

# Тема 6 ВНУТРИВИДОВЫЕ И МЕЖВИДОВЫЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ В ПОПУЛЯЦИЯХ, ГОМЕОСТАЗ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ СТРАТЕГИИ

## 1. Внутривидовые взаимоотношения

Многообразное население популяции постоянно взаимодействует между собой. Удовлетворение потребностей в питании, распределении кормовых угодий, выбор места для постройки гнезда, спаривание, выращивание потомства, охрана занимаемой территории, расселение и т. д. осуществляются при постоянном взаимодействии особей, входящих в каждую популяцию, которая и обеспечивает ее существование.

Эти связи складывались по мере образования и развития вида как целостной системы. Поэтому все особи, входящие в популяцию, обладают и общностью происхождения, и многочисленными специфическими приспособлениями к совместной жизни (рис. 1).

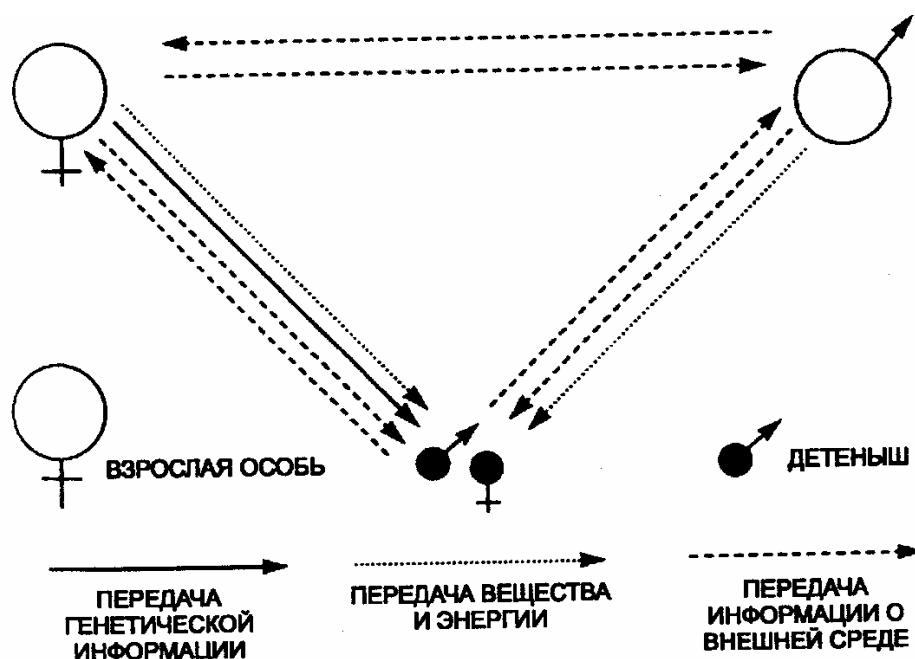


Рис. 1. Связи особей в популяции (на примере млекопитающих)

Эти приспособления, названные С. А. Северцовым (1951) *кон-! грукнг/иями*, охватывают морфофизиологические и этологические (поведенческие) черты. Сюда можно отнести: особенности строения, обеспечивающие встречи разнополых особей, размножение, выращивание молодняка, приспособления, обеспечивающие расселение или объединения в стаи (к миграциям или на зиму), разнообразные «сигналы» — запахи, цвет, голос, поведение и др. — все, что привлекает или отвлекает особей, предупреждает их о занятой территории (рис. 2).

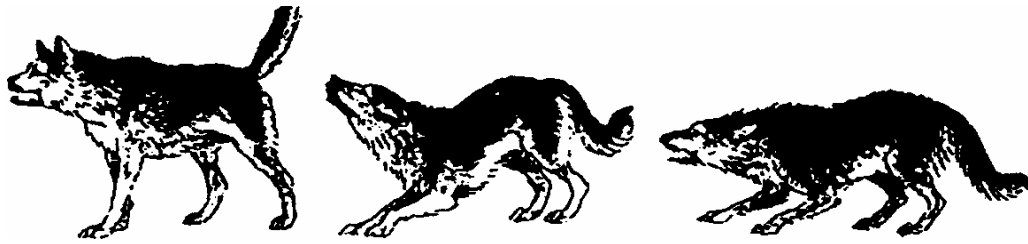


Рис. 10.2. Информационная нагрузка разных поз собак

Данные приспособления могут носить характер индивидуальных и групповых контактов. Они по-разному осуществляются на разных стадиях развития организмов и могут меняться в течение жизни особи, в разные сезоны года, а также в связи с изменениями условий жизни.

Взаимоотношения между членами популяции зависят прежде всего от того, одиночный или групповой образ жизни свойствен виду. Формы же существования особей в популяции чрезвычайно различны.

**Одиночный образ жизни.** Особи популяции обособлены и независимы друг от друга. Характерен для многих видов, главным образом на определенных стадиях жизненного цикла. Полностью одиночное существование организмов в природе не встречается. Причиной этого является невозможность осуществления их основной жизненной функции — размножения. Однако для некоторых видов характерны очень слабые контакты между совместно живущими особями. Так, у видов с внутренним оплодотворением встречи самцов и самок могут быть очень кратковременными, для осуществления копуляции. В остальное время животные живут отдельно, независимо друг от друга, например хищные жуки-жужелицы, божьи коровки и многие другие насекомые. Подобный образ жизни ведут отдельные водные обитатели (одиночные актинии) с нарушенным способом оплодотворения, при котором нет необходимости в непосредственной встрече партнеров. Нередко виды с одиночным образом жизни образуют временные скопления особей в период, предшествующий размножению, в местах зимовок и т. д. Бабочки-крапивницы поздней осенью в большом количестве собираются в чердачных помещениях, божьи коровки и жужелицы — возле пней и комлей деревьев в сухой подстилке, щуки и сомы — в зимовальных ямах на дне водоема. Вместе с тем подобные скопления не сопровождаются установлением тесных связей между животными. Каждое из них относительно независимо от остальных.

Усложнение отношений внутри популяций происходит по двум направлениям: усилению связи между половыми партнерами и возникновению контактов между родительским и дочерними поколениями. В популяциях на этой основе формируются семьи, разнообразные по составу и длительности существования. Родительские пары могут создаваться на короткий или длительный срок, а у некоторых видов — на всю жизнь взрослых особей. Среди птиц тетерева, глухари не образуют устойчивых семейных пар. У многих воробьиных самка и самец держатся вместе в течение всего периода гнездования. Сохраняются на долгие годы семейные

пары лебедей, журавлей, голубей. Выбор партнеров у животных сопровождается особым брачным поведением, нередко большой сложности, — «танцы», «ухаживания» и др.

У многих насекомых, птиц и млекопитающих ухаживание нередко предотвращает агрессивные и оборонительные реакции особей противоположного пола, приводит к синхронизации полового созревания, стимулирует готовность к спариванию, что имеет большое значение для размножения, к которому самец и самка должны быть готовы в одно и то же время.

Несмотря на частую ожесточенность, эти столкновения редко приводят к большим травмам соперников, большей частью ограничиваются изгнанием одного из них с территории, где находится самка. Токующие туруханы стремительно бросаются друг на друга, а затем внезапно замирают со взъерошенным «воротником», после этого вновь повторяют броски. В таких сражениях у рыб преобладает ритуал угрозы или противники кусают друг друга в пасть — наименее уязвимую часть тела, но не наносят более опасных укусов в бок.

Следовательно, период, предшествующий размножению в популяциях животных, характеризуется активным поиском и резким усилением контактов между особями.

**Семейный образ жизни.** Усиливает связи между родителями и их потомством. Простейшим видом такой связи является, например, забота



одного из родителей об отложенных яйцах — охрана кладки, инкубации, дополнительное аэрирование и т. д. У птиц забота о птенцах продолжается до поднятия их на крыло, а у ряда крупных млекопитающих, таких, как медведи, тигры, детеныши воспитываются в семейных группах до наступления их половой зрелости, в течение нескольких лет. В зависимости от того, кто из родителей берет на себя уход за потомством, различают семьи *отцовского*, *материнского* и *семейного* типов. В охране и выкармливании потомства в семьях с устойчивым образованием пар принимают участие обычно как самец, так и самка.

Дальнейшее усложнение поведенческих связей в популяциях приводит к формированию более крупных объединений животных — колоний, стай, стад.

Рис. 3 Колониальные гнездовья у птиц (из Н. М. Черновой, А. М. Быловой, 1981):

- А — колонии белых гусей в тундре;
- В — колонии грачей

**Колонии** — групповые поселения оседлых животных, которые могут существовать длительное время или создаваться на период размножения, как у птиц (гуси, грачи, гагары, чайки и др.), рис. 3

Колонии животных отличаются разнообразием — от простых территориальных скоплений одиночных форм до объединений, где отдельные члены, как органы в целостном организме, выполняют разные функции видовой жизни. Так, сифонофора *Salacia* — единая, на первый взгляд, особь — образована множеством отдельных специализированных особей и представляет колонию.

Развитие колонии начинается с одного индивидуума, который размножается почкованием. Отдельные отпочковывающиеся особи могут либо вести самостоятельную жизнь, либо стать специализированными частями материнской колонии.

Поселения животных, где некоторые функции их жизни выполняются сообща, что увеличивает вероятность выживания отдельных особей, является более сложной формой колонии. Такими общими функциями колонии чаще всего становятся защита от врагов и предупредительная сигнализация. Чайки, ласточки, гуси и другие птицы с шумом набрасываются на хищника, угрожающего кладкам или птенцам. Поднятая замечившей опасностью птицей тревога мобилизует остальных. Птицам сообща удается изгонять крупных хищников, с которыми они не справились бы поодиночке — сов, ястребов, песцов и др. Часто сохраняются индивидуальные гнездовые участки в колониальных поселениях птиц. Так, у серебристых чаек колонии рыхлые, между гнездами сохраняется расстояние 3—5 м.

Городские же ласточки лепят свои гнезда часто вплотную одно к другому. Территориальные инстинкты здесь не проявляются совсем. Общественные ткачики строят на деревьях большое общее гнездо из травы с многочисленными отверстиями, ведущими в индивидуальные гнездовые полости.

Колонии млекопитающих (сурки, вискачи, пеструшки, пищухи) чаще возникают на основе разрастания семейных групп, с сохранением связей между отпочковывающимися семьями.

Сложные колонии у общественных насекомых, таких, как муравьи, термиты, пчелы, возникают на основе сильно разрастающейся семьи. В колониях-семьях насекомые выполняют сообща большинство основных функций: размножения, защиты, обеспечения кормом себя и потомства, строительства и т. д. Здесь существует обязательное разделение труда и специализация отдельных особей, возрастных групп на выполнение определенных операций. Члены колонии действуют на основе постоянного обмена информацией друг с другом.

По мере усложнения колониального объединения поведение, а нередко физиология и строение отдельной особи все больше и больше подчиняются интересам всей колонии.

**Стаи** — временные объединения животных, которые проявляют

биологически полезную организованность действий. Стаи облегчают выполнение каких-либо функций в жизни вида: добыча пищи, защита от врагов, миграции. Стайность наиболее широко распространена среди рыб и птиц, у млекопитающих — многих собачьих. В стаях сильно развиты раздражительные реакции и ориентация на соседей.

Действия стаи по способам координации действий делятся на две категории: 1) *эквипотенциальные* — без выраженного доминирования отдельных членов; 2) *стаи с лидерами*, где животные ориентируются на поведение одной или нескольких, как правило, наиболее опытных особей. Объединения первого типа известны у рыб, мелких птиц, перелетной саранчи. У крупных птиц и млекопитающих встречается обычно второй тип стай.

Стаи рыб изменчивы по величине, форме, плотности, нередко переформируются по нескольку раз в сутки. Рыбы группируются в стаи в светлое время суток, при зрительном контакте с другими особями, и рассредоточиваются на ночь. Защитная роль стайных объединений рыб велика. При опасности стая рыб быстро маневрирует, обтекая хищника, который, например, бросившись в ее середину, оказывается в пустыне. Для поведения рыб в стае характерен имитационный рефлекс — подражание действиям соседей.

Стаи у птиц формируются при сезонных перелетах или у оседлых и кочующих форм, при зимних кормежках. При перелетах стаи образуют те виды, которым свойственно колониальное гнездование или коллективное кормление. Одиночно гнездящиеся и кормящиеся виды стай в полете не образуют.

Для групповой охоты зимой возникают волчьи стаи. Им удается стаей справиться с крупными копытными, на которых охота в одиночку часто безрезультатна. При групповой охоте волки обычно практикуют преследование с выходом на перехват жертвы, нагон жертвы на засаду или захват ее в кольцо, требующее согласованности и координации действий всех особей.

В стаях млекопитающих значительна роль вожаков и специфичны отношения между отдельными особями, что сближает данные групповые образования со стадами.

**Стада** — более длительные и постоянные объединения животных по сравнению со стаями. Здесь осуществляются все основные функции жизни вида: добывание корма, защита от хищников, миграции, размножение, воспитание молодняка и т. д. В основе группового поведения животных в стадах лежат взаимоотношения доминирования-подчинения, основанные на индивидуальных различиях между особями. Одним из вариантов организации стад являются группы с временными или относительно постоянными лидерами. Это особи, на которых концентрируется внимание других, а они, в свою очередь, своим поведением определяют направление перемещения, места кормления, реакцию на хищника и т. д. Деятельность лидера не направлена непосредственно на подчинение других особей.

Лидером становится более опытный член стада. Стадо действует как единое целое, подражая лидеру. Так, стада северных оленей, как правило, ведут старые важенки. Они лучше других ориентируются при миграциях и нападении хищников, потому что периодически это им приходится делать в одиночку.

Выделяются объединения в крупных стадах, которые представляют семейные или возрастные группы с внутренними, более дружелюбными контактами, чем с членами других аналогичных групп. Независимо от общего лидерства во внутривидовых группировках могут складываться отношения администрирования-подчинения.

Наибольшей сложностью отличается поведенческая организация стад с вожаками и иерархическим соподчинением особей. В отличие от лидеров вожаки характеризуются поведением, направленным непосредственно на активное руководство стадом: специальными сигналами, угрозами и прямыми нападениями. Здесь нередко возникают разделения «прав» и «обязанностей» и более сложные формы общественного поведения, выгодные для группы в целом. В стаде ранг каждой особи определяется многими причинами: возрастом, физической силой, опытом и наследственными качествами животного. Как правило, над слабыми доминируют сильные и опытные, с устойчивым типом нервной системы. Это проявляется в праве на самку, преимуществе при поедании пищи, передвижении в группе и др.

Доминирование-подчинение весьма различно у разных видов. Главные из них — «линейная» иерархия типа «треугольника», деспотия. При *линейной* иерархии в ряду рангов А-В-С и т. д. особи, принадлежащие к каждому, подчинены предыдущим, но главенствуют над последующими. В таком ряду последние животные — самые бесправные в группе. Так, вожаки в стаях ездовых собак активно подчиняют себе всю стаю, угрожая и задавая трепку непослушным. Животные низшего ранга ведут себя покорно перед всеми остальными, подходят к пище в последнюю очередь. Они изгоняются с лучших мест отдыха, не подпускаются к самкам и т. д.

В стаде павианов в наибольшей безопасности, в центре, находятся самки, готовящиеся к размножению или с детенышами, по краям — вожаки, молодые самцы и неразмножающиеся самки. Впереди и позади стада шествуют крупные самцы, готовые отразить нападение. Известны случаи, когда при преследовании хищниками стада самец-доминант возвращался за отставшим детенышем, хотя ему грозила большая опасность.

Биологический смысл иерархической системы доминирования-подчинения заключается в создании согласованного поведения группы, выгодного для всех ее членов. После «расстановки сил» животные не тратят лишней энергии на индивидуальные конфликты, а в целом группа получает преимущества, подчиняясь наиболее сильному и опытному индивидуумам. Это имеет большое значение для выращивания молодняка, обеспечения защиты от хищников, предупреждения от опасности, миграциях и т. д. Например, в сложных ситуациях (голодовках и др.) гибнут большей частью

слабые, подчиненные особи, но под защитой группы они имеют больше возможности выжить, чем в одиночку. Иерархия четко выражена не только в стадах у млекопитающих, но и в колониях у птиц, у ряда беспозвоночных: насекомых (сверчков, жуков-чернотелок и др.), некоторых ракообразных и пр.

**Эффект группы.** Многие виды животных, как уже отмечалось, нормально развиваются только тогда, когда объединяются в довольно большие группы. Например, бакланы (*Phalacrocorax bougainvillei*) могут существовать в колонии, которая насчитывает не менее 10000 особей и где на 1 м<sup>3</sup> приходится не менее 3 гнезд. Жизнь в группе через нервную и гормональную системы отражается на протекании многих физиологических процессов в организме животного. Наблюдается тесное общение особей посредством запахов, звуков, специфики поведения. Благодаря сложной системе сигнализации у особей и их взаимному обмену информацией возрастает эффективность функционирования группы, направленная на удовлетворение важных жизненных потребностей всех ее членов. *Оптимизация физиологических процессов, ведущая к повышению жизнеспособности при совместном существовании, и получила название «эффект группы».* Эффект группы проявляется как психофизиологическая реакция отдельной особи на присутствие других особей своего вида. Например, у овец вне стада учащаются пульс и дыхание. При виде приближающегося стада эти процессы нормализуются. Эффект группы проявляется в ускорении темпов роста животных, повышении плодовитости, более быстром образовании условных рефлексов, повышении средней продолжительности жизни индивидуума и др. Животные в группе обычно способны поддерживать оптимальную температуру, например, при окучивании, в гнездах, в ульях. Вне группы у многих я животных не реализуется плодовитость.

Не менее важным показателем эффекта группы служит *фазовая изменчивость*. Она была впервые обнаружена Б. П. Уваровым в 1921 г. у саранчовых, а позднее и у жесткокрылых, чешуекрылых и других насекомых. У саранчовых четко различают две формы: одиночная и стадная (рис. 10.8).

Главной причиной здесь является разная плотность особей в популяции. Большая скученность их и обуславливает образование стадной формы. Особи обеих форм отличаются окраской, поведением, скоростью развития, строения. Каждой форме свойственна определенная активность. Особи в стадной форме очень подвижны и тяготеют к миграциям. Это является средством регуляции численности саранчи в ее резервациях. Скученный образ жизни в нарастающем темпе приводит к сокращению яйцевых трубок. Отсюда, чем выше степень стадности, тем ниже плодовитость, т.е. плодовитость у стадных саранчовых обратно пропорциональна плотности популяции. Изолированные самки азиатской саранчи откладывают 1000—1200 яиц, а находящиеся в сильной скученности — только 300. Однако у последних масса отрождающихся личинок, их выживаемость и общая жизнеспособность значительно выше. Эффект

группы и высшее ее проявление у саранчовых — фазовая изменчивость — функционально связаны с плотностью популяции и служат механизмом регуляции их численности. Взаимная стимуляция особей вызывает формирование стадной формы, которая характеризуется снижением плодовитости, сокращением смертности в ранних возрастах, увеличением скорости развития и повышением активности.

Вспышки численности грызунов прекращаются большей частью из-за таких эффектов скученности, как повышенная агрессивность вследствие усиленной секреции адреналина, вялости, связанная с понижением сахара в крови, чем из-за нехватки пищи или инфекций. Помет, секреты, продукты обмена веществ могут портить имеющиеся достаточные запасы питания. Высокая плотность иногда приводит к каннибализму даже у видов в норме чисто растительноядных, например, таких, как мучной хрущак. Таким образом, положительный эффект группы проявляется до некоторого оптимального уровня плотности популяции. Когда животных становится слишком много, это грозит для всех недостатком ресурсов Среды, вступают в действие другие механизмы, которые приводят к снижению численности особей в группе путем ее деления, рассредоточения или падения рождаемости. Эти механизмы в дальнейшем рассмотрим более подробно.

**Агрессия, внутривидовой паразитизм и конкуренция.** *Агрессия* — это форма связей, характеризующаяся истреблением особей своего вида. Среди внутривидовых связей довольно часто встречаются различные формы агрессии, когда истребление одних особей вида другими способствует поддержанию численности популяции, ее плотности на занимаемой территории и обеспечивает высокую жизненность сохранившихся особей. В отдельных случаях агрессия представлена *каннибализмом*, или пожиранием особей своего вида. Так, у американской саламандры-скрытножаберника отложенную икру охраняет самец. Защищая ее от других, он сам питается ею для поддержания сил. Другая форма каннибализма у лососевых. Взрослые рыбы для икрометания заходят в реки и обычно поднимаются до самых верхних истоков. На мелководьях, в условиях хорошо аэрируемой воды, они выметывают икру и там же обессиленные погибают. Икрометание происходит поздно осенью и на мелководье, трупы рыб не уносятся потоком воды, а вмерзают в лед. Весной с таянием льда оттаивают и трупы рыб, начинается их разложение. К этому времени из икры обычно уже появляется молодь. Прожорливые мальки набрасываются на размягченные трупы рыб и поедают их. Это позволяет большинству мальков выживать и быстро расти в местах, где иной доступной им пищи нет. В целом каннибализм широко распространен у рыб. У трески, налима, балхашского окуня взрослые рыбы поедают свою молодь. Аналогичное наблюдается и у насекомых. Каннибализм отмечен у муравьев, у хищных личинок некоторых комаров. Во всех приведенных случаях агрессия оказывается полезной виду, являя своеобразный пример «взаимополезных связей».

Таким же полезным можно оценить явление *внутривидового паразитирования*, которое встречается у некоторых животных. Оно может



быть в виде эктопаразитизма (наружного паразитизма) и эндопаразитизма (внутреннего паразитизма).

*Внутривидовой эктопаразитизм* особенно четко выражен у глубоководной рыбы-удильщика. В качестве приспособления для обеспечения оплодотворения икры самка постоянно носит на себе самца. Карликовый самец (размер самца 1,5—2 см, самки — 9—10 см) еще в стадии молоди прикрепляется к самке: у одних видов — к особому отростку на жаберной крышке, у других — к брюшку или ко лбу

Кожа самца в местах прикрепления срастается с кожей самки, как бы погружаясь в нее, происходит взаимопроникновение и некоторое срастание кровеносных сосудов обоих организмов. Становясь неотъемлемой частью самки, самец и передвигается за счет ее. При этом у самца кишечник недоразвит, зубы редуцированы, тогда как жабры, почки, сердце и половая система остаются достаточно развитыми.

*Внутривидовой эндопаразитизм* наблюдается, например, у боеллии — кольчатого червя, живущего в Средиземном море. Самец является внутренним паразитом самки, поселяясь у нее в канальцах нефридиев, по которым проходят выводимые наружу яйца. Еще на стадии личинок самец попадает в рот, а затем в пищевод и позднее через ткани достигает нефридиев, где и остается жить. Тот и другой случаи внутривидового паразитизма возникли в условиях бедности кормов, при очень низкой плотности популяции, как приспособление к восстановлению потомства, где встреча самцов и самок происходит довольно редко. Переход к паразитированию у этих видов обычно осуществляется во время личиночных стадий, когда только что выведшиеся мальки и личинки еще держатся одной общей стайкой. При сравнительно высокой плотности молодых особей в таких условиях встречаемость самца и самки происходит часто. Этот и целый ряд других видовых особенностей позволяют виду обеспечить свое воспроизведение и длительное существование в борьбе с другими видами.

*Внутривидовая конкуренция* (за пищу, полового партнера, жизненное пространство, место для размножения и др.) увеличивается как с ростом плотности популяции, так и степени специализации вида. Чаще всего конкуренция начинается за пищу, когда в результате размножения при еще достаточном запасе пищи плотность популяции повышается. Недостаточное питание может приводить нередко к снижению плодовитости, пока уменьшение популяции не позволит виду снова размножиться.

У растений внутривидовая конкуренция нередко проявляется в виде «пассивной борьбы». Пассивная борьба приводит к появлению особых адаптивных черт в строении, обеспечивающих им выгодное размещение своих органов. Это особенно четко было продемонстрировано В. Н. Сукачевым (1945) в опытах при загущенных посевах. Было показано, что не только надземные части растений разместились на разной высоте, но и их корни распределились на разной глубине. Дифференциация молодых особей наблюдается при загущенном посеве настурции. Среди одновременно появившихся ее всходов вскоре можно выделить три более или менее

отличные друг от Друга группы молодых растений. У одних наблюдается быстрый рост стебля, выносящий семядольные и первые зеленые листья вверх. У другой группы быстрый рост вверх осуществляется не за счет роста стебля, а при помощи быстрого роста черешков семядольных и первых зеленых листьев. У третьей группы не отмечается быстрого роста ни стеблевой части, ни черешков, но оказалась высокой скоростью разворачивания листьев. К тому времени, когда растения первых двух групп имели, помимо семядольных, лишь два зеленых листа, у этих было развернуто четыре, а в одном случае даже шесть зеленых листьев с очень мелкими листовыми пластинками. Во время цветения взрослые растения внешне выглядят одинаково и практически ничем не напоминают того разделения особей на три группы, которое наблюдается у проростков.

**Территориальность.** Территориальное поведение встречается у широкого круга животных, в том числе у некоторых рыб, рептилий, птиц, млекопитающих и общественных насекомых. Это явление основано на врожденном стремлении особи к свободе передвижения на некоторой минимальной площади

Первая ступень развития территориальности — *индивидуальное пространство*, окружающее каждую особь. Оно хорошо заметно, например, у ласточек, усевшихся на телефонный провод, или у скворцов в летящей стае. Особь защищает его от вторжения и открывает для другой особи только после церемоний ухаживания перед спариванием. Вторая ступень — обороняемое место для жизни, отдыха или сна в середине необороняемой *зоны активности* (у многих хищников охотничьего участка). Животные, стоящие на второй ступени, распределяются практически равномерно.)

Самое рациональное использование пространства отмечается на третьей ступени территориальности, где образуются *настоящие территории* — участки, из которых другие особи изгоняются. Владелец участка психологически господствует на нем, и для изгнания в большинстве случаев достаточно лишь демонстраций, угроз, преследования, самое большое — притворных атак, которые прекращаются на границах участка, помеченных зрительно, акустически или запахом (ольфакторно)

У птиц, гнездящихся колониями, особь охраняет только свое гнездо, а вся колония и ее окрестности как целое обороняются всей популяцией.

## 2. Межвидовые взаимоотношения

Они могут быть безразличными, вредными или полезными для партнеров. При *нейтрализме* оба вида живут на одной территории, не вступая в отношения друг с другом, например, дятлы неподалеку от дроздов в буковом лесу или гидроидные полипы на раковине моллюска. Может существовать *конкуренция* за одинаковую пищу или жизненное пространство, например, между двумя видами воробьиных — славкой и соловьем.

При совместном содержании в культуре *Paramecium caudatum* несколько быстрее вытесняется растущей популяцией *P. aurelia*, так как последняя выедает бактерий — пищу, необходимую и первому виду. Однако

*P. aurelia*, питающаяся в поверхностной бактериальной пленке, не конкурирует с *P. bursaria*, поедающей микроорганизмы, которые опускаются на дно.

*Мутуализм* приносит выгоду обоим партнерам — при *симбиозе* жизненно важную, при *протокооперации* не очень значительную. Так, жвачные животные и микроорганизмы их рубца не могут существовать друг без друга, а гидра, напротив, может жить без водоросли хлореллы, как и та без нее.

Нередко польза и вред бывают односторонними. Для льва безразлично, поедают ли грифы и шакалы остатки его пищи (*комменсализм*); для жуков-навозников несущественно, что в полете они переносят нематод-копрофагов к новым навозным кучам — их субстрату. При *паразитизме* и *хищничестве* один из партнеров извлекает для себя пользу во вред другому. Эти два типа взаимоотношений, как уже было отмечено ранее, различаются тем, что в первом случае нападающий организм меньше своей жертвы, а во втором — крупнее. Репродуктивный потенциал, как правило, у паразита больше, чем у хозяина, а у хищника — меньше, чем у жертвы.

*Взаимоотношения хищник — жертва*. В среде, не имеющей укрытий для размножения, хищник рано или поздно уничтожает популяцию жертвы и после этого вымирает сам. В естественных условиях возникает следующая временная и причинно-следственная цепь: размножение жертвы → размножение хищника → резкое сокращение численности жертвы → падение численности хищника → размножение жертвы и т. д. Эта кибернетическая система с отрицательной обратной связью приводит к устойчивому равновесию. Волны флуктуаций хищника и жертвы следуют друг за другом с постоянным сдвигом по фазе, а в среднем численность как хищника, так и жертвы остается постоянной

В. Вольтерра (1931), изучая отношения хищник — жертва, вывел следующие законы. 1. *Закон периодического цикла* — процесс уничтожения жертвы хищником нередко приводит к периодическим колебаниям численности популяций обоих видов, зависящим только от скорости роста популяций хищника и жертвы, и от исходного соотношения их численности. 2. *Закон сохранения средних величин* — средняя численность популяции для каждого вида постоянна, независимо от начального уровня, при условии, что специфические скорости увеличения численности популяций, а также эффективность хищничества постоянны. 3. *Закон нарушения средних величин* — при сокращении популяций обоих видов пропорционально их численности, средняя численность популяции жертвы растет, а популяции хищников — падает.

*Защита от врагов*. Она может быть активной, например укусы, уколы, удары, включая электрические (у скатов и других рыб), выбрызгивание секретов и т. д., использование укрытий, а гораздо чаще пассивной, к которой относятся маскирующая (*миметическая*) внешность, предохраняющая внешность (так называемая мимикрия), маскирующее или предохраняющее поведение. У растений развиваются колючки, шипы,

жгучие волоски, яды, горькие вещества.

*Маскирующая внешность* состоит в подражании несъедобным предметам (палочки и гусеницы пядениц имитируют сучки) или зрительном слиянии с окружающим фоном: зеленая окраска обитателей листвы (гусеницы, клопы, кузнечики и др.), коричневая у наземных обитателей (жаворонки, песочники, самки уток). Приспособление к цвету и узору субстрата может осуществляться и путем физиологического изменения окраски тела (камбала, каракатицы, квакши, скаты) или переменной окраски при очередной линьке, например кузнечики.

*Предостерегающая внешность* может использоваться для отпугивания агрессора необычным рисунком, глазчатыми пятнами, появляющимися у многих бабочек, когда они раскрывают крылья, имитацией змеиной головы (имеется у многих гусениц) или животных, опасных для нападающего (отпугивающая внешность). Другое использование предостерегающей внешности — предупреждение яркими сигнальными цветами и бросающимся в глаза рисунком о реальных отрицательных для нападающего свойствах жертвы: горьком вкусе, несъедобности, ядовитости, умении кусать или жалить. В качестве примеров можно назвать таких, как божьи коровки, клопы-арлекины, пестрые гусеницы, осы. Следует отметить, что при этом приносится в жертву какая-то часть популяции, на которой агрессор усваивает горький опыт. Нередко безвредные организмы имитируют предупреждающую окраску опасных видов. Например, мухи-журчалки, бабочки-бразники, многие жуки-усачи подражают внешности ос. Эта мимикрия не что иное, как обман.

### **3. Колебания численности и гомеостаз популяций**

В природе численность популяций испытывает колебания. В связи с размерами ареала популяций может значительно изменяться и численность особей в популяциях. Так, у насекомых и мелких растений открытых пространств численность особей в отдельных популяциях может достигать сотен тысяч и миллионов особей. Напротив, популяции животных и растений могут быть и сравнительно небольшими по численности. На одном из озер Помосковья численность популяции стрекоз *Leucorrhinia albifrons* достигала около 30 тыс. особей, численность популяций прыткой ящерицы *Lacerta agilis* — от нескольких сотен до нескольких тысяч особей, а численность популяций земляной улитки *Succinea nemoralis* — лишь 1000 экземпляров.

В связи с тем что любая популяция обладает строго определенной генетической, фенотипической, половозрастной и другой структурой, она не может состоять из меньшего числа индивидов, чем необходимо для обеспечения стабильной реализации этой структуры и устойчивости популяции к факторам внешней среды

В этом и состоит *принцип минимального размера популяций*. Минимальная численность популяций, обеспечивающая существование вида, является специфической для разных видов. Выход за пределы минимума

грозит для популяции гибелью. Дальнейшее сокращение, например, тигра на Дальнем Востоке, неизбежно приведет к их автоматическому вымиранию из-за того, что оставшиеся единицы, не находя с достаточной частотой партнеров для размножения, вымрут на протяжении немногих поколений. В таком же положении могут оказаться и редкие растения, такие, как орхидея, «венерин башмачок» и другие.

Закономерно предположить, что если есть минимум размера популяций, то возможен и максимум. Такое предположение помимо логической посылки основывается на соотношении законов максимума биогенной энергии и давления среды. Ю. Одум (1975) формирует закон как *правило популяционного максимума*. Популяции эволюционируют так, что регуляция их плотности осуществляется на значительно более низкой по сравнению с верхней асимптотой\* емкости местообитания, достигаемой лишь в том случае, если полностью используются ресурсы энергии и пространства. При росте плотности популяции снижается обеспеченность пищей. У многих животных от потребления пищи прямо зависит плодовитость: при увеличении плотности популяции плодовитость падает, и это предотвращает дальнейший рост численности

Правило популяционного максимума конкретизирует два обобщения. Первое из них известно как *теория Х. Г. Андресварты — Л. К. Бирча (1954)*, или *теория лимитов популяционной численности*: численность естественных популяций ограничена истощением пищевых ресурсов и условий размножения, недоступностью этих ресурсов и слишком коротким периодом ускорения роста популяции. Второе обобщение дополняет первое и носит название *теории биоэкологической регуляции численности популяции К. Фридерикса (1927)*: регуляция численности популяции есть результат комплекса воздействий абиотической и биотической среды в местообитании вида.

Совокупность всех факторов, способствующих увеличению численности популяции, называется *биотическим потенциалом*. Несмотря на то что у разных видов составляющие биотического потенциала неодинаковы, имеется общее свойство: у всех видов он достаточно высок для стремительного увеличения численности при благоприятных условиях среды. Рост популяции может быть столь быстрым, что может привести к *популяционному взрыву*. Однако следует отметить, что повышение плотности популяций сверх оптимальной оказывает на них неблагоприятное воздействие, так как при этом иссякает кормовая база, сокращается жизненное пространство, появляются эпизоотии и т. д.

Различают непериодические, редко наблюдаемые, и периодические, постоянные, колебания численности естественных популяций. К *непериодическим* колебаниям численности, а следовательно, и плотности популяции среди наземных организмов, могут быть отнесены вспышки массового размножения непарного шелкопряда *Osneria dispar* в 1879 г. в южной и юго-восточной частях России, златогузки *Euproctis chrysorrhoea*, непарного и кольчатого шелкопрядов в период с 1948 по 1969 г. на Русской равнине и т. д. Резкий подъем численности нередко наблюдается у популяций, оказавшихся в новом местообитании. Примером этому может служить массовое размножение кроликов в Австралии, колорадского

---

\*

картофельного жука в Европе.

*Периодические* колебания численности популяций совершаются обычно в течение одного сезона или нескольких лет. Циклические изменения с подъемом численности в среднем через четыре года зарегистрированы у животных, обитающих в тундре, — леммингов, полярной совы, песца. Сезонные колебания численности характерны и для многих насекомых, мышевидных грызунов, птиц, мелких водных организмов.

В естественных условиях вероятность того, что все условия окажутся благоприятными для популяции, очень низка. Как правило, один или несколько абиотических (неоптимальная температура, кислотность, соленость, влажность) и биотических (присутствие хищников, паразитов, болезнетворных организмов, нехватка пищи) факторов становятся *лимитирующими*. Сочетание данных лимитирующих (ограничивающих) факторов называют *сопротивлением среды* (рис.).

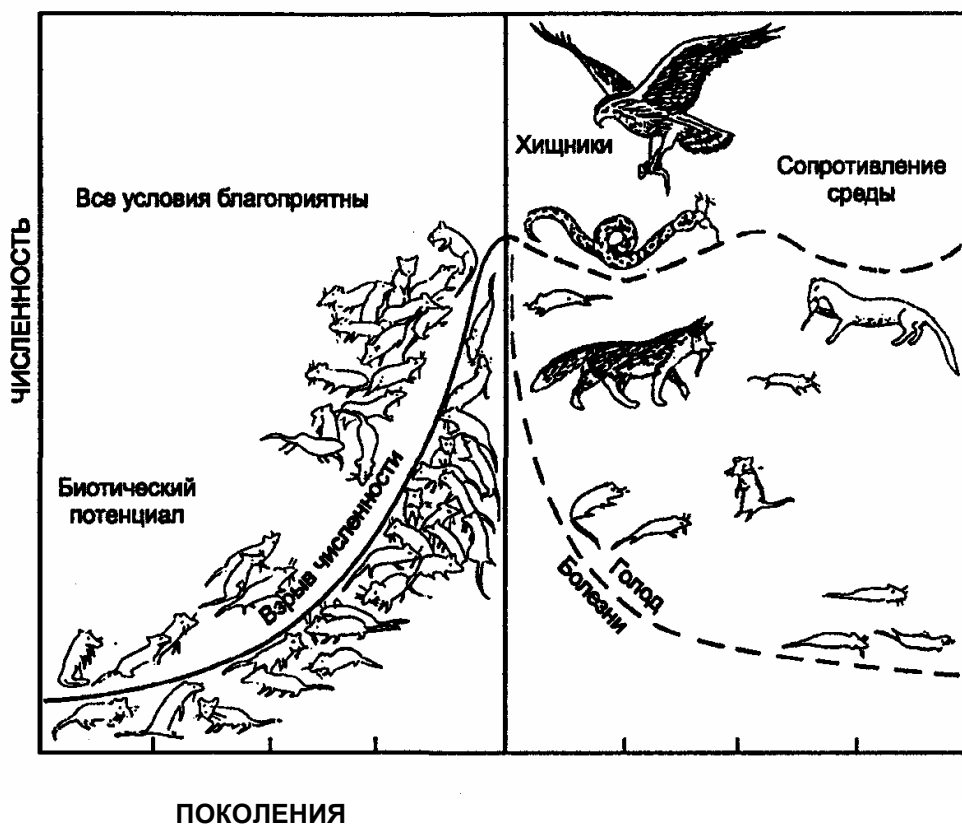


Рис.. Сопротивление среды (гго Б. Небелу, 1993)

Сопротивление среды сильнее всего действует на молодых особей, больше других страдающих от нападения хищников, болезней, недостатка воды и пищи или других неблагоприятных условий.

Поддержание определенной численности или равновесное состояние получило название *гомеостаза популяций*. Рост, снижение или постоянство численности популяций зависит от соотношения между биотическим потенциалом (прибавлением особей) и сопротивлением среды (гибелью особей).

Отсюда *принцип изменения популяций* можно сформулировать

следующим образом: *изменение популяции какого-либо вида — это результат нарушения равновесия между ее биотическим потенциалом и сопротивлением окружающей среды.* Данное равновесие называют *динамическим*, или непрерывно регулирующимся, так как факторы сопротивления среды редко остаются неизменными в течение длительного времени. В какой-то год популяция может значительно снизить свою численность из-за засухи, а в последующие годы с нормальным увлажнением полностью восстановить ее. Подобные циклические колебания обычно продолжаются неопределенно долго. Это объясняет обобщающее *правило максимума размера колебаний плотности популяционного населения.* «Существуют определенные верхние и нижние пределы для средних размеров популяции, которые соблюдаются в природе или которые теоретически могли бы существовать в течение сколь угодно длительного отрезка времени». Ю. Одум (1975) справедливо делает замечание, что может быть 100 птиц на 1 га и 20 000 почвенных членистоногих на 1 м<sup>2</sup>, но никогда не бывает 20 000 птиц на 1 м<sup>2</sup> и 100 членистоногих на 1 га. Правило максимума размера колебаний плотности популяционного населения можно назвать *законом количественной константности популяционного населения.* Данная закономерность указывает на среднесистемное число особей популяции на единицу площади. Отклонение от этого закона, или правила, свидетельствует о неблагоприятной ситуации в регионе, является биоиндикатором разлада в его экосистемах. Отсутствие или подавление численности какого-то вида в силу биотических и абиотических взаимосвязей определено повлечет за собой цепь последствий, результаты которых следует предвидеть.

#### **10.4. Экологические стратегии популяций**

Приспособления особей в популяции в конечном счете направлены на повышение вероятности выживания и оставление потомства. Среди приспособлений выделяется комплекс, называемый экологической стратегией. *Экологическая стратегия популяции — это ее общая характеристика роста и размножения.* Сюда входят темпы роста ее особей, время достижения поло-возрелости, плодовитость, периодичность размножения и т. д.

Экологические стратегии популяций отличаются большим разнообразием. Так, при изложении материала роста популяций и кривых роста были использованы символы  $r$  и  $K$ . Быстроразмножающиеся виды имеют высокое значение  $r$  и называются  $r$ -видами. Это, как правило, пионерные (нередко их называют «оппортунистическими») виды нарушенных местообитаний. Данные местообитания называют  $r$ -отбирающими, так как они благоприятствуют росту численности  $r$ -видов.

Виды с относительно низким значением  $r$  называют  $K$ -видами. Скорость их размножения чувствительна к плотности популяции и остается близкой к уровню равновесия, определяемому величиной  $K$ . Об этих двух

типах видов говорят, что они используют соответственно r-стратегию и K-стратегию.

Эти две стратегии, по существу, представляют два различных решения одной задачи — длительного выживания вида. Виды с r-стратегией быстрее заселяют нарушенные местообитания (обнаженная горная порода, лесные вырубки, выгоревшие участки и т. д.), чем виды с K-стратегией, т. к. они легче распространяются и быстрее размножаются. Виды с K-стратегией более конкурентоспособны, и обычно они вытесняют r-виды, которые тем временем перемещаются в другие нарушенные местообитания. Высокий репродуктивный потенциал r-видов свидетельствует, что, оставшись в каком-либо местообитании, они быстро использовали бы доступные ресурсы и превысили поддерживающую емкость среды, а затем популяция погибла бы. Виды с r-стратегией занимают данное местообитание в течение жизни одного или, самое большее, нескольких поколений. В дальнейшем они переселяются на новое место. Отдельные популяции могут регулярно вымирать, но вид при этом перемещается и выживает. В целом эту стратегию можно охарактеризовать как стратегию «борьбы и бегства».

Следует отметить, что одну и ту же среду обитания разные популяции могут использовать по-разному, поэтому в одном и том же местообитании могут сосуществовать виды с r- и K-стратегией. Между этими крайними стратегиями существуют переходы. Ни один из видов не подвержен только r- или только K-отбору. В целом же r- и K-стратегии объясняют связь между разнокачественными характеристиками популяции и условиями среды.