выгоднее помогать в выращивании своих сестер до половой зрелости, чем самим спариваться с самцами. Интересно, что иногда рабочие пчелы могут откладывать гаплоидные яйца, дающие самцов. Самцы разделяют меньше генов как со своими близнецами, так и с потомками и никогда не трудятся на благо колонии.

Термиты (отряд Isoptera) также живут сложно организованными колониями, в которых помимо «царицы» и «царя» есть рабочие особи обоих полов, образующие несколько каст. Но, поскольку оба пола у термитов имеют нормальный диплоидный набор хромосом, доводы отбора родичей в данном случае недостаточны для того, чтобы объяснить ими возникновение в эволюции общественного образа жизни. До настоящего момента наилучшее «объяснение» этой эволюционной загадки включает необходимость тесной зависимости термитов друг от друга для постоянного обновления популяций простейших, обитающих в их кишечнике. Эти эндосимбиотические простейшие, образующие целлюлазу и позволяющие термитам переваривать древесину, утрачиваются при каждой линьке и в течение жизни каждой особи должны многократно заноситься в ее кишечник. По-видимому, пара термитов, (царь и царица) максимизируют успех своего размножения, продуцируя большое число неразмножающихся потомков (рабочих), которые в свою очередь позволяют дать успешно размножающееся потомство (новых цариц и царей). Среди рабочих особей должен, однако, происходить отбор, задача которого — освободиться от подобного родительского «контроля». Несомненно, что термиты поль-

зуются также и другими выгодами, даваемыми подобной кооперацией (например, в защите от хищников и стихийных природных явлений).

Другая форма псевдоальтруизма, называемая «реципрокным альтруизмом» (Trivers, 1971), не требует проявления генетической близости или отбора родичей. При реципрокном альтруизме некоторый поведенческий акт связан со сравнительно небольшими потерями для донора, но дает большую выгоду реципиенту. Таким образом, два совершенно неродственных друг другу животных могут извлекать пользу из взаимопомощи. Возможно, что примером реципрокного альтруизма может быть постановка часовых у птиц. Ворона, исполняющая функцию часового, проводит немного времени, сидя на дереве и высматривая хищников, тогда как остальная часть стаи кормится. В свою очередь она находится под непрерывной охраной других часовых из той же стаи в течение гораздо более долгого времени, когда кормится сама. Такие вороны могут быть вовсе и не специальными часовыми, а просто насытившимися особями; их пронзительный крик служит сигналом, информирующим хищника, что его приближение обнаружено (см. также с. 241—242). Взаимность, конечно, абсолютно необходима для эволюции и поддержания подобного альтруистического поведения, если только ей не способствует также отбор родичей.

Концепции отбора родичей и реципрокного альтруизма привлекательны тем, что облегчают объяснение эволюции общественного поведения при помощи естественного отбора, происходящего на уровне особей. Однако ни один из этих механизмов не подтвержден наблюдениями. Будущие эмпирические исследования в данных областях, хотя и трудны, могут представлять значительный интерес.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Введение

Cole, 1954b; 1958; Gadgil, Bossert, 1970; Harper, 1967; MacArthur, Connell, 1966; Mettler, Gregg, 1969; Slobodkin, 1962; Wilson, Bossert, 1971.

Таблицы выживания и таблицы размножения

Bogue, 1969; Botkin, Miller, 1974; Caughley, 1966; Cole, 1965; Deevey 1947; Fisher 1930; Harper, White, 1974; Lotka, 1925, 1956; Mertz, 1970; Pearl, 1928; Slobodkin, 1962; Spinage, 1972; Zweifel, Lowe, 1966.

Чистая скорость размножения и репродуктивная ценность

Emlen, 1970; Fisher, 1930, 1958a; Hamilton, 1966; Mertz, 1970, 1971a, 1971b; Slobodkin, 1962; Turner et al, 1970; Vandermeer, 1968; Wilson, Bossert, 1971.

Стабильное возрастное распределение

Emlen, 1973; Keyfitz, 1968; Krebs, 1972; Leslie, 1945, 1948; Lotka, 1922, 1925, 1956; Mertz, 1970; Vandermeer, 1968; Williamson, 1967; Wilson, Bossert, 1971.

Специфическая скорость естественного увеличения популяции

Andrewartha, Birch, 1954; Birch, 1948, 1953; Cole, 1954b, 1958; Evans, Smith, 1952; Fenchel, 1974; Fisher, 1930; Gill, 1972; Goodman, 1971; Leslie, Park, 1949; May, 1976b; Mertz, 1970; Smith F. E., 1954, 1963a.

Рост и регуляция численности популяции

Allee et al, 1949; Andrewartha, Birch, 1954; Ayala, 1968; Bartlett, 1960; Beverton, Holt, 1957; Chitty, 1960, 1967a, 1967b; Christian, Davis, 1964; Clark et al., 1967; Cole, 1965; Ehrlich, Birch, 1967; Errington, 1946, 1956; Fretwell, 1972; Gadgil, Bossert, 1970; Gibb, 1960; Green, 1969; Grice, Hart, 1962; Hairston, Smith, Slobodkin, 1960; Horn, 1968a; Krebs, 1972; Lack, 1954, 1966; McLaren, 1971; Murdoch, 1966a, 1966b, 1970; Nicholson, 1933, 1954, 1957; Pearl, 1927, 1930; Pimentel, 1968; Slobodkin, 1962; Smith F. E., 1952, 1954, 1963a; Solomon, 1949, 1972; Southwood, 1966; Williamson, 1971.

Факторы, зависящие и не зависящие от плотности

Andrewartha, 1961, 1963; Andrewartha, Birch, 1954; Brockelman, Fagen, 1972; Davidson, Andrewartha, 1948; Ehrlich et al., 1972; Gunter, 1941; Horn, 1968a; Lack, 1954, 1966; McLaren, 1971; Nicholson, 1957; Orians, 1962; Pianka, 1972; Smith F. E., 1961, 1963b; Solomon, 1972; St. Amant, 1970.

Оппортунистические и равновесные виды

Anderson, 1971; Charlesworth, 1971; Clarke, 1972; Dobzhansky, 1950; Force, 1972; Gadgil, Bossert, 1970; Gadgil, Solbrig, 1972; Grassle, Grassle, 1974; King, Anderson, 1971; Lewontin, 1965; MacArthur, Wilson, 1967; Menge, 1974; Pianka, 1970, 1972; Roughgarden, 1971; Wilson, Bossert, 1971.

Популяционные «циклы»: причины и следствия

Chitty, 1960, 1967a; Christian, Davis, 1964; Cole, 1951, 1954a; Elton, 1942; Freeland, 1974; Gilpin, 1973; Keith, 1963, 1974; Krebs, 1964, 1966, 1970; Krebs, DeLong, 1965; Krebs, Keller, Myers, 1971; Krebs, Keller, Tamarin, 1969; Pitelka, 1964; *Plait*, 1964; Schaeffer, Tamarin, 1973; Schultz, 1964, 1969; Tamarin, Krebs, 1969; Wellington, 1960.

Эволюция тактики размножения

Ashmole, 1963; Baker, 1938; Brockelman, 1975; Charnov, Krebs, 1973; Chitty, 1967b; Cody, 1966 1971; Cole, 1954b; Gadgil, Bossert, 1970; Goodman, 1974; Harper, Ogdan, 1970; Hirshfield, Tinkle, 1975; Istock, 1967; Johnson, Cook, 1968; Johnston, 1954; Klomp, 1970; Lack, 1954, 1966, 1968, 1971; Mertz, 1970, 1971a; Millar, 1973; Murphy, 1968; Perrins, 1964, 1965; Pianka, 1976b; Pianka, Parker, 1975a; Royama, 1969; Salisbury, 1942; Schaffer, 1974; Skutch, 1949, 1967; Snell, Burch, 1975; Snell, King, 1977; Stearns, 1976; Taylor et al., 1974; Tinkle, 1969; Tinkle, Wilbur, Tilley, 1970; Wilbur, 1977; Wilbur, Tinkle, Collins, 1974; Williams, 1966a, 1966b; Willson, 1972b, 1973; Wynne-Edwards, 1955, 1962.

Эволюция смертности и старения

Emlen, 1970; Fisher, 1930; Haldane, 1941; Hamilton, 1966; Medawar, 1957; Mertz, 1975; Pearl, 1922, 1928; Snell, King, 1977; Sokal, 1970; Williams, 1957; Willson, 1971.

Сопряженная эволюция рождаемости и смертности

Bonner, 1965; Cole, 1954b; Frank, 1968; Gadgil, Bossert, 1970; Lack, 1954, 1966; Newell, 1949; Smith F. E., 1954; Tinkle, 1969; Williams, 1966a, 1966b.

Использование пространства: индивидуальные участки и территориальность

Ardrey, 1966; Brown, 1964, 1969; Brown, Orians, 1970; Carpenter, 1958; Falls, 1969; Howard, 1920; Hutchinson, 1953; Kohn, 1968; McNab, 1963; Menge, 1972; Morse,

1971; Orians, Horn, 1969; Orians, Willson, 1964; Pielou, 1969; Smith C. C., 1968; Tinbergen, 1957; Weedon, Falls, 1959.

Стратегии добывания пищи

Charnov, 1976a, 1976b; Charnov et al., 1976; Emlen, 1966, 1968a; MacArthur, 1959, 1972; MacArthur, Pianka, 1966; Rapport, 1971; Royama, 1970; Schoener, 1969a, 1969b, 1971; Werner, Hall, 1974.

Пол, соотношение полов, половой отбор и типы брачных отношений

Crook, 1962, 1963, 1964, 1965, 1972; Darwin, 1871; Dawkins, Carlisle, 1976; Downhower, Armitage, 1971; Emlen, 1968b; Fisher, 1930, 1958a; Haartman, 1969; Hamilton, 1961; Hensley, Cope, 1951; Holm, 1973; Howard, 1974; Kolman, 1960; Lack, 1968; Maynard Smith, 1956, 1958, 1971; Orians, 1969b, 1972; Schoener, 1967, 1968a; Selander, 1965, 1966, 1972; Smouse, 1971; Stewart, Aldrich, 1951; Trivers, 1972; Trivers, Willard, 1973; Verner, 1964, 1965; Verner, Engelsen, 1970; Verner, Willson, 1966; Wiley, 1974; Williams, 1971, 1975; Willson, Pianka, 1963; Wittenberger, 1976.

Приспособленность и положение особи в популяции

Errington, 1946, 1956, 1963; Fretwell, 1972; Smith C. C., 1968; Verner, 1964, 1965; Verner, Engelsen, 1970; Wellington, 1957, 1960.

Поддержание разнообразия

Ehrlich, Raven, 1969; Fisher, 1958b; Mettler, Gregg, 1969; Selander, Johnson, 1972; Somero, 1969; Soule, 1971; Soule, Stewart, 1970; Van Valen, 1965; Wilson, Bossert, 1971.

Общественное поведение и отбор родичей

Alexander, 1974; Brown, 1966, 1975; Crook, 1965; Dawkins, 1976; Eberhard, 1975; Fisher, 1930, 1958a; Hamilton, 1964; 1967, 1970, 1971, 1972; Horn, 1968b; Maynard Smith, 1964; Price, Maynard Smith, 1973; Smith N., 1968; Trivers, 1971, 1974; Wallace, 1973; Wiens, 1966; Wilson E. O., 1971, 1975; Wynne-Edwards, 1962.

Взаимодействия

между популяциями

6

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

$= K_2/\alpha_{21}$, а когда N_1 достигает величины K_2/α_{21} , 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.

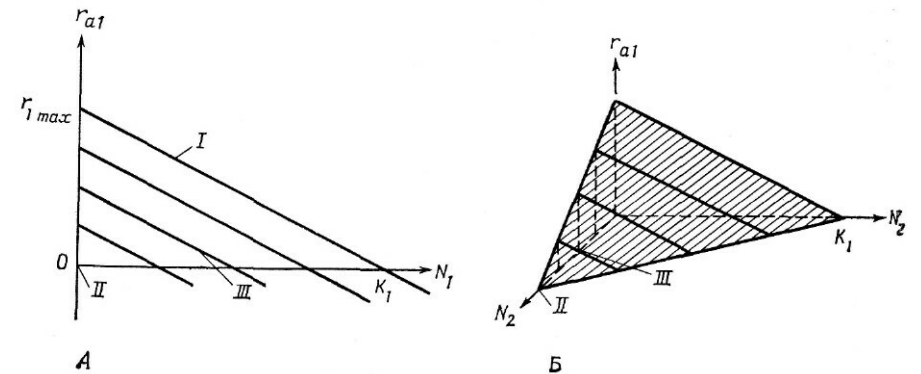


Рис. 6.1. Два графика, показывающие, как в соответствии с уравнениями конкуренции Лотки—Вольтерра фактическая мгновенная удельная скорость увеличения (r_{a1}) зависит от плотности собственной популяции (N_1) и плотности популяции конкурента (N_2). А. Двухмерный график с четырьмя прямыми, каждая из которых 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 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} .

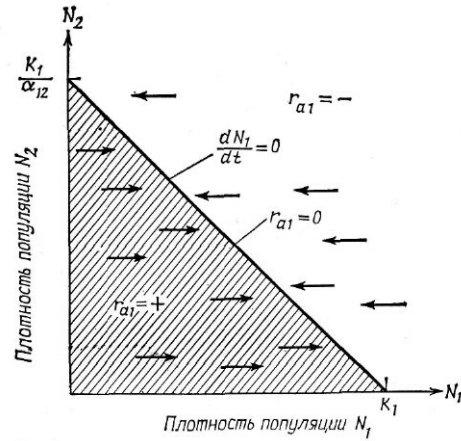


Рис. 6.2. График, почти полностью совпадающий с графиком на рис. 6.1,5. Отличие состоит лишь в том, что плоскость N_1-N_2 здесь изображена при r_{a1} , равном нулю. Все точки, расположенные на прямой, соответствуют равновесию ($dN_1/dt=0$), при котором популяция 1 только самоподдерживается ($r_{a1}=0$). 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 изоклины 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. Приравняв 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 .

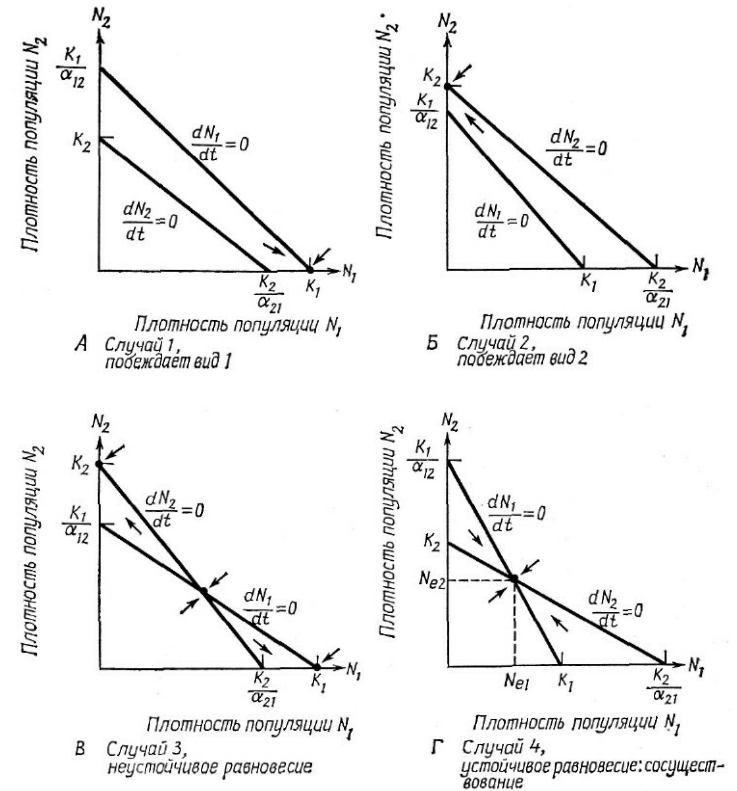


Рис. 6.3. Графики, аналогичные изображенным на рис. 6.2. Отличие состоит лишь в том, что изоклины обоих видов совмещены. А. Случай 1. Изоклина N_1 лежит выше изоклины N_2 , и в конкуренции всегда побеждает вид 1. Единственная точка устойчивого равновесия характеризуется координатами $N_1 = K_1$ и $N_2 = 0$. 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:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(1 - \frac{r_1 N_1^2}{K_1} - \frac{r_1 N_1 \alpha_{12} N_2}{K_1} \right) \quad (5)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left(1 - \frac{r_2 N_2^2}{K_2} - \frac{r_2 N_2 \alpha_{21} N_1}{K_2} \right) \quad (6)$$

Введя соответствующие константы, эти уравнения можно упростить:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(1 - z_1 N_1^2 - \beta_{12} N_1 N_2 \right) \quad (7)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left(1 - z_2 N_2^2 - \beta_{21} N_1 N_2 \right) \quad (8)$$

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/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_j идентичны, равно как и особи N_i . 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).

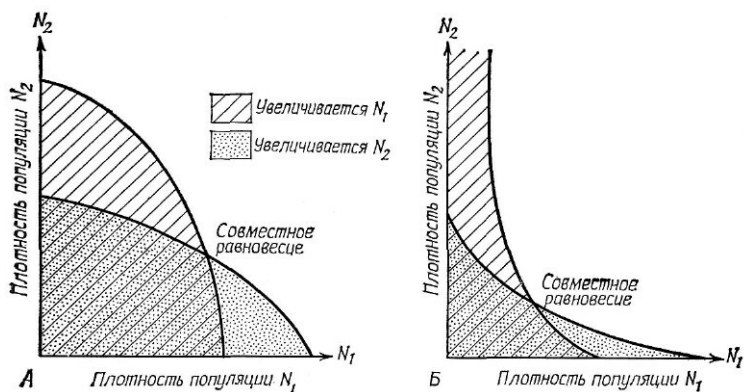


Рис. 6.4. Непрямые изоклины, характеризующие условия устойчивого сосуществования двух конкурентов. Вогнутые изоклины (справа) были получены в лабораторных экспериментах на *Drosophila* (Ayala, Gilpin, Ehrenfeld, 1973), они также присущи некоторым новым моделям конкуренции, например моделям Шёнера (Schoener,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

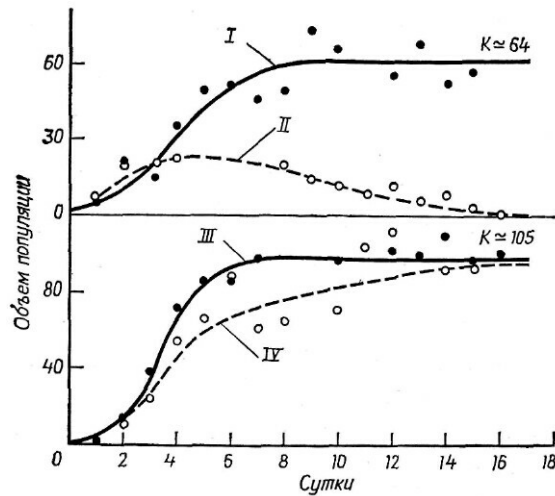


Рис. 6.5. Конкурентное исключение, продемонстрированное в лабораторном эксперименте на двух простейших, *Paramecium caudatum* и *P. aurelia*. (По Гаузе, 1934, reprint ed. Copyright 1964. The Williams and Wilkins Co., Baltimore, Md.) В других опытах на *P. bursaria* и *P. caudatum* при плотностях ниже 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-

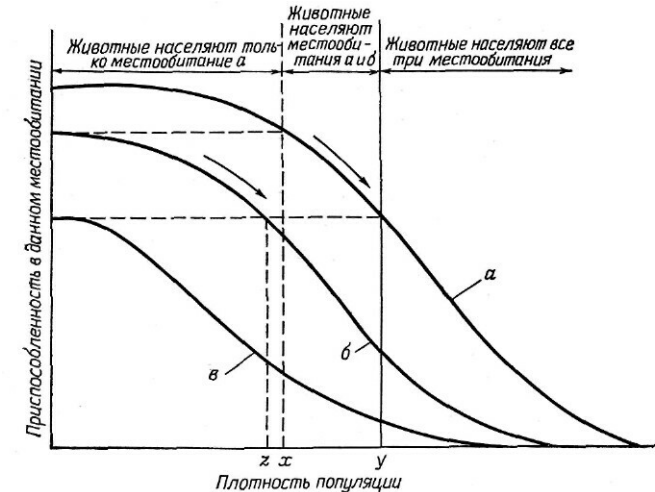


Рис. 6.6. Графики зависимости приспособленности особей от плотности популяции в трех гипотетических местообитаниях *a*, *b* и *v*. По мере заполнения этих местообитаний приспособленность в них снижается, но при любой данной плотности она максимальна в *a*, имеет промежуточные величины в *b* и самые низкие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

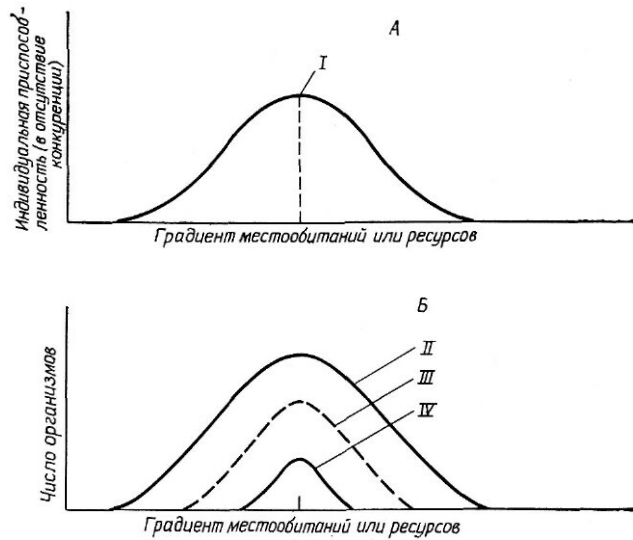


Рис. 6.7. Схема, показывающая, как растущая популяция может использовать градиент местообитаний или ресурсов. А. Индивидуальная приспособленность как функция градиента местообитаний или ресурсов в *отсутствии* какой бы то ни было внутривидовой конкуренции. I — оптимум. Б. При низкой плотности большинство 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* копуляция (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

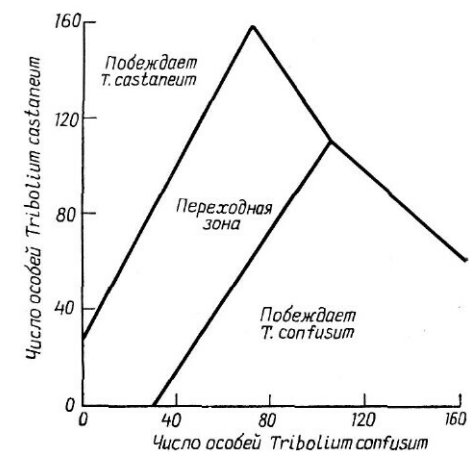
условиях исследовать конкуренцию чрезвычайно трудно и поэтому как природное явление она остается малоизученной. Одни экологи причисляют конкуренцию к ряду наиболее важных экологических обобщений, другие считают, что для понимания природы она не имеет большого значения. Для объяснения этих различий в 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, придадут 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 хрушаков (*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-

Рис. 6.8. Зависимость исхода конкуренции между лабораторными линиями жуков *Tribolium confusum* к *T. castaneum* от их начальных плотностей. Первоначально 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—Вольтерры (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 хрушаков *Tribolium confusum* и *T. castaneum* по результатам многих повторностей лабораторных экспериментов при разной температуре и влажности

Температура, °С	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 Обсуждение различий между «непосредственным» и «конечным» подходами к биологическим явлениям см. на с. 25—26.

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

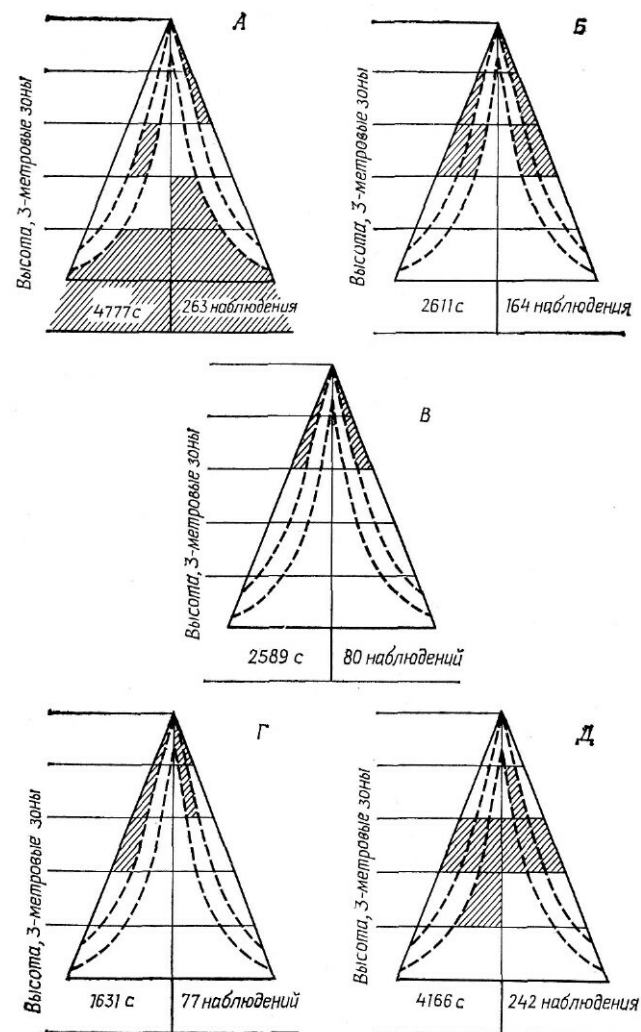


Рис. 6.9. Дифференцированное использование разных частей деревьев хвойного леса пятью симпатрическими видами слявок (род *Dendroica*). Штриховкой отмечены те участки, где преимущественно кормится тот или иной вид. В правой части каждой схемы показано использование, оцениваемое по общему числу зарегистрированных 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.)

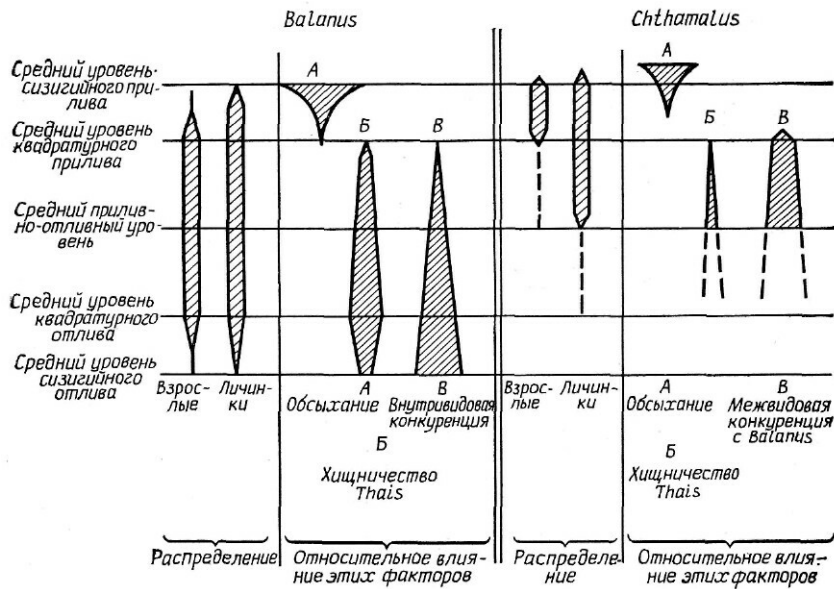


Рис. 6.10. Вертикальное распределение личинок и взрослых особей двух усоногих ракообразных *Balanus balanoides* и *Chthamalus stellatus* на скалистой литорали в Шотландии. Относительная интенсивность различных лимитирующих факторов схематически показана разной шириной заштрихованных участков. (По Connell, 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 славок (*Dendroica*), отмечая время, проводимое кормящимися особями каждого вида в строго

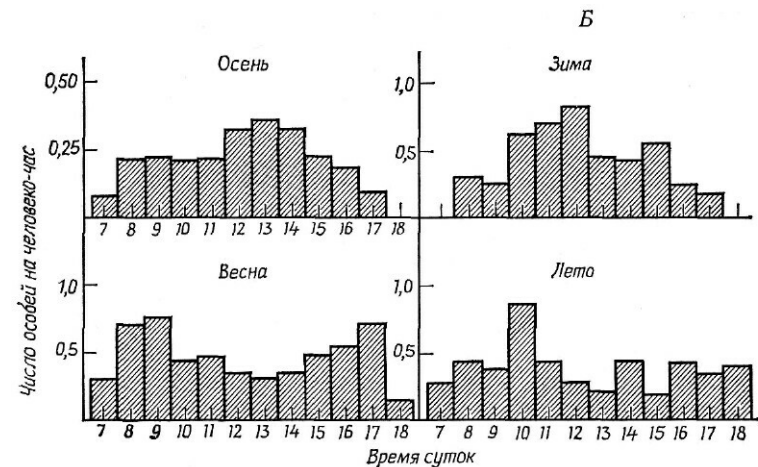
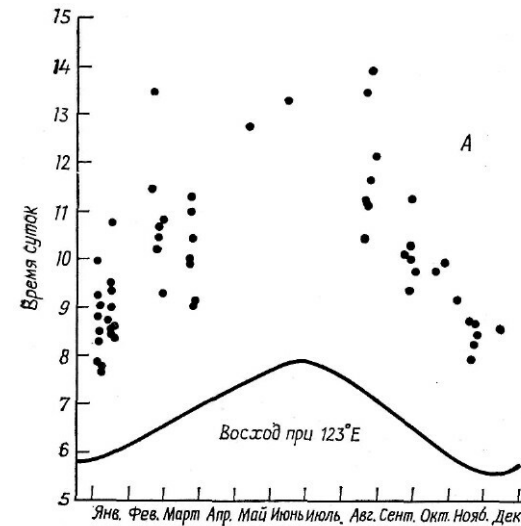


Рис. 6.11. Сезонные изменения суточной активности двух видов австралийских пустынных ящериц. А. Малый синехвостый сканк *Stenotus calurus*; каждая точка соответствует одной ящерице. (Из Pianka, 1969. С разрешения Duke University Press.) Б. Агама *Amphibolous isolepis* (бородатая ящерица); число особей 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 усоногих ракообразных *Balanus balanoides* и *Chthamalus stellatus* на скалистом морском побережье Шотландии. Эти виды раков, как и большинство прикрепленных

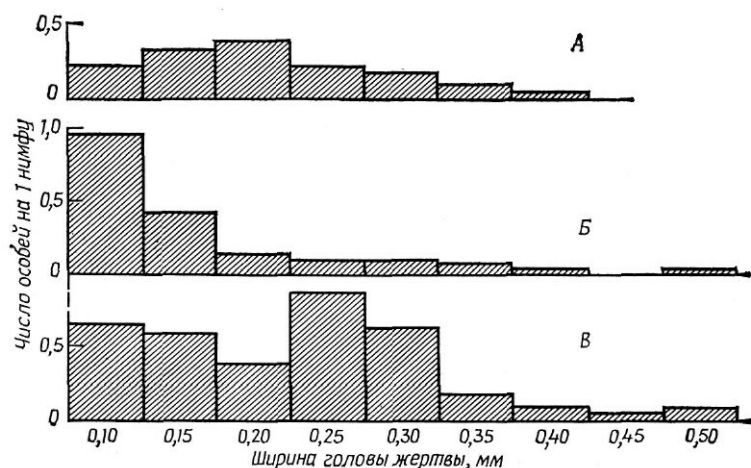


Рис. 6.12. Гистограммы размерного распределения насекомых из отряда двукрылых, потребляемых тремя симпатрическими видами веснянок. А. *Arcynopteryx curvata*; Б. *A. aurea*; В. *A. picticeps*. (Из Sheldon, 1972.)

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 *Stenotus* (Pianka, 1969) питаются в разное время, в разных микроместобитаниях 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

¹ 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.

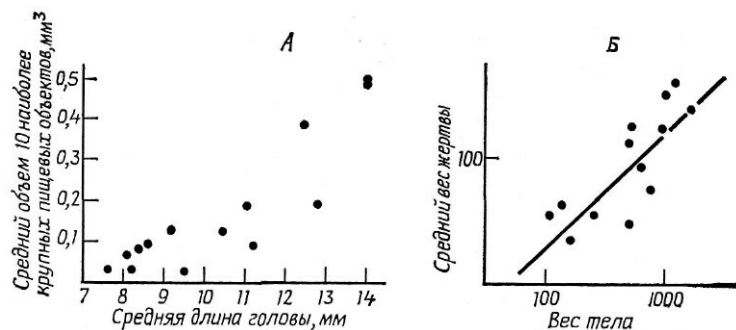


Рис. 6.13. Два графика зависимости размера жертвы от размера хищников. А. Зависимость среднего объема десяти самых крупных пищевых объектов (в мм³) от средней длины головы 14 видов ящериц рода *Stenotus*. (По Pianka, 1969. С разрешения Duke University Press.) Б. Зависимость среднего веса жертвы от среднего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

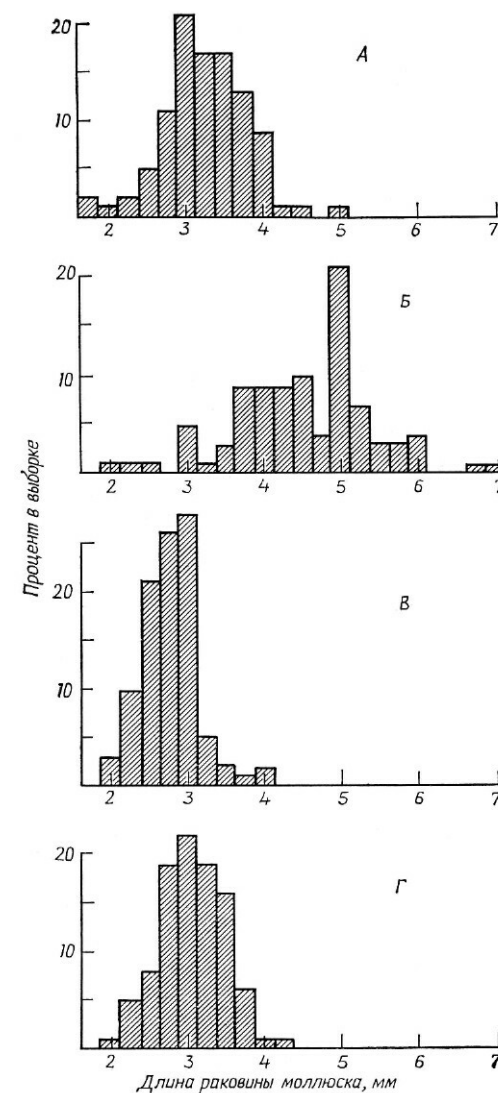


Рис. 6.14. Частотные распределения длины раковин у двух видов ильных улиток в Дании. *Hydrobia ulvae* и *H. ventrosa* имеют сходные размеры, если они обитают отдельно друг от друга, т. е. при аллопатрии (А к В). В области, где эти виды симпатричны, длина раковин сильно различается (В и Г). Средняя длина 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 *симтопии*). 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

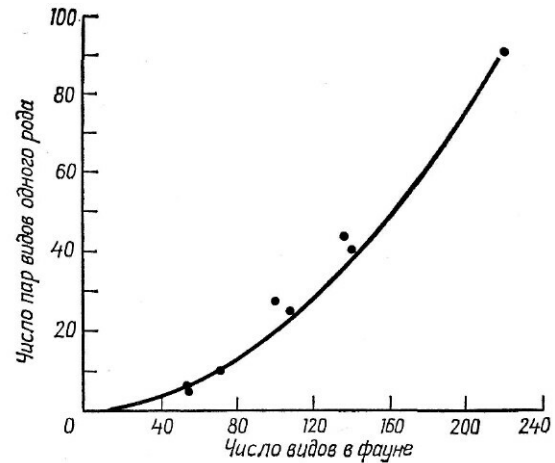


Рис. 6.15. Наблюдаемое (точки) и расчетное (кривая) число пар родственных видов птиц в 7 местообитаниях в Перу. Вся орнитофауна 7 областей состояла из 221 вида и была представлена 92 различными парами видов одного рода (верхний правый угол графика). Кривая построена на основе случайных выборок пар родственных 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 продвинули 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—богомолы, стрекозы, 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 1с!). 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, немного 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

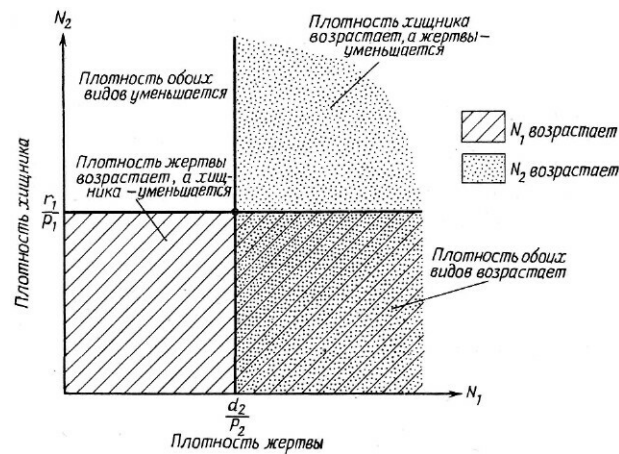


Рис. 6.16. Изоклины хищника и жертвы, построенные по уравнению Лотки—Вольтерра (объяснения см. в тексте).

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 нейтральноустойчивой. 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 ($-zN_1^2$), 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-

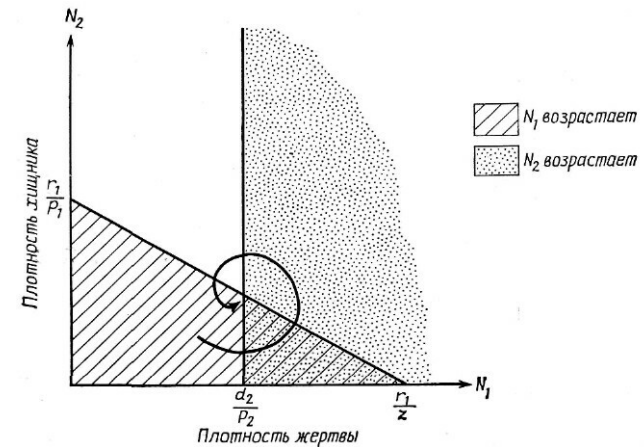


Рис. 6.17. Изоклины хищника и жертвы, иллюстрирующие самозатухающие колебания численности популяции жертвы. Плотности популяций стремятся к постоянно устойчивому совместному равновесию.

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

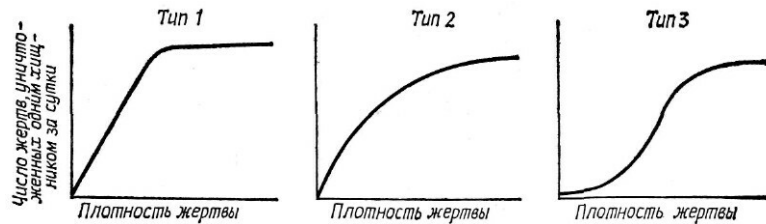


Рис. 6.18. Три типа функциональной реакции. (По Holling, 1959a.)

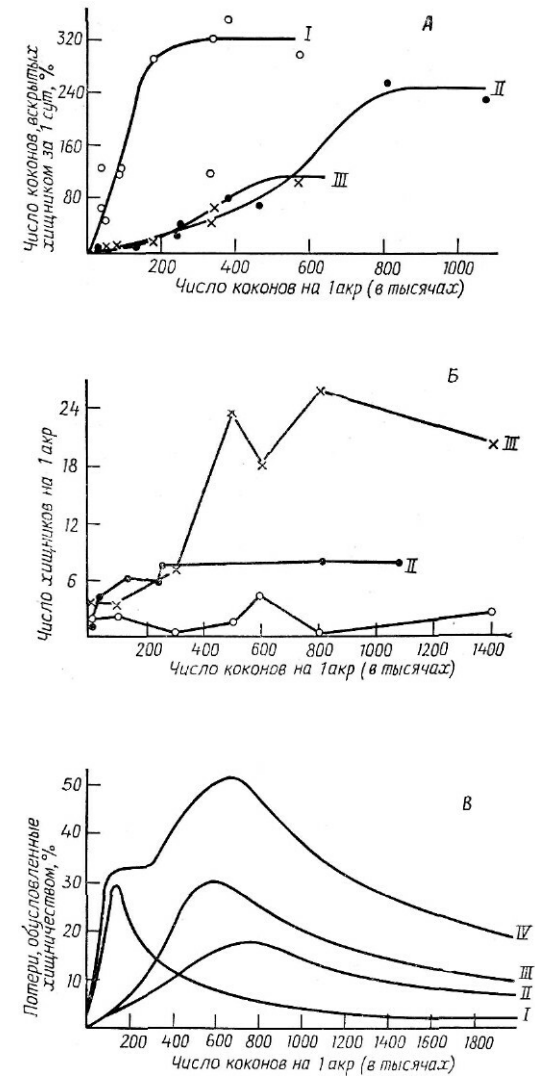


Рис. 6.19. А. Зависимость сугочного потребления коконов насекомого (жертва) одним хищником от плотности коконов для трех мелких млекопитающих, поедающих коконы насекомого (так называемая функциональная реакция). Б. Плотность каждого из этих млекопитающих в зависимости от плотности жертвы (численная реакция 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,

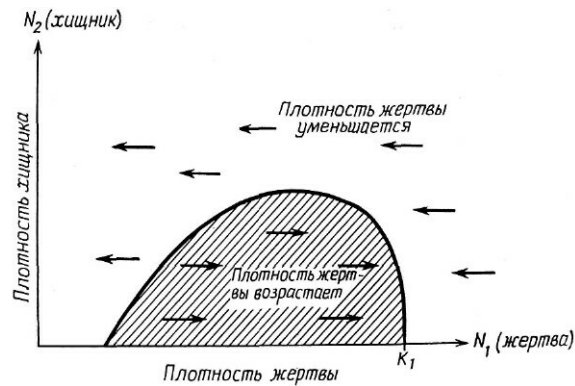


Рис. 6.20. Гипотетическая изоклина вида-жертвы ($dN_1/dt=0$), вычерченная в координатах плотностей хищника и жертвы. Популяция жертвы увеличивается внутри заштрихованной области и уменьшается за ее пределами. При средних величинах плотности популяция жертвы характеризуется высокой скоростью оборота,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

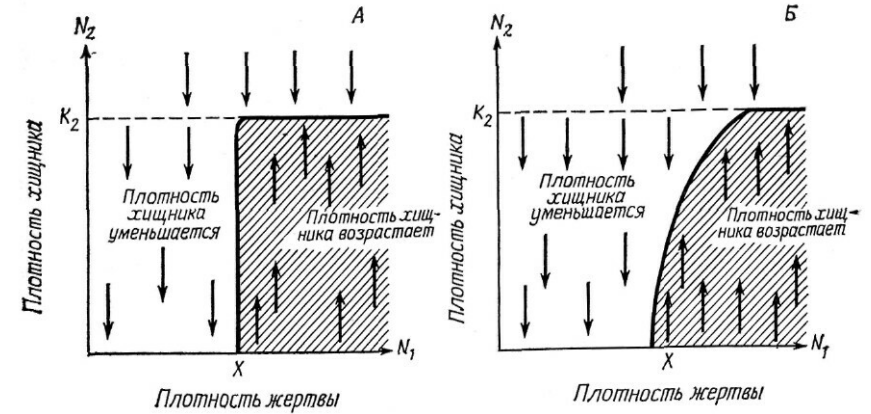


Рис. 6.21. Две гипотетические изоклины хищника. А. Ниже определенной пороговой плотности жертвы X отдельные хищники не могут добывать за единицу времени столько пищи, сколько им требуется для воспроизведения. В области, расположенной на графике левее этой пороговой плотности жертвы, популяция хищника 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

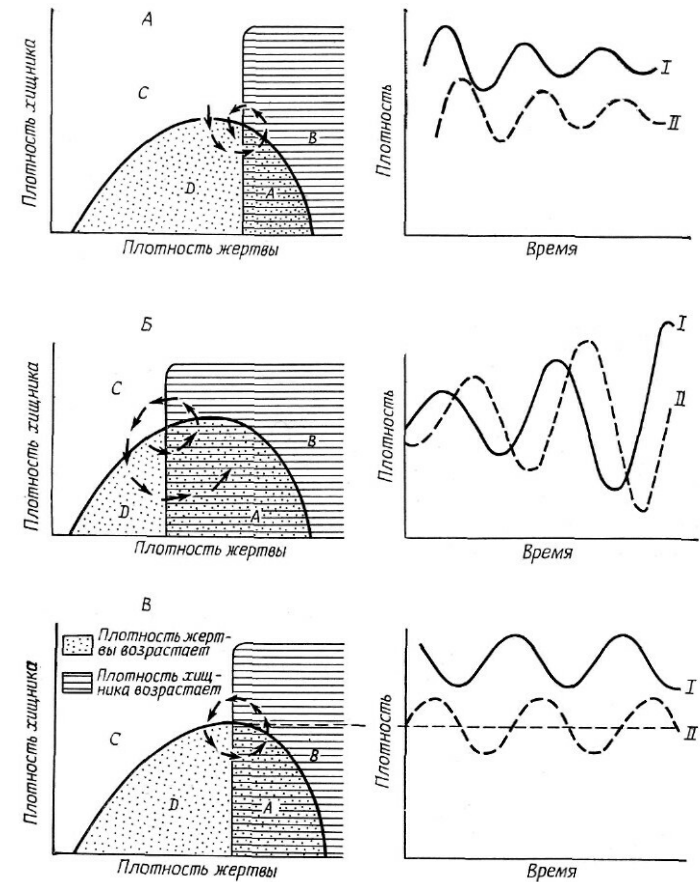


Рис. 6.22. Для того чтобы показать возможные типы устойчивости, изоклины хищника и жертвы совмещены. *A*. Неэффективный хищник не способен успешно эксплуатировать свою жертву до тех пор, пока плотность ее популяции не приблизится к предельной плотности насыщения. Векторы образуют спираль, закрученную 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. *B*. 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 выигрывают, 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 стекляннной 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 несколько 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

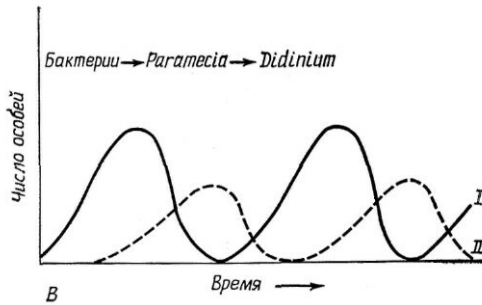
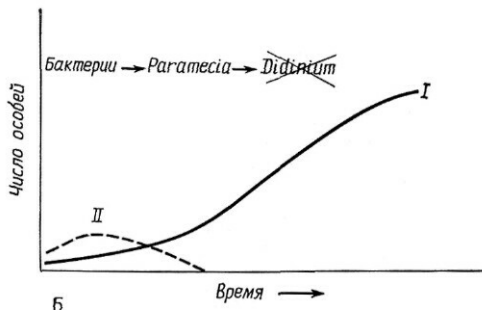
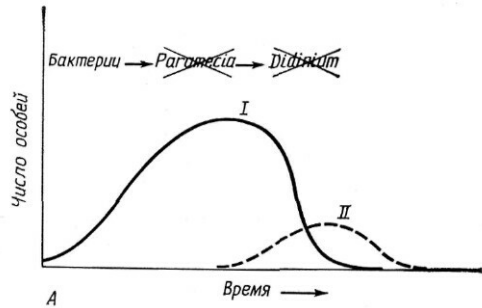


Рис. 6.23. Три лабораторных эксперимента хищник — жертва с простейшими. А. В упрощенном гомогенном микрокосме, когда нет иммиграции новых особей жертвы или хищника, хищник быстро уничтожает всех жертв, а затем его популяция погибает от голода. Б. В гетерогенной системе хищник вымирает, после чего популяция 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

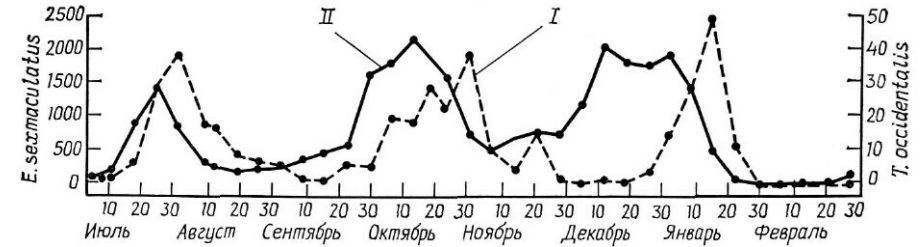


Рис. 6.24. Колебания размера популяций хищного клеща *Typhlodromus occidentalis* (I) и его жертвы (другого клеща) *Eotetranychus sexmaculatus* (II) в пространственно-гетерогенной среде. (По Huffaker, 1958.)

из трех видов: жука *Callosobruchus chinensis*, служащего жертвой, и двух видов хищных ос, которые конкурировали друг с другом (*Neocatolaccus tamezophagus* 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.

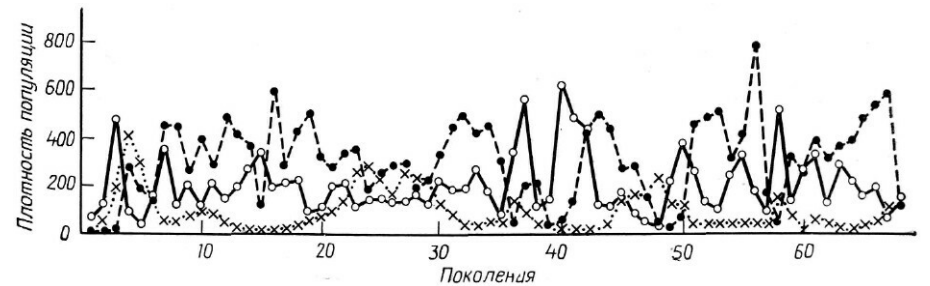


Рис. 6.25. Изменения размера популяций жука-хозяина (*Callosobruchus chinensis*, белые кружки) и двух паразитических ос (*Neocatolaccus tamezophagus*, черные кружки, и *Heterospilus prosopidis*, крестики) за четырехлетний период. Несмотря на то что колебания оказались неустойчивыми, все три вида существовали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

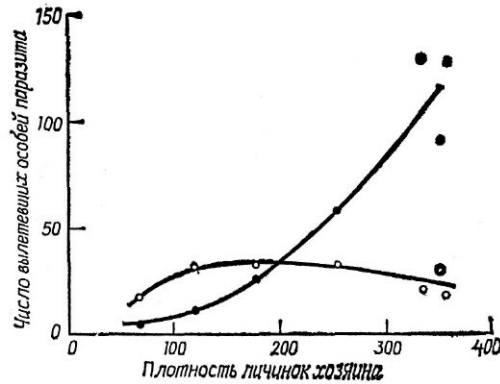


Рис. 6.26. Число паразитических ос, вылетающих из личинок жука-хозяина в зависимости от плотности этих личинок. *Neocatolaccus* (черные кружки) успешнее паразитирует при высокой плотности хозяина, а *Heterospilus* (белые кружки) имеет преимущество при низкой его плотности. (По Utida, 1957.)

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 сообщества.

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 (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-

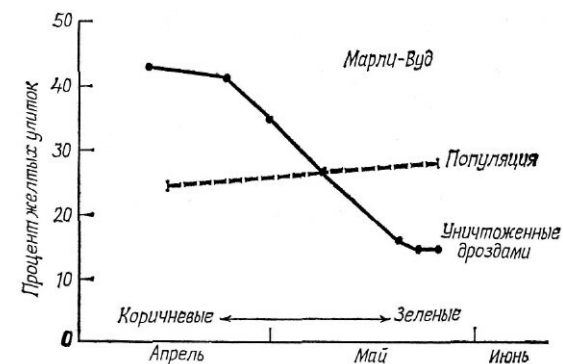


Рис. 6.27. Дифференцированное во времени хищничество на примере процента желтых улиток, съеденных дроздами, и доли этих улиток в природной популяции. (Из Sheppard. 1951.)

лянии, 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 птицеядных 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. Окольцованные 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 мимикрию, 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 выгонять 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 описавшего 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-стекляницы 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 (Venson, 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 мимикрию 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 пастыбе 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 относятся 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 коэволюции растительных 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 танины (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 переходящие 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, танины)	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*, лишённые своей эпифитной фауны муравьёв, сильно страдают от растительноядных насекомых, а те виды, которые вообще не имеют муравьёв, способных их защищать, менее съедобны. Акации, получающие выгоду от муравьёв, имеют нектарники и утолщенные колючки, которые привлекают муравьёв и в свою очередь им полезны! Таким образом, у этих растений вещества и энергия затрачиваются на привлечение муравьёв, 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, выставляя «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 (Janzen, 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 окупились 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

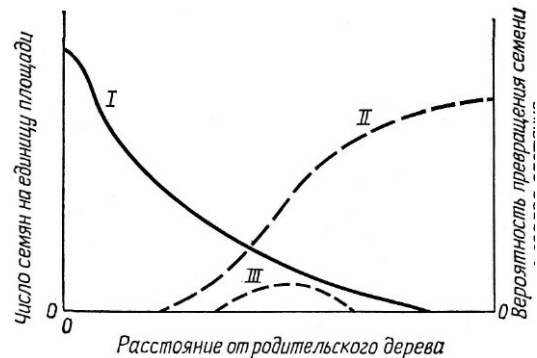


Рис. 6.28. Гипотетическая модель пополнения семян в зависимости от расстояния до материнского дерева. Поблизости от дерева все семена уничтожаются семеноядными хищниками; по мере удаления от родительского дерева вероятность выживания семян возрастает, поскольку их плотность и плотность хищников уменьшаются. 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, разгуливая 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 пастыби 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 (клещей 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
Пастыба на солнце	735	39,1	239	439
Пастыба 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):

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

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

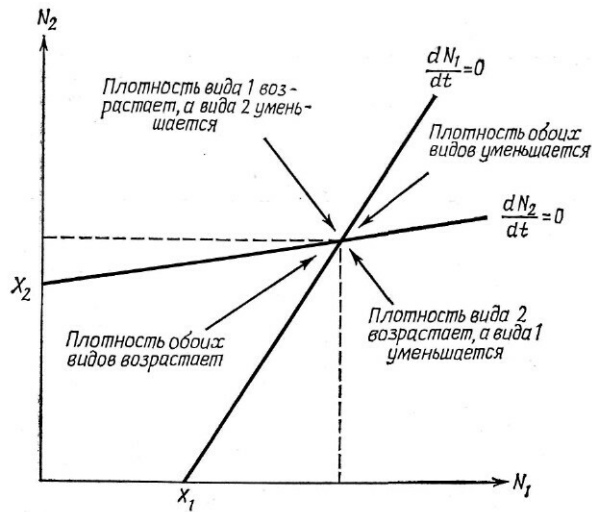


Рис. 6.29. Изоклины для двух видов, оказывающих друг на друга благоприятное воздействие, и их устойчивое совместное равновесие (объяснения см. в тексте).

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-

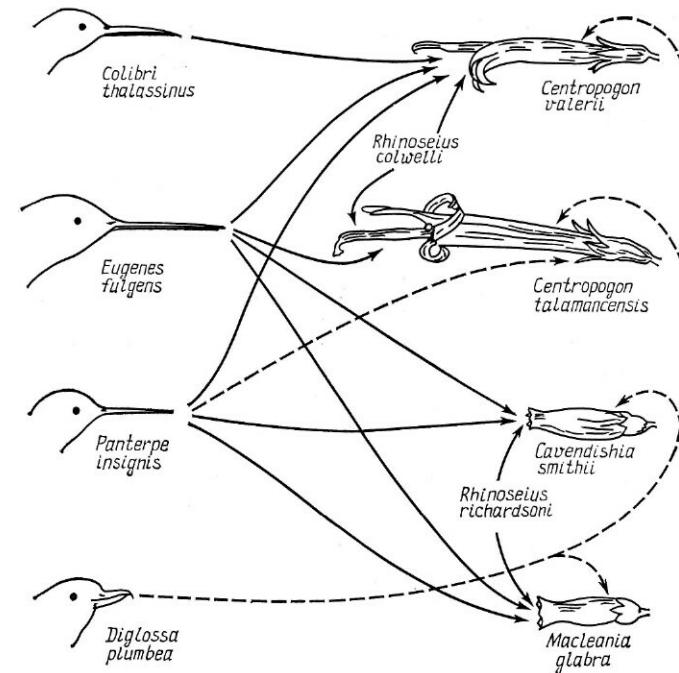


Рис. 6.30. Способы эксплуатации птицами и клещами цветков четырех видов растений. Пунктирные линии показывают «незаконные» пути посещения цветков нектарными ворами, которые добывают пищу, протыкая основание венчика. (Из Colwell, 1973. Авторское право 1973 by The University of Chicago Press.)

рывая основание венчиков. В цветках разных растений живут два вида клещей. С цветка на цветок они перебираются с помощью колибри, заходя на их клювы и путешествуя в ноздрях. 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 висячие 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-

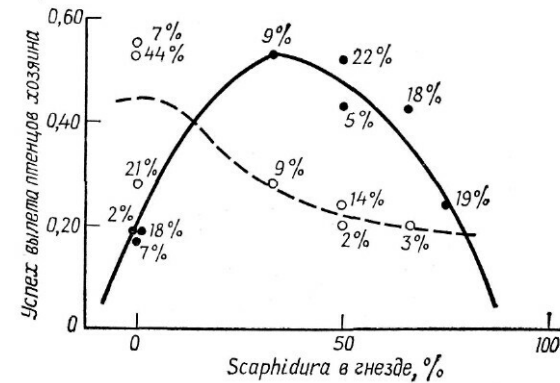


Рис. 6.31. Успех выкармливания птенцов у видов-хозяев — оропендулы и американской иволги в зависимости от процента присутствующих в гнезде птенцов воловьей птицы (общий размер кладки варьирует). Черные кружки и сплошная линия относятся к колониям, лишенным пчел и ос; белые кружки и прерывистая линия 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.

Конкурнтное 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, Ulyott, 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.

Экологическая ниша



Понятие ниши пронизывает все сферы экологии. Если бы термину «экологическая ниша» не придавали так много самых разных значений, то экологию можно было бы определить как науку о нишах. Многие аспекты изучения ниши уже были рассмотрены в предыдущих главах, другие рассматриваются в гл. 8 и 9. Эта глава тесно связана с гл. 5 и 6.

ИСТОРИЯ И ОПРЕДЕЛЕНИЯ

Одним из первых термин «ниша» употребил Гриннел (Grinnell, 1917, 1924, 1928). Под нишей он понимал функциональную роль и положение организма в сообществе. По сути дела, Гриннел считал нишу поведенческой единицей, хотя он также подчеркивал, что она является конечной единицей распределения (и поэтому понятие ниши включает пространственные особенности физической среды). Позднее Элтон (Elton, 1927) определил нишу животного как «его место в биотической среде, его отношения с пищей и врагами» (курсив его), и как «статус организма в сообществе». Далее он писал, что «нишу любого животного можно описать в значительной степени, если знать размеры этого животного и его пищевые запросы». Другие авторы, например Дайс (Dise, 1952), употребляли термин «ниша» как подразделение местообитания. Дайс утверждал: «Сам термин (ниша) не означает, разве что только косвенно, функции, которую вид выполняет в сообществе». Кларк (Clarke, 1954) различал два разных значения термина «ниша»; он выделял «функциональную нишу» и «нишу места». Кларк отмечал, что разные виды растений и животных выполняют в экологическом комплексе разные функции и что одна и та же функциональная ниша в разных географических районах может быть заполнена совершенно разными видами. Идея «экологических эквивалентов» впервые была выдвинута Гриннелом в 1924 г. (см. также с. 325—327).

Подход к описанию ниши, нашедший наибольшее число последователей, был предложен Хатчинсоном (Hutchinson, 1957a). Используя теорию множеств, он несколько формализовал проблему и определил нишу как весь диапазон условий, при которых живет и воспроизводит себя особь (или популяция). Примеры ко-

ординатных осей ниши Хатчинсона не отражают поведенческих характеристик, и поэтому ниша в его понимании это прежде всего место в пространстве, подобное местостообитанию или «биотопной нише» Олли и др. (Allee et al., 1949). Такой акцент неудачен постольку, поскольку он исключает из рассмотрения «поведенческую нишу». Хатчинсоновское разделение на фундаментальную и реализованную ниши (с. 264) — это одно из наиболее ясных признаний того факта, что потенциальная ниша животного редко полностью используется в данный момент времени или в определенном месте пространства. Подобное разделение оказалось полезным для выяснения роли других видов (конкурентов и хищников) в формировании ниши организма.

Позднее Одум (Odum, 1959) определил экологическую нишу как «положение, или статус, организма в сообществе и экосистеме, вытекающее из его структурных адаптации, физиологических реакций и специфического поведения (унаследованного и(или) приобретенного)». Он подчеркивал, что «экологическая ниша организма зависит не только от того, где тот живет, но и от того, что он делает». Место, где организм живет или где его можно встретить, — это его местообитание. По образному выражению Одума, местообитание — это «адрес» организма, а ниша — его «профессия». Уизерли (Weatherley, 1963) предложил ограничить определение ниши «пищевой ролью животного в экосистеме, т. е. его отношениями со всей доступной для него пищей». Однако некоторые экологи предпочитают понимать термин «ниша» более широко и делить его на составные части, например на «пищевую нишу» и «нишу места».

Поскольку понятие ниши использовалось в самых разных значениях, нередко бывает трудно с уверенностью сказать, что имеет в виду, обращаясь к нему, тот или иной эколог. Поэтому некоторые исследователи избегают этого слова и убеждают всех в том, что без него можно обойтись, а развитие науки несколько от этого не пострадает. Однако никто не будет отрицать, что между устоявшимися категориями «среда» и «организменная единица» существует широкое поле взаимодействий, и основная проблема заключается в том, чтобы в каждом конкретном случае точно определить, какой из разделов этого необъятного предмета обсуждения следует озаглавить «экологическая ниша».

В соответствии с терминологией гл. 4 (с. 94—98) я определяю экологическую нишу как *общую сумму адаптации организменной единицы* или как все разнообразные пути приспособления данной организменной единицы к определенной среде. Как и в случае термина «среда», мы можем говорить о нише особи, популяции или вида. Различие между окружающей средой и нишей организма состоит в том, что последняя отражает способность организма осваивать свою среду и подразумевает пути ее фактического *использования*.

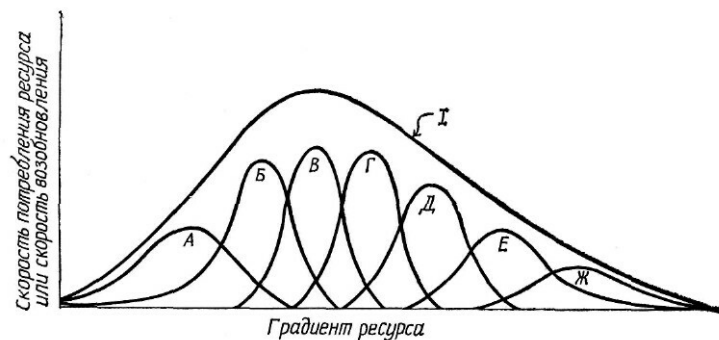


Рис. 7.1. Взаимоотношения ниш членов конкурентного сообщества обычно моделируют с помощью колоколообразных кривых использования, которые располагаются вдоль градиента какого-либо ресурса, например высоты над землей или размера жертвы. На рисунке приведены кривые для семи гипотетических видов (А — Ж). Виды, расположенные по краям, имеют растянутые кривые использования, так как их ресурсы возобновляются сравнительно медленно. В таком сообществе консументы находятся в равновесии со своими ресурсами и скорость потребления ресурсов равна скорости их возобновления на протяжении всего градиента. / — скорость потребления ресурса и скорость его возобновления.

Понятие ниши постепенно оказалось неразрывно связанным с явлением межвидовой конкуренции, и теперь оно все больше отождествляется с характером использования ресурсов. Взаимоотношения ниш конкурирующих видов часто описывают и моделируют с помощью колоколообразных кривых использования непрерывного градиента ресурсов, например размера жертвы или высоты над землей (рис. 7.1). Особое внимание, уделяемое характеру использования ресурсов, обусловлено тем, что понятием ниши легко оперировать в работе; оно породило богатую теоретическую литературу, посвященную взаимоотношениям ниш в конкурентных сообществах. В этой главе мы подробно рассмотрим различные аспекты этой теории, включая ширину ниши, перекрывание ниш и их мерность.

НИША КАК ГИПЕРОБЪЕМ

Основываясь на законе толерантности (гл. 4), Хатчинсон (Hutchinson, 1957a) и его последователи предложили изящное формальное определение ниши. Если строить график зависимости толерантности или приспособленности организменной единицы от какого-либо одного градиента среды, то обычно получается колоколообразная кривая (рис. 7.1). Можно строить такие же графики в зависимости от двух разных переменных среды одновременно (рис. 7.2). На рис. 7.3 отложены гипотетические толерантности по трем разным переменным в трехмерном пространстве. Добавление

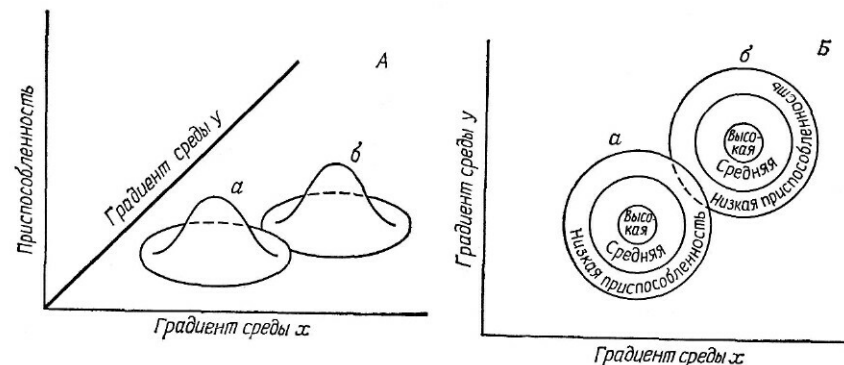
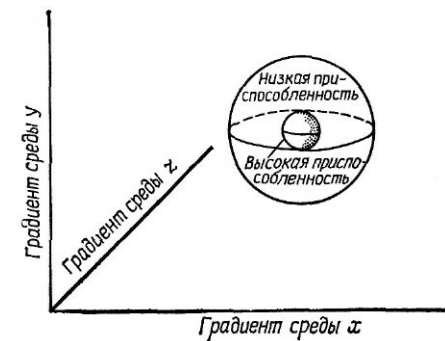


Рис. 7.2. График приспособленности двух организменных единиц я и б в координатах двух градиентов среды x и y . А. Трехмерный график с осью приспособленности. Б. Двухмерный график, на котором ось приспособленности отсутствует; низкая, средняя и высокая приспособленности отмечены горизонталями.

каждой новой переменной, характеризующей среду, попросту дает еще одну ось и увеличивает число измерений графика на единицу. На рис. 7.3 фактически изображено четырехмерное пространство, причем три начерченные оси соответствуют трем переменным среды. На четвертой оси (которую нельзя изобразить непосредственно, но которая подразумевается на графике, так же как рис. 7.2, А подразумевается на рис. 7.2, Б) отложены величины успеха размножения или любой другой удобной меры продуктивности, которую мы будем называть *плотностью приспособленности*. Та часть полученного пространства, где плотность приспособленности высока, будет оптимальной для рассматриваемого организма, другая часть, где она низка, — субоптимальной. Концептуально этот процесс можно распространить на любое число осей, используя геометрию в n -мерном пространстве. Таким образом, Хатчинсон определяет нишу организма как n -мерный гиперобъем, охватывающий полный диапазон условий, при которых организм может успешно воспроизвести себя («ниша» Хатчинсона, вероятно, близка

Рис. 7.3. График приспособленности (подобный изображенному на рис. 7.2, Б) в координатах трех разных градиентов среды x , y и z , на котором показаны зоны низкой и высокой приспособленности. Здесь неявно присутствует четырехмерный график с осью приспособленности, аналогичной рис. 7.2, А.



к моему определению среды). Необходимо учитывать все переменные, относящиеся к существованию организма, и все они должны быть независимы друг от друга. Неизбежное затруднение, связанное с этой моделью, состоит в том, что не все переменные среды могут быть линейно упорядочены. Чтобы обойти эту трудность, а модель сделать удобной для работы, Хатчинсон для представления объема в n -мерном пространстве воспользовался теорией множеств. К сожалению, при этом n -мерная модель утрачивает параметр, характеризующий плотность приспособленности.

Всю совокупность оптимальных условий, при которых данная организменная единица может существовать и воспроизводить себя, Хатчинсон назвал *фундаментальной нишей*. Ее можно определить как набор точек в пространстве среды. Следовательно, фундаментальная ниша представляет собой гипотетическую, воображаемую нишу, в которой организм не сталкивается с «врагами», например конкурентами и хищниками, и в которой физическая среда оптимальна. В противоположность этому фактический диапазон условий существования организма, который всегда меньше фундаментальной ниши или равен ей, называется *реализованной нишей*. Реализованная ниша учитывает различные факторы ограничения организменной единицы, такие, как конкуренция и, вероятно, хищничество. Фундаментальную нишу иногда называют *преконкурентной*, или *потенциальной* (virtual), нишей, а реализованную нишу — *постконкурентной*, или *фактической*, нишей (однако в этой терминологии, учитывающей роль конкуренции, упущены другие факторы ограничения области, занимаемой внутри фундаментальной ниши, например хищничество). Рассмотренные понятия в какой-то мере аналогичны понятиям r_{\max} и r_0 , разбираемым в гл. 5.

ПЕРЕКРЫВАНИЕ НИШ И КОНКУРЕНЦИЯ

Перекрытие ниш происходит тогда, когда две организменные единицы используют одни и те же ресурсы или другие переменные среды. По терминологии Хатчинсона это означает, что каждый n -мерный гиперобъем включает в себя часть другого или что некоторые точки двух множеств, которые составляют их реализованные ниши, идентичны. Перекрытие считается полным, если две организменные единицы характеризуются идентичными нишами; если две ниши полностью различны, то перекрытие не наблюдается. Обычно ниши перекрываются только частично, при этом одни ресурсы являются общими, а другие используются исключительно одной или другой организменной единицей.

Хатчинсон (Hutchinson, 1975a) подходит к перекрытию ниш несколько упрощенно, принимая, что среда полностью насыщена и что перекрытие не может сохраняться неопределенно долго, т. е. в перекрывающихся друг друга частях ниш должно происходить

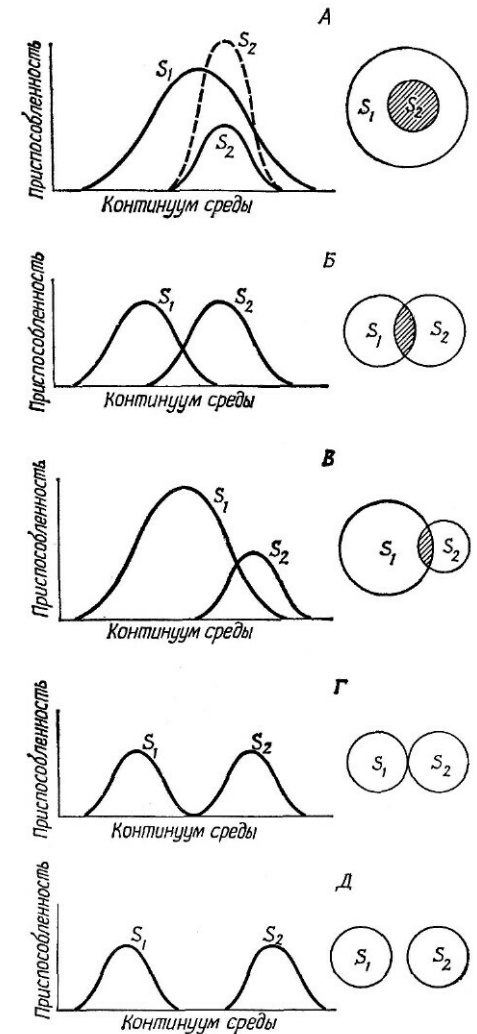


Рис. 7.4. Случаи возможных взаимоотношений ниш, проиллюстрированные с помощью понятия плотности приспособленности (слева) и моделей теории множеств (справа). А. Ниша внутри ниши. Ниша вида 2 (S_2) расположена внутри ниши вида 1 (S_1). Возможны два исхода конкуренции: 1) если вид 2 обладает превосходством (прерывистая линия), то он будет сосуществовать при неполном использовании общих ресурсов с видом 1; 2) если превосходством обладает вид 1 (сплошные линии), то он будет использовать весь градиент ресурсов, а вид 2 будет вытеснен. Б. Перекрытие ниш равной ширины. Конкуренция одинакова в обоих направлениях. В. Перекрытие ниш неравной ширины. Конкуренция неодинакова в двух направлениях, поскольку часть нишевого пространства, входящая в область перекрытия у вида 2, больше, чем у вида 1. Г. Соприкосновение ниш. Прямая конкуренция невозможна, но подобная картина может быть следствием протекания конкуренции в прошлом и результатом ее избегания. Д. Полное разделение ниш. Конкуренция происходит не может и ее трудно даже предположить.

конкурентное исключение. Допускается, что конкуренция интенсивна и приводит к выживанию только одного вида в оспариваемом пространстве ниши. Несмотря на то что такой упрощенный подход имеет свои недостатки, его можно использовать для анализа логически возможных случаев (рис. 7.4), прежде чем перейти к более реалистичному рассмотрению перекрытия ниш и конкуренции. Во-первых, две фундаментальные ниши могут быть идентичными, полностью соответствуя друг другу, хотя существование подобной экологической идентичности крайне маловероятно. При таком весьма невероятном событии организменная единица,

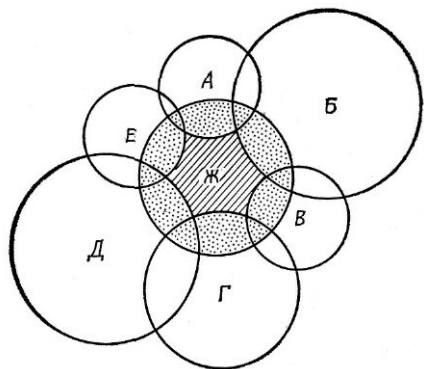


Рис. 7.5. Изображение ниш с помощью теории множеств. Модель фундаментальной ниши (суммарная площадь заштрихованного и покрытого точками пространства) и реализованной ниши (площадь заштрихованного участка) вида Ж. Реализованная ниша является подмножеством фундаментальной ниши, ограниченным в результате полного смещения, вызванного конкурентным давлением со стороны шести доминирующих видов А, Б, В, Г, Д, Е.

обладающая превосходством в конкуренции, вытесняет другую организменную единицу. Во-вторых, одна фундаментальная ниша может целиком располагаться внутри другой (рис. 7.4, Л) и тогда исход конкуренции будет зависеть от относительной конкурентоспособности каждой организменной единицы. Если организменная единица, ниша которой расположена внутри чужой ниши, не имеет превосходства в конкуренции, то она будет вытеснена и победитель займет все пространство ниши; если же она более конкурентоспособна, то другая организменная единица будет элиминирована из оспариваемого нишевого пространства. В последнем случае две организменные единицы будут сосуществовать, причем доминирующий конкурент занимает нишу внутри ниши. В-третьих, две фундаментальные ниши могут перекрываться не полностью, когда часть нишевого пространства используется обеими организменными единицами, а другая часть — только одной (рис. 7.4, Б и В). В этом случае каждая организменная единица имеет «убежище» в виде неоспариваемой части нишевого пространства и неизбежно сосуществование, при котором доминирующий конкурент занимает зону перекрывания ниш. В-четвертых, фундаментальные ниши могут только соприкасаться друг с другом (рис. 7.4, Г) и, хотя прямой конкуренции при этом не происходит, такая ситуация может быть следствием ее избегания. Наконец (рис. 7.4, Д), если две фундаментальные ниши полностью разделены (перекрывание отсутствует), конкуренция также происходить не может и обе организменные единицы полностью занимают свои фундаментальные ниши. На рис. 7.5 показаны различия между фундаментальной и реализованной нишей у одной организменной единицы, имеющей шесть конкурентов.

Основным недостатком изложенных рассуждений является тот факт, что в природе ниши часто перекрываются, а конкурентное исключение не происходит. Само по себе перекрывание, очевидно, еще не обуславливает конкуренции. Перекрывание используемых местообитаний может попросту свидетельствовать о том, что кон-

куренты изолировались друг от друга каким-то иным способом. Если же количество ресурсов имеется в избытке, две организменные единицы могут потреблять их одновременно без вреда друг для друга. На деле сильное перекрывание ниш нередко может быть связано со *слабой* конкуренцией подобно тому, как полное разделение ниш служит свидетельством избегания конкуренции в тех случаях, где она потенциально может быть сильной (например, в случае межвидовой территориальности). По этой причине в анализе связи экологического перекрывания и конкуренции задачей первостепенной важности является определение степени насыщения, или отношения потребности к снабжению. Большинство современных теоретических и эмпирических исследований посвящено изучению связи конкуренции и перекрывания ниш. Как указывалось в гл. 6, перед современными экологами встают такие вопросы: «Какое перекрывание ниш могут выдержать сосуществующие виды?» и «Как такое максимально допустимое перекрывание ниш меняется в зависимости от степени насыщения?» (рис. 7.6).

В гл. 6 уже говорилось о том, что конкуренция представляет собой концептуальную основу многих современных экологических построений. Тем не менее изучать конкуренцию в полевых условиях исключительно трудно, и поэтому до сих пор она остается мало-понятым процессом (возможно, из-за того, что избегание конкуренции выгодно всегда, когда оно осуществимо). Не зная в точности механизмов разделения доступных ресурсов между членами

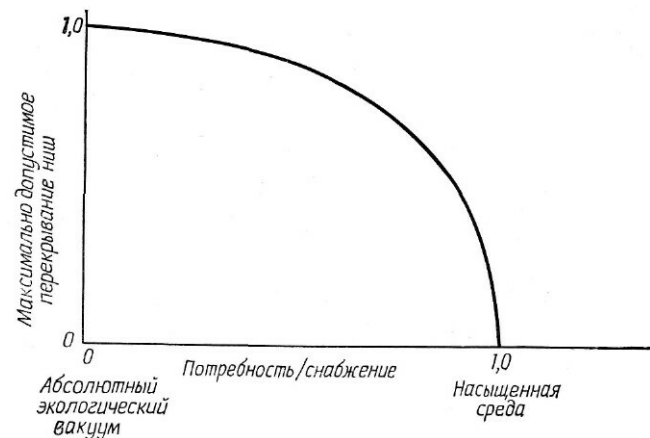


Рис. 7.6. Гипотеза перекрывания предсказывает, что с увеличением интенсивности конкуренции максимально допустимое перекрывание ниш должно сокращаться. В насыщенной среде максимальное перекрывание ниш может быть не равно нулю в отличие от того, что показано на рисунке, но может иметь какое-то положительное значение, связанное с отношением 1,3, наблюдаемым при смещении признаков (см. с. 218). (Из Pianka, 1972. Авторское право 1972. The University of Chicago Press.)

сообщества, невозможно полностью понять основные факторы, влияющие на видовое разнообразие и структуру сообщества. Поэтому проблема разделения ресурсов у сосуществующих видов, или проблема сегрегации ниш, вызывает значительный интерес у современных исследователей (обзоры, посвященные этой теме, см. у Lack, 1971; MacArthur, 1972; Schoener, 1974; Pianka, 1976b).

Первичные данные, необходимые для анализа перекрывания ниш, — это простая матрица ($m \times n$) для ресурсов, в которой указано количество (или скорость потребления) каждого из m состояний ресурсов, используемых каждым из n различных видов. Из этой матрицы можно получить другую матрицу ($n \times n$) перекрывания между всеми парами видов, в которой диагональные элементы равны единице, а остальные элементы меньше единицы. Иногда перекрывание приравнивают к коэффициентам конкуренции (а), поскольку его гораздо легче измерять. И снова предостережение: если ресурсы находятся в избытке, перекрывание не приводит к конкуренции. При избытке ресурсов (низкие величины отношения потребность/снабжение) возможно сильное перекрывание, а в насыщенной среде максимально допустимое перекрывание может быть значительно ниже (см. рис. 7.6). Поскольку принцип равных возможностей требует, чтобы отношение потребности к снабжению было постоянным на всем протяжении *любого данного* градиента ресурсов, интенсивность конкуренции должна быть прямо пропорциональна фактическому перекрыванию, наблюдаемому по любому данному спектру ресурсов (см. рис. 6.7 и 7.1). При сравнении характера перекрывания ниш по разным осям ресурсов или в разных сообществах необходимо соблюдать определенную осторожность.

ДИНАМИКА НИШ

Реализованные ниши большинства организмов меняются во времени и пространстве в зависимости от изменений физической и биотической среды. Временные изменения ниш можно рассматривать на двух уровнях: 1) на уровне кратковременных изменений (в масштабе экологического времени), обычно протекающих в период жизни отдельной особи или, самое большее, — нескольких поколений, 2) на уровне долговременных изменений, происходящих в эволюционном масштабе времени и затрагивающих многие поколения (см. с. 291—292). Таким образом, реализованную нишу можно считать постоянно меняющимся подмножеством фундаментальной ниши или, в трактовке модели n -мерного гиперобъема, — пульсирующим гиперобъемом, который ограничен гиперобъемом, соответствующим фундаментальной нише.

Некоторые организмы, в особенности насекомые, характеризуются полностью разделенными, не перекрывающимися в разные периоды жизни нишами; примерами служат: гусеницы и бабочки,

личинки мух и взрослые мухи, головастики и жабы, планктонные личинки усонюгих ракообразных и прикрепленные взрослые усонюгие, а также водные личинки и сухопутные имаго насекомых (комаров, веснянок, стрекоз и т. д.). Во всех подобных случаях происходит коренное изменение плана строения тела животных во время метаморфоза, которое приводит к резкому сдвигу ниши. У других организмов смена ниш в течение жизни происходит более непрерывно и постепенно. Например, молодые ящерицы питаются жертвами меньшего размера, чем взрослые, и часто время их активности падает на утренние часы, когда температура среды низкая (небольшие размеры и высокое отношение поверхности тела к его объему способствуют быстрому нагреванию). Развитие ящериц аналогично неполному превращению насекомых (например, кузнечиков), при котором постепенные изменения происходят после каждой линьки.

Ближайшие по нишевому пространству соседи организма или потенциальные конкуренты могут (правда, не всегда) сильно влиять на его экологическую нишу. Если реализованные ниши организмов, в большей мере подверженных r -отбору, определяются прежде всего физической средой, то реализованные ниши организмов, подверженных K -отбору, очевидно, сильно зависят от биотической среды. Давление отбора и ниша могут меняться в течение жизни одной особи. Например, в умеренной зоне ранняя весна — это время, когда однолетние растения подвержены r -отбору, позднее они все больше оказываются в условиях K -отбора (Gadgil, Solbrig, 1972). Даже в пределах вида одни особи могут больше зависеть от r -отбора, чем другие, например популяции в разных микроместообитаниях или частях видового географического ареала либо особи, занимающие разное положение на скалистой литорали.

Теоретически уменьшение межвидовой конкуренции должно приводить к расширению ниши. Пытаясь проверить это предположение, Кроуэлл (Crowell, 1962) провел сравнительное исследование экологии трех видов птиц, живущих на Бермудских островах и на материке. На островах встречается гораздо меньше видов наземных птиц, чем на материке. Самыми многочисленными оказались кардинал, американский пересмешник и белоглазый виреон, причем плотность популяций этих видов на островах очень высока, а в материковых местообитаниях, где фауна птиц богаче (а, следовательно, и больше разнообразие конкурентов), популяции тех же 3 видов обычно значительно меньше. Хотя, безусловно, местообитания Бермудских островов отличаются от местообитаний материка Северная Америка, все же основным фактором, влияющим на экологию птиц, являются коренные различия в орнитофауне. Американский пересмешник и кардинал на островах имеют в общем более ограниченную пространственную и пищевую ниши (вероятно, более ограничены доступные ниши), но бело-

глазый виреон расширил как пространственную, так и пищевую нишу. На Бермудах все три вида гнездятся в более широком диапазоне высот, чем на материке (см. также с. 218).

МЕРНОСТЬ НИШ

Хотя модель ниши как n -мерного гиперобъема и обладает весьма значительными достоинствами, она слишком абстрактна, не имеет большого практического значения и, как правило, с трудом приложима к реальному миру. В самом деле, для того чтобы построить гиперобъем, надо, по существу, знать все о данном организме. Поскольку мы никогда не знаем всех факторов, влияющих на ту или иную организменную единицу, фундаментальная ниша остается абстракцией. Даже реализованные ниши большинства организмов характеризуются таким большим числом измерений, что их количественное описание представляет собой сложную проблему. Если взять организмы, подверженные K -отбору, то число измерений их ниш можно сократить, оставив лишь те, на которых эффективно ослабляется конкуренция. Чаще всего избегание конкуренции достигается благодаря различиям в занимаемых микроместообитаниях, потребляемой пище и (или) времени ак-

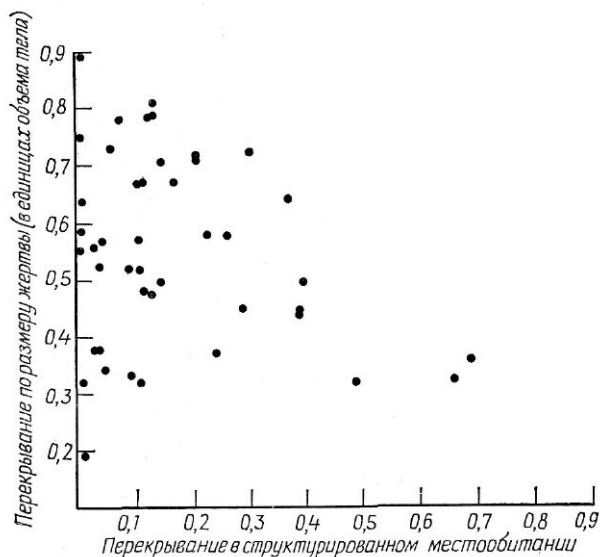


Рис. 7.7. Перекрывание по размеру жертв и по положению в структурированном микроместообитании у разных видов ящериц рода *Anolis*, населяющих остров Бимини. Пары с высоким перекрыванием по пище характеризуются тенденцией к использованию разных местообитаний, и, наоборот, при высоком пространственном перекрывании они сравнительно мало перекрываются по размерам потребляемых жертв. (Из Schoener, 1968. Авторское право Ecological Society of America.)

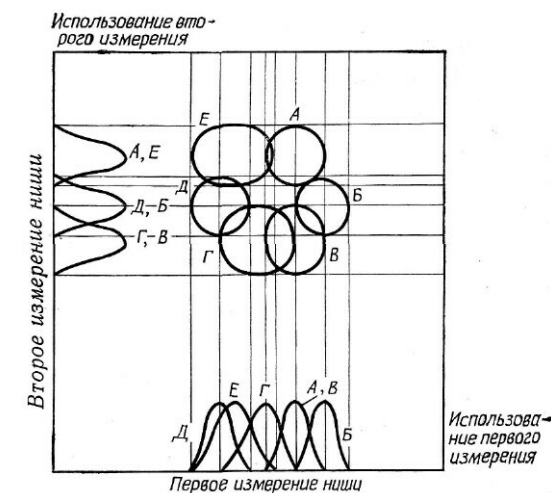


Рис. 7.8. Гипотетические ниши шести видов, различающиеся по двум измерениям. Несмотря на сильное или полное перекрывание ниш по отдельным осям (колоколообразные кривые), совокупное перекрывание минимально либо вообще отсутствует (круги и эллипсы).

тивности (гл. 6). Следовательно, эффективное число измерений ниш можно сократить до 3 — это место, пища и время. Мы можем представить себе, что насыщенное сообщество занимает некий объем в пространстве этих переменных. Тогда сообщество становится похожим на трехмерную составную картинку-загадку, каждый фрагмент, которой — это отдельный вид, занимающий часть общего объема.

В большинстве случаев теория ниши ограничивается рассмотрением какого-либо одного ее измерения. Следовательно, каждый вид имеет в нишевом пространстве только двух соседей, а матрицы перекрывания содержат много нулей и только два положительных элемента в строке, не считая диагональных. На самом деле виды растений и животных редко располагаются только на одной оси ресурсов; обычно для пары видов характерно умеренное перекрывание ниш по двум или более измерениям. Нередко наблюдается комплементарность измерений ниш, при которой два вида, имеющие высокое перекрывание по одному измерению, слабо перекрываются по другому, и наоборот (рис. 7.7). Взаимные связи многомерных ниш могут быть сложными. Одной из характерных черт возрастания мерности ниш является тот факт, что по одной оси ниши могут перекрываться или совпадать, а по другой будут разделены или даже расположатся на некотором расстоянии друг от друга (рис. 7.8). Например, невнимательный исследователь, упустивший из виду первое измерение ниш на рис. 7.8, сделает вывод, что виды в парах *A* и *E*, *D* и *B*, *Г* и *В* полностью перекрываются, хотя на самом деле они частично или полностью разделены по неучтенному измерению!

В одномерном нишевом пространстве любая данная ниша может быть ограничена только с двух сторон, в двумерном простран-

стве число возможных соседей возрастает, и еще больше их может быть при наличии трех или более измерений. По мере увеличения числа эффективных измерений ниши число потенциальных соседей в нишевом пространстве возрастает примерно в геометрической прогрессии. С увеличением числа строк и столбцов в матрицах перекрытия остается все меньше недиагональных элементов, равных нулю, а дисперсия в наблюдаемом перекрытии обычно падает как для строки, так и для всей матрицы. Следовательно, мерность ниши сильно влияет на возможности проявления «диффузной» конкуренции, которая представляет собой результат суммарной конкуренции группы видов (MacArthur, 1972). Если со стороны одного вида группы конкурентов давление может быть сравнительно небольшим, то суммарное влияние многих видов может быть таким же сильным или даже сильнее, чем гораздо более интенсивное удельное (в расчете на 1 вид) конкурентное давление меньшего числа конкурирующих видов. Следовательно, увеличение числа измерений ниш, приводящее к возможности увеличения количества ближайших соседей в нишевом пространстве, может усилить диффузную конкуренцию.

Представим себе, что имеются два важнейших измерения ниш — высота над землей и размер жертвы, которые виды используют по-разному и, следовательно, избегают межвидовой конкуренции или ослабляют ее. Изучение характера использования ресурсов и разделения ниш по более чем одному измерению лучше всего можно было бы проводить путем *одновременной* оценки использования всех ресурсов по каждому отдельному измерению ниши. Для этого потребовалось бы построить трехмерную матрицу ресурсов, у которой каждый элемент представлял бы собой вероятность поимки жертвы данной размерной категории на определенном отрезке высоты каждым из присутствующих видов. Получение такого рода данных, касающихся использования многомерного пространства, — крайне трудная задача, потому что большинство животных двигаются и «интегрируют» во времени и пространстве. Точную оценку истинного использования животным многомерного нишевого пространства можно получить, только постоянно наблюдая за тем, как особь использует все ресурсы. (И даже в этом случае степень передвижения жертвы между различными микроместообитаниями повлияет на конкуренцию незаметным, но весьма важным образом!) Поскольку такие непрерывные наблюдения часто бывают крайне утомительными или невозможными, обычно пользуются приближениями, полученными по отдельным распределениям одномерного использования (рис. 7.8 и 7.9). Подобно тому как нельзя точно воспроизвести трехмерное изображение горы, имея перед собой лишь два силуэта, расположенные под прямым углом друг к другу, так же и кривые проекции использования отдельного ресурса не позволяют делать выводов об истинном многомерном использовании.

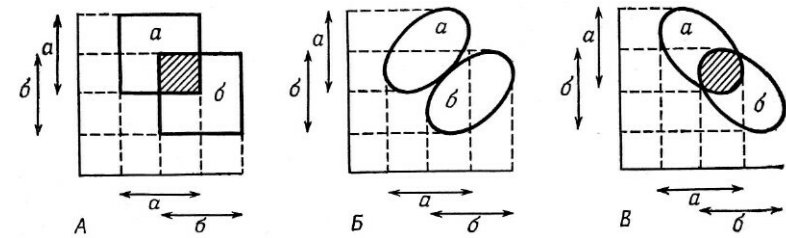


Рис. 7.9. Три разных случая перекрытия ниш в пространстве ресурсов двух измерений с одинаковыми одномерными проекциями (стрелки). А. Измерения ниш не взаимодействуют, а одномерные проекции точно соответствуют условиям многомерного перекрытия (измерения совершенно независимы, а оси ортогональны). Б к В. Измерения ниш частично зависят друг от друга, а одномерные проекции ниш не отражают истинного перекрытия.

Ключевым становится вопрос о степени зависимости или независимости измерений. Если измерения ниш действительно независимы, т. е. вероятность поимки жертвы любого размера одинакова для любой высоты, общее многомерное использование равно произведению отдельных функций одномерного использования (May, 1975). В условиях полной независимости вероятность поимки жертвы i в микроместообитании j будет равна вероятности поимки объекта i , умноженной на вероятность его пребывания в микроместообитании j . Чтобы получить многомерные оценки различных параметров ниши (в том числе оценку перекрытия) по составляющим измерениям, достаточно перемножить одномерные оценки. Однако если измерения ниш частично зависят друг от друга (рис. 7.9), величину истинного многомерного использования аппроксимировать чем-либо уже нельзя. Многомерное перекрытие может сильно меняться с изменением конкретной формы этой зависимости (см. рис. 7.9). В предельном случае полной зависимости (когда, например, жертва определенного размера присутствует только на определенной, свойственной ей высоте) фактически имеется только одно измерение ниши и тогда наилучшей оценкой истинного использования будет простое среднее. Кроме того, среднее арифметическое оценок перекрытий одномерных ниш, полученное по двум или более отдельным одномерным распределениям использования ресурса, представляет собой верхний предел истинного многомерного перекрытия (May, 1975).

У многих видов трудно (или практически невозможно) определить степень взаимной зависимости измерений ниш. Однако у видов, ведущих малоподвижный образ жизни, иногда можно оценить зависимость характера съедаемой пищи от местообитания. В одной из работ, посвященной оседлым безногим ящерицам, было показано, что эти ящерицы, населяющие разные микроместообитания, поедают большинство видов и каст термитов примерно

в одинаковых соотношениях; этот факт свидетельствует о независимости измерений ниш (Huey et al., 1974).

Лэк (Lack, 1971), проанализировав основные факторы, приводящие к экологической изоляции у птиц, пришел к выводу, что самыми важными из них являются различия в географических ареалах, местообитаниях и потребляемой пище. Шёнер (Schoener, 1974) обобщил данные о характере разделения ресурсов в 80 естественных сообществах, включая сообщества, состоящие из микросоциетов, различных моллюсков, ракообразных, насекомых и других членистоногих, а также из представителей пяти классов позвоночных, в том числе ящериц. Он выделил пять измерений ресурсов. В порядке убывания роли в сегрегации ниш измерения расположились так: макроместообитание, микроместообитание, тип пищи, время дня и сезонная активность. Шёнер пришел к выводу, что для разделения ниш измерение «местообитание» в общем имеет большее значение, чем измерение «тип пищи», которое в свою очередь важнее временного измерения. Наземные пойкилотермные животные сравнительно чаще, чем другие организмы, различаются по предпочитаемой пище благодаря разному времени активности в течение суток¹. У хищников разделение ресурсов по времени активности в течение суток встречается чаще, чем в других группах животных. Ниши позвоночных реже бывают разделены благодаря различиям в сезонной активности, чем ниши других низших организмов. Шёнер также обнаружил, что сегрегация типов пищи имеет большое значение у животных, питающихся крупным относительно собственных размеров кормом, чем у животных, питающихся мелкими пищевыми объектами.

СТРУКТУРА ГИЛЬДИЙ

Насколько равномерно распределены виды в нишевом пространстве? Существуют ли отдельные группы функционально сходных видов? Члены такой группы, известной под названием *гильдии* (Root, 1967), сильно взаимодействуют друг с другом и слабо — с остальными видами сообщества. Хотя методика объек-

¹ Использование времени активности в качестве измерения ниши оправдано по нескольким причинам. Если ресурсы возобновляются быстро, эксплуатационная конкуренция происходить не может, за исключением тех случаев, когда особи каждого вида активны в течение короткого отрезка времени активности другого вида (в противном случае ресурсы могут пополниться в период, разделяющий виды). Когда категории микроместообитания и пищи выражены грубо и меняются во времени, то различия во времени активности, по сути дела, могут быть связаны с различным использованием пространства и пищевых ресурсов, что без большой точности не будет обнаружено. Например, микроместообитание, находящееся на открытом солнце, очевидно, изменяется, поскольку меняется суточный ход температуры. Подобным образом и грубо выделенная категория жертвы «муравьи» может объединять ряд видов, разделенных во времени. Поэтому часто бывает полезно и необходимо рассматривать время как одно из измерений ниши.

тивного выделения гильдии только начинает развиваться, само понятие определено представляет интерес, поскольку гильдии, вероятно, являются ареной наиболее интенсивной межвидовой конкуренции. Метод практического выделения членов одной гильдии был разработан Л. Р. Лоулором (Lawlor, личное сообщение), который определяет гильдию как группу видов, отделенную от других подобных групп расстоянием, превышающим наибольшее расстояние между двумя максимально удаленными членами одной гильдии. При таком довольно консервативном определении сообщество из n видов, которые распределены в нишевом пространстве равномерно, содержит n одновидовых гильдий (каждая гильдия представлена одним видом) и одну большую гильдию из n видов (все сообщество), но гильдии промежуточного размера отсутствуют. Реальные сообщества обычно состоят из большого числа гильдий промежуточного размера (рис. 7.10).

СПЕЦИАЛИЗИРОВАННОСТЬ И НЕСПЕЦИАЛИЗИРОВАННОСТЬ

У одних организмов ниши меньше, у других больше. «Ширину» ниши, которую иногда называют также «размером», можно представить себе как протяженность гиперобъема реализованной ниши организменной единицы. Например, сумчатый медведь коала (*Phascolarctos cinereus*), который питается листьями только определенных видов эвкалиптов, имеет более специализированную пищевую нишу, чем виргинский опоссум (*Didelphis virginianus*), который всеяден и питается практически любой пищей. Утверждения, касающиеся ширины ниши, всегда должны быть относительными. Мы имеем лишь право говорить, что данная организменная единица имеет более широкую или более узкую нишу, чем другая организменная единица. Высокоспециализированные организмы, подобно коала, обычно, хотя и не всегда, характеризуются узкими пределами толерантности по одному или более измерениям ниши. Нередко такие высокоспециализированные организмы предъявляют весьма специфические требования к местообитанию, и поэтому они не могут быть многочисленными. В противоположность им организмы с широкими пределами толерантности менее специализированы, неприхотливы в отношении местообитания и обычно встречаются чаще. Таким образом, специализированные организмы, как правило, встречаются сравнительно редко, а неспециализированные более многочисленны. Однако редкие организмы часто живут группами, поэтому их локальная плотность не обязательно будет низкой.

Единственной валютой естественного отбора служит успех в дифференциальном размножении. Отсюда возникает вопрос: если специализация приводит к снижению обилия, то почему организмы вообще специализируются? Поскольку неспециализированные организмы обычно потребляют пищу разного типа, занимают большое

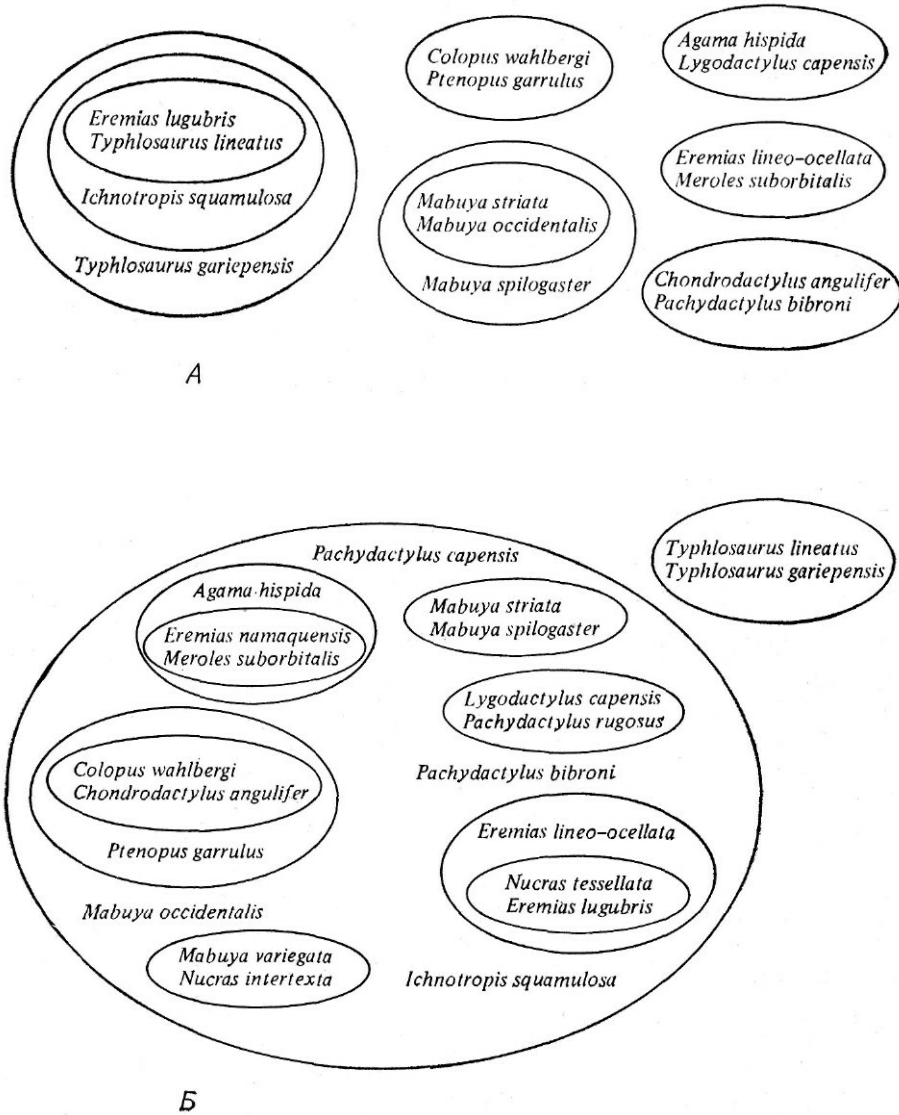


Рис. 7.10. Схема структуры гильдий фауны ящериц пустыни Калахари, построенная на основе анализа содержимого желудков (А — пищевые гильдии) и использования ящерицами микроместообитаний (Б — гильдии микроместообитания). Из 21 вида 12 являются членами двухвидовых пищевых гильдий, а 14 — членами таких же гильдий микроместообитания (каждый член пары, ближайший по нишевому пространству, является соседом другого). Все, кроме одного вида (*Pachydactylus capensis*), образуют по крайней мере одну общую гильдию. Многие двухвидовые гильдии входят в состав более крупных гильдий. «Супергильдия» включает все наземные виды, которые совершенно не перекрываются с двумя ящерицами, живущими под землей, — *Typhlosaurus lineatus* и *T. gariepensis*. (Обратите внимание, что некоторые виды одной и той же пищевой гильдии, например *Eremias lineo-ocellata* и *Meroles suborbitalis*, принадлежат к разным гильдиям микроместообитания.)

число местообитаний и образуют многочисленные популяции, можно ожидать, что благодаря только своей высокой численности они обгонят в размножении немного более специализированных конкурентов из числа членов их популяции и наводнят генофонд своими генами. Разрешение этой очевидной дилеммы содержится в старом изречении: «за все берется и ничего толком не умеет». Специализированные особи в своей сфере более эффективны, чем неспециализированные.

При каких условиях тот, «кто за все берется», выйдет победителем в конкуренции со специализированным видом? Пытаясь ответить на этот вопрос, Мак-Артур и Левине (MacArthur, Levins, 1964, 1967) разработали следующую модель. Во-первых, представим себе, что некая среда содержит только один тип пищевого ресурса — колонии муравьев с длиной тела 3 мм, которые служат источником пищи для изменчивой популяции ящериц. Примем, что муравьи съедаются целиком, а ящерицы различаются только по размеру челюстей и образуют достаточно непрерывный фенотипический спектр. Некоторые фенотипы хорошо приспособлены к поеданию 3-миллиметровых муравьев и потребляют их весьма эффективно, другие — менее эффективно, потому что челюсти либо слишком велики, либо слишком малы. Теперь рассмотрим тот же самый спектр фенотипов ящериц в другой такой же «чистой» среде, на этот раз состоящей из колоний 5-миллиметровых муравьев. Почти наверняка наиболее приспособленными здесь окажутся другие фенотипы, нежели в среде, где муравьи имеют длину 3 мм (рис. 7.11), а наиболее эффективным фенотипом, потребляющим 5-миллиметровых муравьев, будет фенотип с крупным ртом. Наконец, рассмотрим смешанную колонию муравьев, в которой длина тела 3 и 5 мм представлена равным числом особей (скажем, имеются две касты), причем смесь однородна. Какой из фенотипов окажется оптимальным в этой новой смешанной среде? Если допустить, что ящерицы находят и поедают муравьев и того и другого размера с равной вероятностью, то связь фенотипов с эффективностью потребления жертвы окажется промежуточной между аналогичными связями в чистых средах (рис. 7.11, А). Поэтому на рис. 7.11 прерывистая кривая расположена посередине между сплошными кривыми (если два ресурса присутствуют в неравных соотношениях, то эта кривая будет проходить ближе к одной из первоначальных кривых). В зависимости от формы кривых и расстояния между ними новая кривая может оказаться либо одновершинной (рис. 7.11, А), либо двухвершинной (рис. 7.11, Б). В первом случае фенотип самой высокой эффективности потребления жертвы будет промежуточным между наилучшим «потребителем муравьев длиной 3 мм» и наилучшим «потребителем муравьев длиной 5 мм». Тот, «кто за все берется» (вероятно, им окажется фенотип, успешнее всего потребляющий муравьев длиной 4 мм), будет обладать конкурентным преимуществом. Во втором

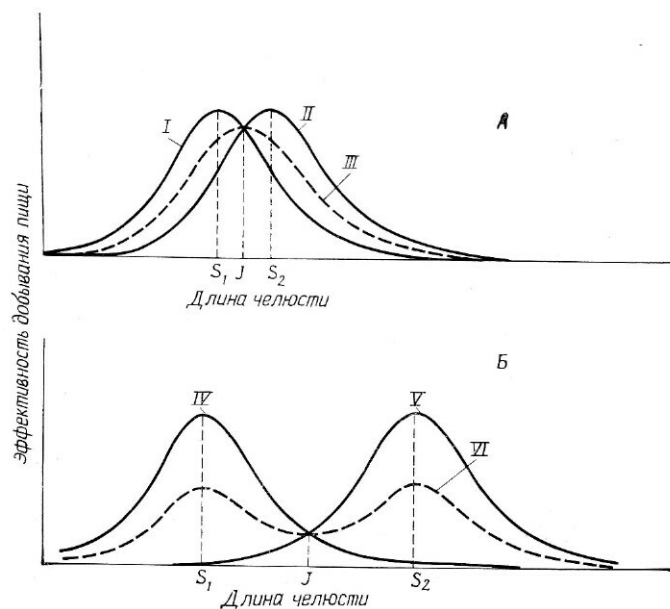


Рис. 7.11. Пример условий, при которых тот, «кто за все берется», обладает преимуществом перед двумя специализированными формами. Эффективность добывания пищи, измеренная в полезных калориях, приобретенных в единицу времени, сопоставлена со спектром фенотипов по длине челюсти для гипотетической популяции ящериц, питающихся муравьями. А. Сплошные линии соответствуют ящерицам разных фенотипов в «чистых» средах, каждая из которых содержит либо 3-, либо 5-миллиметровых муравьев. Прерывистая линия — характеристика фенотипов в среде, содержащей однородную смесь муравьев с длиной тела 3 и 5 мм в равном количестве (например, муравьев двух каст). Тот, «кто за все берется» (J), обладает более высокой эффективностью добывания пищи, чем любая из специализированных форм (S_1 или S_2). Последние наиболее эффективны в соответствующих «чистых» средах. Б. Эффективность добывания пищи ящерицами, когда различия между муравьями двух классов велики, например когда муравьи представлены особями, имеющими длину 2 и 8 мм. В этой ситуации кривая для смеси муравьев бимодальна, а специализированные ящерицы обладают превосходством над «мастером на все руки». I — чистая колония 3-мм муравьев; II — чистая колония 5-мм муравьев; III — смешанная колония, представленная равным количеством 3- и 5-мм муравьев (две касты); IV — чистая колония 2-мм муравьев; V — чистая колония 8-мм муравьев; VI — смешанная колония, представленная равным количеством 2- и 8-мм муравьев.

случае в результате того, что два типа муравьев сильно различаются по размерам, два фенотипа максимальной эффективности потребления разделены промежуточными фенотипами с низкой эффективностью потребления смеси, состоящей из муравьев длиной 2 и 8 мм, поэтому две специализированные формы вытеснят «берущегося за все сразу».

Влияние межвидовой конкуренции на ширину ниши носит сложный характер и в зависимости от условий может привести

либо к сокращению, либо к расширению ниши. Например, в одних микроместообитаниях конкурент может уменьшить количество доступной пищи, а в других плотность жертв не изменится. На одних участках величина ожидания урожая снизится, а в других останется прежней. Конкурент, который является оптимальным потребителем, должен ограничиться использованием кормовых участков с высоким ожиданием урожая, в результате чего он сократит ширину своей пространственной ниши (см. с. 165—168 и 284—291). Напротив, неспециализированный вид, который снижает количество пищи во всех микроместообитаниях более или менее одинаково, путем уменьшения общего уровня доступности жертвы может заставить своего конкурента увеличить диапазон используемых ресурсов и способствовать расширению его пищевой ниши. В среде, где пищи мало, оптимальный потребитель просто не может позволить себе пройти мимо многих из тех пищевых объектов, которые он пропустил бы в среде, богатой пищей. Поэтому в местообитании первого типа будет уничтожаться больше субоптимальных жертв. Ослабление межвидовой конкуренции часто сопровождается увеличением диапазона используемых видов местообитаний, но заметные сдвиги в разнообразии потребляемой пищи при изменении интенсивности межвидовой конкуренции, по-видимому, наблюдаются редко (MacArthur, 1972).

Все большее число теоретических исследований, посвященных оптимальному сбору пищи, указывает на то, что ширина ниши должна возрастать по мере уменьшения доступности ресурсов (Emlen, 1966, 1968; MacArthur, Pianka, 1966; Schoener, 1971; MacArthur, 1972; Charnov, 1973, 1976a, 1976b). В среде, где пищи мало, потребитель не может позволить себе игнорировать второстепенные пищевые объекты потому, что среднее время поиска одного объекта велико, а вероятность встречи с жертвой низка. В такой среде наличие широкой ниши ведет к максимизации возмещения на единицу затрат, что способствует возникновению неспециализированности. В среде, богатой пищей, время поиска одного пищевого объекта невелико, поскольку кормящееся животное встречает большое число потенциальных жертв. В этих условиях потребитель может игнорировать нестандартные объекты потому, что высока вероятность нахождения в ближайшем будущем самой лучшей пищи. Следовательно, можно ожидать, что хорошее снабжение пищей приводит к выборочности питания и сужению пищевой ниши.

Лишь сравнительно недавно стали выделять две основные составные части ширины ниши: «межфенотипический» и «внутрифенотипический» компоненты (Van Valen, 1965; Orians, 1971; Roughgarden, 1972, 1974b, 1974c). Популяция, ширина ниши которой определяется целиком межфенотипическим компонентом, состоит из специализированных особей с перекрывающимися пищевыми ресурсами. Если популяция состоит из одних неспециализирован-

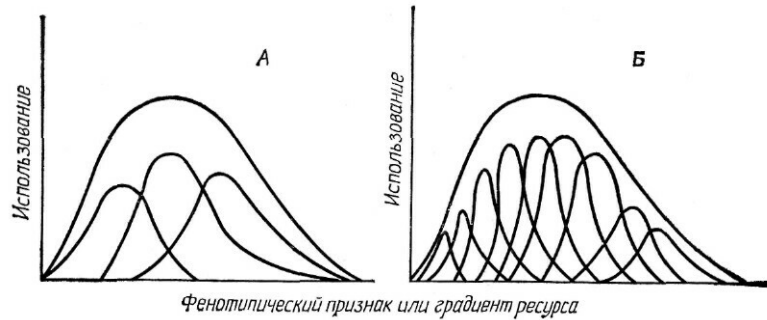


Рис. 7.12. Схематическое изображение двух популяций, которые различаются по внутрифенотипическому и межфенотипическому компонентам ширины ниши. А. Несколько неспециализированных особей эксплуатируют почти весь градиент ресурсов. Б. Популяция с такой же шириной ниши состоит из многочисленных специализированных особей. Внутрифенотипический компонент больше на А, чем на Б; межфенотипический — больше на Б, чем на А.

ных организмов, а каждый ее член использует весь диапазон потребляемых ресурсов, то межфенотипический компонент ширины ниши равен нулю, а внутрифенотипический достигает максимального значения. Очевидно, реальные популяции находятся где-то между этими двумя крайностями (рис. 7.12).

БЮДЖЕТЫ ВРЕМЕНИ, ВЕЩЕСТВА И ЭНЕРГИИ

В гл. 4 говорилось о том, что каждая особь имеет ограниченное количество времени, вещества и доступной энергии, необходимых для добывания пищи, роста, поддержания своего существования и размножения. Механизмы, с помощью которых особь распределяет эти ресурсы между противоречивыми требованиями своего организма, заслуживают особого внимания. Характер пропорционального распределения определяет способы взаимодействия организма с разнообразными аспектами среды и позволяет судить о свойствах его экологической ниши. У разных видов бюджеты времени и энергии сильно различаются. Например, у организмов, подверженных *r*-отбору, в любой данный момент на размножение уходит больше времени и энергии, чем у организмов, подверженных *K*-отбору (гл. 5). Способность изменять свой бюджет времени и энергии представляет собой мощное средство, позволяющее противостоять колебаниям среды и при этом сохранять определенный уровень приспособленности к ней. Так, у самца болотного крапивника на защиту территории в период размножения уходит огромное количество энергии; в другое время ее расход меньше. То же самое можно сказать о животных, проявляющих заботу о потомстве, — поначалу количество энергии, затраченной на выращивание молоди, велико, а потом, когда молодь

становится независимой от родителей, затраты времени и энергии снижаются. Действительно, взрослая самка красной белки (*Tamiasciurus*) в период максимума лактации потребляет в среднем в день такое количество пищи, которое соответствует 323 ккал, а среднесуточное потребление энергии у взрослого самца равно всего 117 ккал (С. Smith, 1968). В течение сезона у этой белки сильно меняется и бюджет времени. В неблагоприятный засушливый год многие однолетние растения «идут в семена», тогда как в благоприятный год с большим количеством осадков эти же растения перед размножением вырастают до больших размеров. Возможно, в благоприятные годы образуется больше семян, но если бы в неблагоприятный год растения достигли тех же размеров, что и в благоприятный, энергии на семена у них могло бы не хватить.

Организм можно рассматривать как простую систему, имеющую вход и выход (рис. 7.13). Потребление пищи или фотосинтез обеспечивают поступление вещества и энергии на вход, а выход представляет собой продукцию потомства. В настоящее время создана довольно обширная теория, посвященная тактике размножения и оптимальному добыванию пищи. В теории оптимального добывания пищи «целью» обычно считают максимизацию потребления энергии на единицу времени (более реалистичной мерой способности добывать пищу была бы продукция жизнеспособного потомства в течение жизни организма, но измерять приспособленность необычайно трудно). Точно так же у организмов, не заботящихся о потомстве, репродуктивное усилие оценивают иногда как отношение числа калорий, затраченных на формирование яиц и приплода, к общему числу калорий, которыми обладает самка в данный момент (к сожалению, в эмпирическом изучении тактики размножения до сих пор не используется отношение скорости по-



Рис. 7.13. Схематическое изображение организма как простой системы с входом и выходом. Теория оптимального добывания пищи занимается эффективностью использования ресурсов и явлениями «на входе», теория оптимальной тактики размножения — процессами «на выходе» (успех размножения). Ограничения, накладываемые на вход и выход, а также взаимодействия между ними определяются как системами накопления жировых запасов и системами их использования, так и бюджетами времени и энергии.

ступления к расходу калорий). До настоящего времени эмпирическое изучение разделения ресурсов и структуры ниши, например анализ перекрывания и эффективности использования ресурсов, касалось только явлений «на входе» системы, а возможность связать эти аспекты с «выходом» не принималась в расчет. Эмпирические исследования тактики размножения формировались в противоположном направлении; в этих исследованиях совершенно не учитывался характер добывания пищи. Изучение связи между потреблением пищи и размножением только начинается. Весьма многообещающих результатов следует ожидать от совместного рассмотрения оптимальной тактики добывания пищи и оптимальной тактики размножения; это позволит выявить закономерности преобразования веществ от момента их поступления на вход до момента их поступления на выход. Возможности поступления «на входе», безусловно, существенно ограничены тактикой оптимального размножения (событиями «на выходе»).

Изучение бюджета времени и энергии животного может служить удобной отправной точкой для выяснения того, какое влияние на размножение оказывает добывание пищи, и наоборот. Любое животное имеет в своем распоряжении конечный период времени для всех видов жизнедеятельности, включая питание и размножение. Этот общий бюджет времени, который может быть рассчитан на сутки или на период всей жизни животного, будет определяться как суточным ритмом активности, так и способностью животного «не терять времени даром» и заниматься одновременно несколькими делами (например, самцы ящериц, сидящие на ветках и наблюдающие за жертвами и хищниками, одновременно успевают следить за самками и конкурирующими самцами). При условии, что имеется некий полезный период времени для добывания пищи (а поступление вещества и энергии превышает неизбежные потери, связанные с пищевой активностью), всякое увеличение этого периода приведет к возрастанию снабжения животного веществом и энергией. Однако такому увеличению неизбежно будет сопутствовать одновременное *уменьшение* времени, необходимого для других видов активности, например для спаривания и размножения. Следовательно, выгоды от времени, затрачиваемого на питание, измеряются веществом и энергией, а его стоимость — единицами потерянного времени. И наоборот, увеличение периода активности, не связанного с питанием, дает прибыль во времени, но проигрыш в энергии. Поэтому прибыль энергии соответствует потерям времени, и выигрыш во времени требует уменьшения доступной энергии. (Кроме того, конечно, надо учитывать риск, связанный с добыванием пищи и размножением.)

Сказанное выше позволяет предположить, что оптимальное подразделение времени и энергии в конечном счете зависит от того, как расход одной валюты меняется с прибылью другой. Поскольку бюджеты времени и энергии измеряются в разных еди-

ницах, было бы удобно перевести их в общую валюту. Расход и выигрыш времени эмпирически можно было бы измерять в энергетических единицах путем расчета чистого прихода энергии на единицу времени питания. Если все потенциальное время добывания пищи равноценно, то прибыль будет линейно зависеть от расхода времени. В этих условиях потери энергии, связанные с непищевой активностью, будут прямо пропорциональны количеству времени, потраченному на эту активность. На оптимальное распределение времени и энергии между пищевой и непищевой активностями обычно сильно влияют различные циркадные и сезонные ритмы физических условий, причем это влияние одинаково сказывается как на хищниках, так и на их потенциальных жертвах. Ясно, что в периоды, благоприятные для добывания пищи, поступление энергии в единицу времени больше, чем в неблагоприятные. Риск попасть в суровые физические условия или быть съеденным хищником должен причисляться к оптимальному количеству времени, затраченному на разнообразную деятельность. Как эффективность добывания пищи, так и умение животного распределять время и энергию лучше всего было бы измерять его успехом в размножении в течение жизни. При таком подходе были бы учтены все виды «риска», обусловленные средой.

Два вида активности — питание и размножение — взаимодействуют при помощи еще одного важного способа. Многие организмы собирают и запасают вещество и энергию в периоды, неблагоприятные для успешного размножения, но используют накопленные ресурсы для размножения позднее, в более подходящее время. Системы накопления и использования жиров, очевидно, облегчают подобную интеграцию поступления и расходования вещества и энергии во времени. Этот временной компонент сильно усложняет практическое измерение репродуктивного усилия.

На бюджет времени и энергии может сильно влиять плотность жертвы. Две зимы подряд Джибб (Gibb, 1956) наблюдал за горными коньками (*Anthus spinoletta*), кормящимися на литорали у побережья Англии. Первая зима была сравнительно мягкой, и коньки кормились 6,5 ч, отдыхали 1,75 ч и проводили в драках, защищая свою территорию, 45 мин (светлое время суток немного превышало 9 ч). Вторая зима оказалась суровой, пищи было значительно меньше, и птицы кормились 8,25 ч, отдыхали 39 мин и защищали территорию всего лишь 7 мин! По-видимому, сочетание низкой плотности пищи и жестоких холодов (в холодную погоду гомойотермным животным требуется больше энергии) привело к тому, что более 90% времени бодрствования у птиц было потрачено на поиски корма, а на пустые затеи его не хватило. Судя по уменьшению времени на защиту территории при низкой плотности пищи, борьба за нее была ослаблена. Очевидно, на второй год наблюдений плотность пищи находилась возле нижнего предела, позволяющего выжить горным конькам. Если численность жертвы

слишком уменьшается, то вероятность ее нахождения может упасть до такой степени, что хищник погибнет. Джибб (Gibb, 1960) подсчитал, что синицам из некоторых районов Англии для поддержания равновесия энергетического бюджета зимой необходимо в среднем каждые 2,5 с светлого времени отыскивать насекомое.

Бюджет времени и энергии зависит от множества других экологических факторов: размеров тела, способа питания, подвижности, трофического уровня, размера жертвы, плотности ресурсов, гетерогенности среды, разрежения, конкуренции, хищничества и тактики размножения.

ТАКТИКА ДОБЫВАНИЯ ПИЩИ И ЭФФЕКТИВНОСТЬ ПИТАНИЯ

Добывание пищи, как мы уже видели, не происходит без затрат, но имеет свои выгоды. Последние состоят в том, что получаемые вещество и энергию животные могут использовать на рост, поддержание своего существования и размножение. Затраты на добывание пищи, быть может, не столь очевидны, но необходимо помнить, что животное, добывающее пищу, должно тратить энергию и подвержено нападением хищников. Кроме того, большая часть времени, затраченная на добывание пищи, потеряна для других видов активности, в том числе для размножения. Естественный отбор должен благоприятствовать такому поведению, которое приводит к максимизации разницы между выгодами и затратами (см. также с. 165—168).

Плотноядные животные добывают пищу двумя разными способами. Если хищник пользуется тактикой «выжидания», он сидит на одном месте в «засаде» до тех пор, пока движущаяся жертва не приблизится к нему сама, и тогда он набрасывается на нее. В тактике «активного сбора пищи» хищник отыскивает свою жертву (Pianka, 1966b; Schoener, 1969a; 1969b). При втором способе добывания пищи энергии обычно тратится больше, чем при первом. Успех тактики выжидания обычно зависит от следующих условий: плотность и подвижность жертвы должны быть достаточно высокими, а энергетические потребности хищника низкими. Тактика активного сбора пищи тоже зависит от упомянутых свойств жертвы и хищника, но в этом случае первостепенное значение приобретают характер пространственного распределения жертвы и поисковые способности хищника. Хотя эти две тактики представляют собой крайние варианты непрерывного ряда возможных стратегий (и поэтому такое разделение несколько искусственно), фактические методы добывания пищи у многих организмов тяготеют к разным полюсам. Следовательно, противопоставление тактики выжидания тактике активного поиска имеет большое практическое значение. Например, полозы и кобры активно отыскивают добычу, а удавы, питоны и гадюки подстерегают ее. Та-

кие дневные хищники, как ястреб Купера и ястреб-тетеревятник, часто нападают из засады, пользуясь стратегией выжидания, а большинство канюков и многие соколы разыскивают свою жертву. Пауки, прядущие паутину, и прикрепленные фильтраторы, в частности усонogie ракообразные, добывают пищу, пользуясь тактикой выжидания. Многие пауки затрачивают много времени и большое количество энергии на сооружение паутины вместо того, чтобы передвигаться в поисках жертв. Те из них, которые не плетут паутину, чаще сами разыскивают пищу.

Приведенные рассуждения приложимы и для сравнения травоядных с плотоядными. Поскольку плотность растительной пищи почти всегда значительно превосходит плотность животной, травоядные, как правило, тратят на поиски жертвы меньше энергии, чем плотоядные (если эффективный запас растительной пищи не снижен из-за несъедобности некоторых растений вследствие содержания в них вторичных химических соединений типа танинов или других средств защиты от поедания — см. с. 244—248). Тем не менее травоядные должны затрачивать существенную часть своей энергии на извлечение из пищи питательных веществ, поскольку в растениях содержится трудноперевариваемая клетчатка. (Большинство травоядных характеризуются высоким отношением объема кишечника к объему тела и наличием симбиотических

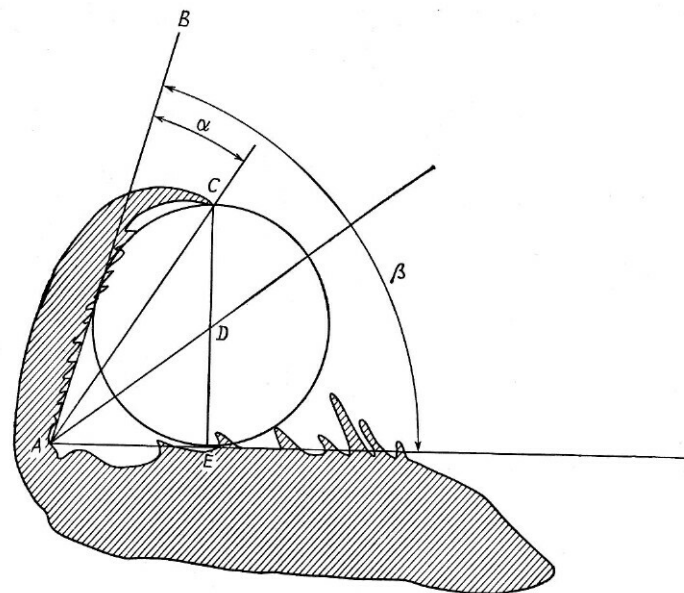


Рис. 7.14. Схема, показывающая, как Холдинг, используя геометрию и исходя из анатомии передней ноги богомола, рассчитал оптимальный размер жертвы. Оптимальный диаметр жертвы D равен $T \sin(\beta - \alpha)$, где T — расстояние AC . (Из Holling, 1964.)

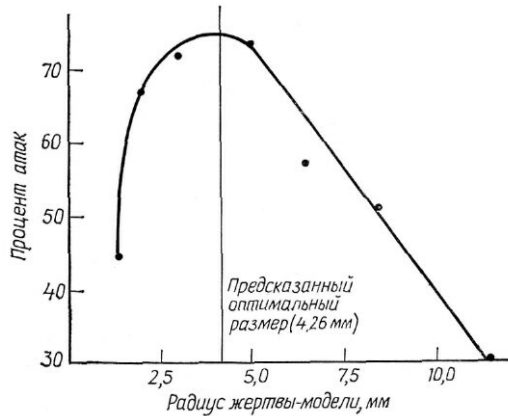


Рис. 7.15. Процент жертв, атакованных голодными богомолами, в зависимости от размеров жертвы. (Из Rolling, 1964.)

кишечных организмов, способных переваривать клетчатку; кроме того, травоядные большую часть своего времени пасутся или жуют — вспомните корову, жующую свою жвачку.) Животная пища, состоящая из белков, жиров и углеводов, переваривается легче. Плотоядные могут позволить себе затрачивать большие усилия на поиски жертвы, потому что эти усилия окупаются с лихвой. Как и следовало ожидать, эффективность превращения пищи в ткани животного (ассимиляция) намного ниже у травоядных, чем у плотоядных.

Многие плотоядные обладают высокоэффективными приспособлениями для схватывания добычи (гл. 6). Эффективность поимки нередко сильно зависит от размера пищевого объекта. С помощью простой геометрии (рис. 7.14) Холдинг (Holling, 1964) вычислил оптимальный диаметр пищевого объекта для богомолов данного размера. Затем пяти голодным богомолам он предлагал жертву разного размера и подсчитал процент нападений (рис. 7.15). Богомолы очень неохотно атаковывали те пищевые объекты, которые по размерам сильно отличались от установленного оптимума! Таким образом, эффективность хищничества, выработанная под действием естественного отбора, с одной стороны, была обусловлена наличием эффективных приспособлений для ловли добычи, а с другой — запрограммированным умением животных избегать жертвы субоптимального размера. Обычно крупные хищники питаются более крупной добычей, чем мелкие (см. рис. 6.13). Для крупного хищника наилучшей стратегией может оказаться такая, при которой он будет игнорировать мелкую жертву, а время, затрачиваемое на ее поимку и поедание, посвятит поискам крупных пищевых объектов (см. также с. 165–168). Точно так же и усилие, предпринимаемое хищником для поимки данного пищевого объекта, пропорционально возмещению затрат, ожидаемому от этого объекта (которое нередко возрастает с увеличением размера жертвы). Например, чтобы поймать очень мелкую жертву, ящери-

це достаточно, сидя на ветке, выждать время, а чтобы добыть крупную — необходимо преодолеть большое расстояние.

Поскольку численность мелкой жертвы, как правило, выше численности крупной и вероятность столкновения с первой выше, мелкие пищевые объекты преобладают в рационе большинства животных. Животные небольшого размера, потребляющие мелкие пищевые объекты, сталкиваются с жертвой оптимального размера гораздо чаще, чем крупные животные, которые питаются крупными объектами. В результате диапазон размеров пищи шире у крупных животных. Поскольку у крупных животных пищевая ниша шире, с увеличением размеров хищников резко возрастают различия в их размерах (MacArthur, 1972).

ОПТИМАЛЬНОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПЯТНИСТОЙ СРЕДЫ

Среда, которая несомненно является дискретной, т. е. гетерогенная среда, представленная набором достаточно разнообразных ресурсов, называется «пятнистой» средой. Среда, представленная одинаковыми ресурсами или смесью ресурсов, называется гомогенной или однородной средой. Нередко разные организмы, живущие в гетерогенной среде, специализируются на использовании разных пятен средовой мозаики. Однако по мере уменьшения различий между пятнами преимущество получает неспециализированность. Таким образом, из всех способов использования организмом своей среды мы снова можем выделить два крайних варианта. Если организм в период своей суточной активности использует ресурсы в тех соотношениях, в каких они фактически представлены (т. е. не отдает предпочтения какому-либо одному пятну или ресурсу среды), то говорят, что он использует свою среду *тонкодисперсным* способом. Если организмы в разных пятнах проводят совершенно разное количество времени, то говорят, что они используют среду *грубодисперсным* способом. Животное, у которого частота столкновений со своей жертвой пропорциональна частоте встречаемости жертвы, благодаря выборочному потреблению пищевых объектов определенного типа может использовать тонкодисперсную среду грубодисперсным способом. Тонкодисперсное использование среды возникает в тех случаях, когда размер пятен средовой мозаики невелик по сравнению с собственными размерами организма. Поэтому при прочих равных условиях крупные животные оказываются в более тонкодисперсном мире, чем мелкие. Например, на лугу могут обитать мыши рода *Microtus*, а в соседнем лесу — мыши рода *Peromyscus*; в то же время оба местообитания используются оленями — луг ночью для пастбы, а лес днем для отдыха и сна. В общем мелкие животные, например насекомые, используют свою среду более грубодисперсным способом, чем крупные, такие, как позвоночные. Отдельные особи растений и животных, ведущих неподвижный образ жизни, исполь-

зуют пространство грубодисперсным способом только из-за своей неспособности передвигаться. Однако благодаря широкому расселению особей по всей мозаике среды популяция неподвижных организмов может приблизиться к тонкодисперсному использованию пространства. Утверждения, касающиеся степени дисперсности среды или дисперсности использования ресурсов, обычно бывают относительными. Если говорят, что данное животное «живет в грубодисперсной среде», это означает, что оно сравнивается с каким-то другим животным.

Теперь рассмотрим, каким образом насекомоядные птицы могут собирать пищу в смешанном лесу, состоящем из нескольких видов деревьев и населенном разнообразными насекомыми (MacArthur, MacArthur, 1961). Предположим, что ни одна из птиц не способна кормиться во всем лесу, т. е. примем, что существует некоторый уровень грубодисперсного использования. Птица может собирать пищу только на одном виде деревьев и перелетать с одного дерева на другое. Следовательно, ей потребуется много времени и энергии на перелеты, причем будут попадаться и неподходящие деревья. С другой стороны, птицы могут потреблять насекомых только одной категории (например, определенного спектра размеров), которых они ловят, где бы те ни находились — на любом из разных видов деревьев. В поисках нужного насекомого птица, безусловно, будет встречать и жертву других разных типов (или размеров).

Первая стратегия может привести к тому, что разные виды птиц будут специализироваться на разных видах деревьев, вторая — к тому, что каждый вид птиц будет иметь свой собственный диапазон типов пищи. Третьим путем использования такой пятнистой среды может быть сочетание обеих упомянутых стратегий — различия в специализации могут касаться того, на *каком месте* дерева птица собирает пищу и *как* она это делает. Например, данный вид может выбрать определенный ярус леса, кормиться в нем самыми разными видами жертвы и отыскивать их на разных деревьях. В этом случае разные виды птиц будут различаться по тому, где и как они собирают пищу, причем каждый из них будет иметь в лесу свой «естественный маршрут питания». Для птиц подобная стратегия обычно оказывается более эффективным способом использования пятнистой среды, нежели специализация по месту кормления или по типу жертвы; и в самом деле у птиц развились уникальные, специфические способы добывания пищи не только по тому, где они это делают, но и по тому, как они это делают. Корольки и синицы держатся в кронах, другие виды, например древесные славки (см. также рис. 6.9), — в других частях деревьев. Многие дятлы, обследуя трещины на стволах деревьев, поднимаются вверх по спирали до определенной высоты, а затем слетают к основанию ствола находящегося вблизи дерева, после чего снова поднимаются вверх. Специализация по пище определенного

типа имеет смысл только в случаях крайне высокой ее *концентрации*. Многие попугаи специализируются на питании плодами и нектаром. Когда они находят свою пищу, то собираются к ней в огромных количествах. Такие исключительно богатые источники энергии стоят того, чтобы их разыскивали; если один из них найден — дивиденды возрастают.

Теперь рассмотрим модель использования пятнистой среды, основанную на оптимизации бюджета времени животного, которая одинаково приложима и к бюджету энергии (MacArthur, Pianka, 1966). Предположим, что кормящееся животное находит ресурсы среды, скажем жертву разных видов, в тех соотношениях, в которых она фактически представлена, т. е. что среда является тонкодисперсной (ниже это предположение будет опущено). Животное имеет возможность выбирать определенные типы жертвы из всей их совокупности и может *использовать* тонкодисперсную среду грубодисперсным способом. Для удобства примем также, что животное либо поедает, либо не поедает жертву любого данного типа, т. е. время, требуемое на поедание каждой жертвы с момента встречи с ней, используется или не используется полностью. Какое число типов жертвы обеспечит животному максимальное возмещение в единицу времени (или на единицу затрат)? Общее время добывания пищи на 1 съеденный объект можно разбить на две части: 1) время, затрачиваемое на поиски (время поиска); 2) время, затрачиваемое на преследование, ловлю и поедание (время преследования). В тонкодисперсной среде животное одновременно отыскивает все типы пищи, а жертвы преследуются, ловятся и поедаются каждая в отдельности. Все типы жертвы располагаются в ряду, который начинается с типов, приносящих наибольшую прибыль в единицу времени (и (или) на единицу энергии), и заканчивается типами, дающими наименьший выход, т. е. начинается с жертвы, требующей на свою поимку наименьших затрат на одну ассимилированную калорию, и кончается жертвой, требующей наибольших затрат. Конечно, в диете животного имеется и самый ценный пищевой объект. По мере расширения диеты в нее включаются все менее ценные типы пищи; число жертв, с которыми сталкивается животное, возрастает, и время (и (или) энергия), затрачиваемое на поиски одного объекта, *уменьшается*. Однако из-за того, что диета пополняется за счет новых жертв, которых труднее поймать или проглотить, время преследования (и (или) энергия преследования) одного объекта должно *возрасти*. До тех пор пока время или энергия, сэкономленные благодаря сокращению поисков, превышают увеличение времени или энергии, затрачиваемых из-за возрастания трат на преследование, диета будет расширяться за счет новых, менее ценных типов пищи. В какой-то точке потери, сопровождающие дальнейшее увеличение, уравновесят или превзойдут прибыль. Тогда и установится оптимальная диета.

Хотя рассмотренная модель и не дает общих выводов о характере диеты животного, тем не менее можно сделать некоторые *сравнительные* прогнозы, поддающиеся проверке. Например, в среде, где плотность пищи высокая, время поиска, приходящееся на один съедаемый объект, должно быть меньше, чем в среде с низкой плотностью пищи. Время преследования, которое зависит от относительных способностей хищника и жертвы, а также от разнообразия типов жертвы и механизмов избегания хищника, не должно сильно зависеть от изменения плотности пищевых объектов *per se*. Поэтому в высокопродуктивной среде возникает специализация. Также и животные, которые на поиски жертвы тратят меньше усилий, должны быть более специализированными, чем животные с высоким отношением времени поиска к времени преследования. Когда пищи мало, кормящееся животное вряд ли пропустит потенциальную жертву; если же в какое-то время или в каком-то месте пищи становится много, то организмы начинают выбирать наилучшие пищевые объекты и их диета сокращается. Таким образом, при низкой вероятности обнаружения жертвы (высоком среднем времени поиска одного объекта) развивается всеядность, а при высокой вероятности столкновения с жертвой (коротком среднем времени поиска одного объекта) — специализация.

До сих пор в модели речь шла о гомогенной или тонкодисперсной среде. Теперь давайте рассмотрим пятнистую среду, в которой отдельные участки содержат разные наборы жертвы. Типы участков будут ранжированы в порядке уменьшения *ожидаания прибыли*, и первым будет участок, на котором от одной жертвы можно получить наибольшее число калорий на единицу затрат, а последним — участок с наименьшим выходом. Составными частями бюджета времени (и (или) энергии) животного теперь будут: 1) «время охоты» на одну пойманную жертву — время, которое животное проводит *внутри* пригодного участка (время охоты равно «времени добывания пищи», упомянутому выше, т. е. оно равно сумме времени поиска и времени преследования); 2) «время перемещения» за одним пойманным объектом — время, которое животное затрачивает на передвижение *между* пригодными участками. Время перемещения между участками уменьшается по мере того, как животное увеличивает число типов участков на своем маршруте. С удлинением маршрута, которое приведет к возрастанию разнообразия участков, должно увеличиться время охоты внутри их. Следовательно, оптимальное использование пятнистой среды зависит от отношения скорости уменьшения времени перемещения (в поисках одной жертвы) к скорости увеличения времени охоты (на одну жертву), что связано с возрастанием числа используемых участков разных типов. Предположим, что на всех участках внезапно возросла плотность пищи. Тогда и время перемещения, и время охоты на одну жертву уменьшаются. Поскольку с увеличением плотности пищи уменьшится только время поиска, у жи-

вотных, которые тратят больше энергии на поиск (искателей), время охоты сократится сильнее, чем у животных, которые больше энергии расходуют на преследование (преследователей). Следовательно, в условиях высокой плотности пищи разнообразие используемых участков у преследователей снизится больше, чем у искателей.

Теперь рассмотрим влияние размеров участка на оптимальное число типов используемых участков. Представим себе две среды, которые различаются только по размерам своих участков и совершенно одинаковы по соотношениям или качеству участков разного типа. Время охоты на один объект на одинаковых по качеству, но различных по размерам участках будет одним и тем же в среде обоих типов. Однако с увеличением размера участка время перемещения за одним объектом *сократится*, потому что расстояние между участками изменится линейно в зависимости от линейной протяженности участка, тогда как облавливаемые площадь или объем внутри участка связаны с ним квадратичной или кубической зависимостью — смотря по тому, каким числом измерений представлено используемое животным пространство. Поскольку укрупнение участков сокращает время перемещения на единицу времени охоты, крупные участки в большей мере, чем мелкие, могут быть использованы специализированными организмами. В предельном случае, когда участок крайне мал по сравнению с размером организма, выбор участка становится невозможным, и тогда наблюдается тонкодисперсное использование среды. Если же участок настолько велик, что среда представлена им одним, животное может (или должно) проводить на нем все свое время. Поэтому мелкие и (или) малоподвижные животные, по-видимому, используют меньшее число различных участков, чем крупные или подвижные.

Присутствие конкурентов должно, очевидно, приводить к снижению плотности жертвы некоторых типов на отдельных участках. Любая жертва, заслуживающая внимания в отсутствие конкуренции, заслуживает его и в присутствии конкуренции, однако это не так в отношении характера использования участков. Решение брать или не брать пищу на данном участке зависит от ожидания прибыли в нем. Если пища на участках данного типа становится скудной (из-за присутствия конкурентов или действия других факторов), то посещение этих участков на маршруте приводит к увеличенному среднему времени охоты на одну жертву и снижает эффективность. Следовательно, присутствие конкурентов вынуждает оптимального хищника сократить разнообразие типов участков, которые он эксплуатирует (см. также с. 342—344).

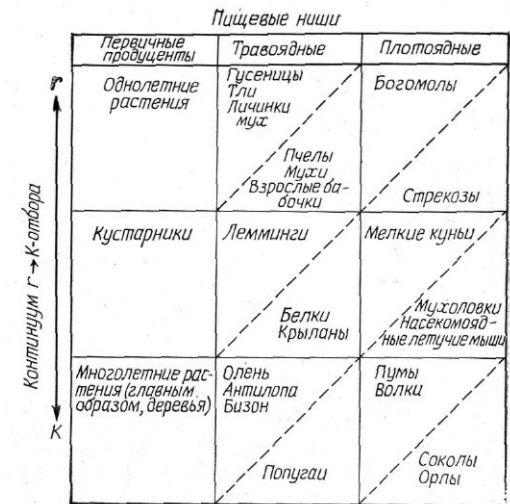
ЭВОЛЮЦИЯ НИШ

Изменения ниш в эволюционном масштабе довольно трудно документировать, хотя факт существования этих изменений не вызывает сомнений. С появлением новых видов, например в результате дивергенции, появляются и новые ниши. Жизнь на Земле почти наверняка зародилась в водной среде, и первые организмы имели очень простое строение и небольшие размеры. На протяжении геологического времени, которым измеряется эволюционная история жизни, организмы становились все сложнее, их разнообразие росло, а Земля все больше населялась самыми разными растениями и животными. Некоторые таксономические группы организмов, например динозавры, исчезли, а их место заняли другие группы. Коренные изменения в плане строения организмов периодически открывали новые адаптивные зоны и приводили к всплескам эволюции новых разнообразных видов, т. е. влекли за собой *адаптивную радиацию*. Главной силой, которая приводила к разделению ниш и возникновению разнообразия, была межвидовая конкуренция. Первые наземные организмы оказались в экологическом вакууме, где отсутствовала конкуренция; освободившись от конкуренции с водными организмами, они быстро заняли многочисленные ниши суши. Эволюция теплокровности и эволюция освоения воздушного пространства также повлекли за собой адаптивную радиацию. Эволюция полета повторилась независимо по крайней мере четыре раза: у насекомых, пресмыкающихся, птиц и млекопитающих. Нередко эволюционные взаимодействия двух или нескольких таксонов носили двусторонний характер. Например, появление цветковых растений (покрытосеменных) и их адаптивная радиация в мезозойскую эру, вероятно, привели к возникновению большого разнообразия насекомых, а видовая специфичность насекомых-опылителей в свою очередь обусловила высокое разнообразие растений. Уиттэкер (Whittaker, 1969) высказал предположение, что для органического мира характерна тенденция к усилению разнообразия.

Периодические таблицы ниш

Стремление ученых-химиков упорядочить и классифицировать природные явления привело к появлению хорошо известной периодической таблицы элементов, которая дала возможность предсказывать новые элементы и их химические свойства, а также позволила понять строение электронных оболочек. Некоторые экологи думают о возможности создания подобной таблицы для ниш. Конечно, у ниш нет простых и дискретных характеристик, аналогичных числу электронов в наружной оболочке химического элемента. Нишам свойственно большое число измерений и непрерывность. Некоторые характеристики ниш, приведенные ранее, можно

использовать для построения очень примитивной периодической таблицы ниш (рис. 7.16). У организмов разного размера, в большей или меньшей мере зависящих от *r*- или *K*-отбора, трофические ниши повторяются. Пищевая ниша тли сходна с нишей лемминга, а пищевая ниша богомола — с нишей горностая. Вместе с тем тля сходна с богомолем, а лемминг с горностаем по размерам тела и по положению на $r \rightarrow K$ -континууме (гл. 5). Если вместо приведенных на рис. 7.16 измерений ниши использовать дневное и ночное время активности, то тогда можно построить другие, но похожие периодические таблицы. Периодическая таблица ниш водных организмов будет отличаться от таблицы наземных потому, что среди водных организмов очень мало первичных продуцентов, подверженных *K*-отбору. Возможно, когда-нибудь молодая ныне наука экология достигнет такой стадии зрелости, что мы сможем построить таблицу, аналогичную периодической таблице элементов (правда, она будет гораздо сложнее). С помощью такой таблицы можно будет классифицировать ниши, делать предсказания и в конце концов постичь природу такого трудноуловимого понятия, как экологическая ниша.



РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Colwell, Fuentes 1975; Hutchinson, 1957a, 1965; Levins, 1968, Гл. 3; MacArthur, 1968, 1972; McNaughton, Wolf, 1970; Odum, 1959, 1971; Pianka, 1976a; Van Valen, 1965; Whittaker, Levin, Root, 1973; Whittaker, Levin, 1975.

Allee, Emerson, Park, Park, Schmidt, 1949; Clarke, 1954; Dice, 1952; Elton, 1927; Gaffney, 1975; Grinnell, 1917, 1924, 1928; Hutchinson, 1957a; Odum, 1959; Parker,

Turner, 1961; Ross, 1957, 1958; Savage, 1958; Udvardy, 1959; Vandermeer, 1972b; Weatherley, 1963.

Ниша как гиперобъем

Green, 1971; Hutchinson, 1957a, 1965; Maguire, 1967, 1973; Miller, 1967; Shugart, Patten, 1972; Vandermeer, 1972b; Warburg, 1965.

Перекрытие ниш и конкуренция

Abrams, 1975, 1976; Case, Gilpin, 1974; Colwell, Futuyama, 1971; Hespenshide, 1971; Horn, 1966; Huey et al., 1974; Hutchinson, 1957a; Inger, Colwell, 1977; Klopfer, MacArthur, 1960, 1961; MacArthur, 1957, 1960a; MacArthur, Levins, 1964, 1967; May, 1974, 1975; May, MacArthur, 1972; Miller, 1964; Orians, Horn, 1969; Pianka, 1969, 1972, 1973, 1974, 1976a; Pielou, 1972; Roughgarden, 1972, 1973, 1974; Sale, 1974; Schoener, 1968a, 1970, 1974c; Schoener, Gorman, 1968; Selander, 1966; Smouse, 1971; Terborgh, Diamond, 1970; Vandermeer, 1972b; Willson, 1973b.

Динамика ниш и мерность ниш

Cody, 1968; Colwell, Fuentes, 1975; Colwell, Futuyama, 1971; Crowell, 1962; Gadgil, Solbrig, 1972; Inger, Colwell, 1977; Levins, 1968; MacArthur, 1964, 1972; May, 1975b; MacArthur, Diamond, Karr, 1972; MacArthur, Pianka, 1966; MacArthur, Wilson, 1967; McMahan, 1976; Pianka, 1973, 1974, 1975, 1976a; Pianka et al., 1977.

Структура гильдий

Cody, 1974; MacMahon, 1976; Pianka, Huey, Lawlor, 1977; Root, 1967; Ulfstrand, 1977.

Специализированность и неспециализированность

King, 1971; MacArthur, Connell, 1966; MacArthur, Levins, 1964, 1967; Roughgarden, 1972, 1974a, 1974b, 1974c; Van Valen, 1965; Willson, 1969.

Бюджеты времени, вещества и энергии

Emlen, 1966; Gadgil, Bossert, 1970; Gibb, 1960; Grodzinski, Corecki, 1967; Hickman, 1975; Pianka, 1976b; Smith C., 1968; Willson, 1972a; Zeuthen, 1953.

Тактика добывания пищи и эффективность питания

Charnov, 1976a, 1976b; Cody, 1968; Emlen, 1966, 1968a; Holling, 1964; MacArthur, 1972; MacArthur, Pianka, 1966; Morse, 1971; Orians, Pearson, 1977; Pianka, 1966b; Pulliam, 1974; Rapport, 1971; Royama, 1970; Schoener, 1969a, 1969b, 1971; Tullock, 1970; Werner, Hall, 1974.

Оптимальное использование пятнистой среды

Emlen, 1966, 1968a; Hutchinson, MacArthur, 1959; King, 1971; Levins, 1968; MacArthur, 1972; MacArthur, Levins, 1964; MacArthur, MacArthur, 1961; MacArthur, Pianka, 1966; Schoener, 1969a, 1969b, 1971.

Эволюция ниш

Hutchinson, 1965; Lawlor, Maynard Smith, 1976; MacArthur, 1968, 1972; MacArthur, Levins, 1964, 1967; Roughgarden, 1975, 1976; Whittaker, 1969, 1972.

За исключением краткого рассмотрения биомов в гл. 3, до сих пор мы касались только экологии особей и популяций. В этой главе речь пойдет об экологии сообществ. Подобно тому как популяции обладают свойствами, выходящими за пределы свойств отдельных составляющих их особей, так и сообщества имеют структуру и свойства, которых нет у популяций. Например, в число показателей, характеризующих сообщество, входят: трофическая структура, скорость фиксации энергии и поток энергии, эффективность, устойчивость, разнообразие, распределение относительной значимости видов, структура гильдий, стадии сукцессии и т. д. Кроме того, эти особенности сообществ оказывают глубокое влияние на живущие в них организмы. Структура сообщества связана с совокупностью разнообразных отношений и способов взаимодействия его членов, а также со свойствами, вытекающими из этих взаимодействий. Необычная сложность большинства экосистем затрудняет их изучение, но вместе с тем и бросает вызов ученым. Понятие сообщества как такового абстрактно. Сообщества редко имеют четкие границы и почти всегда незаметно переходят одно в другое. Однако если считать экосистему «открытой», а не «закрытой» и принимать, что через нее проходит непрерывный поток вещества, энергии и организмов, эту трудность можно частично преодолеть и тем самым сделать понятие сообщества более полезным. Итак, сообщества изменяются во времени и пространстве, а картина, нарисованная в настоящей главе, представляет собой мгновенный снимок сравнительно ограниченной части большого сообщества.

ПИЩЕВЫЕ СЕТИ И ТРОФИЧЕСКИЕ УРОВНИ

Любое сообщество можно представить в виде *пищевой сети*, которая попросту является схемой всех трофических связей между видами, входящими в его состав. Пищевая сеть обычно состоит из нескольких *пищевых цепей*, каждая из которых является отдельным ее каналом. Направление потока вещества и энергии между видами может быть изображено стрелками, как на рис. 8.1. В полной схеме пищевой сети должны присутствовать величины скоростей потока энергии между различными популяциями, входящими в состав сообщества.

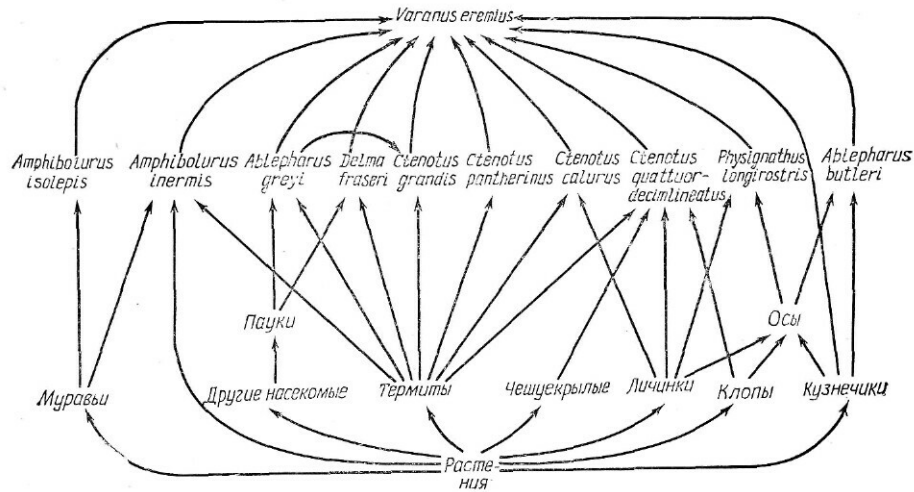


Рис. 8.1. Часть пищевой сети австралийской песчаной пустыни. Хищник высшего порядка, варан *Varanus eremius*, питается кузнечиками и десятью видами ящериц, в диетах которых преобладают различные членистоногие и растения. Для более подробной схемы типы пищи следует разбить на виды и для каждого звена указать фактическую скорость потока энергии.

Первый трофический уровень представлен первичными продуцентами, или *автотрофами*; к ним относятся зеленые растения, которые способны использовать солнечный свет для образования химических соединений, богатых энергией. Первичные продуценты — это весьма важная часть сообщества, потому что практически все остальные организмы, входящие в его состав, прямо или косвенно зависят от снабжения энергией, запасенной растениями. Помимо первичных продуцентов в состав сообщества входят *гетеротрофы*, которые представлены *консументами* и *деструкторами*. Второй трофический уровень образуют травоядные животные, называемые *первичными консументами*. Плотоядных, которые питаются травоядными, называют *вторичными консументами* или *первичными хищниками*; они находятся на третьем трофическом уровне. Хищники, питающиеся первичными хищниками, в свою очередь образуют четвертый трофический уровень и называются *третичными консументами* или *вторичными хищниками*. Точно так же животные, потребляющие вторичных хищников, называются *четвертичными консументами* или *третичными хищниками*, и т. д. Поскольку многие животные всеядны и питаются как растениями, так и животными, т. е. одновременно получают энергию с нескольких разных трофических уровней, их невозможно отнести к определенному уровню. Обычно считают, что такие организмы представляют сразу несколько трофических уровней, а их участие в каждом уровне пропорционально составу их диеты. В исследо-

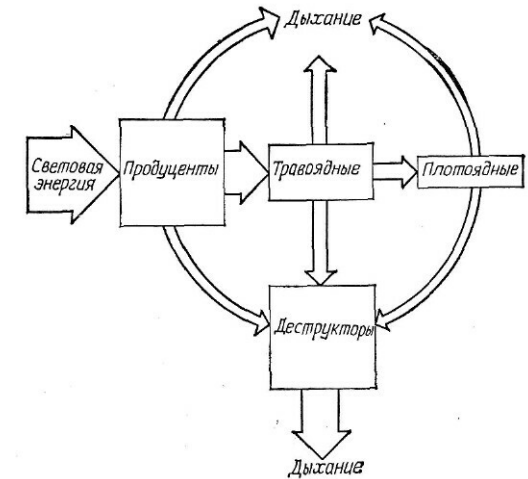


Рис. 8.2. Блоковая модель трофических уровней гипотетического сообщества. Стрелки указывают направление потока энергии. Их ширина пропорциональна скорости переноса энергии между отдельными частями этой системы.

ваниях структуры сообществ понятие трофического уровня оказалось чрезвычайно полезной абстракцией. Оно облегчает изучение потока вещества и энергии через сообщество и подчеркивает различия между взаимодействиями, которые протекают внутри трофических уровней и между ними.

Другой способ удобного схематического изображения главных составных частей экосистемы показан на рис. 8.2. Здесь каждый трофический уровень рассматривается как «блок», а стрелки по-прежнему обозначают направление потока вещества и энергии. Многие вещества, включая те, которые содержат кальций, углерод, азот и фосфор, перемещаются от одного блока к другому по мере того, как организмы, находящиеся на более высоких трофических уровнях, поедают других, находящихся на низших уровнях, и в конечном счете возвращаются в абиотический «фонд питательных веществ», где они снова могут быть использованы первичными продуцентами. Подобные перемещения вещества в экосистемах называются *круговоротом* (рис. 8.3). Важным компонентом любой экосистемы являются деструкторы, или *редуценты*, функция которых — возврат элементов в фонд питательных веществ. Если вещества непрерывно циркулируют по разным блокам экосистемы и всегда могут снова войти в круговорот, то энергия может быть использована только один раз. Поэтому существование всех экосистем зависит от постоянного притока энергии (см. также с. 300—302).

МАТРИЦА СООБЩЕСТВА

Таблица чисел, образующих строки и столбцы, называется матрицей. Основываясь на уравнениях конкуренции Лотки—Вольтерра, Левине (Levins, 1968) сформулировал понятие альфа-

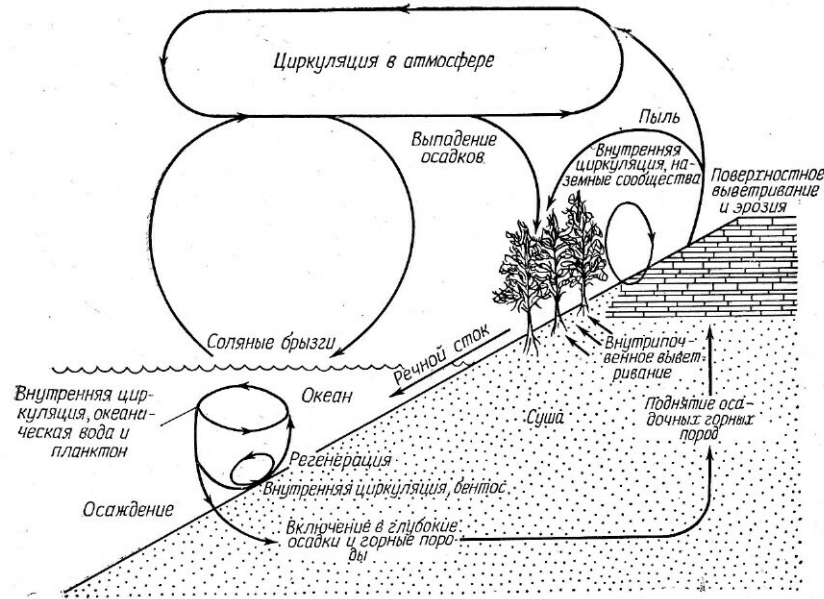
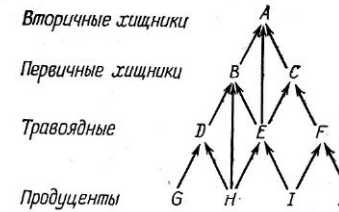


Рис. 8.3. Биогеохимический круговорот: схематически изображены основные пути перемещения кальция. Сходным образом внутри экосистем и между ними циркулируют многие другие вещества. (Из Whittaker, 1970. Communities and Ecosystems. Перепечатано с разрешения Macmillan Publishing Co. Inc. Авторское право Robert H. Whittaker, 1970.)

матрицы, или (в более широком смысле) матрицы сообщества. Для совокупности n видов матрицей сообщества будет матрица $n \times n$, которая содержит элементы, характеризующие взаимодействие видов любой пары. На рис. 8.4 приведена матрица сообщества, которая отражает трофические связи десяти гипотетических видов, объединенных в одну пищевую сеть, как показано на схеме. Величины α_{ij} и α_{ji} для пар конкурирующих видов имеют положительный знак, т. е. они показывают, что каждая популяция подавляет рост другой. Значения величин α отражают интенсивность конкурентного подавления, которое не обязательно одинаково у обоих членов пары и не обязательно имеет противоположную направленность. Связь хищник—жертва обозначена величинами α_{ij} и α_{ji} с разными знаками; для хищника связь благоприятна, а для жертвы неблагоприятна. На степень благоприятствования или вреда по-прежнему указывают значения α . Таким образом, если α_{ij} имеет знак минус, а α_{ji} — знак плюс, это значит, что вид i питается видом j . Мутуалистические связи представлены парами отрицательных значений α . Следовательно, характер расположения знаков в матрице точно определяет трофическую структуру сообщества.



Виды, оказывающие влияние

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J
A	1	-	-	0	-	0	0	0	0	0
B	+	1	+	-	-	0	0	-	0	0
C	+	+	1	0	-	-	0	0	0	0
D	0	+	0	1	+	+	α_{DG}	-	0	0
E	+	+	+	+	1	+	-	-	-	0
F	0	0	+	+	+	1	0	0	-	-
G	0	0	0	α_{GD}	+	0	1	+	+	+
H	0	+	0	+	+	0	+	1	+	+
I	0	0	0	0	+	+	+	+	1	+
J	0	0	0	0	0	+	+	+	+	1

Виды, подверженные влиянию

Рис. 8.4. Матрица гипотетического сообщества, состоящего из 10 видов. Приведены только знаки α и учтены только *прямые* взаимодействия внутри трофических уровней и между ними. Предполагается, что все члены данного уровня конкурируют. Для простоты взаимодействия высокого порядка не рассматриваются, например влияние защитных приспособлений растения на плотоядное животное, опосредованное травоядными, или аналогичное косвенное влияние хищника на растения. (Можно построить и такую матрицу, которая показывает итоговое влияние каждого вида на остальные виды сообщества.) Два элемента матрицы выделены — значение для вида D (хищника) и соответствующее значение для вида G (жертвы). Обратите внимание, что α_{DG} имеет знак минус, а α_{GD} — знак плюс. Матрицу сообщества можно составить и на основе величин чувствительности плотности видовой популяции к изменениям плотности других популяций, используя частные производные. В последнем случае знаки заменяются на противоположные.

Большое число эффективных измерений ниш в конкурентных сообществах означает уменьшение числа недиагональных элементов, равных нулю, и усиление диффузной конкуренции (возрастает «связность» сообщества). Кроме того, матрица сообщества содержит информацию о структуре гильдий, так как те группы видов, в которых взаимодействие сильно, характеризуются высокими величинами α , и наоборот (см. также с. 274—275).

Польза идеи матрицы сообщества состоит в том, что она позволяет легче представить себе и выразить количественно взаимодействия между членами любого сообщества. Понятие матрицы сообщества практически не зависит от уравнений конкуренции Лотки — Вольтерра, поскольку его можно одинаково хорошо сформулировать, исходя из чувствительности плотности популяции каждого вида к изменениям плотности другого вида (принятие этого условия требует изменить все знаки матрицы на противоположные; см. также с. 220—221). Впрочем, один вид может влиять на другой одновременно и в положительном направлении и в отрицательном, а в матрице соответствующий коэффициент отражает общий итог. По традиции так сложилось, что значения a в матрице сообщества обозначают только *прямое* влияние видов пары друг на друга; однако также просто можно построить совершенно аналогичную матрицу *итоговых* влияний во всех парах. Такие матрицы помогут выяснить многие неизвестные аспекты структуры сообщества. Например, два конкурирующих вида фактически могут быть связаны мутуалистическими отношениями, если каждый из них достаточно сильно понижает плотность конкурентов своего партнера. Фактически a не являются ни константами, ни независимыми переменными, но меняются во времени и пространстве, а также в зависимости от состава сообщества. Тем не менее представление о постоянно изменяющейся матрице сообщества — это чрезвычайно полезная абстракция, которая поможет нам понять, что в действительности происходит в сложном реальном сообществе.

ПРИНЦИПЫ ТЕРМОДИНАМИКИ

Важным аспектом экологии сообществ являются энергетические взаимоотношения между видами. Но прежде чем перейти к изучению энергетики сообществ, нам необходимо рассмотреть некоторые основы термодинамики.

Всем организмам для существования и воспроизведения требуется энергия, а единственный источник практически всей энергии на Земле — Солнце. Можно считать, что Земля «питается» лучистой энергией Солнца. Но 99% падающего солнечного излучения (а, возможно, даже и больше) не используется организмами и теряется в виде тепла и теплоты испарения. Только около 1% улавливается растениями при фотосинтезе и запасается в виде химической энергии. Кроме того, количество поступающей солнечной энергии сильно различается в разных точках земной поверхности и зависит от времени (см. гл. 2 и 3).

Физика и химия дали нам два фундаментальных закона термодинамики, которым подчиняются *все* формы вещества и энергии, включая живые организмы. Первый закон, закон сохранения вещества и энергии, утверждает, что вещество и энергия не исче-

зают и не создаются вновь. Они могут преобразовываться, а энергия может переходить из одной формы в другую, но общая сумма эквивалентных количеств вещества и энергии должна оставаться постоянной. Свет переходит в тепло, кинетическую энергию и (или) потенциальную энергию. В любой момент времени энергия преобразуется из одного вида в другой; часть ее выделяется в виде тепла, которое представляет собой наиболее беспорядочную форму ее существования. Единственный путь преобразования энергии со 100%-ной эффективностью — это переход ее в тепло, или горение. Сжигание навесок высушенных организмов в «калориметрических бомбах» — широко распространенный метод определения количества энергии, запасенной в тканях (Paine, 1971). Энергию можно измерять в разнообразных единицах, например эргах или джоулях, но в экологии общим знаменателем является тепловая энергия, которая выражается в калориях.

Второй закон термодинамики утверждает, что все виды энергии, будь то световая, потенциальная, химическая, кинетическая или любая другая энергия, спонтанно стремятся перейти в менее организованную и более беспорядочную форму. Этот закон иногда называют законом «возрастания энтропии». Предположим, я поджариваю сковороду, чтобы приготовить яичницу. После завтрака сковорода остается на плите. Поначалу тепловая энергия сконцентрирована у сковороды. По сравнению с остальной частью комнаты эту энергию нельзя назвать беспорядочной. На следующее утро сковорода остынет до температуры воздуха, а тепловая энергия рассеется по всей комнате, и ее нельзя уже больше использовать для приготовления еды. Система, состоящая из сковороды, комнаты и тепла, пришла в равновесие, стала менее упорядоченной и характеризуется возросшей энтропией. Если в ней нет постоянно действующего внешнего источника энергии, например газовой или электрической плиты, который поддерживал бы неустойчивое состояние, рассеяние энергии приведет к равновесию, характеризующемуся полным беспорядком. То же самое справедливо в отношении всех видов энергии. Теоретически из этого закона следует, что в отдаленном будущем наша Солнечная система, а может быть, и вся Вселенная превратятся в совершенно беспорядочный набор молекул и в тепло.

Жизнь иногда называют «отрицательной энтропией» потому, что организмы способны поддерживать сложную структуру, несмотря на влияние своего окружения. Но так же как и любые другие системы, состоящие из вещества и энергии, они подчиняются второму закону и вынуждены постоянно работать, создавая и поддерживая упорядоченные ансамбли вещества и энергии. Этот процесс требует энергии, и организмы получают ее от гаснущего Солнца (которое тоже подчиняется второму закону термодинамики и стремится к неупорядоченному состоянию), чтобы противостоять второму закону в своих собственных тканях, создавая порядок из

беспорядка. Где бы мы ни находили живые растения или животных, мы всегда найдем здесь же источник энергии. Ни один организм не может долго просуществовать без непрерывного притока энергии. Опять-таки «отрицательная энтропия» имеется только *внутри* организмов, а совокупность энергетических взаимоотношений в Солнечной системе подчиняется второму закону термодинамики, т. е. вся система непрерывно теряет упорядоченность.

ПИРАМИДЫ ЭНЕРГИИ, ЧИСЛЕННОСТЕЙ И БИОМАССЫ

Чем выше трофический уровень, тем меньше скорость потока энергии через него. Объясняется это несколькими причинами. Поскольку эффективность переноса энергии никогда не бывает равной 100%, не вся энергия, содержащаяся в любом данном пищевом объекте, доступна хищнику. Часть ее теряется во время превращения тканей жертвы в ткани хищника, а часть вообще не ассимилируется и проходит через кишечный тракт хищника в неизменном виде, а затем разлагается редуцентами. Эффективность переноса вещества и энергии от жертвы к хищнику нередко бывает ослаблена выработанной жертвой тактикой избегания хищника, например химической защитой растений. Помимо этого, каждая организменная единица (и трофический уровень) тратит часть поступающей энергии на собственные нужды, еще более уменьшая количество энергии, доступной для более высоких трофических уровней. Наконец, при равновесии вся энергия, усвоенная первичными продуцентами, должна быть истрачена и рассеяна в пространстве в виде тепла, т. е. количество энергии, поступившей в систему, должно быть уравновешено количеством, покинувшим систему.

Падение скорости потока энергии при переходе с одного трофического уровня на другой определяет многие свойства сообщества, в том числе общее количество этих уровней и соотношение хищников и жертв. После приведения данных к общим единицам площади и времени экологи подсчитали, что на любой данный трофический уровень поступает примерно 10–20% энергии предыдущего уровня. Следовательно, из 1000 кал, получаемых первичными продуцентами, вторичным хищникам, отделенным тремя трофическими уровнями, достанется лишь небольшая часть. Последствием такого быстрого уменьшения количества энергии является тот факт, что численность животных высоких трофических уровней обычно гораздо меньше, чем животных низких уровней. Кроме того уменьшение количества энергии ставит верхний предел возможному числу трофических уровней, которое обычно равно 5–6.

Удобным способом выражения энергетической структуры сообщества является *пирамида энергии*, которая строится на основе данных по скоростям потока энергии между разными трофическими

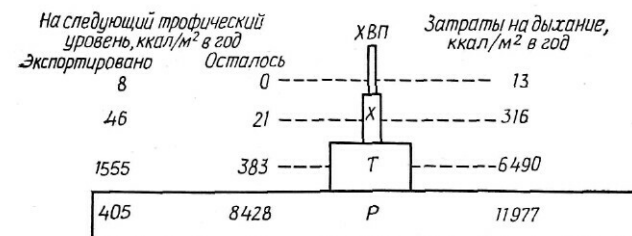


Рис. 8.5. Пирамида энергии для Силвер-Спрингс, Флорида. *P* — растения, *T* — травоядные, *X* — хищники, *XВП* — хищники высшего порядка. (Из Phillipson, 1966 по Odum.)

ми уровнями (рис. 8.5). Из законов термодинамики и упомянутых выше соображений следует, что пирамида энергии никогда не может быть перевернутой, т. е. с увеличением номера трофического уровня поток энергии через уровень всегда должен уменьшаться.

Пирамида численностей и *пирамида биомассы* дают нам еще два типа экологических «пирамид». Они строятся на основе мгновенных измерений, а не скоростей и не содержат размерности времени (единицы пирамиды энергии — это ккал/м² в год, единицы пирамиды численностей — это число особей/м², а единицы пирамиды биомассы — это г/м³). Пирамида численности отражает плотность особей на каждом трофическом уровне, пирамида биомассы — биомассу (обычно измеренную в граммах сухого веса) на 1 м² или на 1 м³. Пирамиды численности и биомассы характеризуют только *урожай на корню* на данном трофическом уровне (количество в определенный момент), но не скорость оборота. Из-за отсутствия размерности времени эти пирамиды могут быть перевернутыми, т. е. низкие трофические уровни могут иметь меньшую плотность и (или) биомассу, чем высокие. Например, на одном дереве может жить множество насекомых (перевернутая пирамида численности); точно так же высокая скорость оборота дает возможность жертвам, имеющим низкую биомассу, снабжать пищей хищников, имеющих высокую биомассу, но низкую скорость оборота. Подобная перевернутая пирамида биомассы свойственна многим водным экосистемам, в которых первичные продуценты

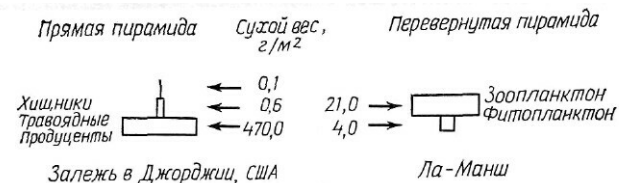


Рис. 8.6. Прямая и перевернутая пирамиды биомассы. (Из Phillipson, 1966 по Odum.)

(фитопланктонные водоросли) невелики по размерам и быстро делятся, а потребляющие их зоопланктеры крупнее и живут дольше (рис. 8.6).

ПОТОК ЭНЕРГИИ И ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ЭНЕРГЕТИКА

Содержание энергии на данном трофическом уровне в любой момент времени (т. е. урожай на корню, выраженный в единицах энергии) обычно обозначают заглавной буквой лямбда Λ с символом соответствующего трофического уровня: Λ_1 — первичные продуценты, Λ_2 — травоядные, Λ_3 — первичные хищники и так далее. Скорость потока энергии между трофическими уровнями обозначают строчными буквами λ_{ij} , где i — уровень, на который энергия поступает, а j — уровень, с которого она передается. Нулевые индексы характеризуют внешнюю по отношению к системе среду, а 1, 2, 3 и т. д. — номера трофических уровней.

С помощью этой символики экосистему можно представить в виде блоковой модели, как это изображено на рис. 8.7. В условиях равновесия количества энергии, содержащееся в каждом блоке (на каждом трофическом уровне), должно быть постоянным, что в свою очередь требует, чтобы скорость притока энергии в каждый блок была в точности равна скорости выхода энергии из блока. В условиях равновесия ($d\Lambda_i/dt=0$ для всех i) поток энергии в системе, изображенной на рисунке, можно описать с помощью нескольких простых уравнений (слева от знаков равенства — скорость притока, а справа — скорость оттока):

$$\begin{aligned}\lambda_{10} &= \lambda_{01} + \lambda_{02} + \lambda_{03} + \lambda_{04}, \\ \lambda_{10} &= \lambda_{21} + \lambda_{01} + \lambda_{41}, \\ \lambda_{21} &= \lambda_{32} + \lambda_{02} + \lambda_{42}, \\ \lambda_{32} &= \lambda_{03} + \lambda_{43}, \\ \lambda_{41} + \lambda_{42} + \lambda_{43} &= \lambda_{04}.\end{aligned}$$

Скорость усвоения энергии растениями (λ_{10}) по подсчетам составляет только 1% всей солнечной энергии, достигающей поверхности Земли. Эта скорость потребления солнечной энергии первичными продуцентами (λ_{10}) называется валовой продуктивностью. Обычно ее выражают в $\text{кал}/\text{м}^2$ в год, что представляет собой валовую годовую продукцию (ВГП). Поскольку растения расходуют некоторое количество энергии в процессе дыхания (λ_{01}), только часть годовой валовой продукции доступна животным и деструкторам. Эта часть (λ_{21}) плюс энергия, потребляемая деструкторами (λ_{41}), называется чистой продуктивностью или (выраженная на единицу поверхности в год) чистой годовой продукцией (ЧГП). Чистая продукция может быть значительно меньше валовой; в некоторых дождевых тропических лесах растения тратят на дыхание 75–80% валовой продукции. В листопадных лесах умеренной

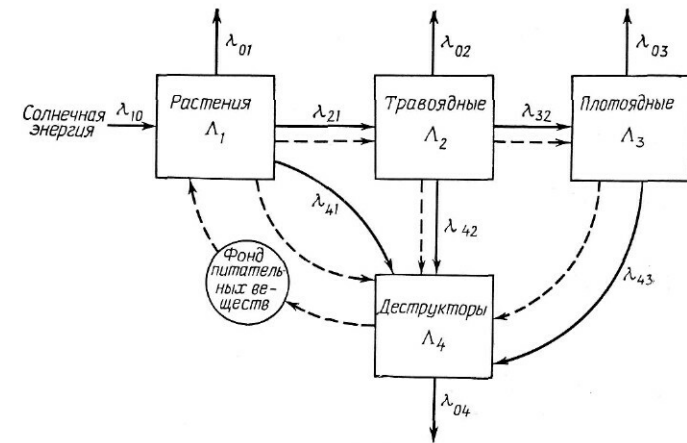


Рис. 8.7. Блоковая модель экосистемы. Поток энергии показан сплошными стрелками, а поток вещества — прерывистыми (см. текст).

зоны на дыхание приходится 50–75% валовой первичной продукции, а во многих других сообществах — 25–50%. Уиттэкер (Whittaker, личное сообщение) подсчитал, что животные-консументы фактически потребляют примерно 7% растительной пищи суши, а остальная часть чистой первичной продукции потребляется деструкторами. Эффективность переноса энергии с одного трофического уровня на другой, более высокий, скажем с уровня i на уровень j , можно считать равной $\lambda_{ij}/\lambda_{ih}$, где $j=i+1$, а $h=i-1$. Следовательно, отношение $\lambda_{21}/\lambda_{10}$ есть мера эффективности передачи усвоенной первичными продуцентами солнечной энергии на уровень травоядных и, косвенно, на более высокие уровни консументов. Обычно оценки эффективности переноса энергии с предыдущего трофического уровня на последующий составляют от 5 до 30%, а приемлемые средние величины лежат в пределах 10–15% (Slobodkin, 1960, 1962).

Для некоторых природных сообществ были построены схемы потока энергии (рис. 8.8 и 8.9). По этим рисункам видно, что в энергетике экологических систем хищники играют сравнительно небольшую роль, деструкторы же имеют большое значение, особенно в наземных экосистемах, где большая часть первичной продукции не потребляется травоядными, а падает на землю в виде отмерших листьев и других частей растений. И действительно, в некоторых сообществах деструкторы могут перерабатывать до 90% чистой годовой продукции. При изучении сообществ экологов в настоящее время интересует главным образом поток энергии и эффективность ее переноса в природных экосистемах, поскольку в области экологической энергетике остается еще много неясного.

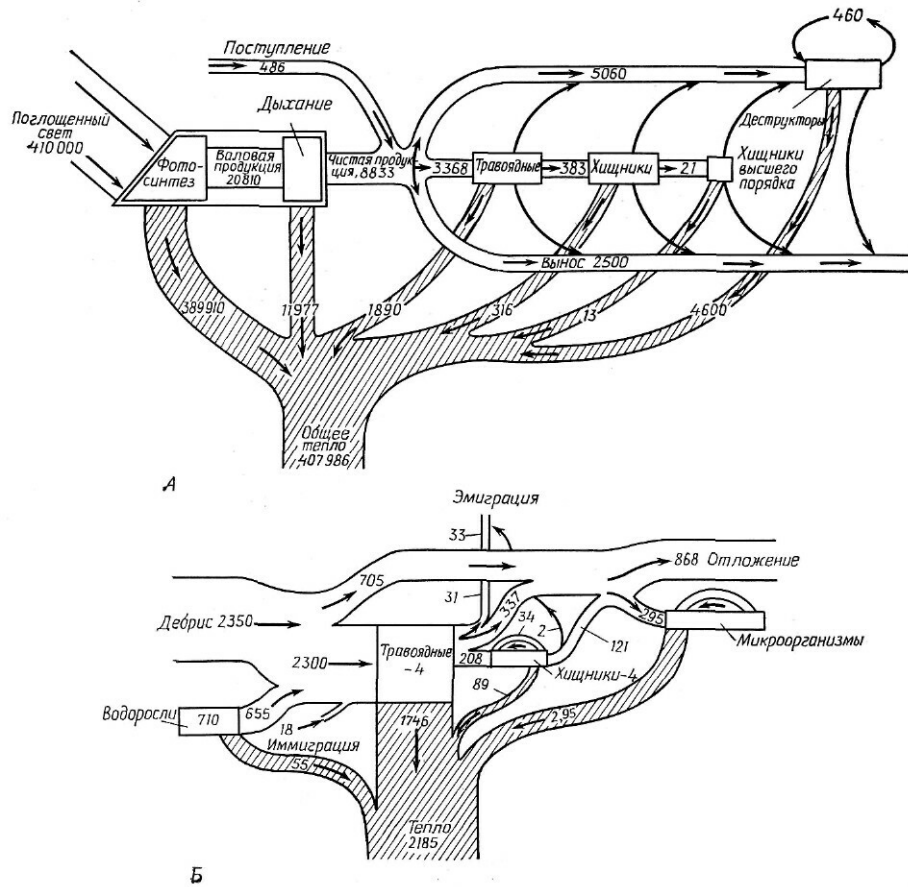


Рис. 8.8. Две схемы потока энергии в реальных сообществах: А — Силвер-Спрингс, Флорида; Б — Рут-Спрингс, Массачусетс. Размерность чисел — ккал/м² в год; числа в прямоугольниках (Б) характеризуют урожай на корню. (Из Phillipson, 1966 по Teal, Odum.)

Такие исследования, несомненно, имеют большое практическое значение при решении вопросов, связанных с использованием человеком экологических систем.

СИСТЕМНАЯ ЭКОЛОГИЯ

Экологические сообщества с их бесчисленными и порой едва уловимыми взаимодействиями между отдельными видами ресурсов, между особями и популяциями, входящими в состав этих сообществ, чрезвычайно сложны по своей природе. Даже такой всем известный процесс, как взаимодействие хищника и жертвы, может потребовать для своего изучения сложного анализа, состоящего из нескольких этапов, на которых будут рассматриваться:

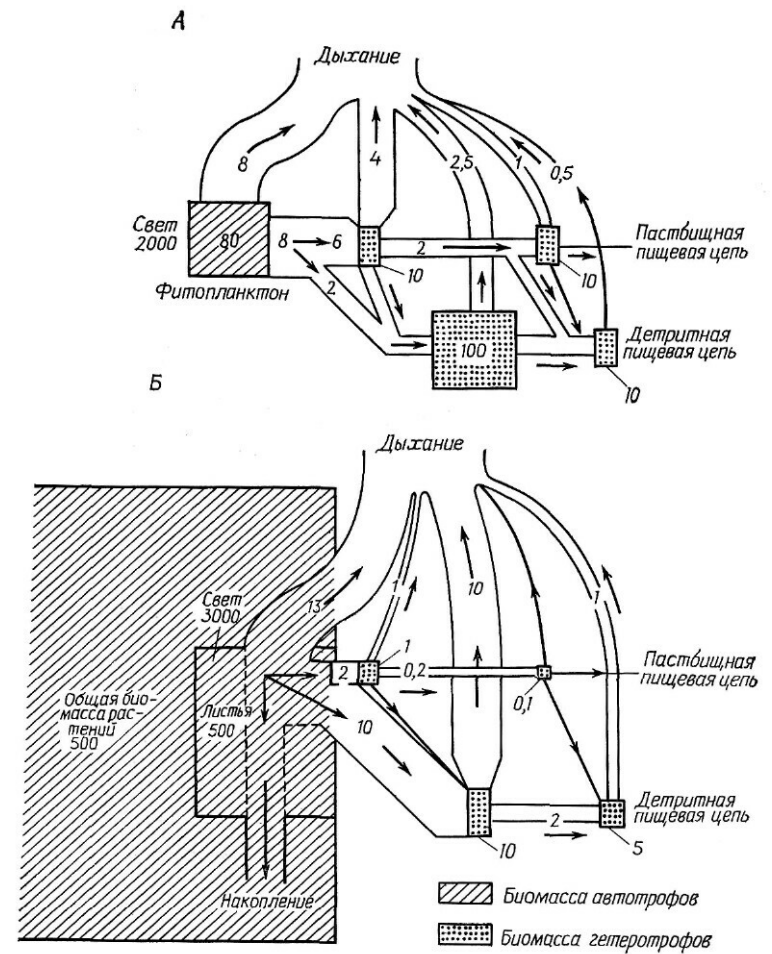


Рис. 8.9. Схема потока энергии в двух экосистемах с сильно различающимся урожаем на корню. А. Морской залив. Б. Лес. Биомасса, урожай на корню выражены в ккал/м², поток энергии — в ккал/м² в день.

степень голодания, поиск, преследование и ловля, функциональная и численная реакции, тактика избегания хищника, пространственное и временное распределение жертвы, научение хищника, интерференция у хищников и т. д. (Holling, 1965, 1966). Для преодоления этих сложностей недавно была создана новая быстро развивающаяся ветвь экологии, которую называют «системной экологией». Экологи, работающие в этой области, с помощью вычислительных машин создают модели сложных экологических систем основанные на допущении разнообразных взаимодействий между

компонентами и субкомпонентами этих систем. Используя фактический материал по влиянию каждого компонента каждого уровня на остальные компоненты (на практике подобные данные получить крайне трудно), экологи стараются создать по возможности наиболее реалистичные модели экологических систем, чтобы можно было предсказывать их реакцию на те или иные нарушения. Поскольку системный подход по сути дела является описательным и дедуктивным, сфера его приложений ограничена, так как обычно нельзя точно предсказать поведение системы за пределами тех состояний, которые имеются в исходных данных по взаимодействию между блоками.

НАСЫЩЕНИЕ ОСОБЯМИ И ВИДАМИ

Для того чтобы в любой замкнутой экосистеме, находящейся в состоянии равновесия, сохранился баланс в бюджете энергии, вся энергия чистой продукции должна быть использована консументами и деструкторами (рис. 8.7 и уравнения на с. 304). Можно считать, что подобная идеальная система насыщена особями, поскольку они используют всю доступную энергию и ее не остается для других организмов. Однако хищники, снижая численность своей жертвы, не дают ей достичь *максимально допустимой плотности* и тем самым предотвращают истинное насыщение на низших трофических уровнях. Если это действительно так, то к «полному» насыщению приближаются только популяции хищников, находящиеся на вершине пищевой цепи. Кроме того, у растений имеются приспособления, защищающие их от выедания, поэтому большая часть чистой первичной продукции, минуя животных-консументов, сразу поступает на разложение к деструкторам.

Сообщества или их части могут быть не насыщены и по другим причинам. Реальные экологические системы почти никогда не бывают совершенно закрытыми; напротив, как правило, они обмениваются веществом и энергией с другими системами. Открытое сообщество или его компонент могут быть подвержены регулярному или нерегулярному разрежению, приводящему к утрате организмов. В качестве гипотетического примера такой ситуации рассмотрим озеро, соединенное с рекой. В водоемах обоих типов имеются сообщества фито- и зоопланктона, но из реки в озеро поступает вода, лишенная организмов озерного сообщества, а с водой, идущей из озера в реку, часть озерных организмов утрачивается. Из-за постоянных потерь такая система не может стать по-настоящему насыщенной. Кроме того, поскольку физическая среда постоянно изменяется (гл. 2 и 3), а организмы реагируют на изменения с запозданием, популяции и сообщества редко достигают состояния равновесия, хотя организмы, подверженные К-отбору, иногда все-таки его достигают.

В какой степени меняется уровень насыщения особями внутри сообществ и между ними? И как эффективность переноса энергии зависит от уровня насыщения особями? Известно (гл. 6), что скорость оборота жертвы наиболее высока при промежуточных плотностях ее популяции; кроме того, промежуточные плотности жертвы позволяют хищнику достичь большей численности, чем ее максимальная плотность. Совершенно ясно, что ответы на эти вопросы имеют огромное практическое значение.

Могут ли сообщества быть насыщены *видами*? Иными словами, существует ли верхний предел числа *разных* видов в экосистеме? Если он существует и достигнут, то интродукция в сообщество нового вида либо не увенчается успехом, либо приведет к исчезновению другого вида, место которого он займет. И наоборот, если успешное вселение нового вида не будет сопровождаться исчезновением других, ранее присутствовавших видов, то это означает, что сообщество не насыщено.

Довольно скудные данные позволяют предположить, что части сообщества действительно могут быть насыщены видами, по крайней мере в пределах местообитаний. Мак-Артур и его коллеги показали, что видовое разнообразие птиц сильно коррелирует с разнообразием лиственных ярусов (рис. 8.10), причем связь одинакова для трех разных континентов — Северной Америки, Южной

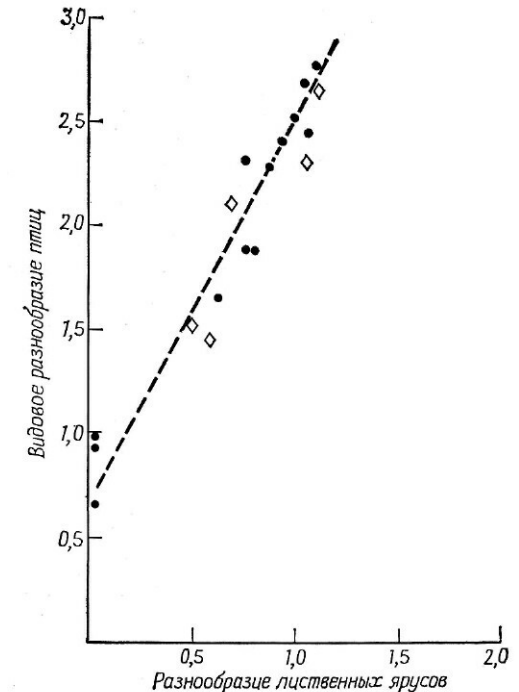


Рис. 8.10. Корреляция между разнообразием лиственных ярусов и видовым разнообразием птиц. Североамериканские местообитания отмечены черными кружками, австралийские — ромбами. Эти данные, по-видимому, служат наилучшим доказательством того, что сообщества иногда могут быть насыщены видами.

Америки и Австралии. Местообитания с одинаковым количеством листвы (которое оценивали по площади листовой поверхности) в трех ярусах (0—50 см, 50 см — 7,5 м и свыше 7,5 м над землей) были богаче видами птиц, чем местообитания с неодинаковым количеством листвы в трех ярусах. Видовое разнообразие птиц было наименьшим в тех местообитаниях, которые были представлены только одним из упомянутых ярусов растительности, как, например, луг. Интересно, что знание видового разнообразия растений не позволяет предсказывать видовое разнообразие птиц (MacArthur, MacArthur, 1961), т. е., по-видимому, птицы различают структуру, а не тип растительности. Несмотря на то что в Австралии разделение птицами нишевого пространства происходило совсем иначе, нежели в Северной Америке, видовое разнообразие птиц в местообитаниях с одинаковой структурой было почти одинаковым на обоих континентах (Recher, 1969). Приведенные данные показывают, что видовое разнообразие птиц зависит от гетерогенности пространства, кроме того, сходство результатов, полученных для разных материков, свидетельствует о насыщении этих орнитофаун видами. Однако у растений, насекомых и пустынных ящериц такой отчетливой конвергенции плотности видов выявить не удалось; по-видимому, эти группы не всегда насыщены видами (Whittaker, 1969, 1970, 1972; Pianka, 1973).

Как мы видели, число видов, обитающих вместе в данной точке пространства, может характеризоваться четко выраженным верхним пределом. Однако очевидных ограничений количества видов, живущих в данной области, не существует, потому что горизонтальное замещение видов допускает сосуществование гораздо большего их числа, нежели использование общей точки пространства внутри этой области. Мак-Артур (MacArthur, 1965) высказал предположение, что горизонтальный компонент разнообразия (между местообитаниями) в масштабе эволюционного времени непрерывно увеличивается, а разнообразие в точке остается практически постоянным. Возможно также существование верхнего предела горизонтального оборота видов.

ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ

Почему в одних сообществах видов больше, чем в других? Некоторые сложные сообщества, например дождевые тропические леса, состоят из многих тысяч видов разнообразных растений и животных, а другие, такие, как сообщества тундры, представлены всего лишь несколькими сотнями видов. Число видов может сильно меняться даже в пределах одной местности. Например, на лугу обычно живет гораздо меньше видов птиц, чем в соседнем с лугом лесу. Разные лесные сообщества, расположенные в одном и том же районе, обычно характеризуются низкой численностью и бед-

ным видовым составом растений и животных. Число видов обычно называют «видовым богатством» или чаще «плотностью видов».

Сообщества с одинаковой плотностью видов нередко различаются в другом отношении: в одних сообществах представлено несколько очень многочисленных видов и большое число редких видов, а в других массовые виды отсутствуют, но многие из имеющих характеризуются умеренным обилием. Обилие — это только один из способов оценки относительной значимости разных видов, входящих в состав сообщества. Другими часто используемыми Показателями являются биомасса популяций и проходящий через различные видовые популяции поток энергии. Относительная значимость видов меняется как в пределах одного и того же сообщества, так и между различными сообществами. Для того чтобы правильно оценивать эти различия и понять, почему они возникают, было затрачено много усилий. Значимость разных видов в сообществе (или его части) можно удобно выразить с помощью «кривых значимости видов» (рис. 8.11). Было предложено несколько гипотетических распределений относительной значимости, каждому из которых соответствует кривая определенной формы (см. рис. 8.11 и Whittaker, 1970).

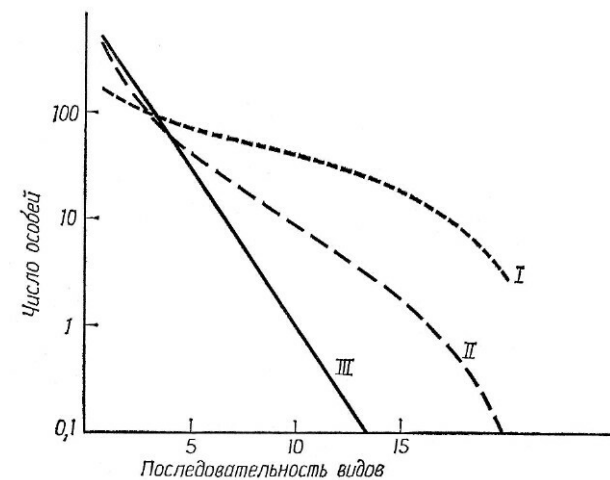


Рис. 8.11. Кривые значимости видов. Виды ранжированы в порядке убывания значимости. Кривые иллюстрируют три гипотетических случая: I — границы ниш случайны (MacArthur, 1957, 1960a); II — ниши характеризуются большим числом измерений, что порождает логнормальное распределение значимости видов (Preston, 1948, 1960, 1962a, 1962b; Whittaker, 1970, 1972); III — преобладание отдельных ниш приводит к геометрическим сериям (Motomura, 1932; Whittaker, 1970, 1972). Результаты изучения различных реальных сообществ достаточно хорошо согласуются с этими гипотетическими распределениями. При одинаковом числе видов разнообразие будет наибольшим в I и наименьшим в III. (По Whittaker, 1972.)

Понятия плотности видов и их относительной значимости представляют единое понятие *видового разнообразия*, которое возрастает с увеличением плотности видов и уравниванием значимости членов сообщества. Видовое разнообразие велико, если трудно предсказать принадлежность случайно выбранной особи к определенному виду, и невелико, если такое предсказание можно сделать точно. Например, если на кукурузном поле совершенно случайно выбрать какой-либо организм, то им скорее всего окажется растение кукурузы, однако вряд ли кто-нибудь возьмется сразу утверждать, к какому виду относится случайно выбранный организм дождевого тропического леса. В настоящее время мы не только пытаемся определить, почему разные сообщества состоят из разного числа видов с разной относительной значимостью, но и стремимся понять, как подобные различия в видовом богатстве и значимости влияют на другие свойства сообщества, например на его трофическую структуру и устойчивость.

Различия в видовом разнообразии сообществ могут быть обусловлены разными причинами. Во-первых, сообщества с высоким разнообразием могут характеризоваться широким диапазоном имеющихся ресурсов (т. е. большим пространством нишевого гиперобъема), во-вторых, ниши видов, входящих в их состав, в среднем могут иметь небольшую ширину (т. е. каждый вид может использовать лишь небольшую часть общего гиперобъема ниши). В первом случае мы говорим, что ниш «много», а во втором — что они «невелики». В-третьих, два сообщества с одинаковыми нишевым пространством и средней шириной ниши все же могут различаться по видовому разнообразию, если они различаются по уровню среднего *перекрывания ниш*, так как высокое перекрывание означает возможность существования большого числа видов, использующих любой данный ресурс (в этом случае «невелики ниши конкурентного исключения»). В-четвертых, видовое разнообразие сообществ, которые не содержат всех потенциальных видов (т. е. сообществ, «не насыщенных видами»), может меняться в той мере, в какой все доступные ресурсы используются максимально возможным числом *разных* видов (т. е. разнообразие зависит от уровня насыщения видами или от числа «пустых ниш»). Ресурсы используются неполностью крайне редко (если они вообще когда-либо недоиспользуются) даже в тех сообществах, которые представлены неполным списком видов, потому что присутствующие виды обычно расширяют сферу своей деятельности и используют все имеющиеся ресурсы, хотя эффективность их эксплуатации может быть меньше, чем у других, более приспособленных видов. (Следовательно, большинство сообществ, вероятно, эффективно насыщены особями даже тогда, когда они не насыщены видами.)

Поскольку глубокое понимание видового разнообразия сообщества неизбежно требует анализа нишевой структуры и характера разделения популяций, исследования видового разнообразия

обычно тесно связаны с изучением ниш. На практике часто бывает трудно изучать видовое разнообразие всего сообщества, и поэтому внимание уделяют только какой-либо его части («ансамблю»), например деревьям, муравьям, ящерицам или птицам. Используя три главные размерности ниш (гл. 7), общее видовое разнообразие данной области можно подразделять на пространственный, временной и трофический компоненты. Виды замещают друг друга и разделяются в каждом из этих трех измерений, вследствие чего и возникает разнообразие.

Я исследовал видовое разнообразие и взаимоотношения ниш у пустынных ящериц Северной Америки (пустыни Сонора и Мохаве), Южной Африки (пустыня Калахари) и западной Австралии (Большая пустыня Виктория) (Pianka, 1973, 1975). Ниши ящериц в этих пустынях различаются по трем основным размерностям (месту, времени и пище). Кроме того, разнообразие фактически используемых ящерицами ресурсов в данном измерении ниши, а также степень перекрывания ниш в этом измерении сильно различаются в системах разных пустынь. У североамериканских ящериц разделение произошло главным образом по пище, в пустыне Калахари разделение ниш по пище невелико, но значительны различия в использовании места и времени. В «сообществах» австралийских ящериц, которые имеют самое высокое разнообразие, в разделение ниш важную роль играют все три измерения и перекрывание заметно ослаблено. Различия видового разнообразия ящериц в разных пустынях *не* сопровождаются ярко выраженными различиями в ширине ниши, скорее они обусловлены прежде всего различиями в разнообразии ресурсов, используемых ящерицами. Кроме того, с увеличением разнообразия перекрывание ниш не возрастает, а уменьшается и достигает минимума в сообществах австралийских ящериц, имеющих наибольшее разнообразие (Pianka, 1973, 1974, 1975).

Пространственная составляющая разнообразия обусловлена дифференциальным использованием пространства различными популяциями. Для удобства эту составляющую можно разделить на горизонтальный и вертикальный компоненты. Если рассматривать местообитания в крупном географическом масштабе, то можно заметить, как виды замещают друг друга по горизонтали (это межбиотопный компонент общего разнообразия). *Внутри* местообитаний такое же замещение происходит как по горизонтали, так и по вертикали. Например, птицы делят между собой некое данное местообитание, занимая разные ярусы — низкие кустарники, стволы деревьев, нижние части крон и верхнюю зону полога. Млекопитающие и ящерицы, живущие на земле, делят микроместообитание по горизонтали — одни виды используют открытые пространства между кустами, а другие держатся вблизи специфических типов растительности, например трав, кустарников и деревьев. Таким образом, разные популяции, занимая различные микро-

местообитания, могут сосуществовать, обуславливая тем самым внутрибиотопное разнообразие. Внутрибиотопный компонент разнообразия легче всего отделять от межбиотопного в сравнительно однородных сообществах (гетерогенные сообщества, например краевые и экоклина, содержат оба компонента; см. рис. 3.17). Но даже однородное сообщество обладает внутренней структурой, так как оно представлено мозаикой повторяющихся участков, расположенных по горизонтали и по вертикали. Поскольку сообщества и местообитания переходят одно в другое, подчас бывает трудно отделить межбиотопное разнообразие от внутрибиотопного. Где «кончается» одно местообитание и «начинается» другое? Дюна постепенно уступает место песчаной равнине, а литораль сменяется сублиторалью. Проблему определения местообитания можно разрешить с помощью понятия «разнообразие в точке», т. е. видового разнообразия на каком-то небольшом участке пространства. Этот показатель с трудом поддается измерению (чтобы увидеть все виды, побывавшие в данной точке, может потребоваться очень много времени). Однако разнообразие в точке всегда будет меньше любого разнообразия местности, так как каждый вид сообщества приспособлен к своему микроместообитанию.

Если видовые популяции используют разные ресурсы, то временное разделение в масштабе суток и сезона допускает сосуществование в сообществе большего числа видов и, следовательно, может привести к повышению разнообразия. Помимо ярко выраженных различий между дневными и ночными животными известно много примеров тонкого разделения времени активности популяций.

Еще один путь увеличения разнообразия сообщества — это различия в питании. В данном случае также кроме явного разделения животных на трофические уровни (т. е. травоядных, всеядных и плотоядных) могут наблюдаться менее заметные, но не менее важные различия в характере питания видов, принадлежащих к одному трофическому уровню. Например, разные виды хищников, живущие в одной местности, могут добывать жертву разного типа или разного размера. При этом, чем крупнее хищники, тем крупнее потребляемые ими пищевые объекты (это обобщение справедливо для многих видов рыб, ящериц, хищных млекопитающих и ястребов). Кроме того, у потенциальных конкурентов диета часто может сильно различаться (см. табл. 6.4). Наконец, разнообразие защитных химических веществ растений, несомненно, способствует возникновению многочисленных потенциальных пищевых ниш для растительноядных животных, в особенности насекомых (Whittaker, 1969; Whittaker, Feeny, 1971), что в свою очередь приводит к увеличению разнообразия на более высоких трофических уровнях.

Интересно рассмотреть, как меняется видовое разнообразие в глобальном масштабе. Разнообразие живых организмов обычно велико у экватора и постепенно убывает с возрастанием широты

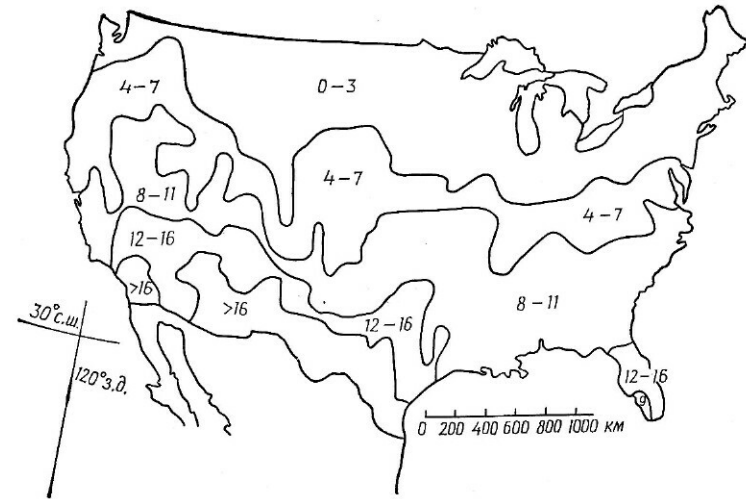


Рис. 8.12. Число видов ящериц, обнаруженных на одном квадратном градусе широты и долготы в континентальной части США. (С любезного разрешения J. J. Schall.)

как на север, так и на юг (рис. 8.12 и 8.13). Подобные «широтные градиенты» разнообразия присущи многим группам растений и животных, что, по-видимому, имеет общее объяснение. Одной из причин более высокого видового разнообразия в низких широтах по сравнению с умеренной зоной может быть богатство тропиков местообитаниями. В тропиках на большой высоте часто встречаются такие же местообитания, как в умеренной зоне, но видов в них больше. Вместе с тем в умеренной зоне по-настоящему тропические местообитания встречаются редко. Однако факт зависимости числа видов от числа местообитаний неудивителен и не представляет особого теоретического интереса. Изменчивость разнообразия в пределах местообитаний одного типа заслуживает большего внимания, так как она отражает разделение доступного пищевого пространства.

Многочисленные исследования, направленные на объяснение причин закономерного локального и широтного изменения разнообразия, породили многочисленные гипотезы и теории (табл. 8.1), каждая из которых, по-видимому, справедлива в своем случае (Pianka, 1966a). Различные механизмы, определяющие разнообразие, безусловно, не являются независимыми и некоторые из них в том или ином конкретном случае могут действовать согласованно или последовательно. Каждая гипотеза или теория вкратце сформулирована ниже; кроме того, рассмотрены некоторые пути их возможного взаимодействия.

Эти механизмы можно разделить на первичные, вторичные и

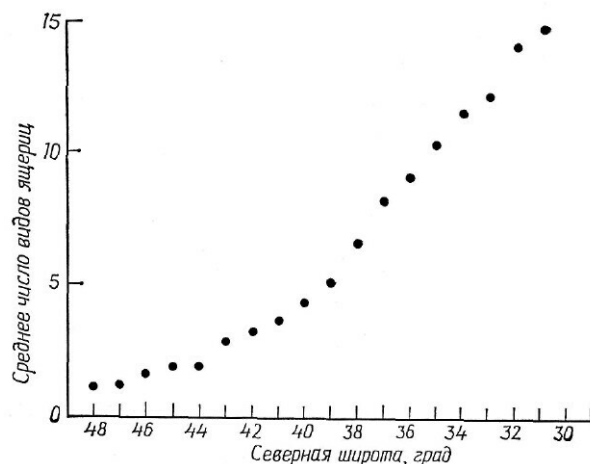


Рис. 8.13. Широтный градиент среднего числа видов ящериц на квадратный градус площади континентальной части США. (С любезного разрешения J. J. Schall.)

третичные в зависимости от того, как они действуют — через одну лишь физическую среду, через физическую и биотическую среды или через одну биотическую среду (Poulson, Culver, 1969). Глубокое понимание закономерностей изменения разнообразия в конечном счете требует изучения первичных механизмов.

1. Эволюционное время. Согласно этой теории, разнообразие возрастает с увеличением возраста сообщества, хотя правомочность подобного предположения до сих пор остается спорной. Таким образом, местообитания умеренной зоны бедны видами потому, что те из-за недавних оледенений и других геологических помех не имели достаточно времени, чтобы приспособиться к своей среде и полностью ее освоить. Тропические сообщества достигли большей «зрелости» и характеризуются высоким разнообразием благодаря тому, что они длительное время не подвергались каким-либо воздействиям и организмы имели возможность эволюционировать и занять разные ниши. Ненасыщенность сообществ умеренной зоны особями — условие, не обязательное в теории эволюционного времени; расширение ниш часто приводит к почти полному использованию наличных ресурсов даже в бедных видами местообитаниях.

2. Экологическое время. Эта теория похожа на теорию эволюционного времени, но в ней рассматриваются более короткие, современные периоды. Здесь мы имеем дело со временем, в течение которого происходит расселение организмов, а не видообразование и эволюционная адаптация. Вновь возникшие или отдаленные участки, представляющие собой подходящие местообитания, например участок леса, сгоревший от молнии, озеро, не сообщающее-

Таблица 8.1. Различные гипотетические механизмы, определяющие видовое разнообразие и предполагаемые пути их воздействия на экологические ниши

Уровень	Гипотеза или теория	Путь воздействия
Первичный	1. Эволюционное время	Степень ненасыщенности видами
Первичный	2. Экологическое время	То же
Первичный	3. Устойчивость климата	Средняя ширина ниши
Первичный	4. Предсказуемость климата	То же
Первичный или вторичный	5. Пространственная гетерогенность	Диапазон доступных ресурсов
Вторичный	6. Продуктивность	Прежде всего средняя ширина ниши, но также и диапазон доступных ресурсов
Вторичный	7. Стабильность первичной продукции	Средняя ширина ниши и диапазон доступных ресурсов
Третичный	8. Конкуренция	Средняя ширина ниши
Первичный, вторичный или третичный	9. Разрежение	Степень допустимого перекрывания ниш и уровень конкуренции
Третичный	10. Хищничество	То же

ся с другими водоемами, или участок песчаных дюн, могут быть заселены видами не полностью из-за недостатка времени, требуемого для расселения. Многие виды обладают высокой способностью к расселению, поэтому в большинстве случаев роль этого механизма сравнительно невелика (см. также гл. 9).

3. Устойчивость климата. Устойчивым называют такой климат, который незначительно меняется по сезонам. Организмы, успешно эксплуатирующие среды с неустойчивым климатом, часто должны иметь широкие пределы толерантности, так как им приходится существовать в большом диапазоне условий. Следовательно, требуя неспециализированности, изменчивая среда благоприятствует организмам с широкими нишами. Напротив, среда с устойчивым климатом благоприятна для узкой специализации и возникновения ниш небольшой ширины. Например, растения и животные, живущие в сравнительно постоянных условиях тропиков, часто бывают высокоспециализированы в отношении мест, где они кормятся, и пищи, которую они потребляют. Ясно, что видов будет больше в том из двух местообитаний с одинаковым диапазоном доступных ресурсов, в котором каждый вид использует

небольшую часть всех ресурсов. Благодаря этому число видов должно возрастать с увеличением устойчивости климата.

4. Предсказуемость климата. Несмотря на изменчивость во времени, многие аспекты климата легко поддаются прогнозированию, потому что они довольно строго повторяются изо дня в день и из года в год. Подобная цикличность позволяет организмам специализироваться, став в какой-то мере зависимыми от определенных условий среды, и учитывать характер разделения ресурсов во времени, что благоприятствует суточному и (или) сезонному разделению видов и приводит к увеличению общего разнообразия за счет временного компонента. Например, в глубоких пресноводных озерах умеренной зоны обычно наблюдается устойчивая годовая сукцессия первичных продуцентов. Основная причина такой сукцессии — сильные сезонные перепады в количестве биогенных элементов, наибольшая концентрация которых наблюдается в периоды осеннего и весеннего перемешивания (с. 79—84). Поэтому разные виды фитопланктона приспособились использовать ресурсы озера только в определенных условиях, которые регулярно повторяются из года в год. Однолетние растения пустыни Сонора (Аризона) приспособились к бимодальному характеру распределения количества осадков (рис. 2.11), при котором наблюдаются два отчетливых периода дождей — зимний и летний. К ним приурочены две разные группы видов: одна представлена растениями, семена которых прорастают в прохладных и сырых условиях (зимние однолетники), а другая — растениями, семена которых требуют для прорастания влаги и тепла (летние однолетники, цветущие поздним летом после внезапных затоплений).

5. Пространственная гетерогенность. В лесу живет больше видов птиц, чем на лугу, а в пустыне с древесной растительностью — больше видов ящериц, чем в голой пустыне; в приливной зоне, где имеются частицы разных размеров и субстраты разных типов, обитает больше видов донных беспозвоночных, чем в литорали с гомогенным илом. Местообитания, имеющие сложную структуру, очевидно, содержат большее число микроместообитаний, чем местообитания с простой структурой. Пути использования неоднородного местообитания более многообразны, чем однородного; в них обычно обитает и больше видов, которые быстро сменяют друг друга в пространстве, обуславливая тем самым высокий пространственный компонент разнообразия. Известно много случаев корреляции между структурной сложностью местообитания и видовым разнообразием соответствующей биоты (один из них уже рассматривался в этой главе, см. рис. 8.10).

6. Продуктивность. В тех местообитаниях где пищи мало, кормящиеся животные не могут позволить себе игнорировать различные типы жертвы; там же, где ее много, они могут быть более прихотливыми и ограничить свою диету только наилучшими пищевыми объектами (см. также с. 287—291). Следовательно, в

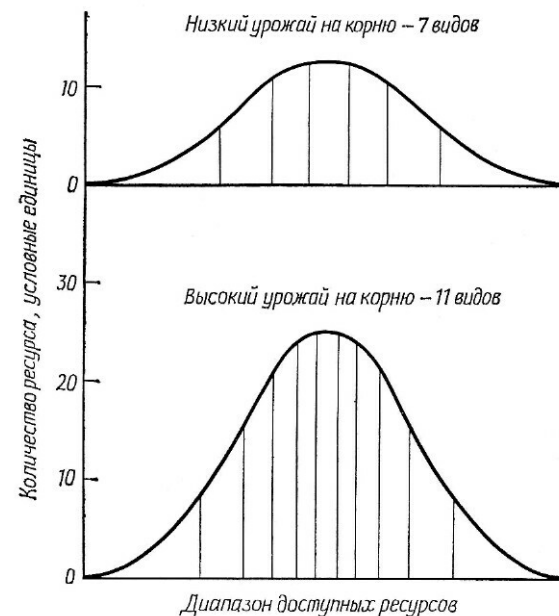


Рис. 8.14. Графическая иллюстрация возможности увеличения числа видов при возрастании обилия потребляемых ими ресурсов. Горизонтальная ось — доступные ресурсы разных типов (ранжированные любым удобным способом). Вертикальная ось — количество ресурсов каждого типа. Обе кривые ограничены одинаковыми отрезками горизонтальной оси, но высота нижней кривой вдвое больше высоты верхней. Все сегменты под кривыми, кроме крайних, имеют приблизительно одинаковую площадь, которая пропорциональна одинаковому количеству ресурса. При низком урожае на корню отдельные виды должны иметь широкие ниши, и поэтому вместе может существовать только 7 видов. Если урожай на корню удвоится, ниши могут сократиться, а число видов может возрасти до 11. (Использование ресурсов разными видами более реалистично можно изобразить с помощью перекрывающихся кривых, как показано на рис. 7.1.) (Из Pianka, 1971a.)

более продуктивных местообитаниях, т. е. там, где плотность пищи высока, выбор шире и поэтому возможностей для специализации больше, чем в менее продуктивных местообитаниях. Поскольку каждый вид использует только часть общего диапазона доступного корма, одинаковый спектр типов пищи в более продуктивной среде даст возможность существовать большему числу видов (рис. 8.14). Это возможно еще и потому, что в низкопродуктивных местообитаниях количество некоторых ресурсов не обеспечивает существования вида, а в продуктивных их хватает для успешной эксплуатации (MacArthur, 1965). В открытой пустыне, где на 1 га насчитывается лишь одно муравьиное гнездо, вряд ли будет жить популяция специализированных ящериц, питающихся муравьями;

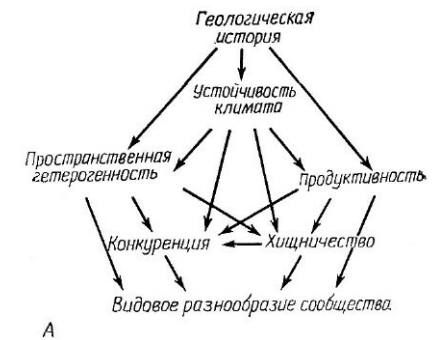
вместе с тем в другой, более богатой местности, где на 1 га насчитывается несколько гнезд, ящерицы смогут существовать.

7. Стабильность первичной продукции. Подобно тому как в условиях устойчивого и предсказуемого климата живет много видов, области с устойчивыми во времени и (или) предсказуемыми изменениями продукции обеспечивают сосуществование большего числа видов, чем это возможно в областях с изменчивой и (или) неустойчивой продуктивностью. Эти вторичные или третичные механизмы отличаются от механизмов, предлагаемых теорией устойчивости климата и его предсказуемости; в данном случае растения могут сами реагировать на климатические условия посредством своих гомеостатических адаптации и способности создавать запасы. Растения как смягчают, так и усиливают физические колебания, создавая первичную продукцию либо непрерывно и постепенно, либо в периоды нерегулярного цветения (см. также с. 251).

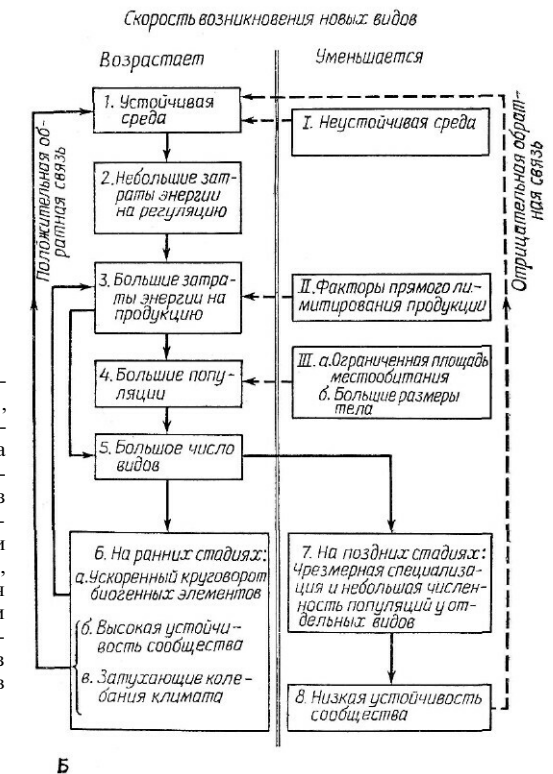
Механизмы 3, 4 и 7 (устойчивость климата, предсказуемость климата и стабильность первичной продукции) можно объединить под одним общим названием «временная гетерогенность» с целью сопоставления с «пространственной гетерогенностью» (см. также Menge, Sutherland, 1975).

8. Конкуренция. В сообществах с высоким разнообразием, например в сообществах дождевого тропического леса, размер популяций, по-видимому, близок к максимальным значениям (равновесные популяции, рассмотренные в гл. 5), поэтому внутривидовая и межвидовая конкуренция часто носят острый характер. Следовательно, отбор на конкурентоспособность (*K*-отбор) силен и большинство организмов, успешно существующих в этих сообществах, обладают собственной зоной конкурентного превосходства. Организмы, специализированные по пище и (или) использованию местообитаний, имеют конкурентное преимущество (см. с. 275—278), а малая ширина ниш способствует возникновению высокого разнообразия. В противоположность этому популяции, входящие в состав сообществ со сравнительно низким разнообразием, например сообществ умеренной и полярной зон, по-видимому, менее устойчивы и имеют размер, который значительно ниже максимального (оппортунистические популяции, рассмотренные в гл. 5). В результате этого части сообществ обычно бывают ненасыщены особями, а интенсивность внутривидовой и межвидовой конкуренции сравнительно невелика. В таких сообществах характер адаптации чаще определяется физической, а не биотической средой. Отбор на конкурентоспособность играет небольшую роль, но велико значение отбора на быстрое размножение (*r*-отбора). Подобные популяции, подверженные *r*-отбору, как правило, характеризуются широкими пределами толерантности и сравнительно большими нишами.

9. Разрежение. Разрежение — это непрерывное и не зависящее от плотности удаление организмов из сообщества (см. с. 308—



А



Б

Рис. 8.15. Два пути взаимодействия различных механизмов, определяющие разнообразие сообщества. А. Простая схема возможных взаимодействий гипотетических процессов. (Из Pianka, 1971a.) Б. Кибернетическая модель Коннела и Ориаса (Connell, Orias, 1964), предложенная для объяснения процессов продуцирования и регуляции разнообразия, которая включает некоторые из 10 механизмов, приведенных в табл. 8.1.

310). Гипотеза разрежения, по сути дела, представляет собой альтернативу гипотезы конкуренции; эти механизмы, очевидно, исключают друг друга. В сообществах, которые насыщены особями не полностью, конкуренция ослаблена и сосуществование возможно без конкурентного исключения. Согласно этой гипотезе, сообщества (или части сообществ) могут быть в каком-то смысле

перенасыщены видами, поскольку число сосуществующих видов уменьшает величину, допустимую в случае полного насыщения сообщества особями. Разрежение может происходить на уровне первичных, вторичных и третичных механизмов (см. также раздел «Хищничество»). Примером разрежения первичного уровня может служить катастрофическое зимнее похолодание, приводящее к не зависящей от плотности гибели организмов (см. табл. 5.3).

10. Хищничество. Хищники могут эффективно снижать уровень конкуренции в популяции жертвы и действовать как фактор разрежения, выборочно или случайно уничтожая отдельных особей. Действительно, как показано в гл. 6 (с. 236), хищники делают возможным локальное сосуществование видов, которые в их отсутствие элиминируются благодаря конкурентному исключению. Поскольку многие хищники питаются преимущественно жертвами тех типов, которые имеют высокую численность, хищничество часто оказывается процессом, зависящим от частоты, и приводит к возрастанию разнообразия жертв.

Совершенно очевидно, что разнообразие данного сообщества может зависеть от совместного действия нескольких из упомянутых механизмов; в разных сообществах относительная значимость каждого из них, безусловно, сильно меняется. Было высказано множество предположений по поводу возможных путей взаимодействия этих механизмов; два из них показаны на рис. 8.15.

Разнообразие видов деревьев в дождевых тропических лесах

В равнинных тропиках на одном гектаре может произрастать от 50 до 100 видов деревьев. Несмотря на то что видовое разнообразие деревьев чрезвычайно высоко¹, многие из этих деревьев фенотипически почти идентичны и имеют широкие вечнозеленые листья и гладкую кору (большинство видов может определить только специалист). Многие виды встречаются редко и имеют плотность менее одного дерева на гектар. Как при такой низкой плотности может существовать большое количество сходных видов, которые все, очевидно, лимитируются светом? Объяснение причин высокого разнообразия тропических деревьев можно отнести к числу наиболее интересных и непонятных вопросов, стоящих перед экологами. Было предложено множество гипотез, но необходимых данных по этой интереснейшей проблеме, к сожалению, пока что мало.

Гипотеза истребления семян. Поскольку питание семенами в тропиках широко распространено, Джензен (Janzen, 1970) высказал предположение, что семена не могут прорасти поблизости от родительских деревьев, так как высокая плотность семян при-

влекает множество семеноядных животных (см. рис. 6.28, с. 250). Следовательно, успешно прорастающие семена, дающие пополнение, должны располагаться кольцом вокруг родительского дерева, на некотором расстоянии от него. Внутри и снаружи от этого кольца могут вырасти деревья других видов. Разнообразие тактик защиты семян (например, матрицы токсинов) привело к тому, что животные специализируются на питании семенами определенных видов. Сильное давление семеноядных животных и их специфичность в выборе семян удерживают плотность деревьев разных видов на низком уровне и создают мозаичные условия для развития проростков.

Гипотеза мозаичного распределения биогенных элементов. Число путей, по которым у растений могут возникнуть различия, несомненно, ограничено, в особенности это касается влажных тропиков, где колебания влажности почвы относительно невелики. Один из возможных механизмов поддержания высокого разнообразия растений — дифференциация в использовании различных элементов, таких, как азот, фосфор, калий, кальций, редкоземельные элементы и т. д. В соответствии с этой гипотезой каждый вид деревьев характеризуется своим специфическим набором требований; почва под деревом обедняется этими особыми ресурсами и становится непригодной для проростков того же вида. (В конце концов дерево погибает, падает и разлагается, а необходимые элементы возвращаются в фонд питательных веществ, и дерево данного вида снова получает возможность расти.) Таким образом, как и в случае гипотезы истребления семян, здесь также присутствует предположение о существовании «тени» вокруг родительского дерева, внутри которой число проростков того же вида либо невелико, либо они вовсе отсутствуют.

Гипотеза замкнутых сетей. Предположим, что вид А имеет конкурентное преимущество перед видом Б, вид Б в свою очередь может вытеснить вид В, если вид В побеждает в конкуренции с видом А. При такой круговой иерархии конкурентоспособности доминирование в данном месте будет непрерывно переходить от А к Б, от Б к В, а затем снова к А и цикл повторится. Возможно и существование таких замкнутых сетей, которые образованы гораздо большим числом видов. Подобные непрерывающиеся конкурентные взаимодействия могут поддерживать высокое разнообразие тропических деревьев.

Гипотеза нарушений. Частые нарушения, вызванные пожарами, наводнениями и бурями, могут прерывать процесс конкурентного исключения в данной местности, что приведет к высокому разнообразию (Connell, 1977). Стронг (Strong, личное сообщение) разработал один из вариантов этой гипотезы, где в качестве факторов нарушения выступают эпифиты (в тропиках обитает гораздо больше эпифитов, чем в умеренной зоне). Стронг считает, что в результате обычной для тропиков гибели падающих деревьев

¹ Такое высокое разнообразие растений, несомненно, благоприятствует развитию разнообразия животных, в особенности насекомых и птиц.

(вызванной перегрузкой эпифитами) в лесу постоянно открываются участки, где может протекать локальная вторичная сукцессия.

Упомянутые гипотезы начинаются с постановки простого вопроса: почему в любом лесу умеренной зоны число видов едва превышает дюжину? Если в тропиках обитает большое число видоспецифических истребителей семян, то почему? Почему в тропиках сильнее выражено дифференцированное использование биогенных элементов? Почему механизм замкнутой сети не приводит к возрастанию разнообразия в лесах умеренной зоны? Действительно ли нарушения чаще случаются в тропиках, и если это так, то почему? Широкие особенности каждого из предложенных механизмов в конечном счете придется связывать с изменениями основополагающих физических переменных, таких, как климат.

УСТОЙЧИВОСТЬ СООБЩЕСТВ

Были разработаны и разрабатываются многочисленные концепции устойчивости сообществ (обзоры см. у Lewontin, 1969; Roling, 1973, и (или) Orians, 1975). К сожалению, термин «устойчивость» слишком часто оставался расплывчатым и неопределенным. Не сильно вдаваясь в подробности, теоретики постулируют существование разных связей между разнообразием и устойчивостью. Старая экологическая «мудрость» гласит, что сообщества с высоким разнообразием в определенном смысле более устойчивы, нежели простые сообщества с низким разнообразием¹. Мак-Артур (MacArthur, 1955) высказал предположение, что устойчивость популяций в сообществе должна возрасти как в результате увеличения числа пищевых звеньев, связывающих виды, так и с ростом выровненности потока энергии в разных пищевых цепях. Он утверждал, что сообщество, имеющее большое число пищевых звеньев, характеризуется широкими возможностями для регуляции и установления равновесия благодаря присутствию различных видов: если какая-нибудь популяция начинает быстро увеличиваться, то у хищников изменяется диета и они переключаются на избирательное питание этим многочисленным видом жертвы, что приводит к сдерживанию роста его популяции.

Мэй (May, 1973) попытался проверить основанное на «здоровом смысле» обобщение, согласно которому разнообразие порождает устойчивость, и пришел к выводу, что с возрастанием сложности модельных сообществ, построенных случайным образом, математи-

¹ Этот довод часто приводится для «объяснения» того, почему наш традиционный сельскохозяйственный метод — выращивание монокультур растений — приводит к нарушению устойчивости экологических систем. Популяции вредителей легко увеличиваются с экспоненциальной скоростью и быстро распространяются на полях (не удивительно, что в борьбе с вредителями мы зависим от широкого использования пестицидов!).

ческая устойчивость снижается. Однако Лоулор (Lawlor, 1977) отметил, что реальные сообщества построены неслучайно и должны находиться в рамках различных ограничений: число трофических уровней не может превышать 5—7, не могут существовать «петли» пищевой цепи, состоящие из 3 видов, в системе должен присутствовать по крайней мере один продуцент и т. д. Лоулор считает, что *любая* из случайных систем Мэя даже отдаленно не напоминает реальные экологические системы, а существование связи между сложностью и устойчивостью в крупномасштабных модельных экосистемах остается нерешенной проблемой.

Эмпирические исследования также дали противоречивые результаты (обзор см. у Goodman, 1975). Уатт (Watt, 1968) обнаружил, что канадские виды растительноядных насекомых, которые кормятся на самых разных видах деревьев, в действительности представлены *менее* устойчивыми популяциями, нежели похожие насекомые, имеющие более ограниченную диету. Уатт не привел данных по влиянию числа видов потенциальных хищников на устойчивость популяций насекомых, но их устойчивость, как и следовало ожидать, возросла с увеличением числа конкурирующих видов. Очевидно, вопрос связи между разнообразием и устойчивостью остается важной, но нерешенной проблемой в экологии сообществ.

ЭВОЛЮЦИОННАЯ КОНВЕРГЕНЦИЯ И ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ЭКВИВАЛЕНТНОСТЬ

У организмов, эволюционирующих независимо друг от друга, в одинаковых условиях среды иногда в ответ на одинаковое давление отбора возникают почти идентичные адаптации. Например, такие неспособные к полету птицы, как эму, африканский страус и нанду, на разных континентах занимают очень похожие экологические ниши. Засушливые районы Южной Африки заселены разнообразными молочаями, отдельные виды которых фенотипически очень близки к американским кактусам. Обитатель некоторых африканских прерий и лугов, желтогорлый длинношпорцевый конек (*Macronix croceus*) по внешнему виду и по поведению настолько похож на американского лугового трупиала (*Sturnella magna*), что даже опытный знаток птиц легко может принять эти два вида за один, хотя они принадлежат к разным семействам (рис. 8.16, А). Подобное сближение фенотипических реакций у растений и животных разного происхождения известно под названием эволюционной конвергенции. Организмы, прошедшие независимую конвергентную эволюцию, но занимающие приблизительно одинаковые ниши в разнообразных сообществах из разных частей света, известны под названием *экологических эквивалентов*. Наиболее впечатляющие примеры эволюционной конвергенции (рис. 8.16) распадаются на одну или две категории: 1) иногда такие виды яв-

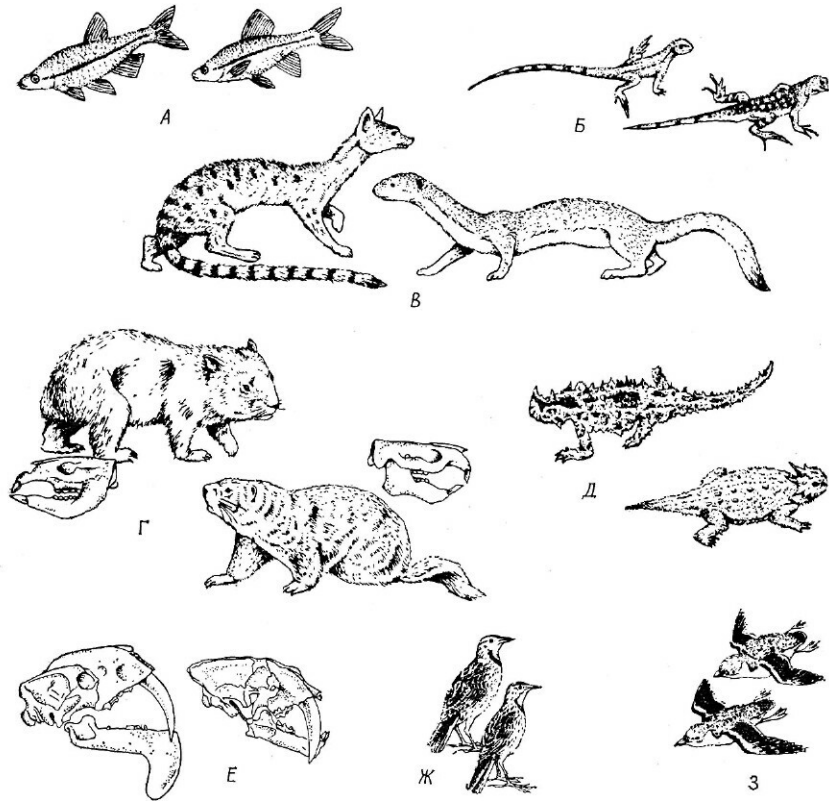


Рис. 8.16. Примеры конвергентной эволюции у животных. Два экологически сходных вида, которые эволюционировали независимо друг от друга и в разных сообществах занимают одинаковые ниши, называются экологическими эквивалентами. А. Азиатская тропическая карповая рыба *Rasbora* sp. (вверху) и африканская харацинида *Neolobias* sp. Б. Австралийская агама *Amphibolurus cristatus* (слева) и североамериканская игуана *Callisaurus draconoides*. В. Африканская циветта (слева) и американский горностап. Г. Австралийский сумчатый вомбат и его череп (слева); американский плацентарный лесной сурик и его череп. Д. Другая австралийская агама *Moloch horridus* (слева) и другая североамериканская игуана *Phrynosoma coronatum*. Е. Черепа двух вымерших ископаемых саблезубых хищников — южноамериканской сумчатой «кошки» *Thylacosmilus* (слева) и жившего в Северной и Южной Америке плацентарного саблезубого тигра *Smilodon*. Ж. Американская иктерида — восточный луговой трупиал *Sturnella neglecta* (вверху) и африканская мотацилида — желтогорлый длинношпорцевый конек. З. Североамериканская малая гагарка (вверху) и магелланов нырковый буревестник, принадлежащие к разным отрядам птиц. (А, В, Д, Е — по Salthe, 1972, *Evolutionary Biology*. Авторское право 1972, Holt, Rinehart and Winston Inc. Перепечатано с разрешения Holt, Rinehart, Winston. Б, Г — по Pianka, 1971a. Ж, З — по Fisher, Peterson, 1964.)

ляются компонентами относительно простых сообществ, биотические взаимодействия в которых легко поддаются прогнозу, а число способов использования среды невелико, и (или) 2) виды обитают в необычных условиях, где особенно силен отбор на установление специфического способа существования. Примером второго типа служат развившиеся независимо друг от друга сумчатые и плацентарные «саблезубые тигры» (рис. 8.16, Е), а также акулы, ихтиозавры и дельфины, имеющие обтекаемую форму тела. В толковании эволюционной конвергенции можно легко ошибиться, если уделить чрезмерное внимание поверхностному сходству и упустить из виду всегда имеющиеся различия между парами предполагаемых экологических эквивалентов.

Часто похожие экологические системы содержат довольно немного бросающихся в глаза экологических эквивалентов и представлены главным образом четко различающимися группами растений и животных. Например, несмотря на то что характер видового разнообразия птиц одинаков в лесах умеренной зоны восточной части Северной Америки и в лесах восточной Австралии (Recher, 1969, и с. 308—310), многие ниши птиц на этих континентах, по-видимому, очень сильно различаются. В Австралии часто встречаются медоеды и попугаи, а дятлы и колибри совершенно отсутствуют. Вероятно, разные виды экологической активности птиц могут комбинироваться различными способами. Например, одни и те же аспекты пищевой и пространственной ниши могут по-разному использоваться австралийскими медоедами и североамериканскими славками и колибри. Можно провести аналогию между «совокупным нишевым пространством птиц» и колодой карт: существует ограниченное число путей эксплуатации этого нишевого пространства, но каждый вид и популяции птиц имеют свой план действий или свой «расклад», который частично зависит от того, что делают остальные члены сообщества.

ЭВОЛЮЦИЯ СООБЩЕСТВ

Многие сообщества изменяются за период жизни особей, входящих в их состав. Помимо сравнительно непродолжительных изменений в масштабе экологического времени свойства сообществ находятся под влиянием эволюции и коэволюции видовых популяций, которые участвуют в долговременном формировании сообществ. Вместе с тем сообщество само является главным фактором селективной среды популяций, входящих в его состав, и его свойствами определяются многие из популяционных адаптаций. Предполагается, что так называемый «цикл развития таксона» (с. 352) вызывается биотическими реакциями на конкуренцию и хищничество или «контрадаптациями» других видов сообщества (Ricklefs, Cox, 1972). Конкуренция внутри видов и между ними приводит к эволюции нишевых различий, появление которых в свою

очередь гарантирует, что ресурсы данного сообщества, включая растения и животных, будут использоваться более или менее пропорционально их эффективному запасу (гл. 6 и 7). Как уже указывалось в настоящей главе, эволюция вида имеет и другие последствия для структуры сообщества. Эволюция жертвы приводит к уменьшению эффективности переноса энергии с одного трофического уровня на другой и к повышению устойчивости. Эволюция хищника ведет к возрастанию эффективности этого переноса и снижению устойчивости. Разнообразие жертвы, добываемой хищником, а также способность хищника изменять свою диету в ответ на изменение доступности жертвы, вероятно, влияют на устойчивость популяций жертвы, а следовательно, и на устойчивость сообщества.

Могут ли сообщества в целом быть подвержены естественному отбору? Представление об отборе на уровне сообществ и экосистем (Dunbar, 1960, 1968; Lewontin, 1970) является случаем крайнего выражения идеи группового отбора (с. 22—23). Существование отбора на этом уровне маловероятно, так как число сообществ и экосистем ограничено, а скорость их оборота невелика. Особенно важно подчеркнуть, что отбор действует только посредством *дифференциального размножения* (с. 18—22), а размножение сообщества или экосистемы представить себе чрезвычайно трудно. Организмы, составляющие сообщество, не связаны друг с другом облигатными связями. Напротив, каждый из них развивается в какой-то степени независимо от других членов сообщества и часто находится с ними в антагонистических отношениях, как это бывает в случаях хищничества и конкуренции. На деле из-за антагонизма хищника и жертвы устойчивость сообщества может даже оказаться не совместимой с эффективным переносом энергии с низших трофических уровней на высшие.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Пищевые сети и трофические уровни

Allee et al., 1949; Elton, 1927, 1949, 1966; Gallopin, 1972; Hairston, Smith, Slobodkin, 1960; Hubbell, 1973a, 1973b; Kozlovsky, 1968; Murdoch, 1966a; Odum, 1959, 1963, 1971; Paine, 1966; Phillipson, 1966.

Матрица сообщества

Levins, 1968; May, 1973; Neill, 1974; Parker, Turner, 1961; Seifert, Seifert, 1976; Vandermeer, 1970, 1972a, 1972b.

Принципы термодинамики

Bertalanffy, 1957; Brody, 1945; Gates, 1965; Odum, 1959, 1971; Paine, 1971; Phillipson, 1966; Wiegert, 1968.

Пирамиды энергии, численностей и биомассы

Elton, 1927; Kormondy, 1969; Leigh, 1965; Odum, 1959, 1963, 1971; Phillipson, 1966; Slobodkin, 1962.

Поток энергии и экологическая энергетика

Bertalanffy, 1969; Bormann, Likens, 1967; Engelmann, 1966; Gates, 1965; Golley, 1960; Hairston, Byers, 1954; Hubbell, 1971; Lindemann, 1942; Mann, 1969; Margalef, 1963, 1969; Odum, 1959, 1963, 1968, 1969, 1971; Paine, 1966, 1971; Patten, 1959; Phillipson, 1966; Reichle, 1970; Schultz, 1969; Slobodkin, 1960, 1962; Teal, 1962.

Системная экология

Bertalanffy, 1969; Bormann, Likens, 1967; Caswell et al., 1972; Chorley, Kennedy, 1971; Clark et al., 1967; Dale, 1970; Foin, 1972; Forrester, 1971; Holling, 1959a, 1959b, 1963, 1964, 1965, 1966; Hubbell, 1971, 1973a, 1973b; Huffaker, 1971; Odum H., 1971; Patten, 1971, 1972, 1975, 1976; Reichle, 1970; Van Dyne, 1966; Waterman, 1968; Watt, 1966, 1968, 1973.

Насыщение особями и видами

Cody, 1970, 1973; Levins, 1968; MacArthur, 1965, 1970, 1971, 1972; MacArthur, MacArthur, 1961; Pianka, 1966a, 1973; Keener, 1969; Vandermeer, 1972a; Whittaker, 1969, 1972.

Видовое разнообразие

Arnold, 1972; Baker, 1970; Connell, Orias, 1964; Fischer, 1960; Fischer, Corbet, Williams, 1943; Futuyma, 1973; Gleason, 1922; Harper, 1969; Hutchinson, 1959; Janzen, 1971a; Johnson, Mason, Raven, 1968; Klopfer, 1962; Klopfer, MacArthur, 1960, 1961; Lack, 1945; Leigh, 1965; Loucks, 1970; MacArthur, 1960a, 1965, 1972; MacArthur, MacArthur, 1961; MacArthur, MacArthur, Preer, 1962; MacArthur, Recher, Cody, 1966; Margalef, 1958a, 1958b, 1963, 1968; Menge, Sutherland, 1976; Murdoch et al., 1972; Odum, 1969; Orias, 1969a; Paine, 1966; Patten, 1962; Pianka, 1966a, 1973, 1975; Pielou, 1975; Poulson, Culver, 1969; Preston, 1948, 1960, 1962a, 1962b; Recher, 1969; Ricklefs, 1966; Schoener, 1968a; Schoener, Janzen, 1968; Shannon, 1948; Simpson, 1949; Simpson, 1969; Smith F. E., 1970a, 1970b, 1972; Tramer, 1969; Vandermeer, 1970; Watt, 1973; Whiteside, Hainsworth, 1967; Whittaker, 1965, 1969, 1970, 1972; Whittaker, Feeny, 1971; Williams, 1944, 1953, 1964; Woodwell, Smith, 1969.

Разнообразие видов деревьев во влажных тропических лесах

Black et al., 1950; Cain, 1969; Connell, 1977; Dobzhansky, 1950; Eggeling, 1947; Gilpin, 1975b; Janzen, 1970; Jones, 1956; Richards, 1952; Ricklefs, 1977.

Устойчивость сообществ

Frank, 1968; Futuyma, 1973; Goodman, 1975; Hairston et al., 1968; Harper, 1969; Holling, 1973; Hurd et al., 1971; Lawlor, 1977; Leigh, 1965; Lewontin, 1969; Loucks, 1970; MacArthur, 1955, 1965; Margalef, 1969; May, 1971, 1973, 1975; Milsum, 1973; Murdoch, 1969; Orias, 1975; Peterson, 1975; Smith F. E., 1972; Sutherland, 1974; Usher, Williamson, 1974; Watt, 1964, 1965, 1968, 1973; Whittaker, 1972; Woodwell, Smith, 1969.

Эволюционная конвергенция и экологическая эквивалентность

Grinnell, 1924; MacArthur, Connell, 1966; Raunkaier, 1934; Recher, 1969; Salthe, 1972.

Эволюция сообществ

Darlington, 1971; Dunbar, 1960, 1968, 1972; Futuyma, 1973; Kormondy, 1969; Lewontin, 1970; Odum, 1969; Ricklefs, Cox, 1972; Whittaker, 1972; Whittaker, Woodwell, 1971.

Биогеография



Основная цель экологии состоит в том, чтобы понять те разнообразные факторы, которые влияют на распределение и обилие животных и растений (Andrewartha, Birch, 1954; Krebs, 1972; MacArthur, 1972). Факторы, влияющие на обилие и микрогеографическое распределение (включая выбор местообитания), рассматривались в предыдущих главах; здесь речь пойдет о закономерностях пространственного распределения организмов в масштабе крупных географических областей, таких, как главные массивы суши (материки и острова). Изучение крупномасштабного географического распределения растений и животных называется соответственно фитогеографией и зоогеографией. Биогеография охватывает географию *всех* организмов. В ее задачу входят поиск закономерностей распределения растений и животных и объяснение причин того, как эти закономерности возникли в геологическом прошлом. Помимо классификации наблюдаемых ныне распределений организмов биогеографы стремятся понять и дать правильную интерпретацию их перемещений, которые происходили в прошлом. Экология и биогеография являются близкородственными и в некоторой степени перекрывающимися дисциплинами, глубоко влияющими друг на друга.

КЛАССИЧЕСКАЯ БИОГЕОГРАФИЯ

Путешествуя по разным частям света, натуралисты прошлого скоро обнаружили четко различающиеся группы видов. После накопления достаточного количества данных было выделено шесть основных биогеографических «царств», или областей. Три из них примерно совпадают с границами материков: в Австралийскую область входит Австралия, в Неарктическую — часть Северной Америки, расположенная к северу от Мексиканского нагорья, в Неотропическую — часть Южной Америки южнее Мексиканского нагорья. (Неотропическая область включает также Антильские острова.) Африка южнее Сахары относится к Эфиопской области. Евразия поделена на две области — Палеарктическую, которая представлена частью континента, расположенной к северу от Гималаев (плюс Африка к северу от Сахары), и Восточную область, расположенную к югу от Гималаев (Индия, Южный Китай, Индонезия, Филиппины, Калимантан, Ява, Суматра и другие острова



Рис. 9.1. Шесть основных биогеографических областей мира.

на востоке Индонезии, включая Сулавеси). Каждая из шести биогеографических областей (рис. 9.1) отделена от других значительными преградами, которые препятствуют распространению растений и животных, например узким перешейком, высокими горами, пустыней, океаном или узким проливом в океане. Как правило, внутри области флора и фауна характеризуются высокой степенью однородности. При переходе же от одной области к другой наблюдается резкий сдвиг в таксономическом составе на уровне родов и семейств. Хотя биогеографы, специализирующиеся на разных группах растений и животных, часто не могут договориться о проведении точных границ между областями (рис. 9.2), ни у кого не возникает сомнений относительно целесообразности выделения шести упомянутых областей.

Факт высокого видового разнообразия в тропиках (см. с. 314—315) помимо разнообразных гипотез породил мнение о чрезвычайно высокой скорости видообразования в этой области, которая считается «источником» частого возникновения новых видов; многие из них впоследствии проникают в менее пригодные для обитания места, например в умеренную зону. Так, Дарлингтон (Darlington, 1957, 1959) выдвинул гипотезу «роли климата и области», суть которой состоит в том, что большинство доминирующих видов животных возникло в больших по площади и благоприятных по климату областях. Он считает, что тропики Старого Света, включая тропики Эфиопской и Восточной областей, явились основным очагом возникновения большинства групп позвоночных животных; доминирующие формы мигрировали из него в разных направлениях и заселили меньшие по размерам и менее благоприятные области, в том числе Европу, Северную и Южную Америку, а также Австралию.

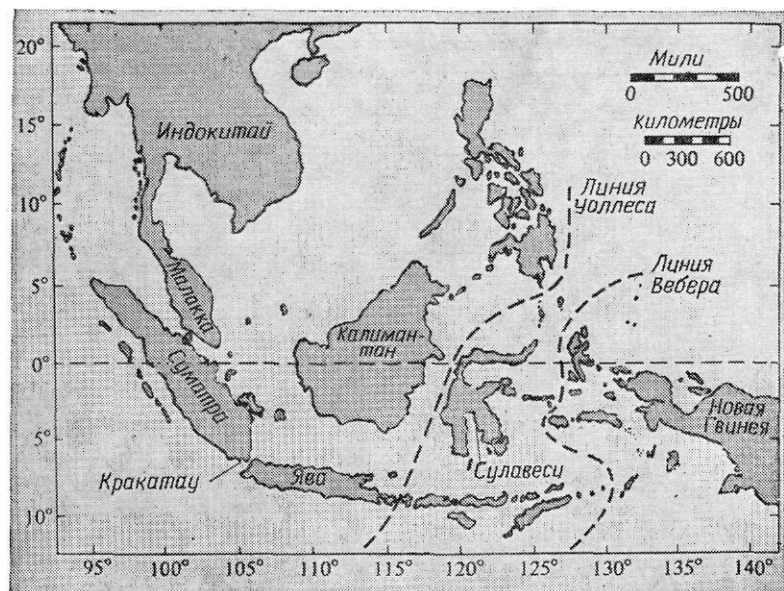


Рис. 9.2. «Линии» Уоллеса и Вебера на карте Юго-Восточной Азии, которые разделяют Восточную и Австралийскую области. Место нахождения вулканического острова Кракатуа отмечено внизу слева (между Явой и Суматрой).

В такой классической биогеографии положение континентов часто считают неизменным, а фаунистическое сходство между ними объясняется гипотетическими механизмами перемещения организмов с одного материка на другой, например преодоление водных преград с помощью плавающих предметов. Последние достижения геологии заставили частично пересмотреть эту точку зрения. В настоящее время имеются веские доказательства (Dietz, Holden, 1970) того, что материки в прошлом были соединены и представляли собой большой, расположенный на юге участок суши (Пангея), который в результате «дрейфа» (см. также с. 46—49) постепенно раскололся. Этот процесс начался в раннем мезозое (около 200 млн. лет назад). В настоящее время геологические данные, свидетельствующие о дрейфе материков в прошлом (и в настоящем), накапливаются очень быстро (J. T. Wilson, 1973). В свете новых открытий возникла необходимость пересмотреть многие разделы классической биогеографии. Например, некоторые группы очень древних пресноводных двоякодышащих рыб, амфибий и насекомых, которые широко распространились до раскола материков, сейчас встречаются на нескольких континентах; вместе с тем многие другие, недавно возникшие группы растений и животных, например млекопитающие и птицы, строго приурочены к определенной биогеографической области. Эти более

молодые группы гораздо лучше подчиняются делению на области, нежели старые (Kurten, 1969).

Классическая биогеография выработала несколько так называемых биогеографических правил, основанных на явлении повторяемости закономерностей адаптации организмов. Например, гомойотермные животные, обитающие в холодном климате, имеют более крупные размеры тела, чем животные теплого климата; подобную тенденцию, или клин, можно обнаружить даже у особой одного вида с широким ареалом. Это явление, получившее по имени своего первооткрывателя название правила Бергмана, вероятно, имеет причинную основу, так как крупные животные характеризуются меньшей поверхностью на единицу объема тела, нежели мелкие (см. с. 90), что способствует более эффективному сохранению тепла. Было предложено много других биогеографических правил, причем все они носят описательный характер. Правило Аллена гласит, что у гомойотермных животных, обитающих в теплом климате, придатки тела и (или) конечности либо должны быть длиннее, либо должны иметь большую поверхность, чем у животных холодного климата. Например, у зайца средней полосы уши длиннее и шире, чем у полярного зайца. Предполагаемое функциональное значение такого приспособления заключается в том, что крупные придатки, имеющие относительно большую поверхность, лучше рассеивают тепло, чем мелкие. Еще одно правило (правило Глоджера) гласит, что животные из жарких и засушливых районов обычно окрашены бледнее, чем животные из холодных и увлажненных областей. Наконец, еще одно биогеографическое правило заключается в том, что у рыб, обитающих в холодных водоемах, число позвонков больше, чем у обитающих в теплых. Приспособительное значение многих из перечисленных тенденций остается неясным, хотя такие географически изменчивые фенотипические признаки часто оказываются пластичными в процессе развития и более или менее непосредственно реагируют на температуру.

БИОГЕОГРАФИЯ ОСТРОВОВ

Экспериментировать на экосистемах обычно очень трудно, поэтому современная экология в основном полагается на результаты изучения «природных экспериментов» — случаев, когда один или несколько факторов, влияющих на сообщество, различны в двух или нескольких экосистемах. По этой причине внимание экологов длительное время особенно привлекали острова, которые представляют собой примеры наиболее замечательных природных экологических экспериментов. Различные острова, входящие в состав архипелага, часто бывают заселены материковыми видами в разных сочетаниях, благодаря чему исследователь имеет возможность наблюдать как экологические, так и эволюционные последствия, например сдвиг ниш одних видов в ответ на появление или исчез-

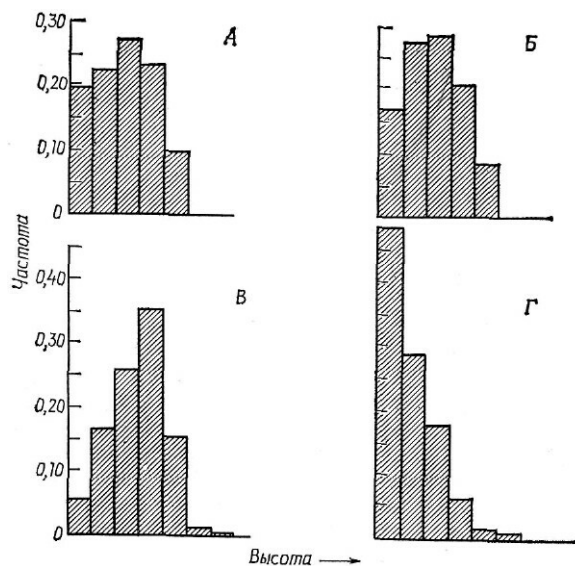


Рис. 9.3. Наблюдаемые и ожидаемые частотные распределения высот местообитаний ящериц *Anolis*. А. Распределение, наблюдаемое у ящериц *A. carollnensis*, населяющих остров, где у этого вида нет конкурентов. Б. Ожидаемое распределение для *A. carollnensis* на другом острове, где имеются конкуренты, а местообитания легкодоступны; предполагается отсутствие сдвига ниши. В. Распределение, наблюдаемое у *A. carollnensis* на острове, где конкурент присутствует (ср. с Б). Г. Распределение высот для конкурирующего вида *A. sagrei*. (Из Schoener, 1975a.)

новение других (рис. 9.3). Острова, как примеры естественных экологических экспериментов, можно изучать и с многих других позиций. Поскольку хищных видов на них меньше, чем в соответствующих местообитаниях материка, острова можно использовать для изучения последствий изъятия хищника (см. также с. 153). Кроме того, острова характеризуются невысокой плотностью видов, как, например, в случае наземных птиц Бермудских островов (см. с. 269), что отчасти позволяет анализировать влияние межвидовой конкуренции на экологию видов-колонизаторов.

Своего рода «острова» часто встречаются и в наземном ландшафте. Участок леса, изолированный от крупного массива деревьев, можно расценивать как «островное местообитание». Такими же «островами» являются изолированные озера и вершины гор (см. с. 218). Для нелетающего насекомого пустынные растения или деревья в составе редколесья могут представлять собой подобие островов, так как и те и другие отделены друг от друга обширными открытыми участками иной сравнительно неблагоприятной среды. Также и лепешки коровьего помета, «разбросанные» по полю, — это острова для животных, которые их населяют (Mohr, 1943). Для бактерий островом может оказаться чайная ложка воды или тело насекомого.

Связь числа видов с площадью острова

Крупные острова, как правило, заселены большим числом видов растений и животных, чем мелкие. На двойном логарифмическом графике число видов данного таксона в большинстве случаев линейно возрастает с увеличением размеров острова (рис. 9.4). Чаше всего десятикратному увеличению площади острова соответствует примерно двукратное увеличение числа видов. Угол наклона линии регрессии, проведенной по таким точкам, обозначают буквой z — величиной, которая характеризует данный таксон в данной системе островов. Разнообразные таксоны многих систем островов (табл. 9.1) характеризуются значениями z от 0,24 до 0,33. Величина z представляет собой показатель степени в уравнении

$$S = CA^z, \quad (1)$$

где S — число видов, C — постоянная, специфичная для данного таксона и местности, A — площадь рассматриваемого острова (островов). После логарифмирования и преобразования получаем линейное уравнение, где z характеризует наклон прямой:

$$\lg S = \lg C + z \lg A \quad (2)$$

Высокие значения z получаются при наличии топографического разнообразия, смены видов в пространстве или присутствии «островов внутри островов»; низкие значения наблюдаются в тех случаях, когда пространственная смена видов выражена слабо, например на очень однородных островах и материках, либо они свойственны подвыборкам, взятым на крупных островах (см. ниже). В большинстве случаев площадь сама по себе, по-видимому, не является фактором, непосредственно влияющим на плотность видов; она оказывает косвенное влияние, так как определяет разнообразие доступных местообитаний. Впрочем, иногда может наблюдаться и непосредственное влияние.

Материковое местообитание, сходное и одинаковое по размерам с местообитанием острова в открытом океане, почти всегда содержит больше видов, в особенности видов высоких трофических уровней. Число видов в выборке, взятой из континентальной системы, также возрастает с размером (площадью) подвыборки, хотя и не так быстро, как на островах (рис. 9.4). Обычно материк характеризуется значениями z от 0,12 до 0,17. Подобное отличие обусловлено тем, что острова действительно «изолированы», а участок материкового местообитания такого же размера представляет собой лишь «выборку». Благодаря миграциям из других областей в эту выборку могут попасть редкие виды и виды из соседних районов, имеющие большой ареал. Пума, которой требуется территория в 20 км², вряд ли образует жизнеспособную популяцию на небольшом острове, площадью менее 30–40 км²,

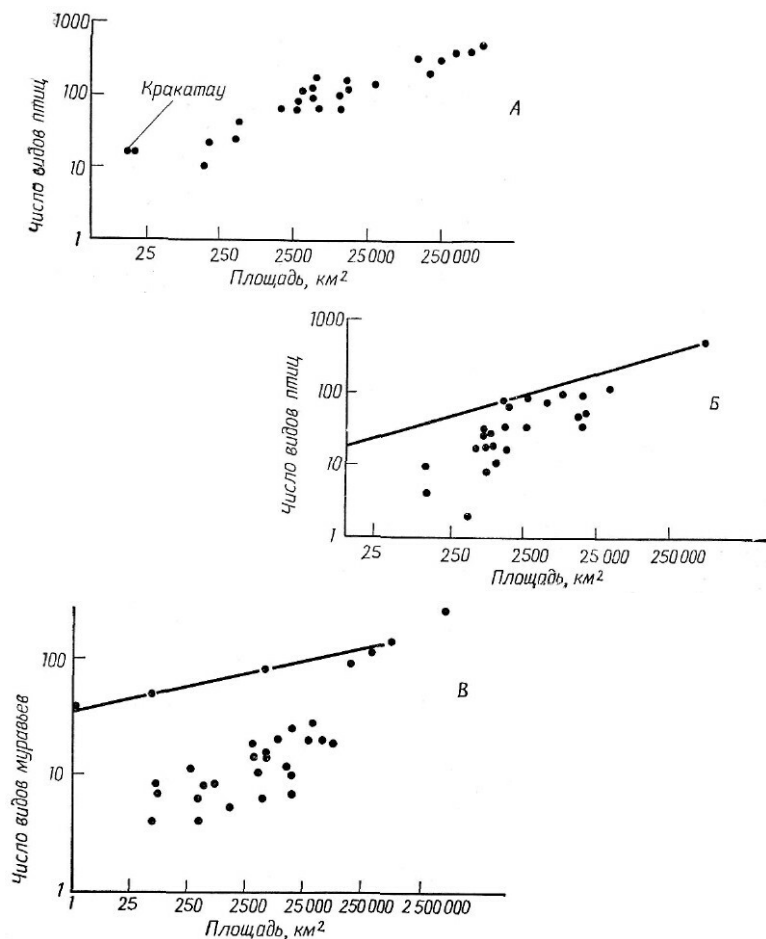


Рис. 9.4. Примеры связи числа видов с площадью. А. Виды наземных птиц внутренних водоемов на Зондских островах, расположенных у побережья Юго-Восточной Азии (см. рис. 9.2), включая Филиппины и Новую Гвинею. Крайняя левая точка на графике — остров Кракатау. Б. Виды наземных птиц и птиц внутренних водоемов на различных удаленных островах южной части Тихого океана, включая Молуккские острова, Меланезию, Микронезию, Полинезию и Гавайи. Прямая проведена по двум точкам, относящимся к островам, наиболее близким к исходной области расселения (острова Кей и Новая Гвинея). Она вычерчена для того, чтобы показать отклонения величин плотности видов на удаленных островах. В. Число видов муравьев-бульдогов в фаунах Молуккских и Меланезийских островов. Прямая отражает зависимость числа видов от площади подпроб, взятых на Новой Гвинее; точки соответствуют мелким островам. Обратите внимание, что острова заселены меньшим количеством видов, чем такая же по площади территория на Новой Гвинее, но скорость увеличения числа видов в зависимости от площади на них выше. (А, Б — из MacArthur, Wilson, 1967. The Theory of Island Biogeography. Авторское право 1967 Princeton University Press. Перепечатано с разрешения Princeton University Press. В — из Wilson, 1961.)

Таблица 9.1. Значения z, полученные для различных наземных растений и животных, населяющих разные системы островов

Фауна или флора	Система островов	z
Жуелицы	Острова Вест-Индия	0,34
Муравьи-бульдоги	Меланезия	0,30
Амфибии и рептилии	Острова Вест-Индия	0,301
Гнездящиеся наземные птицы и птицы пресных водоемов	То же	0,237
Гнездящиеся наземные птицы и птицы пресных водоемов	Ост-индский архипелаг	0,280
Гнездящиеся наземные птицы и птицы пресных водоемов	Острова восточной и Центральной части Тихого океана	0,303
Гнездящиеся наземные птицы и птицы пресных водоемов	Острова Гвинейского залива	0,489
Наземные позвоночные	Острова озера Мичиган	0,239
Наземные растения	Галапагосские острова	0,325

¹ Из MacArthur, Wilson, 1967. The Theory of Island Biogeography. Перепечатано с разрешения Princeton University Press. Авторское право 1967 by Princeton University Press.

вместе с тем на участке материка такого же размера эти кошки способны жить и размножаться. Вот почему на островах встречается меньше видов высоких трофических уровней.

Теория равновесия

Долгие годы считалось, что острова в каком-то смысле «обеднены» видами, во-первых, потому, что последние в процессе колонизации встречают преграды и, во-вторых, потому, что обычно на островах может жить меньше видов, чем на такой же территории материковых местообитаний. Однако многочисленные примеры связи числа видов с площадью недавно заставили Мак-Артура и Уилсона (MacArthur, Wilson, 1963, 1967) проверить возможность того факта, что на самом деле острова полностью насыщены видами.

Мак-Артур и Уилсон пришли к выводу, что скорость заселения острова новыми видами должна убывать с возрастанием числа видов на острове. По мере того как плотность видов на острове достигает общего числа видов в «видовом фонде» колонизации острова, при которой ни один иммигрант более не может быть новым видом, скорость иммиграции приближается к нулю. (Число видов в видовом фонде равно общему числу видов, обитающих в исходной области расселения, окружающей данную систему островов). Мак-Артур и Уилсон считают, что скорость исчезновения

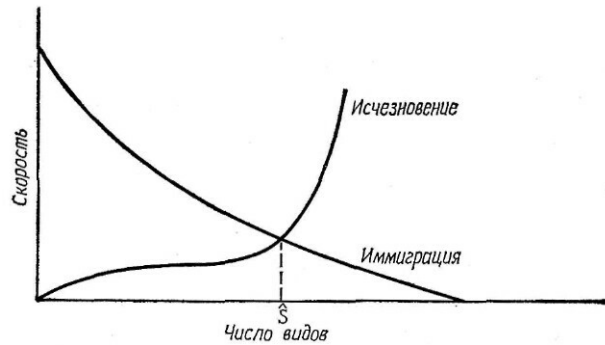


Рис. 9.5. Иллюстрация теории равновесия для плотности островных видов. По мере увеличения общего числа видов на острове скорость иммиграции падает, а скорость исчезновения растет. В точке равновесия иммиграция равна исчезновению, а число видов равно \hat{S} . Состав островной биоты меняется по мере того, как населяющие остров виды постепенно исчезают и замещаются другими.

видов, уже присутствующих на острове, должна *возрастать* с увеличением числа видов. Это предположение кажется правдоподобным — по мере того как на остров проникает все больше видов, средний размер популяции должен уменьшаться, а интенсивность межвидовой конкуренции и вероятность конкурентного исключения должны возрастать, что приводит к исчезновению все большего числа видов.

Когда скорость иммиграции равна скорости исчезновения (рис. 9.5), существующие виды исчезают с той же скоростью, с какой появляются новые, т. е. плотность видов достигает точки динамического равновесия. Хотя плотность видов остается постоянной, непрерывный обмен видами означает, что видовой состав острова изменяется.

Теория равновесия Мак-Артура и Уилсона в какой-то мере аналогична модели Ферхюльста — Пирла, описывающей логистический рост отдельной популяции (гл. 5). Число особей (плотность) N можно заменить числом видов (плотностью видов) S , а зависимые от плотности скорости рождаемости и смертности b_N и d_N можно заменить убывающей с возрастанием плотности видов на острове скоростью иммиграции (λ) и возрастающей скоростью исчезновения (μ). В первом приближении мы можем принять, что скорости иммиграции (λ) и исчезновения (μ) линейно связаны с плотностью видов:

$$\lambda_s = \lambda_0 - \alpha S, \quad (3)$$

$$\mu_s = \beta S, \quad (4)$$

где λ_0 — скорость иммиграции в отсутствие видов на острове, а α и β — скорости изменения скоростей иммиграции и исчезновения

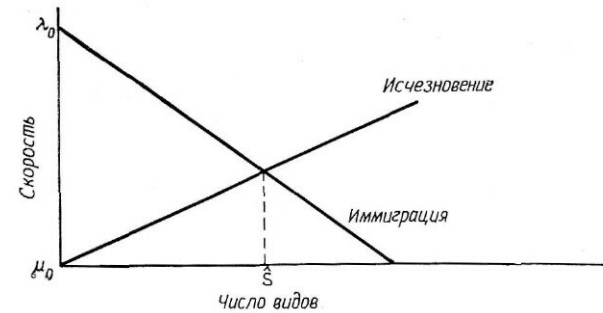


Рис. 9.6. Линейная зависимость скорости иммиграции и исчезновения от плотности видов на острове. Равновесная плотность \hat{S} — это простая функция углов наклона и точки пересечения двух кривых.

по мере увеличения плотности видов (рис. 9.6). (Мак-Артур и Уилсон подчеркивают, что допущение линейности не является таким уж обязательным, как может показаться на первый взгляд, — кривые иммиграции и исчезновения можно выпрямить с помощью преобразований ординаты.) В точке равновесия (\hat{S}) скорость иммиграции должна в точности равняться скорости исчезновения, т. е. λ_s должна быть равна μ_s . Приравняв уравнение (3) к уравнению (4)

$$\lambda_0 - \alpha \hat{S} = \beta \hat{S} \quad (5)$$

и сделав преобразования, мы получим выражение для равновесного числа видов

$$\hat{S} = \frac{\lambda_0}{\alpha + \beta}. \quad (6)$$

Уравнение (6), как и следовало ожидать, по виду полностью совпало с выражением для предельной плотности насыщения K в логистическом уравнении: $K = r/(x+y)$ [см. также уравнение (24) в гл. 5, с. 132].

В условиях равновесия общая скорость иммиграции видов должна быть равна общей скорости исчезновения. Однако, поскольку виды, которые успешно заселяют остров, конечно, не окажутся в числе исчезающих, *состав* островной биоты будет непрерывно меняться даже при равновесии.

Как было сказано выше, λ_s и μ_s — это общие скорости иммиграции и исчезновения. Они не являются удельными величинами в расчете на 1 вид [уже присутствующий на острове либо имеющийся в видовом фонде (P)]. Удельную среднюю скорость иммиграции ($\bar{\lambda}$) и аналогичную скорость исчезновения ($\bar{\mu}$) можно по-

лучить, разделив λ на число видов, еще отсутствующих на острове ($P - S$), и μ на число уже присутствующих (S):

$$\bar{\lambda} = \frac{\lambda S}{P - S}, \quad \text{или} \quad \lambda S = \bar{\lambda} (P - S), \quad (7)$$

$$\bar{\mu} = \frac{\mu S}{S}, \quad \text{или} \quad \mu S = \bar{\mu} S. \quad (8)$$

Опять-таки при равновесии общая скорость исчезновения должна быть равна общей скорости иммиграции ($\lambda_s - \mu_s$) или, используя удельные средние скорости (которыми чаще всего оперируют экологи), можно записать, что

$$\bar{\lambda} (P - \hat{S}) = \bar{\mu} \hat{S}. \quad (9)$$

Решая это уравнение относительно равновесного числа видов (\hat{S}), получим

$$\hat{S} = \frac{\bar{\lambda} P}{\bar{\mu} + \bar{\lambda}}. \quad (10)$$

Уравнение (10) показывает, что \hat{S} возрастает с увеличением P и $\bar{\lambda}$ и уменьшается с увеличением $\bar{\mu}$. Обратите внимание также, что $\bar{\lambda} P$ равно λ_0 [ср. уравнение (10) с уравнением (6)], $\bar{\lambda}$ равно α в уравнении (3) и $\bar{\mu}$ равно β в уравнении (4).

Поскольку интенсивность расселения организмов убывает в зависимости от расстояния более или менее экспоненциально (рис. 9.7), Мак-Артур и Уилсон пришли к выводу, что скорость иммиграции должна снижаться с увеличением расстояния от исходной области расселения (рис. 9.8). Кроме того, они считают, что скорость исчезновения практически не зависит от этого расстояния, но, вообще говоря, должна возрастать с уменьшением размеров острова, поскольку на мелких островах могут обитать только небольшие разреженные популяции (рис. 9.9). [Представляя собой небольшую «мишень» для видов-колонизаторов, мелкие острова должны также характеризоваться более низкой скоростью иммиграции, чем другие похожие, но более крупные острова. Однако этот фактор, по-видимому, не имеет большого значения по сравнению с той ролью, которую играет экспоненциальное снижение числа иммигрантов в зависимости от расстояния (рис. 9.7).] Отметьте также, что при равноудаленности от исходной области расселения скорость оборота видов на мелких островах должна быть выше, чем на крупных (поэтому скорость оборота должна быть обратно связана с равновесной плотностью видов). Острова с упрощенным рельефом и небольшим числом типов местообитаний в общем должны также характеризоваться более высокой скоростью исчезновения, чем острова с пересеченной местностью и раз-

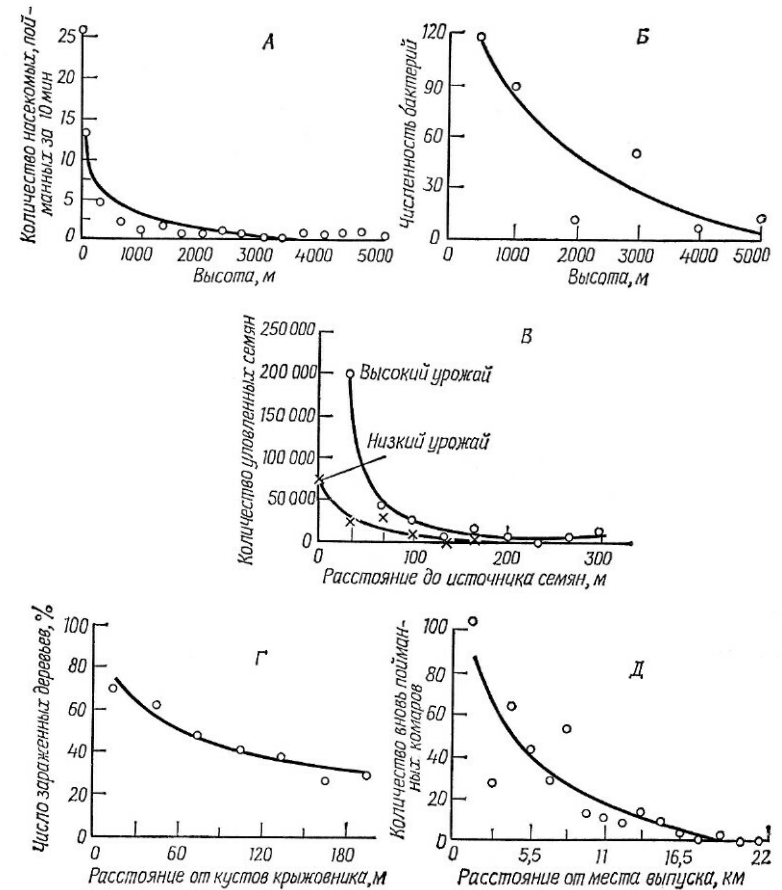


Рис. 9.7. Различные примеры расселения видов в пространстве (как по горизонтали, так и по вертикали). С увеличением расстояния число организмов сначала уменьшается быстро, а затем все более и более медленно. (Из Odum, 1959 по Wolfenbarger.)

нообразными местообитаниями, так как последние представляют иммигрантам больше возможностей для успешного закрепления и длительного существования. Наконец, группы островов, например архипелаги, должны характеризоваться более высокой скоростью иммиграции, чем рассеянные в океане или изолированные острова, поскольку внутри архипелага возможен обмен растениями и животными.

Одни выводы теории равновесия подтвердились фактами, другие, в особенности касающиеся скоростей оборота, проверить оказалось очень трудно.

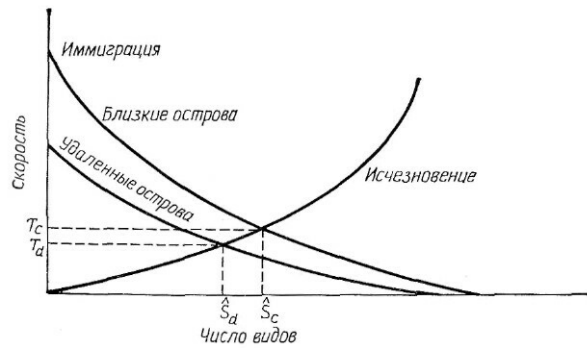


Рис. 9.8. Снижение скорости иммиграции в зависимости от удаленности исходной области расселения. В результате этого равновесное число видов на удаленных островах (\hat{S}_d) при прочих равных условиях будет меньше, чем на близлежащих (\hat{S}_c). Последние должны также характеризоваться более высокими скоростями смены фауны ($T_c > T_d$).

Гипотеза компрессии

Под давлением интенсивной межвидовой конкуренции многие организмы сокращают диапазон использования общих микроместообитаний и (или) других ресурсов (см. гл. 6 и 7). Подобная регуляция протекает в масштабе экологического времени, в течение жизни данного организма. Факты такого сокращения ниш в сочетании с теоретическими предпосылками привели к появлению так называемой гипотезы компрессии (MacArthur, Wilson, 1967), согласно которой, по мере проникновения в сообщество все большего

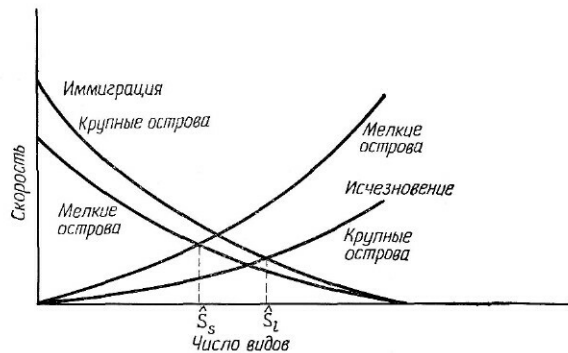


Рис. 9.9. Скорости исчезновения слабо зависят от расстояния до исходной области расселения, но они, как правило, связаны обратной зависимостью с размерами острова и (или) сложностью. На крупных островах скорости иммиграции могут быть несколько выше, поскольку такие острова представляют собой более крупную «мишень» для потенциальных вселенцев. Таким образом, при прочих равных условиях на мелких островах равновесное число видов (\hat{S}_s) будет меньше, чем на крупных (\hat{S}_l).

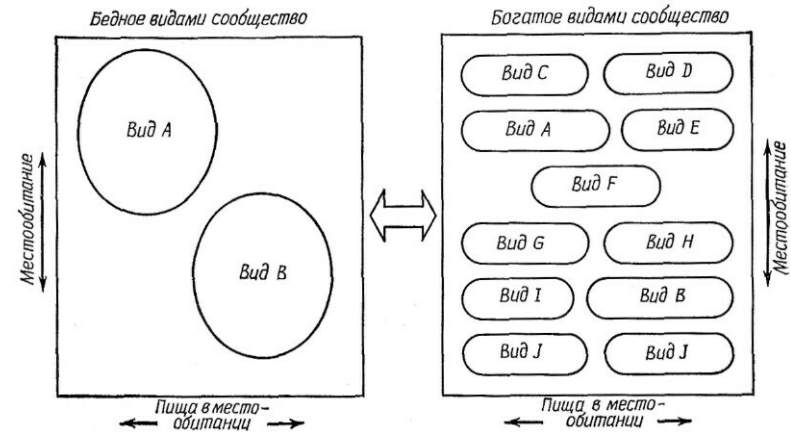


Рис. 9.10. Схематическая иллюстрация гипотезы компрессии. По мере заселения местообитания все большим числом видов каждый отдельный вид под давлением межвидовой конкуренции сокращает диапазон эксплуатируемых местообитаний; в то же время диапазон потребляемой пищи должен быть возрасти, либо остаться приблизительно прежним. И наоборот, если вид заселяет местообитание, где других видов мало, то отсутствие сильной межвидовой конкуренции часто приводит к увеличению разнообразия эксплуатируемых местообитаний (или микроместообитаний). Гипотеза компрессии справедлива только для экологического времени и не приложима к эволюционным сдвигам ниш. (Mac Arthur, Wilson, 1967. The Theory of Island Biogeography. Авторское право 1967. Princeton University Press. Перепечатано с разрешения Princeton University Press.)

числа видов ниши места сокращаются, а пищевые ниши остаются неизменными или расширяются (рис. 9.10). Любой пригодный пищевой объект должен быть съеден независимо от того, какой интенсивности достигает конкуренция, но выбор мест кормления у животного определяется *ожиданием* урожая, который в результате усиления конкуренции будет резко снижен в некоторых участках местообитания (см. также с. 288—291). Таким образом, гипотеза компрессии приводит к выводу, что местообитания, которые используются в масштабе непродолжительного, незволюционного времени с усилением конкуренции должны сокращаться, а спектр потребляемой пищи — расширяться или оставаться неизменным. Кроме того, если присутствие конкурентов приводит к снижению общего уровня доступной пищи более или менее одинаково на всех участках маршрута кормления вида, то это благоприятствует расширению ниши.

Гипотеза связи морфологической изменчивости с шириной ниши

Неспециализированность вида может быть обусловлена действием двух разных механизмов: 1) популяция может быть представле-

на разнообразными фенотипами, каждый из которых использует только часть общего диапазона ресурсов, и (или) 2) каждая особь популяции, будучи достаточно пластичной, может использовать все ресурсы, используемые популяцией. Рафгарден (Roughgarden, 1972) называет эти компоненты ширины ниши соответственно межфенотипическим и внутрифенотипическим (см. рис. 7.12). Фенотипическая изменчивость популяции, позволяющая разным фенотипам эксплуатировать разные ресурсы, должна способствовать увеличению общего диапазона ресурсов, используемых популяцией. Кроме того, поскольку при расширении ниши за счет межфенотипического компонента уменьшается перекрытие ниш членов популяции, можно ожидать ослабления среднего уровня конкуренции между фенотипами.

Островные виды, частично освободившиеся от межвидовой конкуренции, нередко используют более широкий диапазон местобитаний, чем материковые виды — это явление часто называют «экологическим высвобождением». Ван Вален (Van Valen, 1965) считает, что ослабление конкурентного давления со стороны других видов, кроме того, должно приводить к усилению морфологической изменчивости, так как оно способствует расширению ниш. Он постулировал, что одни и те же виды на островах часто должны быть морфологически более изменчивыми, чем на материках; у пяти из шести изученных видов птиц, имеющих на некоторых островах более широкие ниши, Ван Вален и в самом деле обнаружил такое увеличение фенотипической изменчивости. Однако Грант (Grant, 1967) выявил уменьшение морфологической изменчивости (оцениваемой по длине крыла, хвоста, плюсны и клюва) в некоторых популяциях островных птиц Мексики по сравнению с материковыми популяциями. Позднее Гранту (Grant, 1971) не удалось выявить четких тенденций изменчивости длины плюсны в материковых и островных популяциях мексиканских птиц. Он высказал предположение, что в пространственно-однородной среде отбор благоприятствует невысокой изменчивости в пищевой экологии и морфологии особей, элиминируя тех из них, которые сильно отличаются от среднего фенотипа, а в пространственно-неоднородной (пятнистой) среде может наблюдаться обратная картина.

Соул и Стюарт (Soule, Stewart, 1970) пересмотрели эту гипотезу и несколько ее изменили: неспециализированные виды, имеющие широкую нишу, должны характеризоваться большей фенотипической и морфологической изменчивостью, чем специализированные виды с узкой нишей (авторы назвали это предположение гипотезой связи изменчивости с шириной ниши). Однако Соул и Стюарт ее смогли показать, что неспециализированным видам африканских птиц, таким, например, как вороны, действительно присуща большая морфологическая изменчивость, нежели специализированным. Ван Вален и Грант (Van Valen, Grant, 1970) подчеркивают, что большая ширина ниши у этих ворон может быть обусловлена

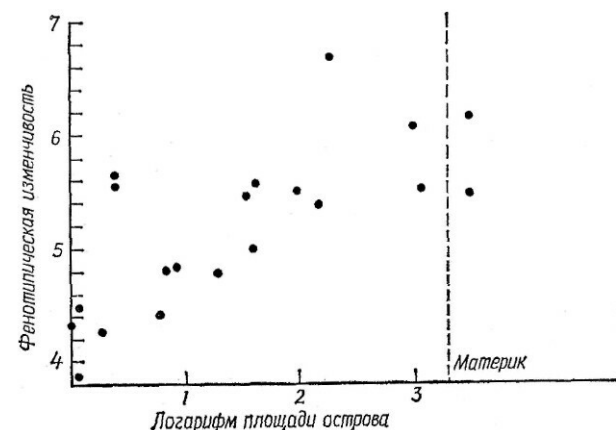


Рис. 9.11. Зависимость общей изменчивости восьми фенотипических признаков ящерицы *Uta stansburiana* от площади 18 островов (отложены в логарифмическом масштабе), расположенных в Калифорнийском заливе, и 2 материковых областей. Изменчивость возрастает с увеличением площади. (По Soule, 1971.)

прежде всего внутрифенотипической пластичностью в использовании ресурсов, а высокой морфологической изменчивости в данном случае может и не быть.

Представляет интерес также тот факт, что, хотя виды, обитающие в тропиках, считаются более специализированными, чем виды умеренной зоны, размеры клюва у некоторых тропических птиц характеризуются по крайней мере такой же изменчивостью, как размеры клюва у видов северной умеренной зоны (Willson, 1969). Совершенно очевидно, что связь между морфологической изменчивостью и шириной ниши получит правильную оценку, только после накопления большого количества новых данных.

Гипотеза связи изменчивости с потоком генов

Генетическая и морфологическая изменчивость популяций ящериц *Uta stansburiana* на крупных островах Калифорнийского залива выше, чем на мелких (Soule, 1971, и рис. 9.11). Для объяснения этого факта была выдвинута гипотеза, которая является альтернативой гипотезе о связи изменчивости с шириной ниши. Гипотеза связи изменчивости с потоком генов постулирует, что обмен генами между местообитаниями, которые различаются по своей селективной среде, порождает генетическую изменчивость в популяциях, занимающих промежуточное пространственное положение (см. также с. 186). Важное отличие этой гипотезы — отрицание адаптивного значения широкой генетической и фенотипической изменчивости, которая считается лишь неизбежным побочным следствием гетерогенности среды и перемещения организмов

мов. В гипотезе связи изменчивости с шириной ниши усиление изменчивости рассматривают как адаптивную реакцию. Для оценки роли потока генов в поддержании изменчивости природных популяций потребуются дополнительные исследования.

НЕКОТОРЫЕ ПРИМЕРЫ ОСТРОВОВ КАК ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ЭКСПЕРИМЕНТОВ

Дарвиновы вьюрки

Галапагосские острова представляют собой архипелаг, состоящий из сравнительно небольших островов вулканического происхождения, расположенных в глубоководной части океана на расстоянии примерно 970 км к западу от побережья Эквадора (рис. 9.12). Они заселены группой удивительных птиц, которые прекрасно иллюстрируют несколько эволюционных и экологических принципов. В орнитофауне Галапагосских островов доминируют дарвиновы вьюрки, названные так в честь первого эволюциониста, который их изучал и оценил их значение. Из 26 видов наземных птиц, издревле обитающих на этом архипелаге (т. е. тех видов, которые встречались здесь до интродукции человеком новых форм), 13 представлены вьюрками (кроме них присутствуют 4 вида пересмешников, 2 — мухоловок, 2 — сов, 1 вид ястребов, 1 — голубей, 1 — кукушек, 1 — славок и 1 — ласточек).

Этот архипелаг (состоящий из 16 больших островов и россыпи мелких островков) возник в результате вулканической деятельности, происходившей на дне океана около 1 млн. лет назад; следовательно, первоначально он не был заселен организмами, а вся его биота сформировалась из представителей материковых видов. Из-за большой удаленности Галапагосских островов немногие виды растений и животных смогли их заселить. (Тем не менее близость этих островов к экватору делает их особенно уязвимыми для инвазий, которые могли происходить благодаря «плотам» и плавучим предметам, выносимым в море экваториальным течением.)

Принято считать, что 13 видов вьюрков произошло от одного предкового материкового вида, поселившегося на этих островах много лет назад. (Эти виды достаточно похожи друг на друга и выделяются систематиками в отдельное подсемейство вьюрков — эндемиков Галапагосских островов и острова Кокос.) Архипелаги представляют собой идеальные места для географической изоляции и видообразования, особенно в таких группах наземных птиц, как вьюрки, которые с трудом преодолевают большие водные пространства. Благодаря различным давлениям отбора на разных островах подобные эффективно изолированные популяции дивергируют и вырабатывают специфические адаптации. Кроме того, между ними время от времени происходит обмен особями, что при-

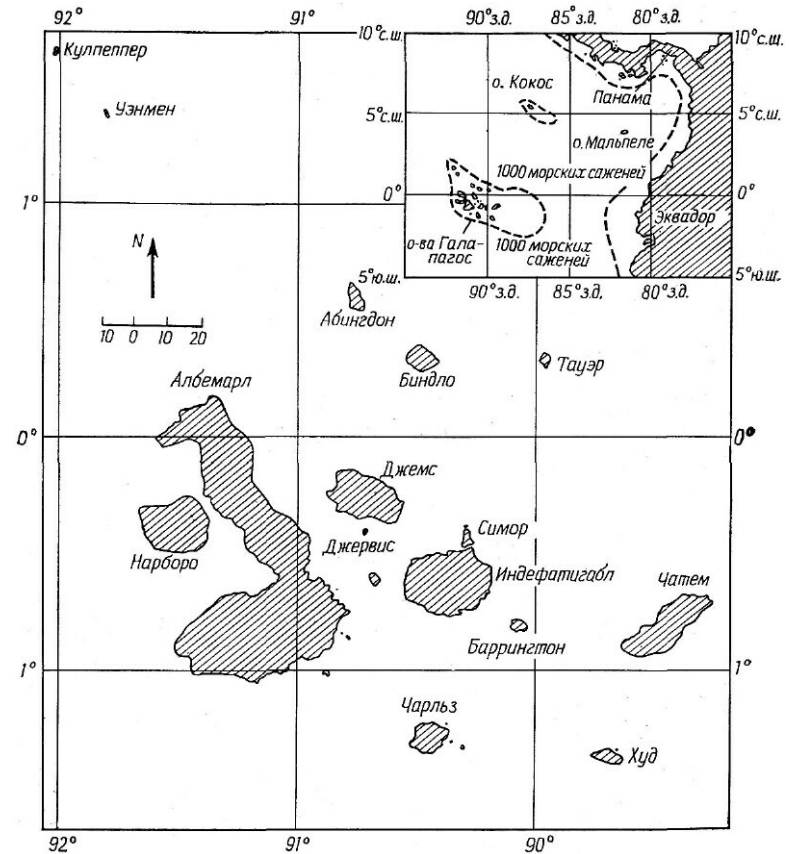


Рис. 9.12. Две карты главных островов Галапагосского архипелага. (Вставка из Lack, 1947. Большая карта из Bowman, 1961; первоначально опубликована University of California Press. Перепечатано с разрешения правления University of California.)

водит к усилению межвидовой конкуренции, способствующей разделению (диверсификации) ниш.

Необходимость для видообразования и адаптивной радиации двух факторов — географической изоляции и последующего обмена особями между островами — можно продемонстрировать на примере вьюрка острова Кокос *Pinaroloxias inornata*. Остров Кокос — это одиночный остров, находящийся в нескольких сотнях километров к северу от Галапагосских островов и отделенный примерно таким же расстоянием от материка (рис. 9.12, вставка). Несмотря на довольно большое разнообразие местообитаний, его населяет только один вид вьюрков. Генофонд *Pinaroloxias* никогда не был расщеплен потому, что возможность географической изо-

ляции и ослабления потока генов отсутствовала. Можно предположить, что этот вид окажется неспециализированным, и его популяция, вероятно, будет характеризоваться высоким уровнем фенотипической изменчивости.

Адаптивная радиация галапагосских вьюрков привела к возникновению 3 родов, представители которых различаются по местам кормления, способам добывания пищи и качеству потребляемого корма. Так называемые земляные вьюрки (*Geospiza*) насчитывают 6 видов ширококлювых птиц, которые кормятся на земле

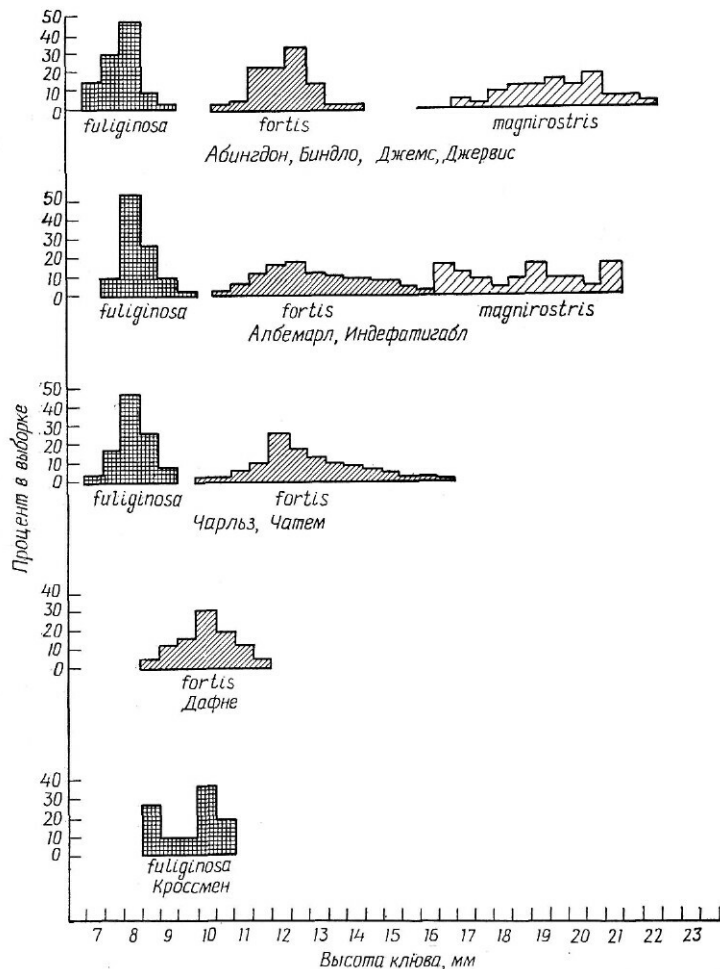


Рис. 9.13 Гистограммы высоты клювов нескольких видов дарвиновых вьюрков популяции *Geospiza* для разных островов. При аллопатрии на островах Дафне и Кроссмен *G. fortis* и *G. fuliginosa* имеют клювы очень близких размеров, а при симпатрии (три верхних ряда гистограмм) диапазоны высоты их клювов полностью разделены. (Из Lask, 1947.)

Таблица 9.2. Распределение дарвиновых вьюрков на различных крупных островах Галапагосского архипелага

Виды	Абингдон	Альбемарл	Баррингтон	Биндло	Чарльз	Чатем	Кулпеллер	Дункан	Худ	Индефатигабл	Джемс	Джервис	Нарборо	Самор	Тауэр	Уэплен
<i>Geospiza magnirostris</i>	+	+	+	+	+	-	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+
<i>Geospiza fortis</i>	+	+	+	+	+	+	-	+	-	+	+	+	+	+	-	-
<i>Geospiza fuliginosa</i>	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	-	+
<i>Geospiza difficilis</i>	+	-	-	-	-	-	+	-	-	+	+	-	+	-	+	+
<i>Geospiza scandens</i>	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	-	-
<i>Geospiza controstris</i>	-	-	-	-	-	-	+	-	+	+	+	+	+	+	+	-
<i>Camarhynchus crassirostris</i>	+	+	-	+	+	+	-	+	-	+	+	+	+	-	-	-
<i>Camarhynchus psittacula</i>	+	+	+	+	+	-	-	+	-	+	+	+	+	+	-	-
<i>Camarhynchus pauper</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Camarhynchus parvulus</i>	+	+	+	-	+	+	-	+	-	+	+	+	+	+	-	+
<i>Camarhynchus pallidus</i>	-	+	-	-	-	+	-	+	-	+	+	-	+	-	-	-
<i>Camarhynchus heliobates</i>	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Certhidea olivacea</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-
Общее число видов на 1 остров	9	10	7	7	9	7	4	9	3	10	10	9	9	8	4	5

¹ По Bowman, 1961. Впервые опубликовано University of California Press. Перепечатано с разрешения The Regents of the University of California.

семенами разного типа и размеров, а также цветками кактуса *Opuntia*. Род *Camarhynchus*, представленный древесными вьюрками и называемый так потому, что эти птицы кормятся на деревьях, также состоит из 6 видов и характеризуется более тонким клювом. Один из этих видов питается растительной пищей, а остальные 5 — насекомыми разного размера, которых они добывают различными способами (например, «дятловый» вьюрок в поисках насекомых зондирует трещины и углубления палочками и иголками кактусов подобно тому, как дятел пользуется своим длинным и заостренным языком). Представители обособленного монотипического рода славковых вьюрков *Certhidea olivacea* встречаются чуть ли не на всех крупных и мелких островах архипелага и гнездятся практически в любых местообитаниях.

Отдельный остров могут населять от 3 до 10 видов вьюрков в разных сочетаниях (табл. 9.2). Длина и высота клюва у видов сильно меняются на различных островах (рис. 9.13), что, по-видимому, отражает различия в условиях среды, в том числе разное давление межвидовой конкуренции. По сути дела, рис. 9.13 ил-

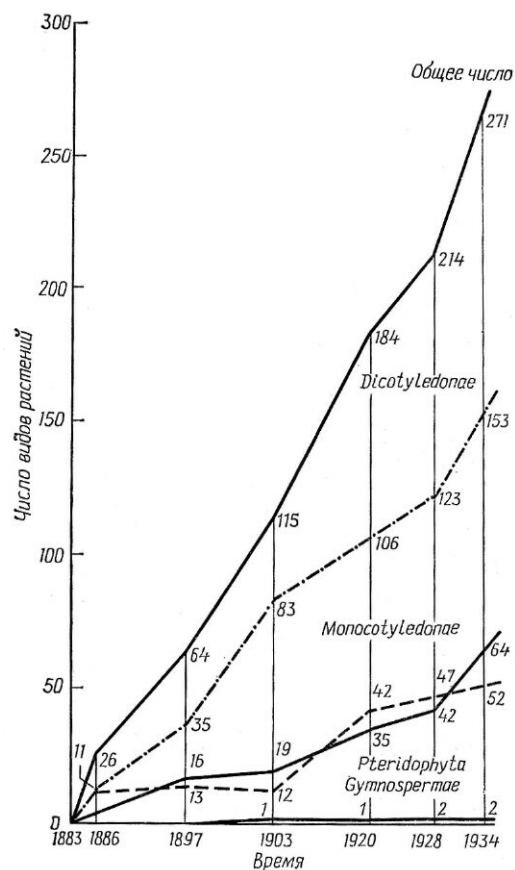


Рис. 9.14. Число видов растений, зарегистрированных на трех островах группы Кракатуа в период с 1883 по 1934 г. (Из MacArthur, Wilson, 1967. The Theory of Island Biogeography. Авторское право 1967 Princeton University Press. Перепечатано с разрешения Princeton University Press.)

люстрирует смещение признаков по высоте клюва; небольшие острова Кроссмен и Дафне заселены только одним членом из пары очень сходных видов — либо *Geospiza fuliginosa*, либо *G. fortis*. На этих островах оба вида имеют клювы примерно одинаковых размеров (их высота равна 8,5—11 мм), тогда как на крупных островах, где оба вида встречаются симпатрически (острова Абингдон, Биндло, Джемс, Джервис, Албемарл, Индефатигабл, Чарльз и Чатем — верхняя часть рис. 9.13), диапазоны высоты клювов полностью разделены, причем *G. fuliginosa* имеет невысокий клюв (около 7—9 мм), а *G. fortis* — высокий (около 10—14 или 16 мм). Размеры клюва, несомненно, в большой степени обуславливают размеры потребляемых птицами пищевых объектов (определение видов также основано на сравнении клювов).

Крупные острова Галапагосского архипелага характеризуются более разнообразными местообитаниями, в результате чего они заселены большим числом видов вьюрков, чем мелкие острова.

Таблица 9.3. Число видов наземных птиц и птиц пресноводных водоемов на островах Кракатуа и Верлейтен по трем учетам и число видов, «утраченных» в промежутках между учетами

	1908			1919—1921		
	Немигрирующие	Мигрирующие	Общее	Немигрирующие	Мигрирующие	Общее
Кракатуа	13	0	13	27	4	31
Верлейтен	1	0	1	27	2	29

	1932—1934			Число «утраченных» видов	
	Немигрирующие	Мигрирующие	Общее	с 1908 по 1919—1921	с 1919—1921 по 1932—1934
Кракатуа	27	3	30	2	5
Верлейтен	29	5	34	0	2

¹ Из MacArthur, Wilson, 1967 по Dammerman.

Кроме того, общее число видов вьюрков убывает с возрастанием «средней степени изоляции» или средним расстоянием до других островов: в то же время число эндемичных видов растет с ростом изоляции (Hamilton, Rubinoff, 1963, 1967).

Кракатуа

В 1883 г. на небольшом острове Кракатуа, расположенном между Явой и Суматрой (см. рис. 9.2), несколько раз в течение 3 мес происходило извержение вулкана. Весь Кракатуа и два близлежащих острова покрылись слоем горячей лавы, пемзы и пепла толщиной в 30 м и более. Острова раскалились до такой степени, что в течение нескольких месяцев после окончания извержения падающий на них дождь превращался в пар. Крайне маловероятно, чтобы хоть один из организмов после этого выжил. Повторное заселение острова животными и растениями Суматры (расположенной примерно в 25 км) и Явы происходило быстро, и к 1921 г. число постоянноживущих видов птиц можно было сравнить с их числом на любом небольшом острове в этом районе, имеющем примерно 20 км² (площадь Кракатуа после извержения) (рис. 9.4). В период с 1921 по 1933 г. общее число видов птиц не изменилось, но состав орнитофауны изменился (табл. 9.3). Этот пример показывает, что у таких подвижных организмов, как птицы, плотность видов быстро достигает уровня равновесия. С другой стороны, число видов растений продолжало быстро увеличиваться

после последнего учета в 1934 г. (рис. 9.14). Очевидно, пришло время еще раз отправиться в экспедицию на остров Кракатау для описания флоры и фауны.

Цикл развития таксонов

Полагают, что многие островные виды претерпевают ряд эволюционных изменений, называемых циклом развития таксонов, которые в конечном счете могут привести к возрастанию вероятности их вымирания (Wilson, 1961; MacArthur, Wilson, 1967; Ricklefs, Cox, 1972). В соответствии с этой гипотезой в начале цикла вид широко распространен, встречается на многих островах и продолжает расселяться. Дифференцировка на отдельные островные популяции еще только начинается либо вообще отсутствует. Вид адаптирован к сравнительно нестабильным краевым местообитаниям, например к берегам рек и лесным полянам. На более поздних стадиях цикла популяции, находящиеся на разных островах, постепенно разделяются, но вид все еще имеет широкое распространение. На этой стадии он проникает в устойчивые местообитания, такие, как старый лес, где вынужден существовать в окружении большого числа местных видов. Вслед за этим после локального вымирания популяций отдельных островов дифференцированный вид оказывается ограниченным, и его ареал распадается на фрагменты. В конце концов по завершении цикла он остается лишь на каком-нибудь одном острове (и становится эндемичным для данного острова). Иногда некоторые виды могут вновь перемещаться в краевые местообитания, где посторонних видов немного, и тогда цикл начинается заново. Риклефс и Кокс (Ricklefs, Cox, 1972) приводят доводы в пользу того, что цикл развития таксона у данного вида протекает в результате ответных контрадаптаций других членов островной биоты. По мере развития цикла *r*-отбор сменяется *K*-отбором. Так как вид постепенно теряет необходимость заселять краевые местообитания, но больше вынужден конкурировать с видами устойчивых местообитаний, его способность к расселению утрачивается. Снижение способности расселяться и усиление адаптации к локальным условиям среды в свою очередь благоприятствуют видообразованию и развитию эндемизма. Вновь прибывшие колонисты в общем освобождены от груза контрадаптации, что позволяет им успешно расселяться по нестабильным местообитаниям всей системы островов. На мелких и удаленных островах могут долгое время существовать старые популяции эндемиков (с. 218), таких, как вьюрок острова Кокос. Хотя понятие цикла развития таксона приложимо не ко всем видам, оно наверняка годится не только для островной, но и для материковой фауны. Вместе с тем до сих пор мало кто пытался интерпретировать экологию материковых популяций с точки зрения упомянутых контрадаптаций.

Эксперимент по дефаунации

Интересный экологический опыт проделали Симберлов и Уилсон (Simberloff, Wilson, 1970, и ссылки в их работе). После тщательного учета представители всей фауны членистоногих нескольких крошечных мангровых островков на отмелях Флориды были уничтожены с помощью окуливания метилбромидом. Затем более двух лет исследователи наблюдали за развитием процесса реколонизации. Повторное заселение членистоногими происходило быстро — через каких-нибудь 200 дней число видов на островках стабилизировалось (рис. 9.15). Несмотря на то что в исследуемый период скорость оборота оставалась довольно высокой, число видов на островках сохранялось относительно постоянным на протяжении почти двух лет, что служит хорошим доказательством установления равновесия. На двух островах (E1 и E2) равновесная плотность видов после уничтожения фауны была немного ниже этой плотности до начала опыта. Наблюдаемое уменьшение равновесного числа видов может свидетельствовать о том, что виды, вновь заселившие эти острова, представляют друг для друга большую помеху, нежели члены первоначальных сообществ. Вместе с тем подобное уменьшение плотности видов может быть обусловлено тем, что новые иммигранты не так хорошо приспособлены к эксплуатации ресурсов, как их предшественники. Как бы то ни было, приведенные результаты показывают, что фактический состав островной фауны отчасти сам по себе может определять равновесное число видов.

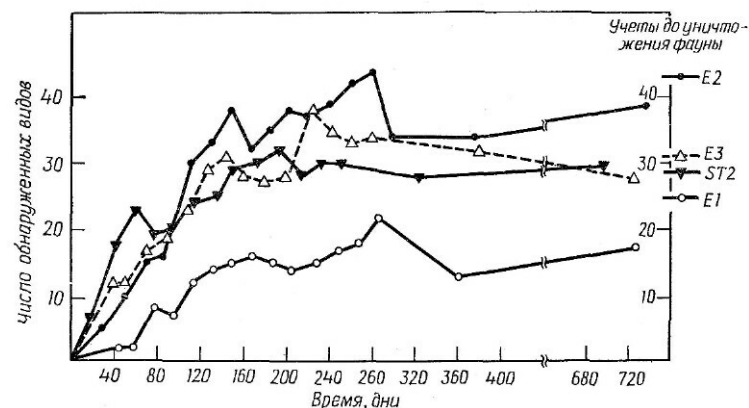


Рис. 9.15. Кривые заселения четырех небольших мангровых островов Флорида-Кис (число видов членистоногих в зависимости от времени) после полного уничтожения фауны членистоногих. Растительности был нанесен сравнительно небольшой ущерб. Сначала число видов на каждом острове росло, а потом стабилизировалось на уровнях плотности видов, довольно близких к значениям, зарегистрированным до уничтожения фауны (последние отмечены на вертикальной оси справа). (По Simberloff, Wilson, 1969. С разрешения Duke University Press.)

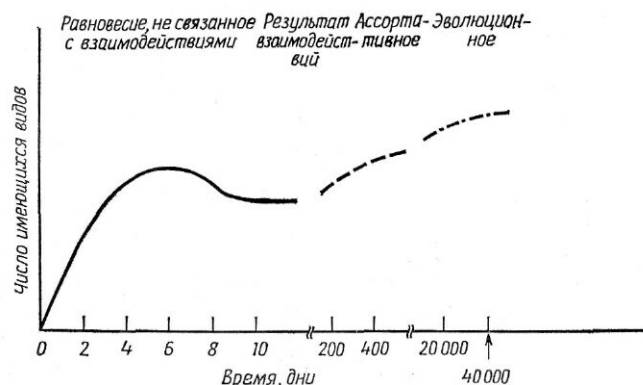


Рис. 9.16. Гипотетический ряд равновесных состояний сообщества, возникающих на острове с течением времени. Взяты произвольный масштаб времени с целью показать только, что для установления ассортативного и эволюционного равновесий требуются гораздо большие периоды (см. текст). (Из Wilson, 1969.)

Уилсон (Wilson, 1969) высказал предположение, что островное сообщество может пройти через несколько следующих друг за другом четких стадий равновесия (рис. 9.16). Поначалу равновесие числа видов должно возникнуть еще до того, как популяции достигнут демографического постоянства и уравниваются друг друга. Это равновесие будет «невзаимодействующим». Затем в результате насыщения острова особями, которое повлечет за собой усиление взаимодействия хищник—жертва и конкуренции, наступит второй этап, этап равновесия, основанного на взаимодействиях. Обе стадии должны пройти довольно быстро. Уилсон выделяет еще два типа равновесий, для установления которых требуется гораздо больше времени. По мере вселения новых видов и вымирания старых состав островной биоты может постепенно изменяться до тех пор, пока из имеющегося видового фонда не подберется группа видов, которым присущи самые низкие скорости исчезновения. Уилсон называет это состояние «ассортативным» равновесием. Наконец, при наличии еще более длительного промежутка времени присутствующие виды могут эволюционировать по пути минимизации скорости вымирания, и тогда установится «эволюционное» равновесие (Wilson, 1969).

ПРИКЛАДНАЯ БИОГЕОГРАФИЯ: ПЛАНИРОВАНИЕ ПРИРОДНЫХ ЗАПОВЕДНИКОВ

Несколько веков назад сотни и тысячи квадратных километров на среднем Западе США были покрыты высокотравной прерией. Сегодня это природное сообщество практически исчезло. С устрашающей скоростью уничтожаются равнинные дождевые тропические леса. Естественные сообщества всех типов быстро вытесняют-

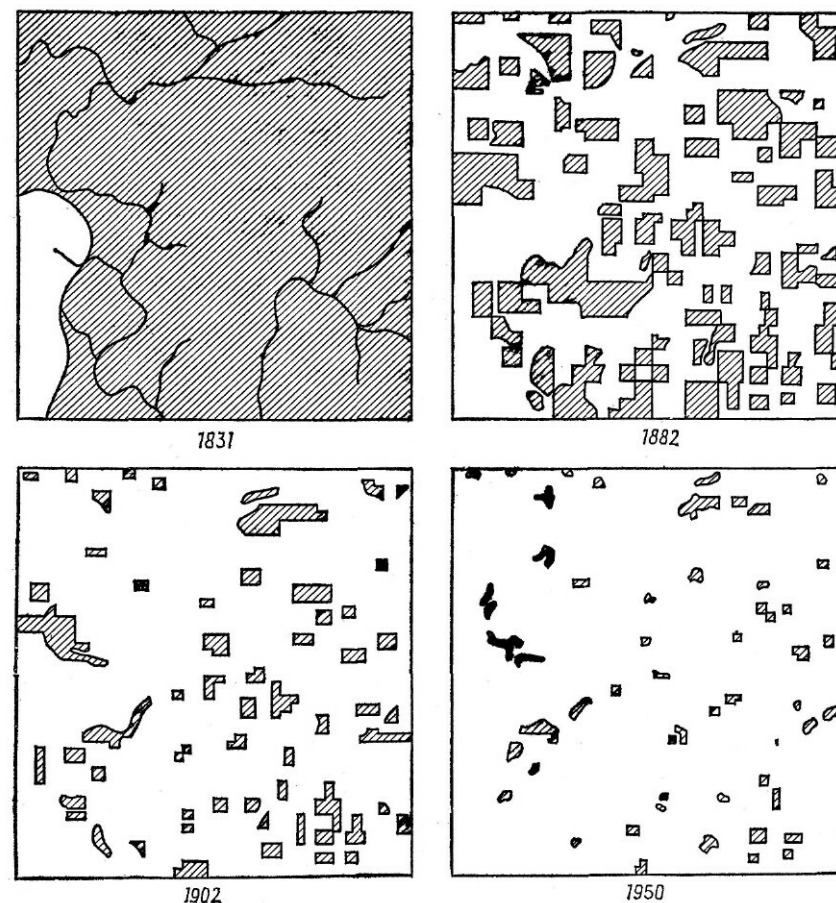


Рис. 9.17. Изменения в характере распределения леса, начавшиеся под влиянием человека полтора века назад. Периметр всей изображенной площади (в штате Висконсин) составляет 10 км. Дробление леса на участки привело к образованию многочисленных очень мелких островков местообитаний. (Из Curtis J. T. The Modification of Mid-Latitude Grasslands and Forests by Man. In: W. L. Thomas, Jr. (ed.), Man's Role in Changing the Face of the Earth. Авторское право 1956. The University of Chicago.)

ся перевыпасаемыми пастбищами, полями с эродированной почвой, искусственными озерами, площадками для гольфа, дорогами, стоянками автомашин и жилищными постройками. Ни одно из сообществ Земли не сохранило первозданный вид — все они нарушены либо вследствие применения пестицидов или других поллюантов, либо в результате интродукций или вымирания видов. Но даже остатки поврежденных биомов люди продолжают дробить на все более мелкие изолированные островки естественных местообитаний

(рис. 9.17). Как и предсказывает теория равновесия островной биогеографии, разнообразие фауны и флоры в подобных изолятах убывает в результате локального вымирания видов (некоторые виды, например странствующий голубь и, вероятно, белоклювый дятел, были полностью уничтожены). Виды крупных животных, занимающие высокие трофические уровни, исчезают раньше мелких животных, относящихся к низким трофическим уровням. К сожалению, остается еще много неизвестного относительно этих погибающих природных сообществ и их обитателей.

Принципы биогеографии можно с успехом использовать в планировании природных заповедников, создаваемых в целях защиты видов и местообитаний, подверженных опасности уничтожения. Допустим, требуется сохранить максимально высокое разнообразие растений и животных. Ясно, что один крупный монолитный заповедник будет обладать преимуществом перед любым числом мелких заповедников, занимающих одинаковую площадь. При прочих равных условиях охраняемая территория должна характеризоваться по возможности наибольшим разнообразием. Далее, отношение протяженности опушек заповедника к его площади должно быть минимальным. Создание коридоров для расселения или «мостиков» из естественных местообитаний между более крупными заповедниками облегчит миграции и будет способствовать поддержанию высокого разнообразия (исчезновение вида в одном заповеднике может компенсироваться его переселением из другого).

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Andrewartha, Birch, 1954; Krebs, 1972; MacArthur, 1972; MacArthur, Wilson, 1967; Udvardy, 1969; Watts, 1971.

Классическая-биогеография

Cracrait, 1974; Dansereau, 1957; Darlington, 1957, 1959, 1965; Dietz, Holden, 1970; Hesse, Allee, Schmidt, 1951; Kurten, 1969; MacArthur, 1959; Newbigin, 1936; Terborgh, 1971; Udvardy, 1969; Wallace, 1876; Wilson J. T., 1971, 1973.

Биогеография островов

Carlquist, 1965; MacArthur, Wilson, 1936, 1967; Maguire, 1963, 1971; Simberloff, 1974; Wilson, 1969; Wilson, Bossert, 1971.

Связь числа видов с площадью острова

Gleason, 1922, 1929; Krebs, 1972; MacArthur, Wilson, 1967; May, 1975; Odum, 1959, 1971; Preston, 1948, 1960, 1962a, 1962b.

Теория равновесия

Brown, 1971; MacArthur, Wilson, 1963, 1967; Simberloff, 1974; Wilson, 1969; Wilson, Bossert, 1971.

Гипотеза компрессии

Crowell, 1962; MacArthur, 1972; MacArthur, Pianka, 1966; MacArthur, Diamond, Rarr, 1972; Schoener, 1974b.

Гипотеза связи морфологической изменчивости с шириной ниши

Grant 1967, 1971; Orians', 1974; Rothstein, 1973; Roughgarden, 1972; Soule, Stewart, 1970; Van Valen, 1965; Van Valen, Grant, 1970; Willson, 1969.

Гипотеза связи изменчивости с потоком генов

Ehrlich, Raven, 1969; Ford, 1964; Gilbert, Singer, 1973; Levins, 1964; Soule, 1971; Wilson, Bossert, 1971.

Некоторые примеры островов как экологических экспериментов

Carlquist, 1965; MacArthur, 1972; MacArthur, Wilson, 1967.

Дарвиновы вьюрки

Bowman, 1961; Hamilton, Rubinoff, 1963, 1967; Lack, 1947.

Кракатау

Dammerman, 1948; Docters van Leeuwen, 1936; MacArthur, Wilson, 1967.

Цикл развития таксонов

MacArthur, Wilson, 1967; Ricklefs and Cox, 1972; Wilson, 1961.

Эксперимент по дефаунации

Simberloff, Wilson, 1970; Wilson, 1969.

Прикладная биогеография: планирование природных заповедников

Terborgh, 1974a, 1974b; Wilson, Willis, 1975.

- Abrams P., 1975. Limiting similarity and the form of the competition coefficient, *Theoret. Pop. Biol.*, **8**, 356—375.
- Abrams P., 1976. Niche overlap and environmental variability, *Math. Biosci.*, **28**, 357—372.
- Alcock L., 1975. *Animal behavior. An evolutionary approach*, Sinauer, 547 pp.
- Alexander R. D., 1974. The evolution of social behavior, *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **5**, 325—383.
- Allee W. C., 1951. *Cooperation among animals with human implications*, Schuman, New York (Revised Edition of *Social Life of Animals*, Norton, New York, 1938), 233 pp.
- Allee W. C., Emerson A. E., Park O., Park T., Schmidt K. P., 1949. *Principles of animal ecology*, Saunders, Philadelphia, 837 pp.
- Anderson W. W., 1971. Genetic equilibrium and population growth under density-regulated selection, *Amer. Natur.*, **105**, 489—498.
- Andrewartha H. G., 1961. *Introduction to the study of animal populations*, Methuen, London, 281 pp.
- Andrewartha H. G., 1963. Density dependence in the Australian thrips, *Ecology*, **44**, 218—220.
- Andrewartha H. G., Birch L. C., 1953. The Lotka-Volterra theory of interspecific competition, *Aust. J. Zool.*, **1**, 174—177.
- Andrewartha H. G., Birch L. C., 1954. *The distribution and abundance of animals*, University of Chicago Press, Chicago, 782 pp.
- Arnold S. J., 1972. Species densities of predators and their prey, *Amer. Natur.*, **106**, 220—236.
- Ashmole N. P., 1963. The regulation of numbers of tropical oceanic birds, *Ibis*, **103b**, 458—473.
- Ayala F. L., 1968. Genotype, environment and population numbers, *Science*, **162**, 1453—1459.
- Ayala F. J., Gilpin M. E., Ehrenfeld I. G., 1973. Competition between species: theoretical models and experimental tests, *Theoret. Pop. Biol.*, **4**, 331—355.
- Bailey I. W., Sinnott E. W., 1916. The climatic distribution of certain types of angiosperm leaves, *Amer. J. Bot.*, **3**, 24—39.
- Baker H. G., 1970. Evolution in the tropics, *Biotropica*, **2**, 101—111.
- Baker J. K., 1938. The evolution of breeding systems. In: *Evolution, essays presented to E. S. Goodrich*, Oxford Univ. Press, London.
- Bartholomew G. A., 1972. Body temperature and energy metabolism. Chapter 8 (pp. 298—368), M. S. Gordon (Ed.), *Animal physiology: Principles and Adaptations*, Macmillan, New York.
- Bartlett M. S., 1960. Stochastic population models in ecology and epidemiology, Methuen, London, 90 pp.
- Bartlett P. N., Gates D. M., 1967. The energy budget of a lizard on a tree trunk, *Ecology*, **48**, 315—322.
- Beard J. S., 1955. The classification of tropical American vegetation types, *Ecology*, **36**, 89—100.
- Beauchamp R. S. A., Ulyott P., 1932. Competitive relationships between certain species of fresh-water triclads, *J. Ecol.*, **20**, 200—208.
- Benson S. B., 1933. Concealing coloration among some desert rodents of the southwestern United States, *Univ. Calif. Publ. Zool.*, **40**, 1—70.
- Benson W. W., 1972. Natural selection for Mullerian mimicry in *Heliconius erato* in Costa Rica, *Science*, **176**, 936—939.
- Benson W. W., Brown K. S., Jr., Gilbert L. E., 1975. Coevolution of plants and herbivores: Passion flower butterflies, *Evolution*, **29**, 659—680.
- Bernal J. D., 1967. *The origin of life*, World, Cleveland, 345 pp. [Имеется перевод: Бернал Дж. Возникновение жизни.— М.: Мир, 1969.]
- Bertalanffy L., 1957. Quantitative laws in metabolism and growth, *Quart. Rev. Biol.*, **32**, 217—231.
- Bertalanffy L. (Ed.), 1969. *General systems theory: foundations, development, applications*, Braziller, New York, 290 pp.
- Beverton R. J. H., Holt S. J., 1957. On the dynamics of exploited fish populations, *Great Brit. Min. Agr. Fish. Food, Fish. Invest. Ser. 2*, **19**, 1—533.
- Billings W. D., 1964. *Plants and the ecosystem*, Wadsworth, Belmont, Calif.
- Birch L. C., 1948. The intrinsic rate of natural increase of an insect population, *J. Anim. Ecol.*, **16**, 15—26.
- Birch L. C., 1953. Experimental background to the study of the distribution and abundance of insects. III. The relations between innate capacity for increase and survival of different species of beetles living together on the same food, *Evolution*, **7**, 136—144.
- Birch L. C., 1957. The meanings of competition, *Amer. Natur.*, **91**, 5—18.
- Birch L. C., Ehrlich P. R., 1967. Evolutionary history and population biology, *Nature*, **214**, 349—352.
- Black C. A., 1968. *Soil-plant relationships*. (2nd ed.), Wiley, New York, 792 pp.
- Black G. A., Dobzhansky Th., Pavan C., 1950. Some attempts to estimate the species diversity and population density of trees in Amazonian forests, *Bot. Gaz.*, **111**, 413—425.
- Blair T. A., Fite R. C., 1965. *Weather elements*, Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N. J.
- Blair W. F., 1960. *The rusty lizard. A population study*, Univ. Texas Press, Austin, 185 pp.
- Bligh J., 1973. *Temperature regulation in mammals and other vertebrates*, Elsevier, North Holland, 436 pp.
- Blum H. F., 1968. *Time's arrow and evolution*, Princeton Univ. Press, Princeton, N. J., 232 pp.
- Blumenstock D. L., Thornthwaite C. W., 1941. Climate and the world pattern, pp. 98—127. In: *Climate and man*, U. S. Department of Agriculture Yearbook, Washington, D. C., 1248 pp.
- Bogue D. J., 1969. *Principles of demography*, Wiley, New York.
- Banner I. T., 1965. *Sze and cycle: an essay on the structure of biology*, Princeton Univ. Press, Princeton, N. J., 219 pp.
- Boorman S. A., Levitt P. R., 1972. Group selection on the boundary of a stable population, *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, **69**, 2711—2713.
- Boorman S. A., Levitt P. R., 1973. Group selection at the boundary of a stable population, *Theoret. Pop. Biol.*, **4**, 85—128.
- Bormann F. H., Likens G. E., 1967. Nutrient cycling, *Science*, **155**, 424—429.
- Botkin D. B., Miller R. S., 1974. Mortality rates and survival of birds, *Amer. Natur.*, **108**, 181—192.
- Bovbjerg R. V., 1970. Ecological isolation and competitive exclusion in two crayfish (*Orconectes virilis* and *Orconectes immunis*), *Ecology*, **51**, 225—236.
- Bowman R. L., 1961. Morphological differentiation and adaptation in the Galapagos finches, *Univ. Calif. Publ. Zoology*, Vol. 58, Univ. of Calif. Press, Berkeley, 326 pp.
- Braun-Blanquet J., 1932. *Plant sociology: the study of plant communities* (translated and edited by G. D. Fuller and H. C. Conard), McGraw-Hill, New York, 439 pp.
- Brian M. V., 1956. Exploitation and interference in interspecies competition, *J. Anim. Ecol.*, **25**, 339—347.

- Brockelman W. Y.*, 1975. Competition, the fitness of offspring and optimal clutch size, *Amer. Natur.*, **109**, 677–699.
- Brockelman W. Y., Fagen R. M.*, 1972. On modeling density-independent population change, *Ecology*, **53**, 944–948.
- Brody S.*, 1945. Bioenergetics and growth, Van Nostrand Reinhold, New York, 1023 pp.
- Brooks G. R., Jr.*, 1967. Population ecology of the ground skink, *Lygosoma laterale* (Say), *Ecol. Monogr.*, **37**, 71–87.
- Brower L. P.*, 1969. Ecological chemistry, *Sci. Amer.*, 220 (Mar.), 22–29.
- Brower L. P., Brower J.*, 1964. Birds, butterflies and plant poisons: a study in ecological chemistry, *Zoologica*, **49**, 137–159.
- Brown J. H.*, 1971. Mammals on mountaintops: nonequilibrium insular biogeography, *Amer. Natur.*, **105**, 467–478.
- Brown J. H., Feldmeth C. R.*, 1971. Evolution in constant and fluctuating environments: thermal tolerances of desert pupfish (*Cyprinodon*), *Evolution*, **25**, 390–398.
- Brown J. H., Lasiewski R. C.*, 1972. Metabolism of weasels: the cost of being long and thin, *Ecology*, **53**, 939–943.
- Brown J. L.*, 1964. The evolution of diversity in avian territorial systems, *Wilson Bull.*, **76**, 160–169.
- Brown L. L.*, 1966. Types of group selection, *Nature*, **211**, 870.
- Brown J. L.*, 1969. Territorial behavior and population regulation in birds, *Wilson Bull.*, **81**, 293–329.
- Brown J. L.*, 1975. The evolution of behavior, Norton, New York, 761 pp.
- Brown J. L., Orians G. H.*, 1970. Spacing patterns in mobile animals, *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **1**, 239–262.
- Brown W. L., Wilson E. O.*, 1956. Character displacement, *Syst. Zool.*, **5**, 49–64.
- Burges A., Raw F.* (Eds.), 1967. Soil biology, Academic Press, New York, 532 pp.
- Byers H. G.*, 1954. The atmosphere up to 30 kilometers. In: G. P. Kuiper (Ed.), *The earth as a planet*, Univ. Chicago Press, Chicago.
- Cain A. J.*, 1969. Speciation in tropical environments: summing up., *Biol. J. Linn. Soc.*, **1**, 233–236.
- Cain S. A.*, 1950. Life-forms and phytoclimate, *Bot. Rev.*, **16**, 1–32.
- Caldwell M. M., Fernandez O. A.*, 1975. Dynamics of great basin shrub root systems, pp. 38–51. In: N. F. Hadley (Ed.), *Environmental physiology of desert organisms*, Halstead, New York, 283 pp.
- Calvin M.*, 1969. Chemical evolution, Oxford Univ. Press, New York, 278 pp. [Кальвин М. Химическая эволюция. — М.: Мир, 1971.]
- Carlquist S.*, 1965. Island life: a natural history of the islands of the world, Natural History Press; Garden City, N. Y.
- Carpenter C. R.*, 1958. Territoriality: a review of concepts and problems, pp. 224–250. In: A. Roe and G. G. Simpson (Eds.), *Behavior and evolution*, Yale Univ. Press, New Haven, 557 pp.
- Case T. J., Gilpin M. E.*, 1974. Interference competition and niche theory, *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, **71**, 3073–3077.
- Caswell H., Koenig H. E., Resh J. A., Ross Q. E.*, 1972. An introduction to systems science for ecologists, pp. 4–78. In: B. Patten (Ed.), *Systems analysis and simulation in ecology*, Vol. II, Academic Press, New York, 592 pp.
- Caswell H., Reed F., Stephenson S. N., Werner P. A.*, 1973. Photosynthetic pathways and selective herbivory: a hypothesis, *Amer. Natur.*, **107**, 465–480.
- Gates R. G.*, 1975. The interface between slugs and wild ginger: some evolutionary aspects, *Ecology*, **56**, 391–400.
- Cafes R. G., Orians G. H.*, 1975. Successional status and the palatability of plants to generalized herbivores, *Ecology*, **56**, 410–418.
- Caughley G.*, 1966. Mortality patterns in mammals, *Ecology*, **47**, 906–918.
- Chambers K. L.* (Ed.), 1970. Biochemical coevolution, 29th Biology Colloquium, Oregon State Univ. Press, Eugene, 117 pp.
- Charlesworth B.*, 1971. Selection in density-regulated populations, *Ecology*, **52**, 469–474.

- Charnov E. L.*, 1973. Optimal foraging: some theoretical explorations. Ph. D. dissertation, Univ. of Washington, Seattle, 95 pp.
- Charnov E. L.*, 1976a. Optimal foraging: attack strategy of a mantid, *Amer. Natur.*, **110**, 141–151.
- Charnov E. L.*, 1976b. Optimal foraging: the marginal value theorem, *Theoret. Pop. Biol.*, **9**, 129–136.
- Charnov E. L., Krebs J. R.*, 1973. On clutch size and fitness, *Ibis*, **116**, 217–219.
- Charnov E. L., Krebs J. R.*, 1975. The evolution of alarm calls: altruism or manipulation? *Amer. Natur.*, **109**, 107–112.
- Charnov E. L., Orians G. H., Hyatt K.*, 1976. Ecological implications of resource depression, *Amer. Natur.*, **110**, 247–259.
- Chitty D.*, 1960. Population processes in the vole and their relevance to general theory, *Canad. J. Zool.*, **38**, 99–113.
- Chitty D.*, 1967a. The natural selection of self-regulatory behavior in animal populations, *Proc. Ecol. Soc. Australia*, **2**, 51–78.
- Chitty D.*, 1967b. What regulates bird populations? *Ecology*, **48**, 698–701.
- Charley B. I., Kennedy B. A.*, 1971. Physical geography: a systems approach, Prentice-Hall, London, 370 pp.
- Christian J. J., Davis D. E.*, 1964. Endocrines, behavior and population, *Science*, **146**, 1550–1560.
- Clapham W. B.*, 1973. Natural ecosystems, Macmillan, New York, 248 pp.
- Clark L. R., Geier P. W., Hughes R. D., Morris R. P.*, 1967. The ecology of insect populations in theory and practice, Methuen, London, 232 pp.
- Clarke B. C.*, 1972. Density-dependent selection, *Amer. Natur.*, **106**, 1–13.
- Clarke G. L.*, 1954. Elements of ecology, Wiley, New York, 560 pp.
- Clements F. E.*, 1920. Plant succession: an analysis of the development of vegetation No. 290, Carnegie Institute, Washington, D. C., 388 pp.
- Clements F. E.*, 1949. Dynamics of vegetation, Hafner, New York, 296 pp.
- Cloudsley-Thompson J. L.*, 1971. The temperature and water relations of reptiles, *Merrow*, 159 pp.
- Cody M. L.*, 1966. A general theory of clutch size, *Evolution*, **20**, 174–184.
- Cody M. L.*, 1968. On the methods of resource division in grassland bird communities, *Amer. Natur.*, **102**, 107–147.
- Cody M. L.*, 1970. Chilean bird distribution, *Ecology*, **51**, 455–463.
- Cody M. L.*, 1971. Ecological aspects of reproduction, Chapter 10 (pp. 461–512). In: D. S. Earner and J. R. King (Eds.), *Avian Biology*, Vol. I, Academic Press, New York, 586 pp.
- Cody M. L.*, 1974. Competition and the structure of bird communities, Princeton Univ. Press, Princeton, N. J., 318 pp.
- Cole G. A.*, 1975. Textbook of limnology, Mosby, St. Louis, 283 pp.
- Cole L. C.*, 1951. Population cycles and random oscillations, *J. Wildl. Manage*, **15**, 233–251.
- Cole L. C.*, 1954a. Some features of random cycles, *J. Wildl. Manage*, **18**, 2–24.
- Cole L. C.*, 1954b. The population consequences of life history phenomena, *Quart. Rev. Biol.*, **29**, 103–137.
- Cole L. C.*, 1958. Sketches of general and comparative demography, Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol., **22**, 1–15.
- Cole L. C.*, 1960. Competitive exclusion, *Science*, **132**, 348–349.
- Cole L. C.*, 1965. Dynamics of animal population growth, pp. 221–241. In: M. C. Sheps and J. C. Ridley (Eds.), *Public health and population change*, Univ. Pittsburgh Press, Pittsburgh.
- Colinvaux P. A.*, 1973. Introduction to ecology, Wiley, New York, 621 pp.
- Collier B., Cox G. W., Johnson A. W., Miller P. C.*, 1973. Dynamic ecology, Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N. J., 563 pp.
- Colwell R. K.*, 1973. Competition and coexistence in a simple tropical community, *Amer. Natur.*, **107**, 737–760.
- Colwell R. K., Fuentes E. R.*, 1975. Experimental studies of the niche, *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **6**, 281–310.

- Colwell R. K., Futuyma D. J.*, 1971. On the measurement of niche breadth and overlap, *Ecology*, **52**, 567—576.
- Connell J. H.*, 1961a. The effects of competition, predation by *Thais lapillus* and other factors on natural populations of the barnacle *Balanoides*, *Ecol. Monogr.*, **31**, 61—104.
- Connell J. H.*, 1961b. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle, *Chthamalus stellatus*, *Ecology*, **42**, 710—723.
- Connell J. H.*, 1970. A predator—prey system in the marine intertidal region, I. *Balanus glandula* and several predatory species of *Thais*, *Ecol. Monogr.*, **40**, 49—78.
- Connell I.*, 1977. Diversity in tropical rain forests and coral reefs, *Science*, 197 (in press).
- Connell J. H., Orias E.*, 1964. The ecological regulation of species diversity, *Amer. Natur.*, **98**, 399—414.
- Connell J. H., Mertz D. B., Murdoch W. W.*, 1970. Readings in ecology and ecological genetics, Harper and Row, New York, 397 pp.
- Cott H. B.*, 1940. Adaptive coloration in animals, Oxford Univ. Press, London, 508 pp.
- Cowles R. B., Bogert C. M.*, 1944. A preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles, *Bull. Amer. Mus. Natur. Hist.*, **83**, 261—296.
- Cowles R. B., Brambel C. E.*, 1936. A study of the environmental conditions in a bog pond with special reference to the diurnal vertical distribution of *Gonyostomum semen*, *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole*, **71**, 286—298.
- Cracraft J.*, 1974. Continental drift and vertebrate distribution, *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **5**, 215—261.
- Crocker R. L.*, 1952. Soil genesis and the pedogenic factors, *Quart. Rev. Biol.*, **27**, 139—168.
- Crocker R. L., Major J.*, 1965. Soil development in relation to vegetation and surface age at Glacier Bay, Alaska, *J. Ecol.*, **43**, 427—448.
- Crombie A. C.*, 1947. Interspecific competition, *J. Anim. Ecol.*, **16**, 44—73.
- Crook I. H.*, 1962. The adaptive significance of pair formation types in weaver birds, *Symp. Zool. Soc. London*, **8**, 57—70.
- Crook J. H.*, 1963. Monogamy, polygamy and food supply, *Discovery (Jan.)*, 35—41.
- Crook I. H.*, 1964. The evolution of social organization and visual communication in the weaver birds (Ploceinae), *Behaviour*, **10**, 1—178.
- Crook J. H.*, 1965. The adaptive significance of avian social organization, pp. 181—218. In: P. E. Ellis (Ed.), *Social Organization of animal communities*, *Symp. Zool. Soc. London*, Vol. 14, Zoological Society of London.
- Crook J. H.*, 1972. Sexual selection, dimorphism and social organization in the primates, pp. 231—281. In: B. G. Campbell (Ed.), *Sexual selection and the descent of man (1871—1971)*, Aldine-Atherton, Chicago.
- Crowell K. L.*, 1962. Reduced interspecific competition among the birds of Bermuda, *Ecology*, **43**, 75—88.
- Curtis J. T.*, 1956. The modification of mid-latitude grasslands and forests by man. In: W. L. Thomas, Jr. (Ed.), *Man's role in changing the face of the earth*, Univ. Chicago Press, Chicago.
- Dale M. B.*, 1970. Systems analysis and ecology, *Ecology*, **51**, 2—16.
- Dammerman K. W.*, 1948. The fauna of Krakatau 1883—1933, *Verhandel. Kon-Inkl. Ned. Akad. Wetenschap. Afdel. Natuurk.*, **44**, 1—594.
- Dansereau P.*, 1957. *Biogeography: an ecological perspective*, Ronald, New York, 394 pp.
- Darlington C. D., Mather K.*, 1949. *The elements of genetics*, Allen and Unwin, London, 446 pp.
- Darlington P. J.*, 1957. *Zoogeography: the geographical distribution of animals*, Wiley, New York, 675 pp.
- Darlington P. J.*, 1959. Area, climate and evolution, *Evolution*, **13**, 488—510.
- Darlington P. J.*, 1965. *Biogeography of the southern end of the world*, Harvard Univ. Press, Cambridge, 236 pp.
- Darlington P. J.*, 1971. Nonmathematical models for evolution of altruism and for group selection, *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **69**, 293—297.
- Darnell R. M.*, 1970. Evolution and the ecosystem, *Amer. Zool.*, **10**, 9—15.
- Darwin C.*, 1859. *The origin of species by means of natural selection* (numerous editions), Murray, London.
- Darwin C.*, 1871. *The descent of man and selection in relation to sex* (numerous editions), Murray, London.
- Daubenmire R. F.*, 1947. *Plants and environment*, Wiley, New York, 424 pp.
- Daubenmire R. F.*, 1956. Climate as a determinant of vegetation distribution in eastern Washington and northern Idaho, *Ecol. Monogr.*, **26**, 131—154.
- Daubenmire R. F.*, 1968. *Plant communities*, Harper and Row, New York, 300 pp.
- Davidson J., Andrewartha H. G.*, 1948. Annual trends in a natural population of *Thrips imarginis* (Thysanoptera), *J. Anim. Ecol.*, **17**, 193—222.
- Dawkins R.*, 1976. *The selfish gene*, Oxford Univ. Press, 224 pp.
- Dawkins R., Carlisle T. R.*, 1976. Parental investment, mate desertion and a fallacy, *Nature*, **262**, 131—133.
- Dawson P. S., King C. E.* (Eds.), 1971. *Readings in population biology*, Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N. J.
- Dawson W. R.*, 1975. On the physiological significance of the preferred body temperatures of reptiles, pp. 443—473. In: D. M. Gates and R. B. Schmerl (Eds.), *Perspectives of biophysical ecology*, *Ecological Studies*, vol. 12, Springer-Verlag.
- Dayton P. K.*, 1971. Competition, disturbance and community organization: the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community, *Ecol. Monogr.*, **41**, 351—389.
- Debach P.*, 1966. The competitive displacement and coexistence principles, *Ann. Rev. Entomol.*, **11**, 183—212.
- Deevey E. S., Jr.*, 1947. Life tables for natural populations of animals, *Quart. Rev. Biol.*, **22**, 283—314.
- Deevey E. S.* (Ed.), 1972. *Growth by intussusception*, *Trans. Conn. Acad. Arts. Sci.*, **44**, 1—443.
- Dice L. R.*, 1952. *Natural communities*, Univ. Michigan Press, Ann Arbor., 547 pp.
- Dietz R. S., Holden J. C.*, 1970. The breakup of pangaea, *Sci. Amer.*, 223 (Oct.), 30—41.
- Dobzhansky T.*, 1950. *Evolution in the tropics*, *Amer. Sci.*, **38**, 208—221.
- Dobzhansky T.*, 1970. *Genetics of the evolutionary process*, Columbia Univ. Press, New York, 505 pp.
- Docters van Leeuwen W. M.*, 1936. Krakatau, 1833 to 1933, *Ann. Jard. Botan. Buitenzorg*, **56—57**, 1—506.
- Doeksen L., van der Drift J.*, 1963. *Soil organisms*, North-Holland, Amsterdam, 453 pp.
- Downhower J. P., Armitage K. B.*, 1971. The yellow-bellied marmot and the evolution of polygamy, *Amer. Natur.*, **105**, 355—370.
- Drake E. T.* (Ed.), 1968. *Evolution and environment*, Yale Univ. Press, New Haven, Conn., 478 pp.
- Dressler R. L.*, 1968. Pollination by euglossine bees, *Evolution*, **22**, 202—210.
- Dunbar M. J.*, 1960. The evolution of stability in marine environments: natural selection at the level of the ecosystem, *Amer. Natur.*, **94**, 129—136.
- Dunbar M. J.*, 1968. *Ecological development in polar regions*, Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N. J., 119 pp.
- Dunbar M. J.*, 1972. The ecosystem as unit of natural selection, pp. 113—130. In: E. S. Deevey (Ed.), *Growth by intussusception*, *Trans. Conn. Acad. Arts. Sci.*, **44**, 1—443.
- Eberhard M. J. W.*, 1975. The evolution of social behavior by kin selection, *Q. Rev. Biol.*, **50**, 1—33.
- Eggeling W. J.*, 1947. Observations on the ecology of the Budongo rain forest. Uganda, *J. Ecol.*, **34**, 20—87.

- Ehrlich P. R., Breedlove D. E., Brussard P. F., Sharp M. A.*, 1972. Weather and the «regulation» of subalpine populations, *Ecology*, **53**, 243–247.
- Ehrlich P. R., Birch L. C.*, 1967. The balance of nature and population control, *Amer. Natur.*, **101**, 97–107.
- Ehrlich P. R., Holm R. W.*, 1963. The process of evolution, McGraw-Hill, New York, 347 pp.
- Ehrlich P. R., Raven P. E.*, 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution, *Evolution*, **18**, 586–608.
- Ehrlich P. R., Raven P. H.*, 1969. Differentiation of populations, *Science*, **165**, 1228–1231.
- Elton C. S.*, 1927. Animal ecology, Sidgwick and Jackson, London, 209 pp.
- Elton C. S.*, 1942. Voles, mice and lemmings: problems in population dynamics, Oxford Univ. Press, London, 496 pp.
- Elton C. S.*, 1946. Competition and the structure of ecological communities, *J. Anim. Ecol.*, **15**, 54–68.
- Elton C. S.*, 1949. Population interspersions: an essay on animal community patterns, *J. Ecol.*, **37**, 1–23.
- Elton C. S.*, 1958. The ecology of invasions by animals and plants, Methuen, London, 181 pp.
- Elton C. S.*, 1966. The pattern of animal communities, Methuen, London.
- Emerson A. E.*, 1960. The evolution of adaptation in population systems, pp. 307–348. In: S. Tax (Ed.), *Evolution after Darwin*, vol. I, Univ. Chicago Press, Chicago.
- Emlen J. M.*, 1966. The role of time and energy in food preference, *Amer. Natur.*, **100**, 611–617.
- Emlen J. M.*, 1968a. Optimal choice in animals, *Amer. Natur.*, **102**, 385–390.
- Emlen J. M.*, 1968b. A note on natural selection and the sex ratio, *Amer. Natur.*, **102**, 94–95.
- Emlen J. M.*, 1970. Age specificity and ecological theory, *Ecology*, **51**, 588–601.
- Emlen J. M.*, 1973. Ecology: an evolutionary approach, Addison-Wesley, Reading, Mass., 493 pp.
- Engelmann M. D.*, 1966. Energetics, terrestrial field studies and animal productivity, *Adv. Ecol. Res.*, **3**, 73–115.
- Errington P. L.*, 1946. Predation and vertebrate populations, *Quart. Rev. Biol.*, **21**, 144–177.
- Errington P. L.*, 1956. Factors limiting higher vertebrate populations, *Science*, **124**, 304–307.
- Errington P. L.*, 1963. Muskrat populations, Iowa State Univ. Press, Ames., 665 pp.
- Eshel L.*, 1972. On the neighbor effect and the evolution of altruistic traits, *Theoret. Pop. Biol.*, **3**, 258–277.
- Esser M. H. M.*, 1946a. Tree trunks and branches as optimal mechanical supports of the crown. I. The trunk, *Bull. Math. Biophys.*, **8**, 65–74.
- Esser M. H. M.*, 1946b. Tree trunks and branches as optimal mechanical supports of the crown. II. The branches, *Bull. Math. Biophys.*, **8**, 95–100.
- Evans F. C., Smith F. E.*, 1952. The intrinsic rate of natural increase for the human louse, *Pediculus humanus* L., *Amer. Natur.*, **86**, 299–310.
- Evans H. E.*, 1977. Extrinsic versus intrinsic factors in the evolution of insect sociality, *BioScience*, **27**, 613–617.
- Eyre S. R.*, 1963. Vegetation and soils: a world picture, Aldine, Chicago, 324 pp.
- Faegri K., van der Pijl L.*, 1971. The principles of pollination ecology, Pergamon Press, London, 248 pp.
- Falls J. B.*, 1969. Functions of territorial songs in the white-throated sparrow, pp. 207–232. In: R. A. Hinde (Ed.), *Bird vocalizations*, Cambridge Univ. Press, Cambridge, England, 394 pp.
- Feeny P. P.*, 1968. Effects of oak leaf tannins on larval growth of the winter moth *Operophtera brumata*, *J. Insect Physiol.*, **14**, 805–817.
- Feeny P. P.*, 1970. Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars, *Ecology*, **51**, 565–581.
- Feeny P.*, 1975. Biochemical coevolution between plants and their insect herbivores, pp. 3–19. In: L. E. Gilbert and P. H. Raven (Eds.), *Coevolution of animals and plants*, Univ. Texas Press, Austin, 246 p.p.
- Feeny P.*, 1976. Plant apparency and chemical defense, *Rec. Adv. Phytochemistry*, **10**, 1–40.
- Fenchel T.*, 1974. Intrinsic rate of natural increase: the relationship with body size, *Oecologia*, **14**, 317–326.
- Fenchel T.*, 1975. Character displacement and coexistence in mud snails (Hydrobiidae), *Oecologia*, **20**, 19–32.
- Finch V. C., Trewartha G. T.*, 1949. Physical elements of geography, McGraw-Hill, New York.
- Fischer A. G.*, 1960. Latitudinal variations in organic diversity, *Evolution*, **14**, 64–81.
- Fisher J., Peterson R. T.*, 1964. The world of birds, Doubleday, New York.
- Fisher R. A.*, 1930. The genetical theory of natural selection, Clarendon Press, Oxford, 272 pp.
- Fisher R. A.*, 1958a. The genetical theory of natural selection (2nd ed.), Dover, New York, 291 pp.
- Fischer R. A.*, 1958b. Polymorphism and natural selection, *J. Anim. Ecol.*, **46**, 289–293.
- Fisheer R. A., Corbet A. S., Williams C. B.*, 1943. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population, *J. Anim. Ecol.*, **12**, 42–58.
- Fitzpatrick L. C.*, 1973. Energy allocation in the Allegheny Mountain salamander, *Desmognathus ochrophaeus*, *Ecol. Monogr.*, **43**, 43–58.
- Flohn H.*, 1969. Climate and weather, World Univ. Lib., McGraw-Hill, New York.
- Florey E.*, 1966. An introduction to general and comparative physiology, Saunders, Philadelphia, 713 pp.
- Folk G. E., Jr.*, 1974. Textbook of environmental physiology (2nd ed.), Lea and Febiger, Philadelphia, 465 pp.
- Fans W. L.*, 1940. Influence of forest cover on wind velocity, *J. Forestry*, **38**, 481–486.
- Force D. C.*, 1972. r- and K-strategists in endemic host-parasitoid communities, *Bull. Entomol. Soc. Amer.*, **18**, 135–137.
- Ford E. S.*, 1931. Mendelism and evolution, Methuen, London, 122 pp.
- Ford E. B.*, 1964. Ecological genetics, Methuen, London, 335 pp.
- Ford R. F., Hazen W. E.*, 1972. Readings in aquatic ecology, Saunders, Philadelphia, 379 pp.
- Fox S. W., Dose K.*, 1972. Molecular evolution and the origin of Life, Freeman, San Francisco, 359 pp. [Фокс С., Дозе К. Молекулярная эволюция и возникновение жизни. — М.: Мир, 1975.]
- Fraenkel G. S.*, 1959. The raison d'être of secondary plant substances, *Science*, **129**, 1466–1470.
- Frank P. W.*, 1968. Life histories and community stability, *Ecology*, **49**, 355–357.
- Frazzetta T. H.*, 1975. Complex adaptations in evolving populations, Sinauer, Sunderland, Mass.
- Freeland W. J.*, 1974. Vole cycles: another hypothesis, *Amer. Natur.*, **108**, 238–245.
- Freeland W. L., Janzen D. H.*, 1974. Strategies in herbivory by mammals: the role of plant secondary compounds, *Amer. Natur.*, **108**, 269–289.
- Fretwell S. D.*, 1972. Populations in a seasonal environment, Princeton Univ. Press, Princeton, N. J., 217 pp.
- Fretwell S. D., Lucas H. L., Jr.*, 1969. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. I. Theoretical development, *Acta Biotheoretica*, **19**, 16–36.
- Frey D. G.*, 1963. Limnology in North America, Univ. of Wisconsin Press, Madison, 734 pp.
- Fried M., Broeshart H.*, 1967. The soil-plant system in relation to inorganic nutrition. Academic Press, New York, 358 pp.

- Futuyma D. J.*, 1973. Community structure and stability in constant environments, *Amer. Natur.*, **107**, 443–446.
- Futuyma D. J.*, 1976. Food plant specialization and environmental predictability in lepidoptera, *Amer. Natur.*, **110**, 285–292.
- Gadgil M., Bossert W. H.*, 1970. Life historical consequences of natural selection, *Amer. Natur.*, **104**, 1–24.
- Gadgil M., Solbrig O. T.*, 1972. The concept of *r* and *K* selection: evidence from wild flowers and some theoretical considerations, *Amer. Natur.*, **106**, 14–31.
- Gaffney P. M.*, 1975. Roots of the niche concept, *Amer. Natur.*, **109**, 490.
- Gállopín G. C.*, 1972. Structural properties of food webs, pp. 241–282. In: B. Patten (Ed.), *Systems analysis and simulation in ecology*, Vol. II, Academic Press, New York, 592 pp.
- Gates D. M.*, 1962. *Energy exchange in the biosphere*, Harper and Row, New York, 151 pp.
- Gates D. M.*, 1965. Energy, plants and ecology, *Ecology*, **46**, 1–13.
- Gates D. M.*, 1972. Man and his environment: climate, Harper and Row, New York, 175 pp.
- Gates D. M., Schmerl R. B.*, 1975. *Perspectives of biophysical ecology*, Ecological Studies, Vol. 12, Springer-Verlag, New York.
- Tayze F. Ф.*, 1934. The struggle for existence, Hafner, New York (reprinted 1964 by Williams and Wilkins, Baltimore, Md.), 163 pp.
- Tayze F. Ф.*, 1935. Experimental demonstration of Volterra's periodic oscillations in the numbers of animals, *J. Exp. Biol.*, **12**, 44–48.
- Geiger R.*, 1966. *The climate near the ground*, Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass., 611 pp.
- Gentry A. H.*, 1969. A comparison of some leaf characteristics of tropical dry forest and tropical wet forest in Costa Rica, Turrialba, **19**, 419–428.
- Gibb J. A.*, 1956. Food, feeding habits and territory of the Rock Pipit, *Anthus spinletta*, *Ibis*, **98**, 506–530.
- Gibb J. A.*, 1960. Populations of tits and goldcrests and their food supply in pine plantations, *Ibis*, **102**, 163–208.
- Gilbert L. E.*, 1971. Butterfly—plant coevolution: has *Passiflora adenopoda* won the selectional race with Heliconiine butterflies? *Science*, **172**, 585–586.
- Gilbert L. E.*, 1972. Pollen feeding and reproductive biology of *Heliconius* butterflies, *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **69**, 1403–1407.
- Gilbert L. E.*, 1977. Development of theory in the analysis of insect—plant interactions, Chapter in: D. J. Horn, R. Mitchell and G. R. Stairs (Eds.), *Analysis of ecological systems*, Ohio State Univ. Press.
- Gilbert L. E., Raven P. H.* (Eds.), 1975. *Coevolution of animals and plants*, Univ. Texas Press, Austin, 246 pp.
- Gilbert L. E., Singer M. C.*, 1973. Dispersal and gene flow in a butterfly species, *Amer. Natur.*, **107**, 58–72.
- Gilbert L. E., Singer M. C.*, 1975. Butterfly ecology, *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **6**, 365–397.
- Gill D. E.*, 1972. Intrinsic rates of increase, saturation densities and competitive ability. I. An experiment with *Paramecium*, *Amer. Natur.*, **106**, 461–471.
- Gilpin M. E.*, 1973. Do hares eat lynx? *Amer. Natur.*, **107**, 727–730.
- Gilpin M. E.*, 1975a. Group selection in predator—prey communities, Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey, 108 pp.
- Gilpin M. E.*, 1975b. Limit cycles in competition communities, *Amer. Natur.*, **109**, 51–60.
- Gindell I.*, 1973. A new ecophysiological approach to forest—water relationships in arid climates, Junk, The Hague, 142 pp.
- Gisborne H. T.*, 1941. How the wind blows in the forest of northern Idaho, Northern Rocky Mountain Forest Range Experimental Station.
- Givnish T. J., Vermeij G. J.*, 1976. Sizes and shapes of liane leaves, *Amer. Natur.*, **110**, 743–778.
- Gleason H. A.*, 1922. On the relation between species and area, *Ecology*, **10**, 406–408.
- Gleason H. A., Cronquist A.*, 1964. *The natural geography of plants*, Columbia Univ. Press, New York, 420 pp.
- Galley F. B.*, 1960. Energy dynamics of a food chain of an old-field community, *Ecol. Monogr.*, **30**, 187–206.
- Goodman D.*, 1974. Natural selection and a cost ceiling on reproductive effort, *Amer. Natur.*, **108**, 247–268.
- Goodman D.*, 1975. The theory of diversity—stability relationships in ecology, *Quart. Rev. Biol.*, **50**, 237–266.
- Goodman L. A.*, 1971. On the sensitivity of the intrinsic growth rate to changes in the age-specific birth and death rates, *Theoret. Pop. Biol.*, **2**, 339–354.
- Gordon H. T.*, 1961. Nutritional factors in insect resistance to chemicals, *Ann. Rev. Entomol.*, **6**, 27–54.
- Gordon M. S.* (Ed.), 1972. *Animal physiology: principles and adaptations*, Macmillan, New York, 592 pp.
- Grant P. R.*, 1967. Bill length variability in birds of the Tres Marias Islands, Mexico, *Canad. J. Zool.*, **45**, 805–815.
- Grant P. R.*, 1971. Variation in the tarsus length of birds in island and mainland regions, *Evolution*, **25**, 599–614.
- Grant P. R.*, 1972. Convergent and divergent character displacement, *Biol. J. Linn. Soc.*, **4**, 39–68.
- Grassle J. F., Grassle J. P.*, 1974. Opportunistic life histories and genetic systems in marine benthic polychaetes, *J. Marine Res.*, **32**, 253–284.
- Green R. H.*, 1969. Population dynamics and environmental variability, *Amer. Zool.*, **9**, 393–398.
- Green R. H.*, 1971. A multivariate statistical approach to the Hutchinsonian niche: bivalve mollusks of central Canada, *Ecology*, **52**, 543–556.
- Greig-Smith P.*, 1964. *Quantitative plant ecology* (2nd ed.), Butterworth, London, 256 pp. [Имеется перевод: Грейг-Смит П. Количественная экология растений.—М.: Мир, 1967.]
- Grice G. D., Hart A. D.*, 1962. The abundance, seasonal occurrence and distribution of the epizooplankton between New York and Bermuda, *Ecol. Monogr.*, **32**, 287–307.
- Griffin D. R.*, 1958. *Listening in the dark*, Yale Univ. Press, New Haven, Conn.
- Grinnell J.*, 1917. The niche relationships of the California transher, *Auk*, **21**, 364–382.
- Grinnell L.*, 1924. Geography and evolution, *Ecology*, **5**, 225–229.
- Grinnell I.*, 1928. The presence and absence of animals, *Univ. Calif. Chronicle*, **30**, 429–450. (Reprinted in Joseph Grinnell's *Philosophy of Nature*, Univ. California Press, Berkeley, 1943, pp. 187–208.)
- Grodzinski W., Gorecki A.*, 1967. Daily energy budgets of small rodents, pp. 295–314. In: K. Petnisewicz (Ed.), *Secondary productivity of terrestrial ecosystems*, Vol. I, Warsaw.
- Gunter G.*, 1941. Death of fishes due to cold on the Texas coast, January, 1940, *Ecology*, **22**, 203–208.
- Guyton A. C., Horrobin D.* (Eds.), 1974. *Environmental physiology*, Physiology, Vol. 7, Series One, Butterworth, London, 326 pp.
- Haartman L. V.*, 1969. Nest-site and evolution of polygamy in European passerine birds, *Ornis Fenn.*, **46**, 1–12.
- Hadley N. F.* (Ed.), 1975. *Environmental physiology of desert organisms*, Dowden, Hutchinson and Ross, Inc., Stroudsburg, Penn., 283 pp.
- Haigh J., Maynard Smith J.*, 1972. Can there be more predators than prey? *Theoret. Pop. Biol.*, **3**, 290–299.
- Hairston N. G.*, 1951. Interspecies competition and its probable influence upon the vertical distribution of Appalachian salamanders of the genus *Plethodon*, *Ecology*, **32**, 266–274.
- Hairston N. G., Byers G. W.*, 1954. The soil arthropods of a field in southern Michigan: a study in community ecology, *Contrib. Lab. Vert. Biol.*, Univ. of Michigan, **64**, 1–37.

- Hairston N. G., Smith F. E., Slobodkin L. B.*, 1960. Community structure, population control and competition, *Amer. Natur.*, **94**, 421–425.
- Hairston N. G., Allan J. D., Colwell R. K., Futuyma D. L., Howell J., Lubin M. D., Mathias J., Vandermeer L. H.*, 1968. The relationship between species diversity and stability: an experimental approach with protozoa and bacteria, *Ecology*, **49**, 1091–1101.
- Haldane J. B. S.*, 1932. The causes of evolution (reprinted 1966), Cornell Univ. Press, Ithaca, N. Y., 235 pp.
- Haldane J. B. S.*, 1941. New paths in genetics, Harper, London, 206 pp.
- Hamilton T. H.*, 1961. On the functions and causes of sexual dimorphism in breeding plumage of North American species of warblers and orioles, *Amer. Natur.*, **45**, 121–123.
- Hamilton T. H., Rubinoff I.*, 1963. Isolation, endemism and multiplication of species in the Darwin finches, *Evolution*, **17**, 388–403.
- Hamilton T. H., Rubinoff I.*, 1967. On predicting insular variation in endemism and sympatry for the Darwin finches in the Galapagos archipelago, *Amer. Natur.*, **101**, 161–172.
- Hamilton W. D.*, 1964. The genetical evolution of social behavior (two parts), *J. Theoret. Biol.*, **7**, 1–52.
- Hamilton W. D.*, 1966. The moulding of senescence by natural selection, *J. Theoret. Biol.*, **12**, 12–45.
- Hamilton W. D.*, 1967. Extraordinary sex ratios, *Science*, **156**, 477–488.
- Hamilton W. D.*, 1970. Selfish and spiteful behaviour in an evolutionary model, *Nature*, **228**, 1218–1220.
- Hamilton W. D.*, 1971. Geometry for the selfish herd, *J. Theoret. Biol.*, **31**, 295–311.
- Hamilton W. D.*, 1972. Altruism and related phenomena, mainly in insects, *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **3**, 193–232.
- Hamilton W. J. III*, 1973. Life's color code, McGraw-Hill, New York, 238 pp.
- Hardin G.*, 1960. The competitive exclusion principle, *Science*, **131**, 1292–1297.
- Harper J. L.*, 1961a. Approaches to the study of plant competition, *Soc. Exp. Biol. Symp.*, **15**, 1–39.
- Harper J. L.*, 1961b. The evolution and ecology of closely related species living in the same area, *Evolution*, **15**, 209–227.
- Harper J. L.*, 1967. A Darwinian approach to plant ecology, *J. Ecol.*, **55**, 247–270.
- Harper J. L.*, 1969. The role of predation in vegetational diversity, *Brookhaven Symp. Biol.*, **22**, 48–62.
- Harper J. L., Ogden I.*, 1970. The reproductive strategy of higher plants. I. The concept of strategy with special reference to *Senecio vulgaris* L., *J. Ecol.*, **58**, 681–698.
- Harper J. L., White J.*, 1974. The demography of plants, *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **5**, 419–463.
- Harper J. L., Lovell P. H., Moore K. G.*, 1970. The shapes and sizes of seeds, *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **1**, 327–356.
- Haskell E. F.*, 1947. A natural classification of societies, *N. Y. Acad. Sci., Trans. Series 2*, **9**, 186–196.
- Haskell E. F.*, 1949. A clarification of social science, *Main Currents in Modern Thought*, **7**, 45–51.
- Haurwitz B., Austin J. M.*, 1944. Climatology, McGraw-Hill, New York, 410 pp.
- Hazen W. E.*, 1964. Readings in population and community ecology (1st ed.), Saunders, Philadelphia, 388 pp.
- Hazen W. E.*, 1970. Readings in population and community ecology (2nd ed.), Saunders, Philadelphia, 421 pp.
- Heatwole H.*, 1965. Some aspects of the association of cattle egrets with cattle, *Anim. Behaviour*, **13**, 79–83.
- Heer D. M.*, 1968. Society and population, Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N. J.
- Heinrich B., Raven P. H.*, 1972. Energetics and pollination ecology, *Science*, **176**, 597–602.
- Henderson L. L.*, 1913. The fitness of the environment, Macmillan, New York.
- Hensley M. M., Cope J. B.*, 1951. Further data on removal and repopulation of the breeding birds in a spruce-fir forest community, *Auk*, **68**, 483–493.
- Hespenhide H.*, 1971. Food preference and the extent of overlap in some insectivorous birds, with special reference to Tyrannidae, *Ibis*, **113**, 59–72.
- Hesse R., Allee W. C., Schmidt K. P.*, 1951. Ecological animal geography (2nd ed.), Wiley, New York, 715 pp.
- Hickman I. C.*, 1975. Environmental unpredictability and plastic energy allocation strategies in the annual *Polygonum cascadenae* (Polygonaceae), *J. Ecol.*, **63**, 689–701.
- Hirshfield M. F., Tinkle D. W.*, 1975. Natural selection and the evolution of reproductive effort, *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, **72**, 2227–2231.
- Hochachka P. W., Somero G. N.*, 1973. Strategies of biochemical adaptation, Saunders, Philadelphia, 358 pp. [Имеется перевод: Хочачка П., Сомеро Дж. Стратегия биохимической адаптации. — М.: Мир, 1977.]
- Holdridge L. R.*, 1947. Determination of world plant formations from simple climatic data, *Science*, **105**, 367–368.
- Holdridge L. R.*, 1959. Simple method for determining potential evapotranspiration from temperature data, *Science*, **130**, 572.
- Holdridge L. R.*, 1967. Life zone ecology, Tropical Science Center, San Jose, Costa Rica, 124 pp.
- Holling C. S.*, 1959a. The components of predation as revealed by a study of small-mammal predation of the European pine sawfly, *Canad. Entomol.*, **91**, 293–320.
- Holling C. S.*, 1959. Some characteristics of simple types of predation and parasitism, *Canad. Entomol.*, **91**, 385–398.
- Holling C. S.*, 1961. Principles of insect predation, *Ann. Rev. Entomol.*, **6**, 163–182.
- Holling C. S.*, 1963. An experimental component analysis of population processes, *Mem. Entomol. Soc. Canada*, **32**, 22–32.
- Holling C. S.*, 1964. The analysis of complex population processes, *Canad. Entomol.*, **96**, 335–347.
- Holling C. S.*, 1965. The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation, *Mem. Entomol. Soc. Canada*, **45**, 1–60.
- Holling C. S.*, 1966. The functional response of invertebrate predators to prey density, *Mem. Entomol. Soc. Canada*, **48**, 1–87.
- Holling C. S.*, 1973. Resilience and stability of ecological systems, *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **4**, 1–23.
- Holm C. H.*, 1973. Breeding sex ratios, territoriality and reproductive success in the red-winged blackbird (*Agelaius phoeniceus*), *Ecology*, **54**, 356–365.
- Horn H. S.*, 1966. Measurement of overlap in comparative ecological studies, *Amer. Natur.*, **100**, 419–424.
- Horn H. S.*, 1968a. Regulation of animal numbers: a model counter-example, *Ecology*, **49**, 776–778.
- Horn H. S.*, 1968b. The adaptive significance of colonial nesting in the Brewer's blackbird (*Euphagus cyanocephalus*), *Ecology*, **49**, 682–694.
- Horn H. S.*, 1971. The adaptive geometry of trees, Princeton Univ. Press, Princeton, N. J., 144 pp.
- Horn H. S.*, 1974. The ecology of secondary succession, *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **5**, 25–37.
- Horn H. S.*, 1975a. Forest succession, *Sci. Amer.* **232** (May), 90–98.
- Horn H. S.*, 1975b. Markovian properties of forest succession, pp. 196–211. In: M. L. Cody and J. M. Diamond (Eds.), *Ecology and evolution of communities*, Harvard Univ. Press, Cambridge.
- Horn H. S.*, 1976. Succession, Chapter 10 (pp. 187–204). In: R. M. May (Ed.), *Theoretical ecology: principles and applications*, Blackwell, 317 pp.

- Horn H. S., MacArthur R. H., 1972. Competition among fugitive species in a harlequin environment, *Ecology*, **53**, 749—752.
- Howard H. E., 1920. Territory in bird life, Murray, London, 308 pp. (reprinted 1964 by Atheneum, New York, 293 pp.)
- Howard R. D., 1974. The influence of sexual selection and interspecific competition on mockingbird song (*Mimus polyglottos*), *Evolution*, **28**, 428—438.
- Howland H. C., 1962. Structural, hydraulic and «economic» aspects of leaf venation and shape. In: E. E. Bernard and M. R. Kare (Eds.), *Biological prototypes and synthetic systems*, Vol. 1, Cornell Univ. Press, Ithaca, New York, 597 pp.
- Hubbell S. P., 1971. Of sowbugs and systems: the ecological bioenergetics of a terrestrial isopod, pp. 269—324. In: B. Patten (Ed.), *Systems analysis and simulation in ecology*, Vol. I, Academic Press, New York, 607 pp.
- Hubbell S. P., 1973a. Populations and simple food webs as energy filters. I. One-species systems, *Amer. Natur.*, **107**, 94—121.
- Hubbell S. P., 1973b. Populations and simple food webs as energy filters. II. Two-species systems, *Amer. Natur.*, **107**, 122—151.
- Huey R. B., Pianka E. R., Egan M. E., Coons L. W., 1974. Ecological shifts in sympatry: Kalahari fossorial lizards (*Typhlosaurus*), *Ecology*, **55**, 304—316.
- Huey R. B., Slatkin M., 1976. Costs and benefits of lizard thermoregulation, *Quart. Rev. Biol.*, **51**, 363—384.
- Huffaker C. B., 1958. Experimental studies on predation: dispersion factors and predator—prey oscillations, *Hilgardia*, **27**, 343—383.
- Huffaker C. B., 1971. *Biological control*, Plenum, New York, 511 pp.
- Hard L. E., Mellinger M. V., Wolf L. L., McNaughton S. J., 1971. Stability and diversity at three trophic levels in terrestrial successional ecosystems, *Science*, **173**, 1134—1136.
- Hutchinson G. E., 1951. Copepodology for the ornithologist, *Ecology*, **32**, 571—577.
- Hutchinson G. E., 1953. The concept of pattern in ecology, *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **105**, 1—12.
- Hutchinson G. E., 1957a. Concluding remarks, Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol., **22**, 415—427.
- Hutchinson G. E., 1957b. *A treatise on limnology*. Vol. I, Geography, physics and chemistry, Wiley, New York, 1015 pp.
- Hutchinson G. E., 1959. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? *Amer. Natur.*, **93**, 145—159.
- Hutchinson G. E., 1961. The paradox of the plankton, *Amer. Natur.*, **95**, 137—145.
- Hutchinson G. E., 1965. *The ecological theater and the evolutionary play*, Yale Univ. Press, New Haven, Conn., 139 pp.
- Hutchinson G. E., 1967. *A treatise on limnology*. Vol. II, Introduction to lake biology and the limnoplankton, Wiley, New York, 1115 pp.
- Hutchinson G. E., MacArthur R. H., 1959. A theoretical ecological model of size distributions among species of animals, *Amer. Natur.*, **93**, 117—125.
- Inger R., Colwell R. K., 1977. Organization of three adjacent tropical communities of amphibians and reptiles in Thailand, *Ecology*, **58** (in press).
- Istock C. A., 1967. The evolution of complex life cycle phenomena: an ecological perspective, *Evolution*, **21**, 592—605.
- Jaeger R. G., 1971. Competitive exclusion as a factor influencing the distributions of two species of terrestrial salamanders, *Ecology*, **52**, 632—637.
- Janzen D. H., 1966. Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America, *Evolution*, **20**, 249—275.
- Janzen D. H., 1967. Fire, vegetation structure and the ant-acacia interaction in Central America, *Ecology*, **48**, 26—35.
- Janzen D. H., 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests, *Amer. Natur.*, **104**, 501—528.
- Janzen D. H., 1971a. Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants, *Science*, **171**, 203—205.
- Janzen D. H., 1971b. Seed predation by animals, *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **2**, 465—492.
- Janzen D. H., 1976. *Ecology of plants in the tropics*, Edward Arnold, London, 66 pp.
- Jelgersma S., 1966. Sea-level changes during the last 10,000 years, pp. 54—71. In: J. S. Sawyer (Ed.), *World climate from 8,000 to O. B. C.* Proc. Int. Symp. on World Climate 8,000 to O. B. C. Imperial College, London 1966, Royal Meteorological Society, London.
- Jenny H., 1941. *Factors of soil formation*, McGraw-Hill, New York, 281 pp.
- Joffe J. S., 1949. *Pedology*, Pedology, New Brunswick, N. J., 662 pp.
- Johnson M. P., Cook S. A., 1968. Clutch size in buttercups, *Amer. Natur.*, **102**, 405—411.
- Johnson M. J., Mason L. G., Raven P. H., 1968. Ecological parameters and plant species diversity, *Amer. Natur.*, **102**, 297—306.
- Johnston R. F., 1954. Variation in breeding season and clutch size in song sparrows of the Pacific coast, *Condor*, **56**, 268—273.
- Jones D. A., 1962. Selective eating of the acyanogenic form of the plant *Lotus corniculatus* L. by various animals, *Nature*, **193**, 1109—1110.
- Jones D. A., 1966. On the polymorphism of cyanogenesis in *Lotus corniculatus*. Selection by animals, *Canad. J. Genet. Cytol.*, **8**, 556—567.
- Jones E. W., 1956. Ecological studies on the rain forest of southern Nigeria, *J. Ecol.*, **44**, 83—117.
- Keith L. B., 1963. *Wildlife's ten-year cycle*, Univ. of Wisconsin Press, Madison, 201 pp.
- Keith L. B., 1974. Some features of population dynamics in mammals, *Proc. Int. Congr. Game Biol. Stockholm*, **11**, 17—58.
- Kendeigh S. C., 1961. *Animal Ecology*, Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N. J., 468 pp.
- Kershaw K. A., 1964. *Quantitative and dynamics ecology*, Arnold, London, 183 pp.
- Kettlewell H. B. D., 1956. Further selection experiments on industrial melanism in the Lepidoptera, *Heredity*, **10**, 287—301.
- Kettlewell H. B. D., 1958. Industrial melanism in the Lepidoptera and its contribution to our knowledge of evolution, *Proc. 10th Int. Congr. Entomol.*, **2**, 831—841.
- Keyfitz N., 1968. *Introduction to the mathematics of population*, Addison-Wesley, Reading, Mass., 450 pp.
- Keyfitz N., Flieger W., 1971. *Populations: facts and methods of demography*, Freeman, San Francisco.
- King C. E., 1971. Resource specialization and equilibrium population size in patchy environments, *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **68**, 2634—2637.
- King C. E., Anderson W. W., 1971. Age-specific selection. II. The interaction between r and K during population growth, *Amer. Natur.*, **105**, 137—156.
- Kircher H. W., Heed W. B., 1970. Phytochemistry and host plant specificity in *Drosophila*, pp. 191—209. In: C. Steelink and V. C. Runeckles (Eds.), *Recent advances in phytochemistry*, Vol. 3, Appleton, New York.
- Kircher H. W., Heed W. B., Russell J. S., Grove J., 1967. Senita cactus alkaloids: their significance to Sonoran desert *Drosophila* ecology, *J. Insect Physiol.*, **13**, 1869—1874.
- Klomp H., 1970. The determination of clutch-size in birds, *Ardea*, **58**, 1—124.
- Klopfer P. H., 1962. *Behavioral aspects of ecology*, Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N. J., 171 pp.
- Klopfer P. H., MacArthur R. H., 1960. Niche size and faunal diversity, *Amer. Natur.*, **94**, 293—300.
- Klopfer P. H., MacArthur R. H., 1961. On the causes of tropical species diversity: niche overlap, *Amer. Natur.*, **95**, 223—226.
- Knight C. B., 1965. *Basic concepts of ecology*, Macmillan, New York, 468 pp.
- Kohn A. J., 1959. The ecology of *Conus* in Hawaii, *Ecol. Monogr.*, **29**, 47—90.
- Kohn A. J., 1968. Microhabitats, abundance and food of *Conus* on atoll reefs in the Maldives and Chagos Islands, *Ecology*, **49**, 1046—1062.

- Kolman W. A., 1960. The mechanism of natural selection for the sex ratio, *Amer. Natur.*, **94**, 373—377.
- Kozlovsky D. G., 1968. A critical evaluation of the trophic level concept. I. Ecological efficiencies, *Ecology*, **49**, 48—60.
- Krebs C. J., 1964. The lemming cycle at Baker Lake, Northwest Territories, during 1959—1962, Arctic Inst. of North America Tech. Paper No. 15, 104 pp.
- Krebs C. J., 1966. Demographic changes in fluctuating population of *Microtus californicus*, *Ecol. Monogr.*, **36**, 239—273.
- Krebs C. J., 1970. *Microtus* population biology: behavioral changes associated with the population cycle in *M. ochrogaster* and *M. pennsylvanicus*, *Ecology*, **51**, 34—52.
- Krebs C. J., 1972. *Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance*, Harper and Row, New York, 694 pp.
- Krebs C. J., Delong K. T., 1965. A *Microtus* population with supplemental food, *J. Mammal.*, **46**, 566—573.
- Krebs C. J., Keller B. L., Myers J. H., 1971. *Microtus* population densities and soil nutrients in southern Indiana grasslands, *Ecology*, **52**, 660—663.
- Krebs C. J., Keller B. L., Tamarin R. H., 1969. *Microtus* population biology: I. Demographic changes in fluctuating populations of *M. ochrogaster* and *M. pennsylvanicus* in southern Indiana, 1965—1967, *Ecology*, **50**, 587—607.
- Kurten B., 1969. Continental drift and evolution, *Sci. Amer.*, 220 (March), 54—64.
- Lack D., 1945. The ecology of closely related species with special reference to cormorant (*Phalacrocorax carbo*) and shag (*P. aristotelis*), *J. Anim. Ecol.*, **14**, 12—16.
- Lack D., 1947. *Darwin's finches*, Cambridge Univ. Press, Cambridge, England, 204 pp. (Reprinted 1961 by Harper and Row, New York, 204 pp.). [Имеется перевод: Лэк Д. Дарвиновы вьюрки — М.: ИЛ, 1949.]
- Lack D., 1954. The natural regulation of animal numbers, Oxford Univ. Press, New York, 343 pp. [Имеется перевод: Лэк Д. Численность животных и ее регуляция в природе. — М.: ИЛ, 1957.]
- Lack D., 1966. Population studies of birds, Oxford Univ. Press, New York, 341 pp.
- Lack D., 1968. Ecological adaptations for breeding in birds, Methuen, London, 409 pp.
- Lack D., 1971. Ecological isolation in birds, Blackwell, Oxford, 404 pp.
- Lawlor L. R., 1977. A comment on randomly constructed model ecosystems, *Arner. Natur.*, 111 (in press).
- Lawlor L. R., Maynard Smith J., 1976. The coevolution and stability of competing species, *Amer. Natur.*, **110**, 79—99.
- Leigh E. G., Jr., 1965. On the relation between the productivity, biomass, diversity and stability of a community, *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **53**, 777—783.
- Lerner I. M., Ho F. K., 1961. Genotype and competitive ability of *Tribolium* species, *Amer. Natur.*, **95**, 329—343.
- Leslie P. H., 1945. On the use of matrices in certain population mathematics, *Biometrika*, **33**, 183—212.
- Leslie P. H., 1948. Some further notes on the use of matrices in population mathematics, *Biometrika*, **35**, 213—245.
- Leslie P. H., Park T., 1949. The intrinsic rate of natural increase of *Tribolium castaneum* Herbst, *Ecology*, **30**, 469—477.
- Levin S., 1974. Dispersion and population interactions, *Amer. Natur.*, **108**, 207—228.
- Levins R., 1964. The theory of fitness in a heterogeneous environment. IV. The adaptive significance of gene flow, *Evolution*, **18**, 635—638.
- Levins R., 1966. The strategy of model building in population biology, *Amer. Sci.*, **54**, 421—431.
- Levins R., 1968. *Evolution in changing environments*, Princeton Univ. Press, Princeton, N. J., 120 pp.
- Levins R., 1970. Extinction, pp. 75—108. In: M. Gerstenhaber (Ed.), *Some mathematical questions in biology*, Amer. Math. Soc.
- Levins R., 1975. Evolution in communities near equilibrium, pp. 16—50. In: M. L. Cody and J. M. Diamond (Eds.), *Ecology and evolution of communities*, Harvard Univ. Press, Cambridge.
- Levitt J., 1972. Responses of plants to environmental stresses, Academic Press, New York.
- Lewontin R. C., 1965. Selection for colonizing ability, pp. 77—94. In: H. G. Baker and G. L. Stebbins (Eds.), *The genetics of colonizing species*, Academic Press, New York, 588 pp.
- Lewontin R. C., 1969. The meaning of stability, *Brookhaven Symp. Biol.*, **22**, 13—24.
- Lewontin R. C., 1970. The units of selection, *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **1**, 1—18.
- Lewontin R. C., 1974. The genetic basis of evolutionary change, Columbia Univ. Press, New York, 346 pp. [Имеется перевод: Левонтин Р. Генетические основы эволюции. — М.: Мир, 1978.]
- Liebig J., 1840. *Chemistry in its application to agriculture and physiology*, Taylor and Walton, London.
- Lindemann R. L., 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology, *Ecology*, **23**, 399—418.
- Lotka A. J., 1922. The stability of the normal age distribution, *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **8**, 339—345.
- Lotka A. J., 1925. *Elements of physical biology*, Williams and Wilkins, Baltimore, (Reprinted as *Elements of mathematical biology* in 1956 by Dover, New York.), 460 pp.
- Lotka A. J., 1956. *Elements of mathematical biology*, Dover, New York, 465 pp.
- Loucks O. L., 1970. Evolution of diversity, efficiency and community stability, *Amer. Zool.*, **10**, 17—25.
- Lowry W. P., 1969. *Weather and life: an introduction to biometeorology*, Academic Press, New York, 305 pp.
- Luckinbill L. S., 1973. Coexistence in laboratory populations of *Paramecium aurelia* and its predator *Didinium nasutum*, *Ecology*, **54**, 1320—1327.
- Luckinbill L. S., 1974. The effects of space and enrichment on a predator—prey system, *Ecology*, **55**, 1142—1147.
- MacArthur R. H., 1955. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability, *Ecology*, **36**, 533—536.
- MacArthur R. H., 1957. On the relative abundance of bird species, *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **43**, 293—295.
- MacArthur R. H., 1958. Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests, *Ecology*, **39**, 599—610.
- MacArthur R. H., 1959. On the breeding distribution pattern of North American migrant birds, *Auk*, **76**, 318—325.
- MacArthur R. H., 1960a. On the relative abundance of species, *Amer. Natur.*, **94**, 25—36.
- MacArthur R. H., 1960b. On the relation between reproductive value and optimal predation, *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **46**, 143—145.
- MacArthur R. H., 1961. Population effects of natural selection, *Amer. Natur.*, **95**, 195—199.
- MacArthur R. H., 1962. Some generalized theorems of natural selection, *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **48**, 1893—1897.
- MacArthur R. H., 1964. Environmental factors affecting bird species diversity, *Amer. Natur.*, **98**, 387—397.
- MacArthur R. H., 1965. Patterns of species diversity, *Biol. Rev.*, **40**, 510—533.
- MacArthur R. H., 1968. The theory of the niche, pp. 159—176. In: R. C. Lewontin (Ed.), *Population biology and evolution*, Syracuse Univ. Press, Syracuse, N. Y., 205 pp.
- MacArthur R. H., 1970. Species packing and competitive equilibrium for many species, *Theoret. Pop. Biol.*, **1**, 1—11.
- MacArthur R. H., 1971. Patterns of terrestrial bird communities. Chapter 5 (pp. 189—221). In: D. S. Earners and J. R. King (Eds.), *Avian Biology*, Vol. I, Academic Press, New York, 586 pp.

- MacArthur R. H.*, 1972. Geographical ecology: patterns in the distribution of species, Harper and Row, New York, 269 pp.
- MacArthur R. H.*, *Connell I. H.*, 1966. The biology of populations, Wiley, New York, 200 pp.
- MacArthur R. H.*, *Levins R.*, 1964. Competition, habitat selection and character displacement in a patchy environment, Proc. Nat. Acad. Sci., **51**, 1207—1210.
- MacArthur R. H.*, *Levins R.*, 1967. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species, Amer. Natur., **101**, 377—385.
- MacArthur R. H.*, *MacArthur J. W.*, 1961. On bird species diversity. Ecology, **42**, 594—598.
- MacArthur R. H.*, *Pianka E. R.*, 1966. On optimal use of a patchy environment, Amer. Natur., **100**, 603—609.
- MacArthur R. H.*, *Wilson E. O.*, 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography, Evolution, **17**, 373—387.
- MacArthur R. H.*, *Wilson E. O.*, 1967. The theory of island biogeography, Princeton Univ. Press, Princeton, N. J., 203 pp.
- MacArthur R. H.*, *Diamond J. M.*, *Karr J. R.*, 1972. Density compensation in island faunas, Ecology, **53**, 330—342.
- MacArthur R. H.*, *MacArthur J. W.*, *Freer J.*, 1962. On bird species diversity. II. Prediction of bird census from habitat measurements, Amer. Natur., **96**, 167—174.
- MacArthur R. H.*, *Recher H.*, *Cody M.*, 1966. On the relation between habitat selection and species diversity, Amer. Natur., **100**, 319—332.
- MacFadyen A.*, 1963. Animal ecology, Pitman, London, 344 pp. [Имеется перевод: Макфедьен Э. Экология животных. — М.: Мир, 1965.]
- MacMahon J. A.*, 1976. Species and guild similarity of North American desert mammal faunas: a functional analysis of communities, pp. 133—148. In: D. W. Goodall (Ed.), Evolution of desert biota, Univ. Texas Press, Austin, 250 pp.
- Machin K. E.*, *Lissman H. W.*, 1960. The mode of operation of the electric receptors in *Gymnarchus niloticus*, J. Exp. Biol., **37**, 801—811.
- McKey D.*, 1974. Adaptive patterns in alkaloid physiology, Amer. Natur., **108**, 305—320.
- McIntosh R. P.*, 1967. The continuum concept of vegetation, Bot. Rev., **33**, 130—187.
- McLaren I. A.*, 1971. Natural regulation of animal populations, Atherton, New York, 195 pp.
- McNab B. K.*, 1963. Bioenergetics and the determination of home range size, Amer. Natur., **97**, 133—140.
- McNaughton S. L.*, *Wolf L. L.*, 1970. Dominance and the niche in ecological systems Science, **167**, 131—139.
- Maguire B.*, 1963. The passive dispersal of small aquatic organisms and their colonization of isolated bodies of water, Ecol. Monogr., **33**, 161—185.
- Maguire B.*, 1967. A partial analysis of the niche, Amer. Natur., **101**, 515—523.
- Maguire B.*, 1971. Phytotelmata: Biota and community structure determination in plant-held waters, Ann. Rev. Ecol. Syst., **2**, 439—464.
- Maguire B.*, 1973. Niche response structure and the analytic potentials of its relationship to the habitat, Amer. Natur., **107**, 213—246.
- Main A. R.*, 1976. Adaptation of Australian vertebrates to desert conditions Chapter 5 (pp. 101—131). In: D. W. Goodall (Ed.), Evolution of Desert Biota, Univ. Texas Press, Austin, 250 pp.
- Maly E. L.*, 1969. A laboratory study of the interaction between the predatory rotifer *Asplanchna* and *Paramecium*, Ecology, **50**, 59—73.
- Mann K. H.*, 1969. The dynamics of aquatic ecosystems, Adv. Ecol. Res., **6**, 1—81.
- Margalef R.*, 1958a. Information theory in ecology, Gen. Syst., **3**, 36—71.
- Margalef R.*, 1958b. Temporal succession and spatial heterogeneity in phytoplankton. In: Buzzati-Traverso (Ed.), Perspectives in marine biology, Univ. of California Press, Berkeley, 621 pp.
- Margalef R.*, 1963. On certain unifying principles in ecology, Amer. Natur., **97**, 357—374.
- Margalef R.*, 1968. Perspectives in ecological theory, Univ. of Chicago Press, Chicago.
- Margalef R.*, 1969. Diversity and stability: a practical proposal and a model of interdependence, Brookhaven Symp. Biol., **22**, 25—37.
- Martin P.*, *Mehring P. J., Jr.*, 1965. Pleistocene pollen analysis and biogeography of the southwest, pp. 433—451. In: Wright and Fry (Eds.), The quaternary of the U. S., Princeton Univ. Press, Princeton, N. J.
- May R. M.*, 1971. Stability in multi-species community models, Math. Biosci., **12**, 59—79.
- May R. M.*, 1973. Stability and complexity in model ecosystems, Princeton Univ. Press, Princeton, N. J.
- May R. M.*, 1974. On the theory of niche overlap, Theoret. Pop. Biol., **5**, 297—332.
- May R. M.*, 1975a. Patterns of species abundance and diversity. Chapter 4 (pp. 81—120). In: M. L. Cody and J. M. Diamond (Eds.), Ecology and evolution of communities, Harvard Univ. Press, Cambridge.
- May R. M.*, 1975b. Some notes on estimating the competition matrix, α . Ecology, **56**, 737—741.
- May R. M.*, 1975c. Stability in ecosystems: some comments, pp. 161—168. In: W. H. van Dobben and R. H. Lowe-McConnell (Eds.), Unifying concepts in ecology, D. W. Junk, The Hague.
- May R. M.* (Ed.), 1976a. Theoretical ecology: principles and applications, Blackwell, Oxford, 317 pp.
- May R. M.*, 1976b. Estimating r : a pedagogical note, Amer. Natur., **110**, 496—499.
- May R. M.*, *MacArthur R. H.*, 1972. Niche overlap as a function of environmental variability, Proc. Nat. Acad. Sci., **69**, 1109—1113.
- Maynard Smith J.*, 1956. Fertility, mating behavior and sexual selection in *Drosophila subobscura*, J. Genet., **54**, 261—279.
- Maynard Smith J.*, 1958. The theory of evolution, Penguin, Baltimore, 320 pp.
- Maynard Smith J.*, 1964. Group selection and kin selection: a rejoinder, Nature, **201**, 1145—1147.
- Maynard Smith J.*, 1968. Mathematical ideas in biology, Cambridge Univ. Press, Cambridge, 152 pp. [Имеется перевод: Смит Дж. Математические идеи в биологии. — М.: Мир, 1970.]
- Maynard Smith J.*, 1971. The origin and maintenance of sex, pp. 163—175. In: G. C. Williams (Ed.), Group selection, Aldine, Chicago, 210 pp.
- Maynard Smith J.*, 1974. Models in ecology, Cambridge Univ. Press, 146 pp. [Имеется перевод: Смит Дж. Модели в экологии. — М.: Мир, 1976.]
- Maynard Smith J.*, 1976. A comment on the Red Queen, Amer. Natur., **110**, 325—330.
- Mayr E.*, 1959. Where are we? Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol., **24**, 1—14.
- Mayr E.*, 1961. Cause and effect in biology, Science, **134**, 1501—1506.
- Medawar P. B.*, 1957. The uniqueness of the individual, Methuen, London, 191 pp.
- Mendel G.*, 1865. Versuche über Pflanzenhybriden, Verh. naturforsch. Verein Brunn, **4**, 3—17. (Translated and reprinted in W. Bateson, 1909, Mendel's principles of heredity, Cambridge Univ. Press, Cambridge.)
- Menge B. A.*, 1972a. Foraging strategy of a starfish in relation to actual prey availability and environmental predictability, Ecol. Monogr., **42**, 25—50.
- Menge B. A.*, 1972b. Competition for food between two intertidal starfish species and its effect on body size and feeding, Ecology, **53**, 635—644.
- Menge B. A.*, 1974. Effect of wave action and competition on brooding and reproductive effort in the seastar, *Leptasterias hexactis*, Ecology, **55**, 84—93.
- Menge B. A.*, *Sutherland J. P.*, 1976. Species diversity gradients: synthesis of the roles of predation, competition and temporal heterogeneity, Amer. Natur., **110**, 351—369.
- Menge J. L.*, *Menge B. A.*, 1974. Role of resource allocation, aggression and spatial heterogeneity in coexistence of two competing intertidal starfish, Ecol. Monogr., **44**, 189—209.

- Merriam C. H., 1890. Results of a biological survey of the San Francisco mountain region and the desert of the Little Colorado, Arizona, North American Fauna, **3**, 1—113.
- Mertz D. B., 1970. Notes on methods used in life-history studies, pp. 4—17. In: J. H. Connell, D. B. Mertz and W. W. Murdoch (Eds.), Readings in ecology and ecological genetics, Harper and Row, New York, 397 pp.
- Mertz D. B., 1971a. Life history phenomena in increasing and decreasing populations, pp. 361—399. In: E. C. Pielou and W. E. Waters (Eds.), Statistical ecology. Vol. II. Sampling and modeling biological populations and population dynamics, Pennsylvania State Univ. Press, University Park.
- Mertz D. B., 1971b. The mathematical demography of the California condor population, Amer. Natur., **105**, 437—453.
- Mertz D. B., 1975. Senescent decline in flour beetle strains selected for early adult fitness, Physiological Zoology, **48**, 1—23.
- Mettler L. E., Gregg T. G., 1969. Population genetics and evolution, Prentice-Hall, Engewood Cliffs, N. J., 212 pp. [Имеется перевод: Меттлер Л., Грегг Т. Генетика популяций и эволюция. — М.: Мир, 1972.]
- Meyer B. S., Anderson D. B., Banning R. H., 1960. Introduction to plant physiology, Van Nostrand, New York, 784 pp.
- Millar J. S., 1973. Evolution of litter size in the pika, *Ochotona princeps*, Evolution, **27**, 134—143.
- Miller P. L., 1977. Quantitative plant ecology. In: D. J. Horn, R. Mitchell and G. R. Stairs (Eds.), Analysis of ecological systems, Ohio State Univ. Press.
- Miller R. S., 1964. Ecology and distribution of pocket gophers (*Geomyidae*) in Colorado, Ecology, **45**, 256—272.
- Miller R. S., 1967. Pattern and process in competition, Adv. Ecol. Res., **4**, 1—74.
- Milne A., 1961. Definition of competition among animals, pp. 40—61. In: F. L. Milthorpe (Ed.), Mechanisms in biological competition, Symp. Soc. Exp. Biol. No. 15, Cambridge Univ. Press, London.
- Milsum J. H., 1973. A short note on «stability in multi-species community models», Math. Biosci., **17**, 189—190.
- Milthorpe F. L. (Ed.), 1961. Mechanisms in biological competition, Symp. Soc. Exp. Biol. No. 15, Cambridge Univ. Press, London, 365 pp.
- Mohr C. O., 1940. Comparative populations of gene, fur and other mammals, Amer. Midi. Natur., **24**, 581—584.
- Mohr C. O., 1943. Cattle droppings as ecological units, Ecol. Monogr., **13**, 275—298.
- Mooney H. A., Bjorkman O., Berry J., 1975. Photosynthetic adaptations to high temperature, pp. 138—151. In: N. Hadley (Ed.), Environmental physiology of desert organisms, Dodwen, Hutchinson and Ross, Inc. Stroudsburg, Penn.
- Morse D. H., 1971. The insectivorous bird as an adaptive strategy, Ann. Rev. Ecol. Syst., **2**, 177—200.
- Motomura I., 1932. A statistical treatment of associations (in Japanese), Japan. J. Zool., **44**, 379—383.
- Murdoch W. W., 1966a. Community structure, population control and competition — a critique, Amer. Natur., **100**, 219—226.
- Murdoch W. W., 1966b. Population stability and life history phenomena, Amer. Natur., **100**, 5—11.
- Murdoch W. W., 1969. Switching in general predators: experiments on predator specificity and stability of prey populations, Ecol. Monogr., **39**, 335—354.
- Murdoch W. W., 1970. Population regulation and population inertia, Ecology, **51**, 497—502.
- Murdoch W. W., Evans F. C., Peterson C. H., 1972. Diversity and pattern in plants and insects, Ecology, **53**, 819—829.
- Murphy G. I., 1968. Pattern in life history and the environment, Amer. Natur., **102**, 391—403.
- National academy of science, 1969. Eutrophication: causes, consequences and correctives, Int. Symp. Eutrophikation, Washington, D. C., 661 pp.
- Neill W. E., 1972. Effects of size-selective predation on community structure in laboratory aquatic microcosms, Ph. D. Dissertation, Univ. of Texas, Austin, 177 pp.
- Neill W. E., 1974. The community matrix and interdependence of the competition coefficients, Amer. Natur., **108**, 399—408.
- Neill W. E., 1975. Experimental studies of microcrustacean competition, community composition and efficiency of resource utilization, Ecology, **56**, 809—826.
- Newbigin M. I., 1936. Plant and animal geography, Methuen, London, 298 pp.
- Newell N. D., 1949. Phyletic size increase: an important trend illustrated by fossil invertebrate, Evolution, **3**, 103—124.
- Neyman J., Park T., Scott E. L., 1956. Struggle for existence. The *Tribolium* model: biological and statistical aspects, pp. 41—79. In: Proc. 3rd Berkeley symp. on mathematical statistics and probability, Vol. IV, Univ. California Press, Berkeley.
- Nicholson A. J., 1933. The balance of animal populations, J. Anim. Ecol., **2**, 132—178.
- Nicholson A. J., 1954. An outline of the dynamics of animal populations, Aust. J. Zool., **2**, 9—65.
- Nicholson A. J., 1957. The self-adjustment of populations to change, Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol., **22**, 153—173.
- Odum E. P., 1959. Fundamentals of ecology (2nd ed.), Saunders, Philadelphia, 564 pp.
- Odum E. P., 1963. Ecology, Holt, Rinehart and Winston, New York, 152 pp.
- Odum E. P., 1968. Energy flow in ecosystems: a historical review, Amer. Zool., **8**, 11—18.
- Odum E. P., 1969. The strategy of ecosystem development, Science, **164**, 262—270.
- Odum E. P., 1971. Fundamentals of ecology (3rd ed.), Saunders, Philadelphia, 574 pp. [Имеется перевод: Одум Ю. Основы экологии. — М.: Мир, 1975.]
- Odum H. T., 1971. Environment, power and society, Wiley, New York, 331 pp.
- Onapuu A. I., 1957. The origin of life on the earth (3rd ed.), Oliver and Boyd, London, 495 pp.
- Oosting H. J., 1958. The study of plant communities (2nd ed.), Freeman, San Francisco, 440 pp.
- Orians G. H., 1962. Natural selection and ecological theory, Amer. Natur., **96**, 257—263.
- Orians G. H., 1969a. The number of bird species in some tropical forests, Ecology, **50**, 783—797.
- Orians G. H., 1969b. On the evolution of mating systems in birds and mammals, Amer. Natur., **103**, 589—603.
- Orians G. H., 1971. Ecological aspects of behavior. Chapter 11 (pp. 513—546). In: D. S. Farner and J. R. King (Eds.), Avian biology, vol. I, Academic Press, New York, 586 pp.
- Orians G. H., 1972. The adaptive significance of mating systems in the Icteridae, Proc. XV Int. Ornith. Congr., 389—398.
- Orians G. H., 1974. An evolutionary approach to the study of ecosystems, pp. 198—200. In: Structure, functioning and management of ecosystems, Proc. First Int. Congr. Ecol., The Hague, Netherlands.
- Orians G. H., 1975. Diversity, stability and maturity in natural ecosystems, pp. 139—150. In: W. H. VanDobben and R. H. Lowe-McConnell (Eds.), Unifying concepts in ecology, W. Junk, The Hague.
- Orians G. H., Horn H. S., 1969. Overlap in foods and foraging of four species of blackbirds in the potholes of central Washington, Ecology, **50**, 930—938.
- Orians G. H., Pearson N., 1977. On the theory of Central place foraging. In: D. J. Horn, R. Mitchell and G. R. Stairs (Eds.), Analysis of ecological systems, Ohio State Univ. Press, Columbus.
- Orians G. H., Solbrig O. T., 1977. A cost-income model of leaves and roots with special reference to arid and semi-arid areas, Amer. Natur., **111**, 677—690.

- Orians G. H., Willson M. F., 1964. Interspecific territories of birds, *Ecology*, **45**, 736—745.
- Otte D., 1975. Plant preference and plant succession. A consideration of evolution of plant preference in *Schistocerca*, *Oecologia*, **18**, 129—144.
- Otte D., Williams K., 1972. Environmentally induced color dimorphisms in grasshoppers, *Syrbula admirabilis*, *Dichromorpha viridis* and *Chortophaga viridifasciata*, *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, **65**, 1154—1161.
- Paine R. T., 1966. Food web complexity and species diversity, *Amer. Natur.*, **100**, 65—76.
- Paine R. T., 1971. The measurement and application of the calorie to ecological problems, *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **2**, 145—164.
- Park T., 1948. Experimental studies of interspecific competition. I. Competition between populations of flour beetles *Tribolium confusum* Duval and *T. castaneum* Herbst, *Physiol. Zool.*, **18**, 265—308.
- Park T., 1954. Experimental studies of interspecific competition. II. Temperature, humidity and competition in two species of *Tribolium*, *Physiol. Zool.*, **27**, 177—238.
- Park T., 1962. Beetles, competition and populations, *Science*, **138**, 1369—1375.
- Park T., Leslie P. H., Mertz D. B., 1964. Genetic strains and competition in populations of *Tribolium*, *Physiol. Zool.*, **37**, 97—162.
- Parker B. C., Turner B. L., 1961. «Operational niche» and «community-interaction values» as determined from in vitro studies of some soil algae, *Evolution*, **15**, 228—238.
- Parkhurst D. F., Loucks O. L., 1971. Optimal leaf size in relation to environment, *J. Ecol.*, **60**, 505—537.
- Patten B. C., 1959. An introduction to the cybernetics of the ecosystem: the trophic-dynamic aspect, *Ecology*, **40**, 221—231.
- Patten B. C., 1961. Competitive exclusion, *Science*, **134**, 1599—1601.
- Patten B. C., 1962. Species diversity in net phytoplankton of Raritan Bay, *J. Marine Res.*, **20**, 57—75.
- Patten B. C. (Ed.), 1971. Systems analysis and simulation in ecology, Vol. I, Academic Press, New York, 607 pp.
- Patten B. C. (Ed.), 1972. Systems analysis and simulation in ecology, Vol. II, Academic Press, New York, 592 pp.
- Patten B. C. (Ed.), 1975. Systems analysis and simulation in ecology, Vol. III, Academic Press, New York.
- Patten B. C. (Ed.), 1976. Systems analysis and simulation in ecology, Vol. IV, Academic Press, New York, 608 pp.
- Patten D. T., Smith E. M., 1975. Heat flux and the thermal regime of desert plants, pp. 1—19. In: H. F. Hadley (Ed.), *Environmental physiology of desert organisms*, Dowden, Hutchinson and Ross, Stroudsburg Penn, 283 pp.
- Pauling L., 1970. Vitamin C and the common cold, Freeman.
- Pearl R., 1922. The biology of death, Lippincott, Philadelphia, 275 pp.
- Pearl R., 1927. The growth of populations, *Quart. Rev. Biol.*, **2**, 532—548.
- Pearl R., 1928. The rate of living, Knopf, New York.
- Pearl R., 1930. The biology of population growth, Knopf, New York, 260 pp.
- Pearson O. P., 1948. Metabolism and energetics, *Sci. Monthly*, **66**, 131—134.
- Perkins E. I., 1974. The biology of estuaries and coastal waters, Academic Press, New York, 678 pp.
- Perrins C. M., 1964. Survival of young swifts in relation to brood-size, *Nature*, **201**, 1147—1149.
- Perrins C. M., 1965. Population fluctuations and clutch size in the great tit, *Parus major* L., *J. Anim. Ecol.*, **34**, 601—647.
- Peterson C. H., 1975. Stability of species and of community for the benthos of two lagoons, *Ecology*, **56**, 958—965.
- Phillipson L., 1966. Ecological energetics, Edward Arnold, London, 57 pp.
- Pianka E. R., 1966a. Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts, *Amer. Natur.*, **100**, 33—46.
- Pianka E. R., 1966b. Convexity, desert lizards and spatial heterogeneity, *Ecology*, **47**, 1055—1059.
- Pianka E. R., 1969. Sympatry of desert lizards (*Ctenotus*) in western Australia, *Ecology*, **50**, 1012—1030.
- Pianka E. R., 1970. On *r* and *K* selection, *Amer. Natur.*, **104**, 592—597.
- Pianka E. R., 1971a. Species diversity, pp. 401—406. In: *Topics in the study of life: the bio source book*, Harper and Row, New York, 482 pp.
- Pianka E. R., 1971b. Ecology of the agamid lizard *Amphibolous isolepis* in Western Australia, *Copeia*, 1971, 527—536.
- Pianka E. R., 1972. *r* and *K* selection or *b* and *d* selection? *Amer. Natur.*, **106**, 581—588.
- Pianka E. R., 1973. The structure of lizard communities, *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **4**, 53—74.
- Pianka E. R., 1974. Niche overlap and diffuse competition, *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, **71**, 2141—2145.
- Pianka E. R., 1975. Niche relations of desert lizards. Chapter 12 (pp. 292—314). In: M. Cody and J. M. Diamond (Eds.), *Ecology and evolution of communities*. Harvard Univ. Press, Cambridge.
- Pianka E. R., 1976a. Competition and niche theory. Chapter 7 (pp. 114—141). In: R. M. May (Ed.), *Theoretical ecology: principles and applications*, Blackwell.
- Pianka E. R., 1976b. Natural selection of optimal reproductive tactics, *Amer. Zool.*, **16**, 775—784.
- Pianka E. R., Parker W. S., 1975a. Ecology of horned lizards: a review with special reference to *Phrynosoma platyrhinos*, *Copeia*, **1975**, 141—162.
- Pianka E. R., Parker W. S., 1975b. Age-specific reproductive tactics, *Amer. Natur.*, **109**, 453—464.
- Pianka E. R., Huey R. B., Lawlor L. R., 1977. Niche segregation in desert lizards. In: D. J. Horn, R. Mitchell and G. R. Stairs (Eds.), *Analysis of ecological systems*, Ohio State Univ. Press, Columbus.
- Pickett S. T. A., 1976. Succession: an evolutionary interpretation, *Amer. Natur.*, **110**, 107—119.
- Pielou E. C., 1969. An introduction to mathematical ecology, Wiley-Interscience, New York, 286 pp.
- Pielou E. C., 1972. Niche width and niche overlap: a method for measuring them, *Ecology*, **53**, 687—692.
- Pielou E. C., 1975. Ecological diversity, Wiley, New York, 162 pp.
- Pielou E. C., 1974. Population and community ecology: principles and methods, Gordon and Breach, New York, 424 pp.
- Pimentel D., 1968. Population regulation and genetic feedback, *Science*, **159**, 1432—1437.
- Pitelka F. A., 1964. The nutrient-recovery hypothesis for arctic microtine cycles. I. Introduction pp. 55—56. In: D. J. Crisp (Ed.), *Grazing in terrestrial and marine environments*, Brit. Ecol. Soc. Symposium.
- Pittendrigh C. S., 1961. Temporal organization in living systems, Harvey Lecture Series, **56**, 93—125, Academic Press, New York.
- Platt I. R., 1964. Strong inference, *Science*, **146**, 347—353.
- Ponnampetuma C., 1972. The origins of life, Butten, New York, 215 pp.
- Poole R. W., 1974. An introduction to quantitative ecology, McGraw-Hill, New York, 532pp.
- Porter W. P., Gates D. M., 1969. Thermodynamic equilibria of animals with environment, *Ecol. Mong.*, **39**, 227—244.
- Porter W. P., Mitchell J. W., Beckman W. A., Dewitt C. B., 1973. Behavioral implications of mechanistic ecology—thermal and behavioral modeling of desert ectotherms and their microenvironment, *Oecologia*, **13**, 1—54.
- Paulson T. L., Culver D. D., 1969. Diversity in terrestrial cave communities, *Ecology*, **50**, 153—158.
- Preston F. W., 1948. The commonness and rarity of species, *Ecology*, **29**, 254—283.

- Preston F. W., 1960. Time and space and the variation of species, *Ecology*, **41**, 611–627.
- Preston F. W., 1962a. The canonical distribution of commonness and rarity. I, *Ecology*, **43**, 185–215.
- Preston F. W., 1962b. The canonical distribution of commonness and rarity. II, *Ecology*, **43**, 410–432.
- Price G., Maynard Smith J., 1973. The logic of animal conflict, *Nature*, **246**, 15–18.
- Price P. W., 1975. *Insect ecology*, Wiley, New York, 514 pp.
- Prosser C. L. (Ed.), 1973. *Comparative animal physiology*, Saunders, Philadelphia, 428 pp. [Имеется перевод: Сравнительная физиология животных. В 3-х томах. Пер. с англ./ Под ред. Л. Проссера. — М.: Мир, 1977–1978.]
- Pulliam H. R., 1974. On the theory of optimal diets, *Amer. Natur.*, **108**, 50–65.
- Rand A. S., 1967. Predator–prey interactions and the evolution of aspect diversity, Atas do Simposio sobre a Biota Amazonica, **5**, 73–83.
- Randolph P. A., Randolph J. C., Barlow C. A., 1975. Age-specific energetics of the pea aphid, *Acyrothosiphon pisum*, *Ecology*, **56**, 359–369.
- Rapport D. L., 1971. An optimization model of food selection, *Amer. Natur.*, **105**, 575–587.
- Raunkaer C., 1934. *The life form of plants and statistical plant geography*, Clarendon, Oxford, 632 pp.
- Recher H. F., 1969. Bird species diversity and habitat diversity in Australia and North America, *Amer. Natur.*, **103**, 75–80.
- Reichle D. (Ed.), 1970. *Analysis of temperate forest ecosystems*, Springer-Verlag, Heidelberg, Berlin, 304 pp.
- Rhoades D. P., Cafes R. G., 1976. Toward a general theory of plant antiherbivore chemistry. In: J. Wallace and R. Mansell (Eds.), *Biochemical interactions between plants and insects*, Recent Advances in Phytochemistry, Vol. 10.
- Richards B. N., 1974. *Introduction to the soil ecosystem*, Longman, New York, 266 pp.
- Richards P. W., 1952. *The tropical rain forest*, Cambridge Univ. Press, New York, 450 pp.
- Ricklefs R. E., 1966. The temporal component of diversity among species of birds, *Evolution*, **20**, 235–242.
- Ricklefs R. E., 1973. *Ecology*, Chiron Press, Portland, Oregon, 861 pp.
- Ricklefs R. E., 1977. Environmental heterogeneity and plant species diversity: a hypothesis, *Amer. Natur.*, **111**, 376–381.
- Ricklefs R. E., Cox G. W., 1972. The taxon cycle in the land bird fauna of the West Indies, *Amer. Natur.*, **106**, 195–219.
- Ricklefs R. E., O'Rourke K., 1975. Aspect diversity in moths: a temperatropical comparison, *Evolution*, **29**, 313–324.
- Root R. B., 1967. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher, *Ecol. Monog.*, **37**, 317–350.
- Rosen R., 1967. *Optimality principles in biology*, Plenum, New York, 198 pp. [Имеется перевод: Розен Р. Принцип оптимальности в биологии. — М.: Мир, 1969.]
- Rosenzweig M. L., 1968. Net primary productivity of terrestrial communities: prediction from climatological data, *Amer. Natur.*, **102**, 67–74.
- Rosenzweig M. L., 1971. The paradox of enrichment: destabilization of exploitation ecosystems in ecological time, *Science*, **171**, 385–387.
- Rosenzweig M. L., 1973a. Exploitation in three trophic levels, *Amer. Natur.*, **107**, 275–294.
- Rosenzweig M. L., 1973b. Evolution of the predator isocline, *Evolution*, **27**, 84–94.
- Rosenzweig M. L., MacArthur R. H., 1963. Graphical representation and stability conditions of predator–prey interactions, *Amer. Natur.*, **97**, 209–223.
- Ross H. H., 1957. Principles of natural coexistence indicated by leafhopper populations, *Evolution*, **11**, 113–129.
- Ross H. H., 1958. Further comments on niches and natural coexistence, *Evolution*, **12**, 112–113.
- Rothstein S. L., 1973. The niche-variation model — is it valid? *Amer. Natur.*, **107**, 598–620.
- Roughgarden J., 1971. Density-dependent natural selection, *Ecology*, **52**, 453–468.
- Roughgarden J., 1972. Evolution of niche width, *Amer. Natur.*, **106**, 683–718.
- Roughgarden J., 1974a. Species packing and the competition function with illustrations from coral reef fish, *Theoret. Pop. Biol.*, **5**, 163–186.
- Roughgarden J., 1974b. Niche width: biogeographic patterns among *Anolis* lizard populations, *Amer. Natur.*, **108**, 429–442.
- Roughgarden J., 1974c. The fundamental and realized niche of a solitary population, *Amer. Natur.*, **108**, 232–235.
- Roughgarden L., 1976. Resource partitioning among competing species: a coevolutionary approach, *Theoret. Pop. Biol.*, **9**, 388–424.
- Roughgarden L., Feldman M., 1975. Species packing and predation pressure, *Ecology*, **56**, 489–492.
- Royama T., 1969. A model for the global variation of clutch size in birds, *Oikos*, **20**, 562–567.
- Royama T., 1970. Factors governing the hunting behaviour and selection of food by the great tit (*Parus major* L.), *J. Anim. Ecol.*, **39**, 619–668.
- Ruibal R., 1961. Thermal relations of five species of tropical lizards, *Evolution*, **15**, 98–111.
- Ruibal R., Philibosian R., 1970. Eurythermy and niche expansion in lizards, *Copeia*, **1970**, 645–653.
- Russell-Hunter W. D., 1970. *Aquatic productivity: an introduction to some basic aspects of biological oceanography and limnology*, Macmillan, New York, 306 pp.
- Rutner F., 1953. *Fundamentals of limnology*, Univ. of Toronto Press, Toronto, Canada, 242 pp.
- Ryder V., 1954. On the morphology of leaves, *Bot. Rev.*, **20**, 263–276.
- Sale P., 1974. Overlap in resource use and interspecific competition, *Oecologia*, **17**, 245–256.
- Salisbury E. J., 1942. *The reproductive capacity of plants; studies in quantitative biology*, Bell and Sons, London, 244 pp.
- Sadler R. M., 1973. *Reproduction of vertebrates*, Academic Press, New York.
- Salt G. W., 1967. Predation in an experimental protozoan population (*Woodruffia-Paramecium*), *Ecol. Monogr.*, **37**, 113–144.
- Salfhe S. N., 1972. *Evolutionary biology*, Holt Rinehart and Winston, New York, 437 pp.
- Savage J. M., 1958. The concept of ecologic niche with reference to the theory of natural coexistence, *Evolution*, **12**, 111–121.
- Sawyer J. S. (Ed.), 1966. *World climate from 8,000 to 0 B. C.* Proc. Int. Symp. on World Climate 8,000 to 0 B. C., Imperial College, London, Royal Meteorological Society, London, 229 pp.
- Schaffer W. M., 1974. Selection for optimal life histories: effects of age structure, *Ecology*, **55**, 291–303.
- Schaffer W. M., Tamarin R. H., 1973. Changing reproductive rates and population cycles in lemmings and voles, *Evolution*, **27**, 111–124.
- Schaller F., 1968. *Soil animals*, Univ. of Michigan Press, Ann Arbor., 144 pp.
- Schmidt-Nielsen K., 1964. *Desert animals: physiological problems of heat and water*, Oxford Univ. Press, London, 277 pp.
- Schmidt-Nielsen K., 1972. Locomotion: energy cost of swimming, flying and running, *Science*, **177**, 222–228.
- Schmidt-Nielsen K., 1975. *Animal physiology: adaptation and environment*, Cambridge Univ. Press, London, 699 pp.
- Schmidt-Nielsen K., Dawson W. R., 1964. Terrestrial animals in dry heat: desert reptiles, pp. 467–480. In: D. B. Dill (Ed.), *Handbook of physiology*, Section 4: Adaptation to the environment, Amer. Physiol. Soc., Washington, D. C.
- Schoener A., 1974. Experimental zoogeography: colonization of marine miniislands, *Amer. Natur.*, **108**, 715–738.

- Schoener T. W.*, 1965. The evolution of bill size differences among sympatric congeneric species of birds, *Evolution*, **19**, 189–213.
- Schoener T. W.*, 1967. The ecological significance of sexual dimorphism in size in the lizard *Anolis conspersus*, *Science*, **155**, 474–477.
- Schoener T. W.* 1968a. The *Anolis* lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna, *Ecology*, **49**, 704–726.
- Schoener T. W.*, 1968b. Sizes of feeding territories among birds, *Ecology*, **49**, 123–141.
- Schoener T. W.*, 1969a. Models of optimal size for solitary predators, *Amer. Natur.*, **103**, 277–313.
- Schoener T. W.*, 1969b. Optimal size and specialization in constant and fluctuating environments: an energy-time approach, *Brookhaven Symp. Biol.*, **22**, 103–114.
- Schoener T. W.*, 1970. Nonsynchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats, *Ecology*, **51**, 408–418.
- Schoener T. W.*, 1971. Theory of feeding strategies, *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **2**, 369–404.
- Schoener T. W.*, 1973. Population growth regulated by intraspecific competition for energy or time: some simple representations, *Theoret. Pop. Biol.*, **4**, 56–84.
- Schoener T. W.*, 1974a. Resource partitioning in ecological communities, *Science*, **185**, 27–39.
- Schoener T. W.*, 1974b. The compression hypothesis and temporal resource partitioning, *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, **71**, 4169–4172.
- Schoener T. W.*, 1975a. Competition and the form of habitat shift, *Theoret. Pop. Biol.*, **5**, 265–307.
- Schoener T. W.*, 1975b. Presence and absence of habitat shift in some widespread lizard species, *Ecol. Monogr.*, **45**, 232–258.
- Schoener T. W.*, 1976a. The species-area relation within archipelagos: models and evidence from island land birds, *Proc. 16th Int. Ornith. Congr.*
- Schoener T. W.*, 1976b. Alternatives to Lotka-Volterra competition: models of intermediate complexity, *Theoret. Pop. Biol.*, **10**, 309–333.
- Schoener T. W.*, 1977. Competition and the niche. In: D. W. Tinkle and C. Gans (Eds.), *Biology of the Reptilia*, Academic Press, New York.
- Schoener T. W.*, *Gorman G. C.*, 1968. Some niche differences in three Lesser Antillean lizards of the genus *Anolis*, *Ecology*, **49**, 819–830.
- Schoener T. W.*, *Janzen D.*, 1968. Notes on environmental determinants of tropical versus temperate insect size patterns, *Amer. Natur.*, **102**, 207–224.
- Schuliz A. M.*, 1964. The nutrient-recovery hypothesis for arctic microtine cycles, pp. 57–68. In: D. J. Crisp (Ed.), *Grazing in terrestrial and marine environments*, Birt. Ecol. Soc. Symposium.
- Schultz A. M.*, 1969. A study of an ecosystem: the arctic tundra, pp. 77–93. In: G. Van Dyne (Ed.), *The ecosystem concept in natural resource management*, Academic Press, New York.
- Seifert R. P.*, *Seifert F. H.*, 1976. A community matrix analysis of *Heliconia* insect communities, *Amer. Natur.*, **110**, 461–483.
- Selander R. K.*, 1965. On mating systems and sexual selection, *Amer. Natur.*, **99**, 129–141.
- Selander R. K.*, 1966. Sexual dimorphism and differential niche utilization in birds, *Condor*, **68**, 113–151.
- Selander R. K.*, 1972. Sexual selection and dimorphism in birds, pp. 180–230. In: B. G. Campbell (Ed.), *Sexual selection and the descent of man (1871–1971)*, Aldine-Atherton, Chicago.
- Selander R. K.*, *Johnson W. E.*, 1972. Genetic variation among vertebrate species, *Proc. XVII Int. Congr. Zool.*, 1972 (Abridged version in *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **4**, 75–91.)
- Shannon C. E.*, 1948. The mathematical theory of communication, pp. 3–91. In: Shannon Weaver (Eds.), *The mathematical theory of communication*, Univ. Illinois Press, Urbana, 117 pp.
- Sheldon A. L.*, 1972. Comparative ecology of *Arcynopteryx* and *Diura* (Plecoptera) in a California stream, *Arch. Hydrobiol.*, **69**, 521–546.
- Shelford V. E.*, 1913a. Animal communities in temperate America, Univ of Chicago Press, Chicago, 368 pp.
- Shelford V. E.*, 1913b. The reactions of certain animals to gradients of evaporating power and air. A study in experimental ecology, *Biol. Bull.*, **25**, 79–120
- Shelford V. E.*, 1963. The ecology of North America, Univ. of Illinois Press, Urbana, 610 pp.
- Sheppard P. M.*, 1951. Fluctuations in the selective value of certain phenotypes in the polymorphic land snail *Cepaea nemoralis*, *Heredity*, **5**, 125–134.
- Sheppard P. M.*, 1959. Natural selection and heredity, Hutchinson Univ. Library, London, 212 pp.
- Shimwell D. W.*, 1971. Description and classification of vegetation, Univ. Washington Press, Seattle, 264 pp.
- Shugart H. H.*, *Patten B. C.*, 1972. Niche quantification and the concept of niche pattern, pp. 284–327. In: B. Patten (Ed.), *Systems analysis and simulation in ecology*, Vol. II, Academic Press, New York, 592 pp.
- Simberloff D. S.*, 1974. Equilibrium theory of island biogeography and ecology, *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **5**, 161–182.
- Simberloff D. S.*, *Wilson E. O.*, 1970. Experimental zoogeography of islands. A two-year record of colonization, *Ecology*, **51**, 934–937.
- Simpson E. H.*, 1949. Measurement of diversity, *Nature*, **163**, 688.
- Simpson G. G.*, 1969. Species density of North American recent mammals, *Syst. Zool.*, **13**, 57–73.
- Skutch A. P.*, 1949. Do tropical birds rear as many young as they can nourish? *Ibis*, **91**, 430–455.
- Skutch A. P.*, 1967. Adaptive limitation of the reproductive rate of birds, *Ibis*, **109**, 579–599.
- Slatkin M.*, 1974. Competition and regional coexistence, *Ecology*, **55**, 128–134.
- Slobodkin L. B.*, 1960. Ecological energy relationships at the population level, *Amer. Natur.*, **94**, 213–236.
- Slobodkin L. B.*, 1962. Energy in animal ecology, *Adv. Ecol. Res.*, **1**, 69–101.
- Slobodkin L. B.*, 1962. Growth and regulation of animal populations, Holt, Rinehart and Winston, New York, 184 pp.
- Slobodkin L. B.*, 1968. How to be a predator, *Amer. Zool.*, **8**, 43–51.
- Smith A. D.*, 1940. A discussion of the application of a climatological diagram, the hythergraph, to the distribution of natural vegetation types, *Ecology*, **21**, 184–
- Smith C. C.*, 1968. The adaptive nature of social organization in the genus of tree squirrels *Tamiasciurus*, *Ecol. Monogr.*, **38**, 31–63.
- Smith C. C.*, 1970. The coevolution of pine squirrels (*Tamiasciurus*) and conifers, *Ecol. Monogr.*, **40**, 349–371.
- Smith F. E.*, 1952. Experimental methods in population dynamics. A critique, *Ecology*, **33**, 441–450.
- Smith F. E.*, 1954. Quantitative aspects of population growth, pp. 277–294. In: E. Boell (Ed.), *Dynamics of growth processes*, Princeton Univ. Press, Princeton, N. J., 307 pp.
- Smith F. E.*, 1961. Density dependence in the Australian thrips, *Ecology*, **42**, 403–407.
- Smith F. E.*, 1963a. Population dynamics in *Daphnia magna* and a new model for population growth, *Ecology*, **44**, 651–663.
- Smith F. E.*, 1963b. Density dependence, *Ecology*, **44**, 220.
- Smith F. E.*, 1970a. Analysis of ecosystems, pp. 7–18. In: D. Reichle (Ed.), *Analysis of temperate forest ecosystems*, Springer, Berlin.
- Smith F. E.*, 1970b. Effects of enrichment in mathematical models, pp. 631–645. In: *Eutrophication: causes, consequences, correctives*, National Acad. Sciences, Washington, D. C.
- Smith F. E.*, 1972. Spatial heterogeneity, stability and diversity in ecosystems, pp. 309–335. In: E. S. Deevey (Ed.), *Growth by intussusception: Ecological*

- essays in honor of G. Evelyn Hutchinson, Trans. Conn. Acad. Arts. Sci., **44**, 1—443.
- Smith N., 1968. The advantage of being parasitized, Nature, **219**, 690—694.
- Smith R., 1966. Ecology and field biology, Harper and Row, New York, 686 pp.
- Smouse P. E., 1971. The evolutionary advantages of sexual dimorphism, Theoret. Pop. Biol., **2**, 469—481.
- Snell T. W., Burch D. G., 1975. The effects of density on resource partitioning in *Chamaesyce hirta* (Euphorbiaceae), Ecology, **56**, 742—746.
- Snell T. W., King C. E., 1977. Lifespan and fecundity patterns in rotifers: the paradox of reproduction, Evolution, **30** (in press).
- Sokal R. R., 1970. Senescence and genetic load: evidence from *Tribolium*, Science, **167**, 1733—1734.
- Solomon M. E., 1949. The natural control of animal population, J. Anim. Ecol., **18**, 1—32.
- Solomon M. E., 1972. Population dynamics. Edward Arnold, London.
- Somero G. N., 1969. Enzymic mechanisms of temperature compensation, Amer. Natur., **103**, 517—530.
- Soule M., 1971. The variation problem: the gene flow-variation hypothesis, Taxon, **20**, 37—50.
- Soule M., Stewart B. R., 1970. The «niche-variation» hypothesis: a test and alternatives, Arner. Natur., **104**, 85—97.
- Southwood T. R. E., 1966. Ecological methods with particular reference to the study of insect populations, Methuen, London, 391 pp.
- Spinage C. A., 1972. African ungulate life tables, Ecology, **53**, 645—652.
- St. Amant J. L. S., 1970. The detection of regulation in animal populations, Ecology, **51**, 823—828.
- Stahl E., 1888. Pflanzen und Schnecken, Biologische Studie fiber die Schutzmittel der Pflanzen gegen Schneckenfrass, Jena Z. Med. Naturw., **22**, 557—684.
- Stearns S. C., 1976. Life-history tactics: a review of the ideas, Quart. Rev. Biol., **51**, 3—47.
- Stewart R. E., Aldrich I. W., 1951. Removal and repopulation of breeding birds in a spruce-fir community, Auk, **68**, 471—482.
- Strobeck C., 1973. *n*-species competition, Ecology, **54**, 650—654.
- Sutherland J. P., 1974. Multiple stable points in natural communities, Amer. Natur., **108**, 859—873.
- Sverdrup H. U., Johnson M. W., Fleming R. H., 1942. The oceans: their physics, chemistry and general biology, Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N. J., 1087 pp.
- Tamarin R. H., Krebs C. J., 1969. *Microtus* population biology, II. Genetic changes at the transferrin locus in fluctuating populations of two vole species, Evolution, **23**, 183—211.
- Taylor G., 1920. Australian meteorology, Clarendon Press, Oxford, 312 pp.
- Taylor H. M., Gourley R. S., Lawrence C. E., Kaplan R. S., 1974. Natural selection of life history attributes: an analytical approach, Theoret. Pop. Biol., **5**, 104—122.
- Teal J. M., 1962. Energy flow in the salt marsh ecosystem of Georgia, Ecology, **43**, 614—624.
- Terborgh J., 1971. Distribution on environmental gradients: theory and a preliminary interpretation of distributional patterns in the avifauna of the Cordillera Vilcabamba, Peru, Ecology, **52**, 23—40.
- Terborgh J., 1974a. Faunal equilibria and the design of wildlife preserves. In: F. Golley and E. Medina (Eds.), Tropical ecological systems: trends in terrestrial and aquatic research, Springer-Verlag, New York.
- Terborgh J., 1974b. Preservation of natural diversity: the problem of extinction prone species, BioScience, **24**, 715—722.
- Terborgh J., Diamond J. M., 1970. Niche overlap in feeding assemblages of New Guinea birds, Wilson Bull., **82**, 29—52.
- Terborgh J., Weske J. S., 1969. Colonization of secondary habitats by Peruvian birds, Ecology, **50**, 765—782.
- Thornthwaite C. W., 1948. An approach toward a rational classification of climate Geogr. Rev., **38**, 55—94.
- Tinbergen N., 1957. The functions of territory, Bird Study, **4**, 14—27.
- Tinkle D. W., 1967. The life and demography of the side-blotched lizard, *Uta stansburiana*, Misc. Publ. Mus. Zool., Univ. Mich. No. 132, 182 pp.
- Tinkle D. W., 1969. The concept of reproductive effort and its relation to the evolution of life histories of lizards, Amer. Natur., **103**, 501—516.
- Tinkle D. W., Wilbur H. M., Tilley S. G., 1970. Evolutionary strategies in lizard reproduction, Evolution, **24**, 55—74.
- Tosi J. A., 1964. Climatic control of terrestrial ecosystems: a report on the Holdridge model, Econ. Geogr., **40**, 173—181.
- Tramer E. J., 1969. Bird species diversity: components of Shannon's formula, Ecology, **50**, 927—929.
- Trewartha G. T., 1943. An introduction to weather and climate, McGraw-Hill, New York, 545 pp.
- Trivers R. L., 1971. The evolution of reciprocal altruism, Quart. Rev. Biol., **46**, 35—57.
- Trivers R. L., 1972. Parental investment and sexual selection, pp. 136—179. In: B. G. Campbell (Ed.), Sexual selection and the descent of man (1871—1971), Aldine-Atherton, Chicago.
- Trivers R. L., 1974. Parent-offspring conflict, Amer. Zool., **14**, 249—264.
- Trivers R. L., Willard D. E., 1973. Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring, Science, **179**, 90—92.
- Tucker V. A., 1975. The energetic cost of moving about, Amer. Sci., **63**, 413—419.
- Tullock G., 1970. The coal tit as a careful shopper, Amer. Natur., **104**, 77—80.
- Turk A., Turk J., Wittes J. T., 1972. Ecology pollution environment, Saunders, Philadelphia, 217 pp.
- Turner F. B., Hoddenbach G. A., Medica P. A., Lannom J. R., 1970. The demography of the lizard *Uta stansburiana* (Baird and Girard), in southern Nevada, J. Anim. Ecol., **39**, 505—519.
- Turner F. B., Jennrich R. L., Weintraub J. D., 1969. Home ranges and body size of lizards, Ecology, **50**, 1076—1081.
- Udvardy M. D. F., 1959. Notes on the ecological concepts of habitat, biotope and niche, Ecology, **40**, 725—728.
- Udvardy M. D. F., 1969. Dynamic zoogeography with special reference to land animals, Van Nostrand Reinhold, New York, 445 pp.
- Ulfstrand S., 1977. Foraging niche dynamics and overlap in a guild of passerine birds in a south Swedish coniferous woodland, Oecologia, **27**, 23—45.
- United Nations, 1968. Demographic Year Book., U. N., New York.
- United states department of agriculture, 1941. Climate and man, Washington, D. C., 1248 pp.
- Usher M. B., Williamson M. H. (Eds.), 1974. Ecological stability, Halstead Press, New York.
- Utida S., 1957. Population fluctuation, an experimental and theoretical approach, Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol., **22**, 139—151.
- Van Dyne G. M. (Ed.), 1966. The ecosystem concept in natural resource management, Academic Press, New York, 383 pp.
- Van Valen L., 1965. Morphological variation and width of the ecological niche Amer. Natur., **94**, 377—390.
- Van Valen L., 1971. Group selection and the evolution of dispersal, Evolution, **25**, 591—598.
- Van Valen L., Grant P. R., 1970. Variation and niche width reexamined Amer. Natur., **104**, 589—590.
- Vandermeer J. H., 1968. Reproductive value in a population of arbitrary age distribution, Amer. Natur., **102**, 586—589.
- Vandermeer J. H., 1969. The competitive structure of communities: an experimental approach with protozoa, Ecology, **50**, 362—371.
- Vandermeer J. H., 1970. The community matrix and the number of species in a community, Amer. Natur., **104**, 73—83.

- Vandermeer J. H., 1972a. On the covariance of the community matrix, *Ecology*, **53**, 187—189.
- Vandermeer J. H., 1972b. Niche theory, *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **3**, 107—132.
- Vandermeer J. H., 1973. Generalized models of two species interactions: a graphical analysis, *Ecology*, **54**, 809—818.
- Vandermeer J. H., 1975. Interspecific competition: a new approach to the classical theory, *Science*, **188**, 253—255.
- Vaurie C., 1951. Adaptive differences between two sympatric species of nuthatches (*Sitta*), *Proc. Int. Ornithol. Congr.*, **19**, 163—166.
- Vernberg F. J., 1975. Physiological adaptation to the environment, Intext Educational Publishers, New York, 576 pp.
- Vernberg F. L., Vernberg W. B. (Eds.), 1974. Pollution and the physiological ecology of estuarine and coastal water organisms, Academic Press, New York, 426 pp.
- Verner J., 1964. Evolution of polygamy in the long-billed marsh wren, *Evolution*, **18**, 252—261.
- Verner J., 1965. Breeding biology of the long-billed marsh wren, *Condor*, **67**, 6—30.
- Verner J., Engelsen G. H., 1970. Territories, multiple nest building, and polygyny in the long-billed marsh wren, *Auk*, **87**, 557—567.
- Verner J., Willson M. F., 1966. The influence of habitats on mating systems of North American passerine birds, *Ecology*, **47**, 143—147.
- Vogel S., 1970. Convective cooling at low air speeds and the shape of broad leaves, *J. Exp. Bot.*, **21**, 91—101.
- Volterra V., 1926a. Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically, *Nature*, **188**, 558—560.
- Volterra V., 1926b. Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi, *Mem. Acad. Lincei*, **2**, 31—113.
- Volterra V., 1931. Variation and fluctuations of the number of individuals in animal species living together. Appendix (pp. 409—448). In: R. N. Chapman (1939), *Animal ecology*, McGraw-Hill, New York.
- Wade M. L., 1976. Group selection among laboratory populations of *Tribolium*. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **73**, 4604—4607.
- Wade M. J., 1977. An experimental study of group selection, *Evolution*, **31**, 134—153.
- Waksman S. A., 1952. Soil microbiology, Wiley, New York, 356 pp.
- Wald G., 1964. The origins of life, *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **52**, 595—611.
- Wallace A. R., 1876. The geographical distribution of animals (2 volumes), Hafner, New York, 503 pp. and 607 pp. (Reprinted in 1962.)
- Wallace B., 1973. Misinformation, fitness and kin selection, *Amer. Natur.*, **107**, 1—7.
- Walter H., 1939. Grassland, Savanne und Busch der Arideren teile Afrikas in ihrer ökologischen Bedingtheit, *Jahrbucher für wissenschaftliche Botanik*, **87**, 750—860.
- Wangersky P. J., Cunningham W. J., 1956. On time lags in equations of growth, *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **42**, 699—702.
- Warburg M., 1965. The evolutionary significance of the ecological niche, *Oikos*, **16**, 205—213.
- Waterman T. H., 1968. Systems theory and biology — view of a biologist. In: M. D. Mesarovic (Ed.), *Systems theory and biology*, Proc. 3rd Syst. Symp. Case Inst. Tech. Springer-Verlag, New York, 408 pp.
- Watt K. E. P., 1964. Comments on fluctuations of animal populations and measures of community stability, *Canad. Entomol.*, **96**, 1434—1442.
- Watt K. E. F., 1965. Community stability and the strategy of biological control, *Canad. Entomol.*, **97**, 887—895.
- Watt K. E. F. (Ed.), 1966. *Systems analysis in ecology*, Academic Press, New York, 276 pp.
- Watt K. E. F., 1968. *Ecology and resource management*, McGraw-Hill, New York, 450 pp. [Имеется перевод: Уатт К. Экология и управление природными ресурсами. — М.: Мир, 1971.]
- Watt K. E. F., 1973. *Principles of environmental science*, McGraw-Hill, New York, 319 pp.
- Watts D., 1971. *Principles of biogeography*, McGraw-Hill, New York, 402 pp.
- Weatherley A. H., 1963. Notions of niche and competition among animals, with special reference to freshwater fish, *Nature*, **197**, 14—17.
- Weaver J. E., Clements F. E., 1938. *Plant ecology* (2nd ed.), McGraw-Hill, New York, 601 pp.
- Weedon I. S., Falls J. B., 1959. Differential responses of male ovenbirds to recorded songs of neighboring and more distant individuals, *Auk*, **76**, 343—351.
- Welch P. S., 1952. *Limnology* (2nd ed.), McGraw-Hill, New York, 538 pp.
- Wellington W. G., 1957. Individual differences as a factor in population dynamics: the development of a problem, *Canad. J. Zool.*, **35**, 293—323.
- Wellington W. G., 1960. Qualitative changes in natural populations during changes in abundance, *Canad. J. Zool.*, **38**, 289—314.
- Werner E. E., Hall D. J., 1974. Optimal foraging and size selection of prey by the bluegill sunfish, *Ecology*, **55**, 1042—1052.
- Wetzel R. G., 1975. *Limnology*, Saunders, Philadelphia, 743 pp.
- Weyl P. K., 1970. *Oceanography: an introduction to the marine environment*, Wiley, New York, 535 pp.
- Whiteside M. C., Hainsworth R. B., 1967. Species diversity in chydorid (*Cladocera*) communities, *Ecology*, **48**, 664—667.
- Whittaker R. H., 1953. A consideration of climax theory: the climax as population and pattern, *Ecol. Monogr.*, **23**, 41—78.
- Whittaker R. H., 1962. Classification of natural communities, *Bot. Rev.*, **28**, 1—239.
- Whittaker R. H., 1965. Dominance and diversity in land plant communities, *Science*, **147**, 250—260.
- Whittaker R. H., 1967. Gradient analysis of vegetation, *Biol. Rev.*, **42**, 207—264.
- Whittaker R. H., 1969. Evolution of diversity in plant communities, *Brookhaven Symp. Biol.*, **22**, 178—196.
- Whittaker R. H., 1970. *Communities and ecosystems*, Macmillan, New York, 162 pp.
- Whittaker R. H., 1972. Evolution and measurement of species diversity, *Taxon*, **21**, 213—251.
- Whittaker R. H., Feeny P. P., 1971. Allelochemicals: chemical interactions between species, *Science*, **171**, 757—770.
- Whittaker R. H., Levin S. A. (Eds.), 1975. *Niche: theory and application*, Dowden, Hutchinson and Ross, New York.
- Whittaker R. H., Woodwell G. M., 1971. Evolution of natural communities, pp. 137—159. In: J. A. Wiens (Ed.), *Ecosystem structure and function*, Proc. 31st Ann. Biol. Coll., Oregon State Univ. Press.
- Whittaker R. H., Levin S. A., Root R. B., 1973. Niche, habitat and ecotope, *Amer. Natur.*, **107**, 321—338.
- Whittaker R. H., Walker R. B., Kruckeberg A. R., 1954. The ecology of serpentine soils, *Ecology*, **35**, 258—288.
- Whitlow C. C. (Ed.), 1970. *Comparative physiology of thermoregulation*, Academic Press, New York.
- Wiegert R. C., 1968. Thermodynamic considerations in animal nutrition *Amer. Zool.*, **8**, 71—81.
- Wiens J. A., 1966. Group selection and Wynne-Edward's hypothesis, *Amer. Sci.* **54**, 273—287.
- Wieser W. (Ed.), 1973. *Effects of temperature on ectothermic organisms*, Springer-Verlag, Berlin, 298 pp.
- Wilbur H. M., 1972. Competition predation and the structure of the *Ambystoma-Rana sylvatica* community, *Ecology*, **53**, 3—21.
- Wilbur H. M., 1977. Propagule size, number and dispersion pattern in *Ambystoma* and *Asclepias*, *Amer. Natur.*, **111**, 43—68.
- Wilbur H. M., Tinkle D. W., Collins I. P., 1974. Environmental certainty, trophic level and resource availability In life history evolution, *Amer. Natur.*, **108**, 805—817.

- Wiley R. H., 1974. Evolution of social organization and life-history patterns among grouse, *Quart. Rev. Biol.*, **49**, 201–227.
- Williams C. B., 1944. Some applications of the logarithmic series and the index of diversity to ecological problems, *J. Ecol.*, **32**, 1–44.
- Williams C. B., 1953. The relative abundance of different species in a wild animal population, *J. Anim. Ecol.*, **22**, 14–31.
- Williams C. B., 1964. Patterns in the balance of nature, Academic Press, New York, 324 pp.
- Williams G. C., 1957. Pleiotropy, natural selection and the evolution of senescence, *Evolution*, **11**, 398–411.
- Williams G. C., 1966a. Adaptation and natural selection, Princeton Univ. Press, Princeton, N. J., 307 pp.
- Williams G. C., 1966b. Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lack's principle, *Amer. Natur.*, **100**, 687–690.
- Williams G. C., 1971. Group selection, Aldine-Atherton, Chicago, 210 pp.
- Williams G. C., 1975. Sex and evolution, Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey, 200 pp.
- Williamson M., 1967. Introducing students to the concepts of population dynamics, pp. 169–176. In: J. M. Lambert (Ed.), *The teaching of ecology*, Symp. Brit. Ecol. Soc. No. 7.
- Williamson M., 1971. The analysis of biological populations, Edward Arnold, London, 180 pp.
- Williamson P., 1971. Feeding ecology of the red-eyed vireo (*Vireo olivaceus*) and associated foliage gleaning birds, *Ecol. Monog.*, **41**, 129–152.
- Willson M. F., 1969. Avian niche size and morphological variation, *Amer. Natur.*, **103**, 531–542.
- Willson M. F., 1971. Life history consequences of death rates, *The Biologist*, **53**, 49–56.
- Willson M. F., 1972a. Evolutionary ecology of plants: a review. I. Introduction and energy budgets, *The Biologist*, **54**, 140–147.
- Willson M. F., 1972b. Evolutionary ecology of plants: a review. II. Ecological life histories, *The Biologist*, **54**, 148–162.
- Willson M. P., 1973a. Evolutionary ecology of plants: a review. III. Ecological genetics and life history, *The Biologist*, **55**, 1–12.
- Willson M. P., 1973b. Evolutionary ecology of plants: a review. IV. Niches and competition, *The Biologist*, **55**, 74–82.
- Willson M. F., 1973c. Evolutionary ecology of plants: a review. V. Plant/animal interactions, *The Biologist*, **55**, 89–105.
- Willson M. F., Pianka E. R., 1963. Sexual selection, sex ratio and mating system, *Amer. Natur.*, **97**, 405–407.
- Wilson D. S., 1975. A theory of group selection, *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, **72**, 143–146.
- Wilson E. O., 1961. The nature of the taxon cycle in the Melanesian ant fauna, *Amer. Natur.*, **95**, 169–193.
- Wilson E. O., 1969. The species equilibrium, Brookhaven Symp. Biol., **22**, 38–47.
- Wilson E. O., 1971. The insect societies, Belknap Press, Cambridge, Mass., 548 pp.
- Wilson E. O., 1973. Group selection and its significance for ecology, *BioScience*, **23**, 631–638.
- Wilson E. O., 1975. Sociobiology: the new synthesis, Harvard Univ. Press, Cambridge, 697 pp.
- Wilson E. O., 1976. The central problems of sociobiology, pp. 205–217. In: R. M. May (Ed.), *Theoretical ecology: principles and applications*, Blackwell.
- Wilson E. O., Bossert W. H., 1971. A primer of population biology, Sinauer, Stamford, Conn., 192 pp.
- Wilson E. O., Willis E. O., 1975. Applied biogeography. Chapter 18 (pp. 522–534). In: M. L. Cody and J. M. Diamond (Eds.), *Ecology and evolution of communities*, Harvard Univ. Press, Cambridge.
- Wilson J. T., 1971. Continental drift, pp. 88–92. In: *Topics in animal behavior, ecology and evolution*, Harper and Row, New York, 184 pp.
- Wilson J. T. (Ed.), 1973. Continents adrift. A collection of articles from Scientific American, Freeman, San Francisco, 172 pp.
- Wiseman J. D. H., 1966. Evidence for recent climatic changes in cores from the ocean bed. In: J. S. Sawyer (Ed.), *World climate from 8,000 to 0 B. C.* Imperial College, London, 1966. Royal Meteorological Society, London.
- Wittenberger J. F., 1976. The ecological factors selecting for polygyny in altricial birds, *Amer. Natur.*, **110**, 779–799.
- Wiitow G. C. (Ed.), 1970. Comparative physiology of thermoregulation, Academic Press, New York.
- Wolf L. L., Hainsworth F. R., 1971. Time and energy budgets of territorial hummingbirds, *Ecology*, **52**, 980–988.
- Wolf L. L., Hainsworth F. R., Stiles F. G., 1972. Energetics of foraging: rate and efficiency of nectar extraction by hummingbirds, *Science*, **176**, 1351–1352.
- Woodwell G. M., Smith H. (Eds.), 1969. Diversity and stability in ecological systems, Brookhaven Symp. Biol. No. 22, Upton, N. Y., 264 pp.
- Woodwell G. M., Whittaker R. H., 1968. Primary production in terrestrial communities, *Amer. Zool.*, **8**, 19–30.
- Wright H. E., Prey D. (Eds.), 1965. The quaternary of the United States, Princeton Univ. Press, Princeton, N. J.
- Wright S., 1931. Evolution in Mendelian populations, *Genetics*, **16**, 97–159.
- Wynne-Edwards V. C., 1955. Low reproductive rates in birds, especially seabirds, *Acta XI Int. Orn. Congr.*, Basel, **1954**, 540–547.
- Wynne-Edwards V. C., 1962. Animal dispersion in relation to social behaviour, Oliver and Boyd, Edinburgh, 653 pp.
- Wynne-Edwards V. C., 1964. Group selection and kin selection, *Nature*, **201**, 1145–1147.
- Wynne-Edwards V. C., 1965a. Self-regulating systems in populations of animals, *Science*, **147**, 1543–1548.
- Wynne-Edwards V. C., 1965b. Social organization as a population regulator, *Symp. Zool. Soc. London*, **14**, 173–178.
- Yousef M. K., Horvath S. M., Bullard R. W. (Eds.), 1972. Physiological adaptations, Desert and mountain, Academic Press, New York, 258 pp.
- Zeuthen E., 1953. Oxygen uptake as related to body size in organisms, *Quart. Rev. Biol.*, **28**, 1–12.
- Zweifel R. G., Lowe C. H., 1966. The ecology of a population of *Xantusia vigilis*, the desert night lizard, *Amer. Mus. Novitates*, **2247**, 1–57.

Указатель латинских названий

- Acacia*, кооперативная связь с муравьями 248
Alonella globulosa, репродуктивная ценность 121
Ambrosia deltoidea 100
Amphibolurus cristatus, конвергентная эволюция 326
Anthus spitoioletta, бюджеты времени и энергии 283
Ariolimax columbianus 247
Asarum caudatum 247
Asplanchna 144, 145
Atriplex lentiformis 86
- Balanus balanoides* 212—214
Biston betularia, индустриальный меланизм 238—239
Blarina 227
- Calandra oryzae*, время генерации 126
— — максимальная скорость увеличения популяции 126
— — репродуктивная ценность 121
Callisaurus draconoides, конвергентная эволюция 326
Callosobruchus chinensis 235
Camahynchus, адаптивная радиация 349
Cavendishia smithii 255
Cepaea nemoralis, полиморфизм 239
Centropogon talamancensis 254—255
— *valerii* 255
Certhidea olivacea 349
Chamaesyce hirta 144
Chortophaga viridifasciata 238
Chthamalus stellatus, конкуренция за пространство 212—214
Colibri thalassinus 254—255
Conus 215, 216
Ctenotus 215, 216
- Dendroica*, конкуренция в природе 211, 212
Didelphis virginianus, специализация 275
Didinium nasutum 233
Diglossa plumbea 254—255
Dipsosaurus dorsalis 106
- Drosophila* 162
— *pachea*, особенности питания 245
— *subobscura*, выбор брачного партнера 176
— — танец самок 176
- Emberiza*, размер кладки, зависимость от географической широты 152
Eotetranychus sexmaculatus 235
Escherichia coll, время генерации 126
— — максимальная скорость увеличения популяции 126, 158
Eugenes fulgens 254—255
Eumeces fasciatus, кривая выживания 116
Eumetopias jubata, система брачных отношений 182
- Geospiza*, адаптивная радиация 348—350
- Heliconlus* 103, 249
Heterospilus prosopidis 235
Homo sapiens, время генерации 126
— — максимальная скорость увеличения популяции 126, 158
Hydrobla ulva 217
— *ventrosa* 217
- Larrea divaricata*, водный режим 102
— — температура листьев 100
Lotus corniculatus 224
- Macleania glabra* 255
Macronix croceus 325
Microtus 224
— биомасса на гектар 90
— использование среды грубодисперсным способом 287
— популяционные циклы 140, 141
— *agrestis*, время генерации 126
— — максимальная скорость увеличения популяции 126
Moloch horridus, конвергентная эволюция 326
Mytilus californianus 236
- Neocatolaccus mamezophagus* 235
Neolobias, конвергентная эволюция 326
- Nephrurus laevis* 100
- Operophtera brumata* 224
Oxyura 152
- Panterpe insignis* 254—255
Papaver rhoeas 142
Paramecium aurelia, время генерации 126
— — лабораторные эксперименты 233
— — мгновенная скорость увеличения популяции 126
— *caudatum*, время генерации 126
— — лабораторные эксперименты 208, 233
— — мгновенная скорость увеличения популяции 126
Parus caeruleus, факторы, ограничивающие размножение 24
— *major*, размер кладки 152
Pedicularis humanus, чистая скорость размножения 119
Perognathus 238
Peromyscus 227, 287
— биомасса на гектар 90
Phascolarctos cinereus, специализация 275
Philornis 257—258
Phrynosoma coronatum, конвергентная эволюция 326
— *platyrhinus* 106—108, 142
Pinaroloxias inornata 347
Pisaster ochraceus 236
Plethodon 218
Pseudosida bidentata, репродуктивная ценность 121
Ptinus fur, время генерации 126, 159
— — максимальная скорость увеличения популяции 126
— *sexpunctatus*, время генерации 126, 159
— — максимальная скорость увеличения популяции 126
— *tectus*, время генерации 126
— — максимальная скорость увеличения популяции 126
- Rasbora*, конвергентная эволюция 326
Rattus norvegicus, время генерации 126
— — максимальная скорость увеличения популяции 126
Rhinoseius colwelli 255
— *richardsoni* 255
- Scaphldura oryzivora* 256—258
Sceloporus olivaceus, кривая выживания 116
Scincella laterale, кривая выживания 117
Sorex 227
Sturnella magna, конвергентная эволюция 325, 326
Synodontis nigriventris 237
Syrbula admirabilis 238
- Tamiasciurus* 250, 281
Thais 214
Thrips imaginis, динамика популяции 134
Thylacosmilus, конвергентная эволюция 326
Tribolium, конкуренция 208—210
— эволюция старения 157
— *confusum*, время генерации 126
— — максимальная скорость увеличения популяции 126
Turdus erlcetorum 239
Typhlodromus occidentalis, лабораторные эксперименты 235
- Uta stansburiana*, изменчивость 345
— — кривая выживания 114, 117
— — репродуктивная ценность 121
- Vireo olivaceus*, половой диморфизм 183
- Xantusia vigilis*, кривая выживания 114, 116, 117
— — репродуктивная ценность 121
- Zalophus californianus*, половой диморфизм 182

Предметный указатель

- Автотрофы 13, 296
 Адаптация 94—98, 222—223
 Адаптивная радиация 292, 347—348
 Адаптивные комплексы 106—108
 Адиабатическое нагревание 34—35
 — охлаждение 34—35, 42, 43
 Акклиматизация 86
 Акклимация 86, 87
 Аллель 15—16
 — дикий тип 16
 — прецессия благоприятных эффектов 157
 — удаление открытых эффектов 157
 Аллопатрия 215
 Альтруизм 187—190
 — истинный (настоящий) 187
 — псевдо- 187—190
 — реципрокный 190
 Альтруистическое поведение 23, 187—190, 241—242
 Аменсализм 194, 251
 Ассимиляция и экологические пирамиды 302—305
- Батитермограмма 54
 Бесполое размножение 110—168
 Биогеографические области 330—332
 Биогеография 330—356
 Биомы 52—53, 79
 — определение 52—53
 Биотемпература 79
 Бюджет тепловой 98
 Бюджеты времени, вещества и энергии 93—94, 280—291
- Валовая рождаемость 117
 Векторы опыления 248
 Вес тела и энергетические потребности 88—93
 Взаимоотношения паразит—хозяин 193—194, 254—258
 Видовое разнообразие 308—324
 — — в точке 310—314
 — — деревьев в тропических лесах 322—324
 — — и ширина ниши 312—313, 316—322
- — — устойчивость климата, гипотеза 317
 Виды, плотность 311, 335, 351 353—354
 — — на островах 337—342
 — — равновесная 353—354
 Возраст первого размножения (α) 118
 — последнего размножения (ω) 118
 Возрастная структура 111—124, 128
 Время генерации 118, 124, 126, 127 138—161
 — поиска 289
 — преследования 289
 Вымирание жертвы и хищника 230—233
- Географическая изоляция 347
 Гермафродитизм одновременный 169
 — последовательный 169
 Гильдии, структура 221, 274—275, 276
 Гиперобъем 262—264, 312
 Гипотеза весеннего изобилия 153
 — влияния хищников 153
 — восстановления пищевых ресурсов 140
 — генетического контроля 140—141
 — колебаний хищник—жертва 139
 — компрессии 342—343
 — продолжительности светового дня 153
 — связи морфологической изменчивости с шириной ниши 166, 343—345
 — — потока генов с изменчивостью 186, 345
 — стресса 139
 Гнездовой паразитизм 256—258
 Гомеостаз 85
 Грубодисперсная среда 287—291
 Групповой отбор 23, 152, 168—170, 173, 175, 187, 190, 328
- Давление отбора и самореплицирующиеся молекулярные комплексы 21—22
 Двуокись углерода и угольная кислота, роль в почвообразовании 71
- — содержание в атмосфере 62
 — — и фотосинтез 62
 Дем 110
 Дефаунация 353—354
 Дифференциальное использование пищи различными видами 215—217
 Дифференциальный успех в размножении (репродуктивный успех) 18—21, 25, 120, 141—148
 Добывание пищи, затраты 165—168
 Дождевая тень 36
 Доминирование неполное 15—16
 Дрейф континентов 50—51, 332
- Естественный отбор 18—22, 26, 120, 135, 141—157, 161, 168—183, 187—190, 195, 222—223, 230—232, 237—251
- Изменчивость генотипическая 184—186
 — поддержание 168, 184—185
 — фенотипическая 184—186
 Индустриальный меланизм 238
 Использование среды дифференциальное пространственное 212—214, 313
- Кальций, дефицит в серпентиновых почвах 68
 Канализированные признаки 185
 Класс возрастной нулевой 117, 122
 Климакс 74, 75
 Климат, изменения на протяжении геологического времени 46—47
 — изменчивость во времени и пространстве 37—46
 — и растительность, взаимодействие 28, 52—84
 — локальные нарушения 35—37
 — определяющие факторы 29—46
 — типы 45
 Климограммы 41—44, 46
 Ключевые хищники 236
 Колебания хищник—жертва 138—140, 223—232, 233—235
 Комменсализм 194, 252, 256, 258
 Конкурентное исключение 203—205, 218—220, 265, 321, 338
 Конкуренция 245
 — внутривидовая 195, 268—269
 — внутривидовая и межвидовая, равновесие 205—207
 — диффузная 201, 221, 272
 — и хищничество 202, 233—236
 — избегание 195, 210—220
 — интерференционная 195
 — коэффициент (α) 196—203, 220—221, 268, 298, 300
- лабораторные эксперименты 208—210
 — межвидовая 195, 205—207
 — наблюдения в природе 210—220
 — определение 193—194
 — таксономический состав сообществ 210, 219—220
 — теория 195—203, 220—221
 — эксплуатационная 195
 Консументы 13, 296
 Континуум r — K -отбора 138, 158, 292—293
 — растительности 73, 79
 Конвергенция эволюционная 325—327
 Конечная скорость увеличения популяции 128
 Коэволюция 186, 245—258
 — определение 245
 Кривые выживания 113—117
 — использования 262
 — толерантности 86—87, 93
- Максимальная мгновенная скорость увеличения популяции 125, 158, 196, 203
 Мальтузианский параметр 124
 Матрица ресурсов 268
 — сообщества 195, 297—300
 Мгновенная скорость увеличения популяции 122, 124—132, 158, 190, 224
 — удельная рождаемость 125, 126, 132
 Мейотический драйв 18
 Менделевская популяция 110—111
 Местообитания краевые 207
 Миграции вертикальные у водных организмов 83
 Микроклимат 53—58
 Мимикрия 237—238, 243
 — бэйтсовская 194, 243
 — мюллеровская 194, 243
 Минимума закон 23—24
 Модели сообщества блоковые 297, 304—306
 Моногамия 26, 177—182
 Мутуализм 193—194, 245, 252
- Наследственность корпускулярная 14—17
 — слитная 14
 Нейтрализм 193—194, 251
 Ниша, внутри- и межфенотипический компоненты 186, 279, 344
 — временная 274, 313
 — динамика 268—270
 — мерность 270—274
 — места 260—261

- определение 260—262
- перекрывание 183, 264—268, 270—273, 312—313, 344
- периодические таблицы 292—293
- пищевая (трофическая) 261, 275—287, 292, 313, 314
- поведенческая 261
- разделение 195, 207, 219
- расширение 218, 269, 270, 279, 289, 343—344
- реализованная 261, 268, 269, 270
- сдвиг 210, 215—218, 268, 333
- фундаментальная 261, 265, 266, 270
- функциональная 260
- ширина 186, 275—280, 312—313, 316—322
- эволюция 291—293
- экологическая 260—293

- Общественное поведение 187, 190, 241
- Озера олиготрофные 82
- стратификация 80—83
- эвтрофные 82
- Окраска криптическая 237—240
- отпугивающая 240
- предупреждающая, примеры 242—243
- — эволюция 188
- расчленяющая 240
- Окружающая среда, компоненты 94—95
- — пятнистая 287—291, 344
- Организменная единица 12, 194, 261, 262, 264, 266, 267, 275, 302
- «Острова» в наземных местообитаниях 218, 334
- площадь, связь с числом видов 335
- теория равновесия 337—341
- Отбор групповой 168, 169
- дизруптивный 19—20
- единицы 22—23
- Отбор, зависящий от частоты 172
- направленный 19, 95, 141, 238
- на уровне экосистемы 328
- половой 176—183
- родичей 23, 187—190, 241
- стабилизирующий 19, 151
- уровни 22—23
- эпигамный 178—183
- K- 136—138, 141, 149, 151, 203, 207, 208, 269
- r- 203, 208, 210, 269
- Относительная значимость видов 311—312

- Паразитизм 193—194, 223, 251, 256, 258
- Парниковый эффект 29
- Первичная продукция 58—62, 75
- Переходная матрица 75—76
- Пирамиды биомассы 302—303
- перевернутые 303
- численностей 302—303
- энергии 302—303
- Пищевая сеть 295—298
- цепь 271
- Плодовитость и смертность, баланс 157—161
- реализованная 118
- Плотность приспособленности 263
- Поведение псевдоальтруистическое 187—190
- Подразделение времени и энергии 93, 166—168, 170, 195, 280—291
- Подразделения принцип 93—94, 154, 166
- Полиандрия 177, 178
- Полибрахигиния 177, 182
- Полигамия 26, 177
- Полигиния 177—182
- Полиморфизм 20, 238—239
- Половое размножение, преимущества 168—169, 175
- — и изменчивость 168—169, 184—185
- — эволюция 168—169
- Половой диморфизм 173—183
- Популяции «вязкие» 162
- динамика 128—141, 230—235
- оппортунистические 135—138
- определение 110
- панмиктические 177
- структура скрещивания 177
- «текучие» 162
- увеличение численности экспоненциальное 124—128
- Популяционная экология, принципы 110—190
- Поток генов 18
- Почвы, влияние на растительность 71
- как фонд биогенных элементов 67
- образование 67—71
- серпентиновые 68
- типы 69, 70
- функция в экосистеме 67, 68
- Правила биогеографические 333
- Преходящие виды 138, 236
- Принцип конкурентного исключения 204
- равных возможностей 206, 268
- Приспособленность и гетерозиготность 169
- — половое размножение 168—183
- определение 19—21, 111

- Провинции влажности 79
- Промискуитет (беспорядочное спаривание) 26, 177
- Протерандрия 169
- Протокооперация 193—194, 245, 251
- Птицы Галапагосских островов 346—351
- заселение о. Кракатау 351—352
- размер кладки 151—154

- Равновесие «ассортативное» 354
- «эволюционное» 354
- Размер тела и время генерации 158—160
- Размножение, тактика концентрированного удара 141—148
- Разнообразие деревьев в тропических лесах, гипотеза замкнутых сетей 323
- — — — — истребления семян 322
- — — — — мозаичного распределения биогенных элементов 323
- — — — — нарушений 323
- широтные градиенты 315
- Распределение организмов пятнистое, или контактное 161
- — регулярное 161
- — случайное 161
- Растительные формации 53
- Редуценты 297
- Репродуктивная ценность 119—123, 145, 146, 156—157, 170, 171, 232, 233
- — и соотношение полов 169—173
- — остаточная 122, 144, 145, 147, 154, 157
- Репродуктивное усилие 142—148, 150, 151, 157, 171
- Ресурсы, дифференциальное использование различными полами 183
- Рождаемость 131, 133

- Связность сообщества 299
- Сигмоидные кривые 130, 196
- Симбиоз 251
- Симпатрия 215
- Синтопия 217
- Системная экология 306—308
- Скорость замещения популяции 119
- иммиграции 338—341
- исчезновения видов 338—341, 354
- Смертность 113—117, 124, 131, 133, 154—161, 170
- дифференциальная 18, 171
- зависящая от возраста 113—117
- — — — — плотности 131—132
- и соотношение полов 171
- катастрофическая 135—136
- эволюция 154—157
- Смещение признаков 215—217
- Солнечная энергия 28—31, 54—64, 300—305
- Сообщества, классификация 9, 76—79
- климатские 75, 76
- насыщенные 308—310, 312
- природные, классификация 76—79
- равновесное число видов на островах 335—341
- структура 295—328
- устойчивость 312, 324—325, 328
- энергетика 297, 302—306
- Соотношение полов вторичное 169, 173
- — оптимальное 168—173
- — первичное 169, 173
- — четвертичное 169
- Сосуществование в условиях конкуренции 197—200, 216—218, 266
- видов в лабораторных системах 208—210, 233—236
- — влияние хищников 236
- — устойчивое 200—201
- Специфическая скорость естественного увеличения популяции 124—128
- Среда, грубодисперсное использование 287—291
- тонкодисперсное использование 287—291
- Срединно-Атлантический хребет 50
- Стабильное возрастное распределение 123—124, 155—156
- Статус в популяции 13, 184
- Стационарное возрастное распределение 124
- Стоимость опыления и распространения семян 248—249
- Стоимость передвижения метаболическая 91—93
- Сукцессия в пустынях 74—75
- вторичная 73—76
- — растительности и орнитофауны 74
- первичная 67—71, 73

- Таксоны, цикл развития 327, 352
- Тактика добывания пищи 165, 168, 277—279, 284—291
- избегания хищника 190, 222—223, 230, 237—245, 302
- Температурный профиль 54—56
- Территориальность как свидетельство конкуренции 214
- преимущества 163—165
- эволюция 168

- Территория брачная 163, 182—183
 — гнездовая 163
 — защита 163—165
 — кормовая 163, 180
 Толерантности закон 24—25
 Толерантность, диапазон (пределы) 23—25, 86, 88, 275
 Точка росы 34
- Углеродного датирования метод 48—50
 Удельная мгновенная скорость смертности 125, 126, 132
 Уравнения для потока энергии в блоковой модели равновесного сообщества 304
 — конкуренции Лотки—Вольтерра 196, 198, 201—203
 — логистические Ферхюльста—Пирла 129—133
 — хищничества Лотки—Вольтерра 224
- Фактическая скорость увеличения популяции 203
 — эвапотранспирация 59—63
 Факторы, зависящие от плотности 133—135
 — не зависящие от плотности 133—134
 Физиологические «правила» 93
 Функциональная реакция 227
- Хищничество 245
 — и естественный отбор 222—223, 230—232
 — модели 223—232
 — «расчетливое» 232
 — эволюция 232
 — теория 223—232
- Численная реакция 227
 Численность вдоль экоклин 72—73
 — и видовое разнообразие 310—312
 Чистая годовая продукция 304, 305
 — скорость размножения 118, 125, 127, 128
- Широтные градиенты разнообразия, механизмы 315—322
 Эвапотранспирация потенциальная 59—63
 — фактическая 59—61, 79
 Эволюционное время и видовое разнообразие, гипотеза 316
 Эволюционные последствия конкуренции 195, 207—208
 — — хищничества 222—223, 237—251
 Эволюция адаптивных комплексов 106—108
 — взаимодействий хищник—жертва 222—223, 230—232, 237—251
 — генетического доминирования 16
 — конвергентная 195, 241—242, 325—327
 — метаболических путей 103—104
 — общественного поведения 187—190
 — полового диморфизма 180—183
 — размеров тела 158—161
 — сенсорных способностей 104—105
 — сопряженная рождаемости и смертности 157—161
 — сообществ 327—328
 — старения 154—157, 233
 — тактики избегания хищника 237—251
 — — размножения 141—154
 Экоклин 72, 73, 314
 Экологические эквиваленты 260, 325—327
 Экологический (конкурентный) вакуум 130, 132, 136, 195, 203, 292
 Экологическое время 25, 316, 342
 — — и гипотеза видового разнообразия 316—317
 — высвобождение 218, 344
 Экосистема, компоненты 12, 13
 — определение 12
 Экотон 72
 Эктотермия 88—99
 Эндемичные виды 219, 346, 352
 Энергия, бюджет 93, 143—144, 167—168.
 — затраты на потомство разного пола 170—173
 — на разных трофических уровнях 302—303
 — пирамиды 302—303
 — поток 297, 302—306
 — сохранение 300—302
 Эндотермия 88, 90, 99
 Эффективность переноса энергии 302—305, 328

Оглавление

Предисловие редактора перевода	5
Предисловие	7
1. Введение	9
Область экологии: определения и основные принципы	9
Основы менделевской генетики	14
Естественный отбор	18
Самореплицирующиеся молекулярные комплексы	21
Единицы отбора	22
Лимитирующие факторы и пределы толерантности	23
Уровни подхода к науке	25
Рекомендуемая литература	26
2. Физическая среда	28
Основные факторы, определяющие климат	29
Локальные нарушения	35
Изменчивость во времени и в пространстве	37
Геологическое прошлое	46
Рекомендуемая литература	51
3. Взаимодействие климата и растительности	52
Жизненные формы растений и биомы	52
Микроклимат	53
Первичная продукция и эвапотранспирация	58
Форма, размер и расположение листьев	64
Почвообразование и первичная сукцессия	67
Экотоны, континуумы растительности и вторичная сукцессия	71
Классификация природных сообществ	76
Некоторые соображения по поводу водных экосистем	79
Рекомендуемая литература	84
4. Физиологическая экология	85
Физиологический оптимум и кривые толерантности	85
Энергетика метаболизма и движения	88
Энергетический бюджет и принцип подразделения	93
Адаптация и ухудшение среды	94
Тепловой бюджет и термальная экология	98
Водный режим у пустынных организмов	102
Другие лимитирующие факторы	103
Сенсорные способности организмов и сигналы, поступающие из окружающей среды	104
Адаптивные комплексы	106
Рекомендуемая литература	108

5. Принципы популяционной экологии	110		
Введение	110		
Таблицы выживания и таблицы размножения	111		
Чистая скорость размножения и репродуктивная ценность	118		
Стабильное возрастное распределение	123		
Специфическая скорость естественного увеличения популяции	124		
Рост и регуляция численности популяций	128		
Факторы, зависящие и не зависящие от плотности	133		
Опportunистические и равновесные популяции	135		
Популяционные «циклы»: причины и следствия	138		
Эволюция тактики размножения	141		
Репродуктивное усилие	142		
Затраты на потомство	148		
Величина кладки у птиц	151		
Эволюция смертности и старения	154		
Сопряженная эволюция рождаемости и смертности	157		
Использование пространства: индивидуальные участки и территориальность	161		
Стратегия добывания пищи	165		
Пол, соотношение полов, половой отбор и типы брачных отношений	168		
Приспособленность и положение особи в популяции	184		
Поддержание разнообразия	184		
Общественное поведение и отбор родичей	187		
Рекомендуемая литература	190		
6. Взаимодействия между популяциями	193		
Введение	193		
Конкуренция	194		
Уравнения Лотки — Вольтерра и теория конкуренции	195		
Конкурентное исключение	203		
Равновесие между внутривидовой и межвидовой конкуренцией	205		
Эволюционные последствия конкуренции	207		
Лабораторные эксперименты	208		
Наблюдения в природе	210		
Перспективы на будущее	220		
Хищничество	222		
Теория: колебания хищник — жертва	223		
«Расчетливое» хищничество и оптимальный урожай	232		
Избранные эксперименты и наблюдения	233		
Эволюционные последствия хищничества: тактика избегания хищника	237		
Козэволюция	245		
Симбиотические связи	251		
Примеры сложных популяционных взаимодействий	254		
Рекомендуемая литература	258		
7. Экологическая ниша	260		
История и определения	260		
Ниша как гиперобъем	262		
Перекрывание ниш и конкуренция	264		
Динамика ниш	268		
Мерность ниш	270		
Структура гильдий	274		
Специализированность и неспециализированность	275		
Бюджеты времени, вещества и энергии	280		
Тактика добывания пищи и эффективность питания	284		
		Оптимальное использование пятнистой среды	287
		Эволюция ниш	291
		Периодические таблицы ниш	292
		Рекомендуемая литература	293
		8. Структура сообщества	295
		Пищевые сети и трофические уровни	295
		Матрица сообщества	297
		Принципы термодинамики	300
		Пирамиды энергии, численностей и биомассы	302
		Поток энергии и экологическая энергетика	304
		Системная экология	306
		Насыщение особями и видами	308
		Видовое разнообразие	310
		Разнообразие видов деревьев в дождевых тропических лесах	322
		Устойчивость сообществ	324
		Эволюционная конвергенция и экологическая эквивалентность	325
		Эволюция сообществ	327
		Рекомендуемая литература	328
		9. Биогеография	330
		Классическая биогеография	330
		Биогеография островов	333
		Связь числа видов с площадью острова	335
		Теория равновесия	337
		Гипотеза компрессии	342
		Гипотеза связи морфологической изменчивости с шириной ниши	343
		Гипотеза связи изменчивости с потоком генов	345
		Некоторые примеры островов как экологических экспериментов	346
		Дарвиновы вьюрки	346
		Кракатау	351
		Цикл развития таксонов	352
		Эксперимент по дефаунации	353
		Прикладная биогеография: планирование природных заповедников	354
		Рекомендуемая литература	356
		Список литературы	359
		Указатель латинских названий	390
		Предметный указатель	392

УВАЖАЕМЫЙ ЧИТАТЕЛЬ!

Ваши замечания о содержании книги, ее оформлении, качестве перевода и другие просим присылать по адресу:

129820, Москва, И-110, ГСП,
1-й Рижский пер., д. 2,
издательство «Мир»

Э. Пианка

ЭВОЛЮЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ

Научный редактор М. Б. Николаева
Мл. научн. редактор О. А. Горгун
Художник С. А. Бычков
Художественный редактор Б. Н. Юдкин
Технический редактор Е. С. Потапенкова
Корректор А. Я. Шехтер

ИБ № 2279

Сдано в набор 19.11.80. Подписано к печати 02.02.81.
Формат 60X90 1/16. Бумага типографская № 2.
Гарнитура латинская. Печать высокая. Объем 12,50 бум. л.
Усл. печ. л. 25. Усл. кр. отт. 25. Уч.-изд. л. 28,46.
Изд. № 4/0876. Тираж 15.000 экз. Зак. 1042. Цена 2 р. 20 к.

ИЗДАТЕЛЬСТВО «МИР» Москва, 1-й Рижский пер., 2.

Московская типография № 11 Согозполиграфпрома
при Государственном комитете СССР по делам издательств,
полиграфии и книжной торговли. Москва, 113105,
Нагатинская ул., д. 1.