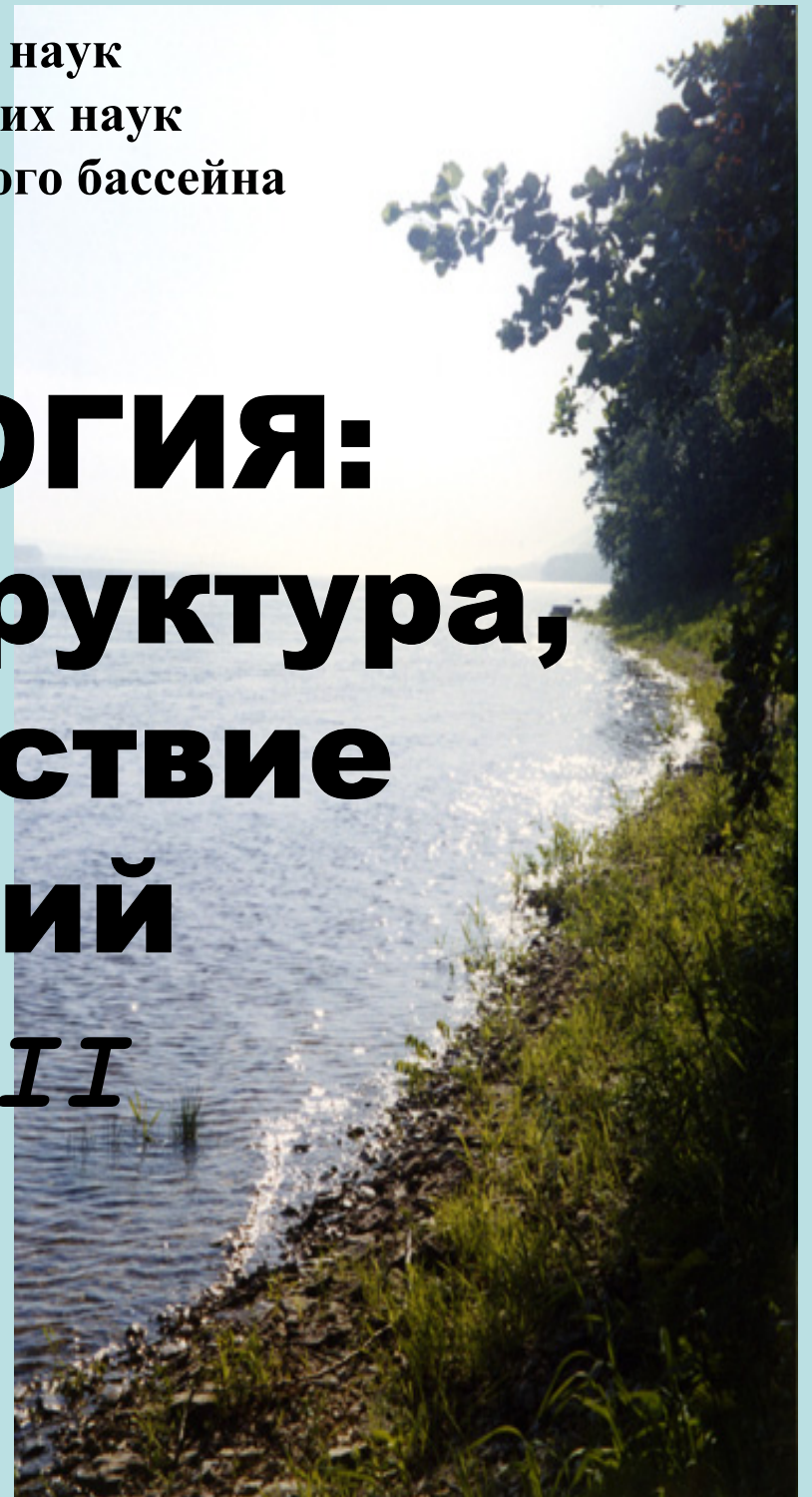


Российская академия наук
Отделение биологических наук
Институт экологии Волжского бассейна

**ДЕМЭКОЛОГИЯ:
динамика, структура,
взаимодействие
популяций**

Часть III

Г.С. Розенберг



ДЕМЭКОЛОГИЯ. ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ПОПУЛЯЦИЙ

Циклические изменения плотности популяции объясняются следующими причинами (Одум, 1975):

- метеорологическими,
- взаимодействием популяций одного (конкуренция)
- и разных трофических уровней (хищник-жертва),
- случайными флуктуациями.

Классификация взаимодействий популяций двух видов была предложена первоначально для социальных систем **Эдвардом Хэскелом** (Edward Haskell; 1906-1986) в 1949 г. и адаптирована для экосистем в 1952 г. **Паулем Беркхолдером** (Paul R. Burkholder; 1903-1972).

Она выражается следующей схемой:

Схема взаимодействия популяций

		Вид А		
		Биотическое воздействие на вид В		
Вид В		положительное (+)	нейтральное (0)	отрицательное (-)
	(+)	+ +	+ 0	+ -
	(0)	0 +	0 0	0 -
	(-)	- +	- 0	- -

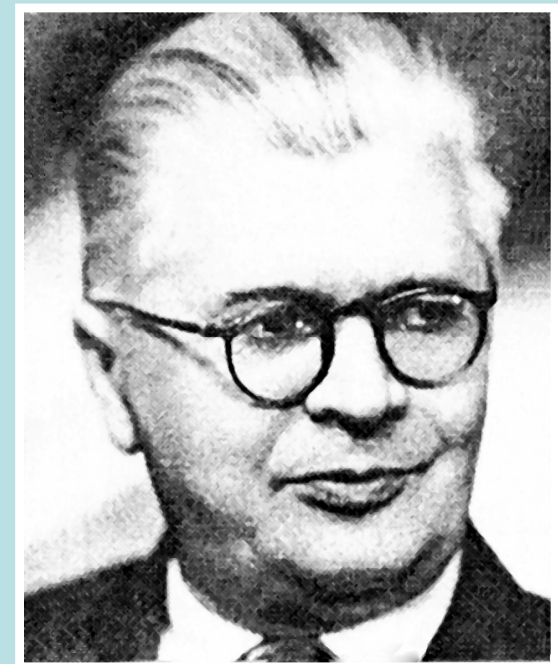
**Полный перебор всех возможных ситуаций
позволяет выделить следующие типы
основных взаимодействий:**

- **конкуренция (интерференция)**,
непосредственное взаимодействие (-,-) –
прямое подавление обоих видов в добывании
ресурсов;
- **конкуренция (эксплуатация)**,
взаимодействие из-за ресурсов (-,-) –
опосредованное подавление, возникающее,
когда проявляется недостаток в каком-либо
факторе, используемом обоими видами;

Термины «эксплуатация» и «интерференция» были предложены Т. Парком (T. Park) в 1954 г., но еще ранее В.С. Ивлев (1947) различал *«простую»* и *«осложненную»* конкуренцию.



Томас Парк
Thomas Park (1908-1992)



Виктор Сергеевич
Ивлев (1907-1964)

Примером **эксплуатации** может служить конкуренция планктонных водорослей за биогенные элементы. **Интерференция**, как правило, наблюдается в природе в сочетании с эксплуатацией – из двух видов ряски (*Lemna polyrrhiza* и *L. gibba*), хорошо растущих в чистых культурах (причем, *L. polyrrhiza* наращивает биомассу быстрее), в условиях конкуренции при смешанном культивировании побеждает медленно растущая *L. gibba*.



Lemna polyrrhiza



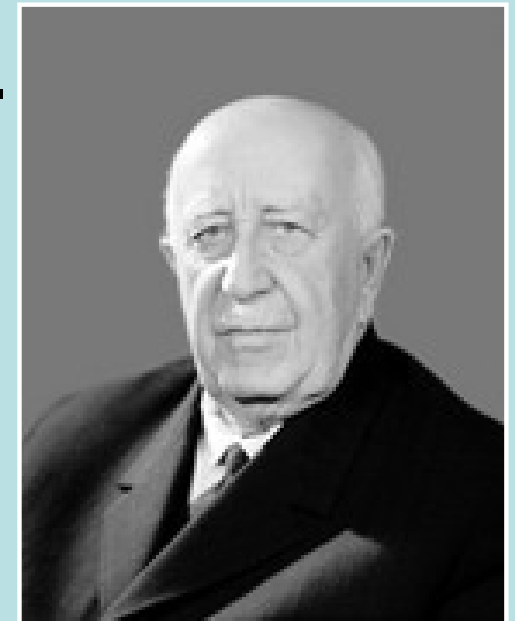
Lemna gibba

Конкуренция может быть ***внутривидовой*** и ***межвидовой***.

Принципиально внутривидовая и межвидовая конкуренции не различаются, хотя отмечается, что конкуренция между особями одного вида более "мягкая", чем между разными (возможны и исключения – например, злаки "смягчают" конкуренцию бобовых).

Если популяция достаточно сильно дифференцирована по размеру особей, то внутривидовая конкуренция является асимметричной – более крупные особи будут в большей степени влиять на мелкие, чем наоборот; это можно рассматривать как вариант ***внутривидового аменсализма***.

Большой цикл экспериментальных работ по исследованию внутривидовой конкуренции растений провел в 30-50-х гг. XX в. **В.Н. Сукачев**.



Владимир Николаевич
Сукачев (1880-1967)

- **аменсализм (-,0)** – одна популяция подавляет другую, но сама не испытывает отрицательного влияния (подавление жизнедеятельности бактерий плесневыми грибами, продуцирующими антибиотики);
- **нейтрализм (0,0)** – ни одна из популяций не оказывает на другую влияния (например, обитающие в одной экосистеме растительноядные и хищные насекомые, не связанные друг с другом отношениями конкуренции или питания; истинный нейтрализм в природе крайне редок [если вообще существует], так как неизбежно должен проявляться первый из законов-афоризмов Барри Коммонера [B. Commoner] – **все связано со всем** [everything is connected to everything else]);

- **паразитизм (+,-)** – отношение между организмами, когда вид-паразит использует особей другого вида-хозяина (в качестве среды обитания [среда I-го порядка], посредника своих взаимоотношений с окружающей средой [среда II-го порядка] и источника пищи – за счет соков тела, тканей или переваренной пищи своего вида–хозяина) с нанесением им вреда, но без умерщвления;

различают **облигатных паразитов** (не способных жить и/или размножаться вне хозяина; например, вирусы или кишечные паразиты – аскариды, солитеры и пр.) и **факультативных** (некоторые стадии своего развития способны осуществлять самостоятельно, без хозяина);

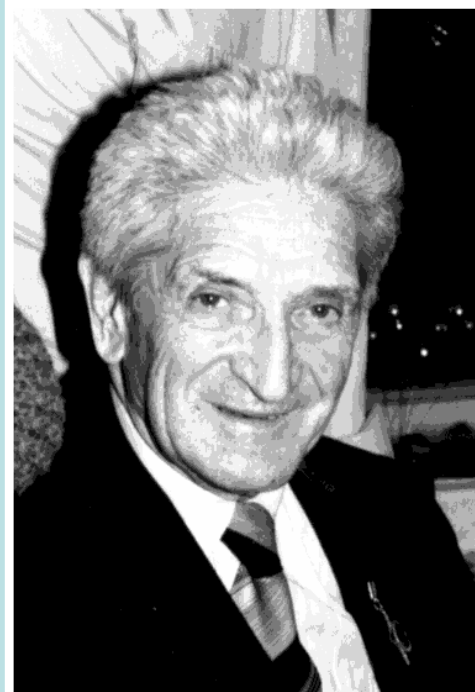
Паразитизм – сложное и универсальное биологическое явление, очень широко распространенное в живой природе и проявляющееся на разных уровнях организации живого – от биохимического до экосистемного.

По данным А.А. Шигина (1996),
в **глазах позвоночных животных**
на сегодня зарегистрировано
более 100 видов (!) только
гельминтов, причем более
половины из них приходится
на долю паразитов пресно-
водных рыб.

К паразитам относится около **55 тыс.** видов простейших, **7 тыс.** видов членистоногих, **20 тыс.** видов гельминтов.

При тщательных паразитологических исследованиях на один вид хозяина приходится десятки видов паразитов, даже без учета вирусов и прокариот. Хорошим примером этому могут служить рыбы: для плотвы известно 119 видов паразитов, для леща – 114, для щуки – 74 и т.д. (Шульман, Евланов, 1995).

Соломон
Самуилович
Шульман
(1918-1997)



Игорь
Анатольевич
Евланов
(г.р. 1955)

Среди цветковых паразитных растений наиболее распространены **полупаразиты** – их почти в 4 раза больше, чем полных паразитов: известно **1904** вида полупаразитных растений, относящихся к **83** родам и **8** семействам. Особенно много их в семействах Ремнецветных (*Loranthaceae*) – около 1000 видов, Норичниковых (*Scrophulariaceae*) – около 500 видов и Санталовых (*Santalaceae*) – около 400 видов.

Известно **518** видов цветковых растений – полных паразитов, относящихся к **52** родам и **9** семействам. Больше всего таких видов среди заразиховых – около 150 видов, баланофоровых – примерно 110 видов, повиликовых – 100 видов (Работнов, 1983).

Заразиха ветвистая (конопляная) -

Orobanche ramosa L. – относится к семейству заразиховых. Распространена в южных районах европейской части, на Кавказе, в Крыму. Паразитирует на подсолнечнике, конопле, хмеле, моркови, дыне и на сорных растениях – крапиве, полыни, доннике и др. Пораженные растения слабо развиваются, снижают урожай, а иногда и гибнут.



Циноморий (*Synotrium*), род растений семейства баланофоровых. Многолетние бесхлорофилльные красновато- или фиолетово-бурые травянистые паразиты с разветвленным корневищем.

Паразитирует на корнях кустарников: тамарикса, селитрянки, облепихи и др., реже на травянистых растениях.



Все это заставляет
вслед за **Людвигом
фон Граффом**
(Ludwig von Graff;
1851-1924) и **Отто
фон Линстовом**
(Otto von Linstow; 1842-1916) прийти к
выводу, что

**«...паразитизм явление столь же
древнее, как сама жизнь на Земле»**
(Graff, Linstow, 1901) .

THE
VOYAGE OF H.M.S. CHALLENGER.

ZOOLOGY.

REPORT on the ENTOMAZA collected by H.M.S. Challenger during the Years
1873-76. By Dr. O. von LINSTOW of Göttingen.

INTRODUCTION.

THE number of Entozoa included in the spoils of the Challenger Expedition is remarkably small in comparison with the large collection of Vertebrates. This is mainly due to the fact that the exploration was for the most part marine, and not terrestrial, and that it concerned not only the regions near the coast, but also to a very large extent the deep sea. For it follows from the nature of the life-history of Helminths that these forms

- **хищничество (+,-)** – питание животными (с их поимкой и, как правило, умерщвлением; т.е. питание *не падалью*); популяция хищника обычно меньше, чем популяция жертвы;
различают **хищников первого порядка** (нападают на «мирных» животных – травоядных, насекомоядных и др.; например, планктоноядные рыбы, божья коровка, большинство пауков, лисица и пр.) и **хищников второго порядка** (в качестве жертвы выступают более слабые хищники; например, щука – окунь);



Амурский тигр (*Panthera tigris altaica*).

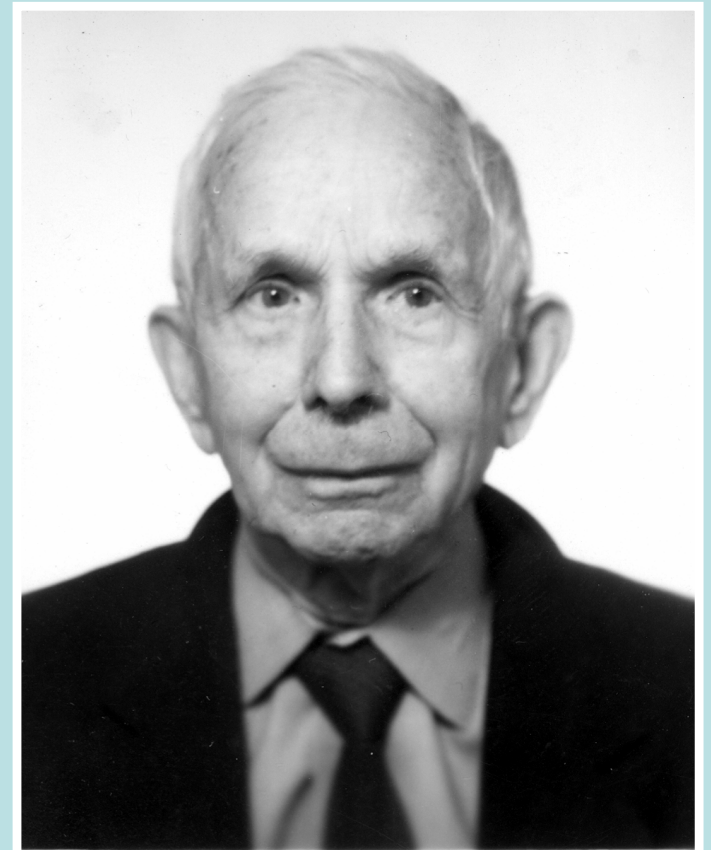
Тигр – один из самых больших наземных хищников нашей планеты. Вес крупного амурского тигра достигает 300-350 килограммов, длина тела 160-290 см, хвоста – 110 см.

В качестве хищников проявляют себя и растения – насчитывается **367** таких видов, относящихся к **пяти** семействам:

Пузырчатковых (195 видов), Росянковых (97), Непентесовых (60), Саррацениевых (14) и Цефалотовых (1 вид).

У нас в стране, по данным **Т.А. Работнова, 18 видов** насекомоядных растений.

Помимо цветковых растений хищничество распространено и среди грибов (некоторые виды питаются нематодами).



Тихон Александрович
Работнов (1904-2000)



Росянка (*Drosera rotundifolia* L.) уже начала «переваривать»
дождёвку обыкновенную (*Haematorota pluvialis* L.)

- **комменсализм (+,0)** – популяция комменсала получает **пользу** от объединения с популяцией хозяина, для которого это объединение **безразлично** (например, рыба-прилипало передвигается на большие расстояния, прикрепляясь спинным плавником-присоской к крупным рыбам; многочисленные мелкие морские организмы, получающие укрытие в раковинах, губках, норках червей и пр.);



Полосатая рыба–прилипало (*Striped remora*)

Относится к семейству прилипаловых. Постоянный спутник черепах, акул, скатов и других крупных рыб. Длина до 80 см, первый спинной плавник видоизменен в дисковидную присоску, которой рыба прикрепляется.

- **протокооперация (+,+)** – взаимодействие друг с другом **полезно для обеих популяций, но не является облигатным** (промежуточный тип взаимодействия между комменсализмом и мутуализмом);

Уард Олли (Allee, 1951) показал, что такая взаимная польза возникает при объединении крабов и кишечнополостных (последние, прикрепляясь к спине крабов, маскируют и защищают их, в свою очередь «получая» от них остатки пищи и используя их как транспортное средство);

- **мутуализм (+,+)** – **облигатное взаимодействие**, полезное для обеих популяций; возникает чаще всего между организмами с сильно различающимися потребностями, так как в противном случае неизбежно должна возникнуть **конкуренция** или другие отрицательные взаимодействия за сходные ресурсы (например, азотфиксирующие бактерии и бобовые растения, животные и обитающие в их желудке и кишечнике микроорганизмы).

Термин **«симбиоз»** иногда употребляется как синоним мутуализма, иногда – с включением в него комменсализма и паразитизма. Учитывая, что **«симбиоз»** означает «совместная жизнь», **Ю. Одум** рекомендует использовать его в широком смысле безотносительно к природе взаимосвязи.



Эразм Дарвин
Darwin Erasmus (1731–1802)

**Отрывки из поэмы
«Храм Природы»**
(перевод Н.А. Холодковского,
1911 г.)



*Земная жизнь в безбрежном лоне вод
Среди пещер жемчужных океана
Возникла, получила свой исход,
Росла и стала развиваться рано;
Сперва в мельчайших формах все росло,
Не видимых и в толстое стекло,
Которые, киша, скрывались в иле
Иль водяную массу бороздили;
Но поколения множились, цвели,
Усилились и члены обрели;
Восстал растений мир и средь обилья
Разнообразной жизни в ход пошли
Животных ноги, плавники и крылья.*

Свирепый волк с кормящую волчат
Волчицею – гроза невинных стад;
Орел, стремясь из-под небес стрелою,
Грозит голубке слабой смертью злою;

Голубка ж, как овца, опять должна,
Кормясь, губить ростки и семена;
Охотнице-сове, средь ночи темной,
Не жаль певца любви и неги томной,

А соловей съедает светляка,
Не посмотрев на прелесть огонька;
Светляк же,
 ночи светоч оживлённый,
Всползая вверх,
 цветок съедает сонный.

Злой овод в теле лошади, быка,
Оленя – поселяет червяка;
Червь роется,
 грызет под теплой кожей
И, выросши,
 на свет выходит Божий....

И даже улыбающейся Флоры
Златая колесница – и она
Свой светлый путь свершает
 чрез раздоры:
И меж растений царствует война.

Деревья, травы –
 вверх растут задорно,
За свет и воздух борются упорно,
А корни их,
 в земле неся свой труд,
За почву и за влажность
 спор ведут...

В воде, на суше, в воздухе – могила
Всеобщая; кровь все собой покрыла!
Вкруг стрелы смерти
 Голод разметал,
И мир одной огромной
 бойней стал.



**Николай Алексеевич
Заболоцкий (1903-1958)**

"Лодейников" (1932 г.)

*Лодейников склонился над листьями,
И в этот миг привиделся ему
Огромный червь, железными зубами
Схвативший лист и прянувший во тьму.*

*Так вот она, гармония природы,
Так вот они, ночные голоса!
Так вот о чем шумят во мраке воды,
О чем, вздыхая, шепчутся леса!*

*Лодейников прислушался. Над садом
Шел смутный шорох тысячи смертей.
Природа, обернувшись адом,
Свои дела вершила без затей.*

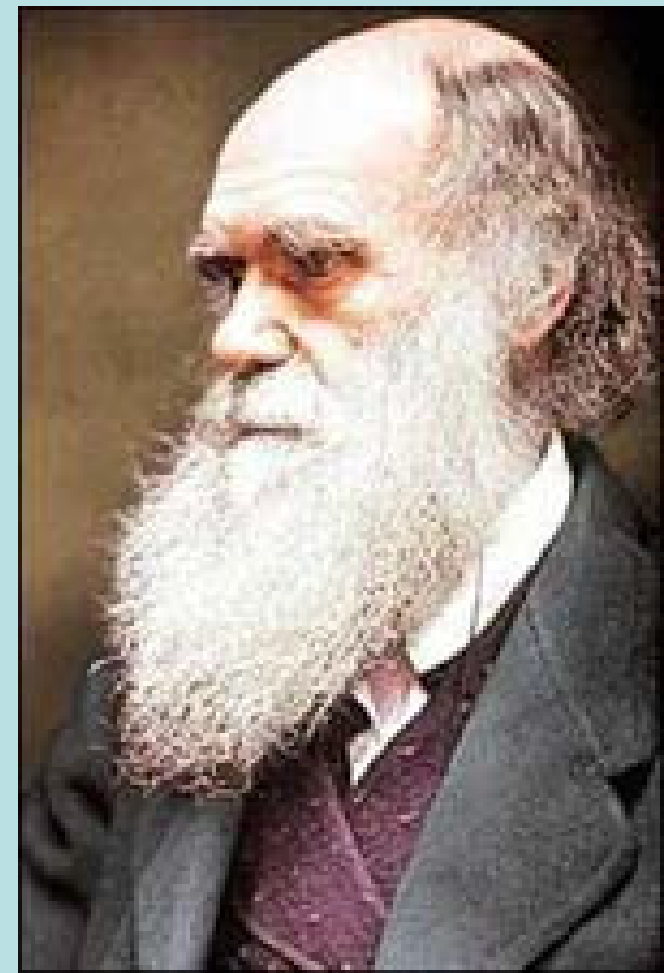
*Жук ел траву, жука клевала птица,
Хорек пил мозг из птичьей головы,
И страхом перекошенные лица
Ночных существ глядели из травы.*

*Природы вековая давящая
Соединяла смерть и бытие
В один клубок, но мысль была бессильна
Соединить два таинства ее.*

КОНЦЕПЦИЯ (ТЕОРИЯ) ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА Дарвина

В 1859 г. Чарльз Р. Дарвин опубликовал классический труд "Происхождение видов путем естественного отбора, или Сохранение благоприятных пород в борьбе за жизнь" – выдающееся естественно-научное открытие XIX века.

Сходные идеи высказывали многие ученые – В. Уэллс (1813 г.), П. Мэтью (1831 г.), Э. Блайт (1835 г.), А. Уоллес (1858 г.), но только Дарвин сумел синтезировать на основе многочисленных наблюдений стройную теорию.



Чарльз Роберт Дарвин
Charles Robert Darwin
(1809-1882)

Естественный отбор по Дарвину

(выживание наиболее приспособленных и гибель наименее приспособленных генотипов под влиянием естественных условий среды, изменение частоты генетических признаков в результате избирательного выживания и размножения особей, наиболее приспособленных к данным условиям среды), обусловленный влиянием на организмы факторов окружающей среды, наряду с **наследственной изменчивостью** является важнейшим движущим фактором **эволюции**.

Естественный отбор выступает в двух основных формах: **движущий естественный отбор** по Дарвину (при изменениях внешней среды предполагается сохранение только таких изменений, которые возникают и полезны организму при данных жизненных условиях) и **стабилизирующий отбор** (по И.И. Шмальгаузену) – при постоянных условиях среды, когда из популяций элиминируются сильно отклоняющиеся от среднего фенотипы, а также гены, вызывающие такие отклонения.



Иван Иванович Шмальгаузен (1884-1963)

1. Движущая форма отбора:



Мутации: нейтральные, вредные, полезные, чаще рецессивные. Ч. Дарвин: на островах преобладают бескрылые насекомые.

Индустриальный меланизм у березовой пяденицы. **Если условия изменяются** – отбор в пользу отклонений от установившейся нормы признака. Приводит к образованию новых видов.

2. Стабилизирующая форма отбора:

И.И. Шмальгаузен показал, что **при неизменных условиях** отбор происходит в пользу установившейся нормы признака.

Длина ушей у зайца, размеры хвоста у рыб, клюва у птиц. Под контролем стабилизирующей формы отбора находятся все признаки живого организма.



Благодаря этой форме отбора сохраняются "живые ископаемые" – кистеперая рыба, гаттерия, варан острова Комодо, ехидна, утконос.

Стабилизирующая форма – сохраняет имеющиеся виды, движущая – приводит к появлению новых видов.

ГИПОТЕЗА БИОЦЕНОТИЧЕСКОЙ РЕГУЛЯЦИИ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ Фридерикса

Регуляция численности популяции есть следствие совокупности всех взаимодействий абиотических и, особенно, биотических факторов на уровне экосистемы.

Гипотеза предложена в 1927 г.

Карлом Фридериксом (K. Friedericks; 1878-1969).

ГИПОТЕЗА АБИОТИЧЕСКОЙ РЕГУЛЯЦИИ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ

В известном смысле, «симметрична» гипотезе биоценотической регуляции численности популяции – регуляция численности популяции есть следствие воздействий абиотических факторов (подробно обсуждалось в разделе о *факториальной экологии*).

ГИПОТЕЗА ПОВЕДЕНЧЕСКОЙ РЕГУЛЯЦИИ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ

Кристиана – Дейвиса

Регуляция численности популяции млекопитающих есть следствие их социального поведения и объясняется эндокринными реакциями на увеличение ее плотности, проявляющимися в виде стресса или усиления агрессивности особей.

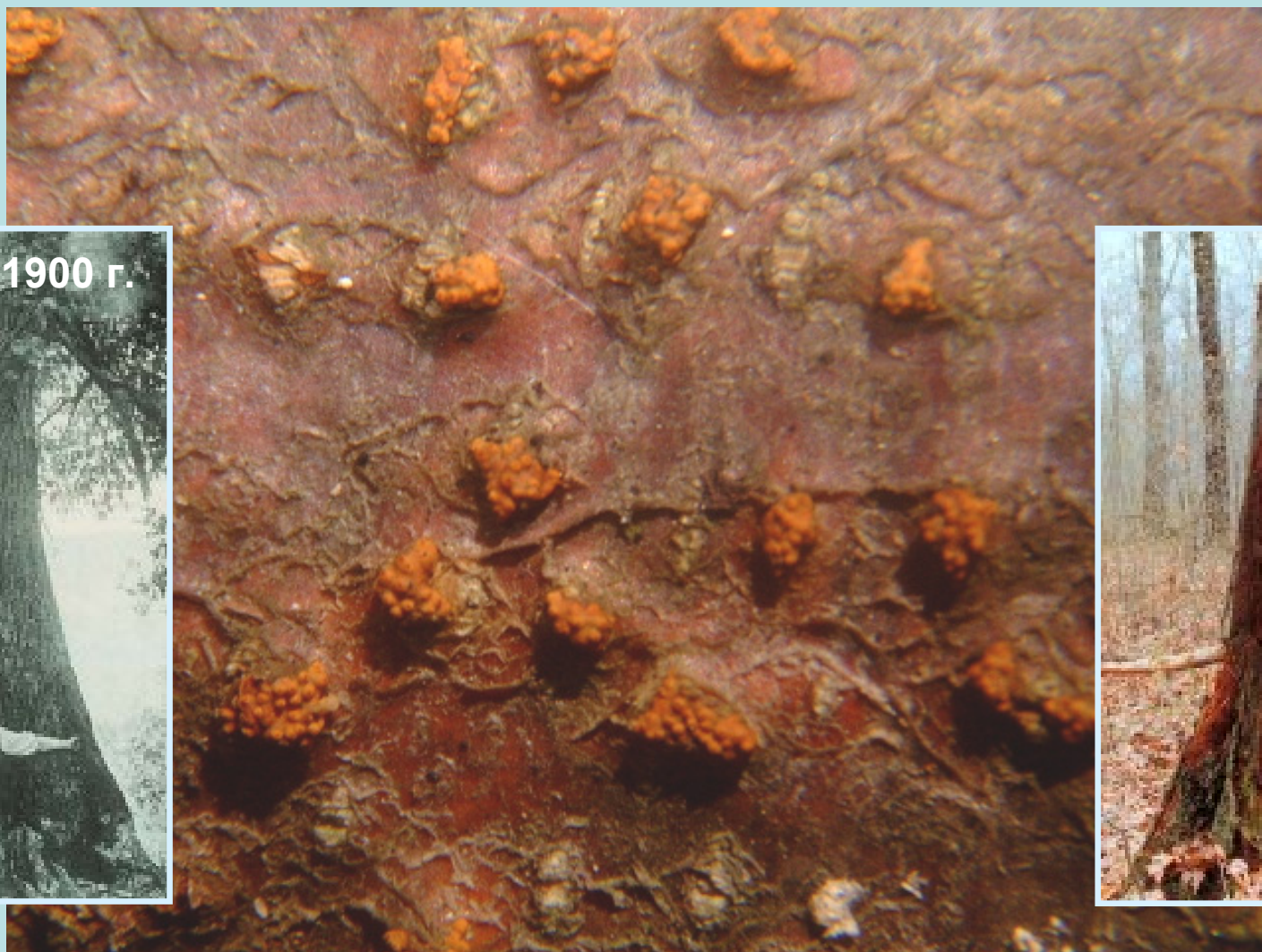
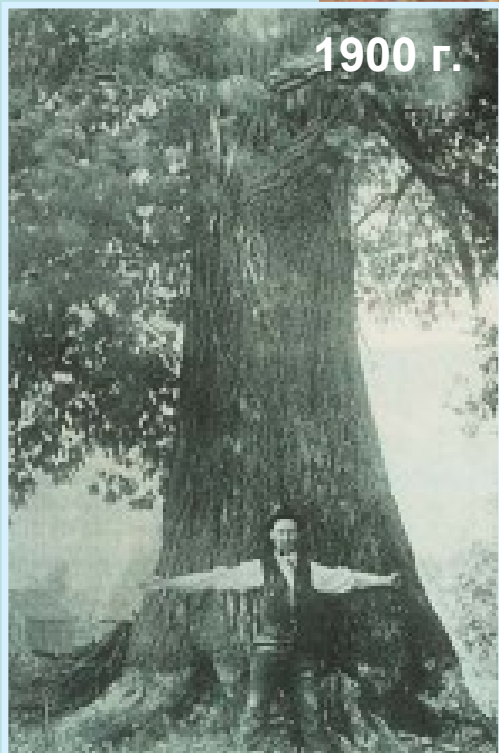
Гипотеза предложена в 1964 г.

Дж. Кристианом (John J. Christian; г.р. 1917)
и **Д. Дейвисом** (David E. Davis; 1913-1994).

ПРИНЦИП ВНЕЗАПНОГО УСИЛЕНИЯ ПАТОГЕННОСТИ

**Эпидемии, эпизоотии и эпифитотии
вызываются следующими причинами:**

- внезапным или быстрым вселением организма с потенциально высокой скоростью роста в экосистему, в которой механизмы регуляции численности этого нового вида отсутствуют или малоэффективны;
- резкими или очень сильными изменениями среды, приводящими к уменьшению энергии, необходимой для регуляции по принципу обратной связи;
- каким-либо иным образом нарушающими способность системы к саморегуляции.

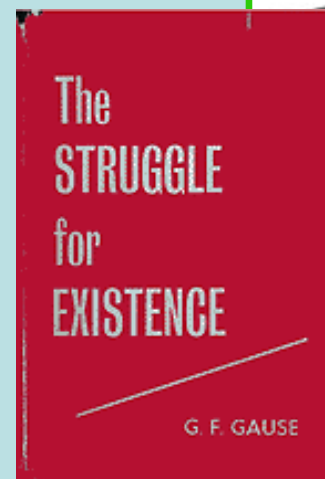
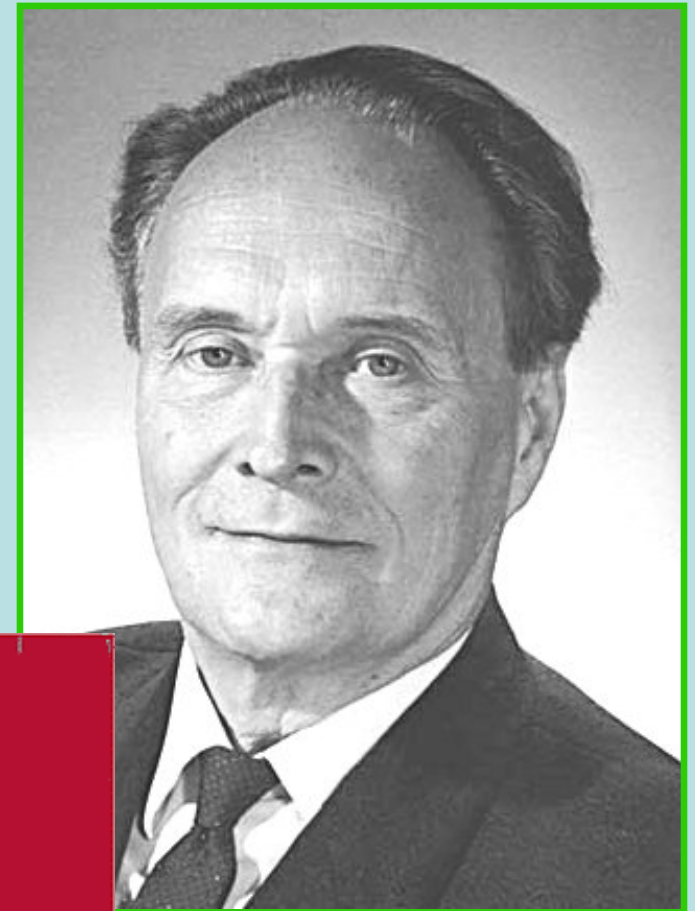


Классическим примером, иллюстрирующим этот принцип, является поражение американского каштана (*Castanea dentate*) в районе Аппалачинских гор завезенным из Китая в 1904 г. паразитическим грибом *Endothia parasitica* (за 50 лет были уничтожены все крупные деревья).

ПРИНЦИП КОНКУРЕНТНОГО ИСКЛЮЧЕНИЯ Гаузе

Два вида не могут существовать в одной и той же экологической нише, если их экологические потребности совпадают.

Данный принцип был сформулирован и экспериментально доказан на примере конкуренции двух видов инфузорий (*Paramecium aurelia* и *P. caudatum*) в 1934 г. Г.Ф. Гаузе.



Георгий Францевич
Гаузе (1910-1986)

В рамках вольтерровской модели конкуренции (обсуждается далее) результат конкуренции определяется следующими соотношениями – **закон конкуренции Лотки - Вольтерра**:

$a_{12} < K_1 / K_2$, $a_{21} > K_2 / K_1$, выживает только вид $i = 1$;

$a_{12} > K_1 / K_2$, $a_{21} < K_2 / K_1$, выживает только вид $i = 2$;

$a_{12} > K_1 / K_2$, $a_{21} > K_2 / K_1$, выживает один или другой вид в зависимости от их начальных плотностей;

$a_{12} < K_1 / K_2$, $a_{21} < K_2 / K_1$, выживают оба вида.

Первые три варианта и интерпретируются как **принцип конкурентного исключения Гаузе**; последний случай представляет особый интерес, так как оба вида выживают при равновесном существовании (в этом случае каждый вид ограничивает собственный рост в большей степени, чем рост популяции другого вида, т.е. внутривидовая конкуренция в данном случае имеет «преимущество» над межвидовой).

В рамках математической теории трофической конкуренции (Боголюбов, 1989) *принцип конкурентного исключения Гаузе* формулируется с указанием ряда специфических условий:

- виды конкурируют и только конкурируют друг с другом;
- виды не производят ингибиторов или стимуляторов своего роста и возобновления;
- удельные скорости роста и возобновления не зависят от плотностей популяций;
- удельные скорости элиминации (отмирания) популяций не зависят от плотности популяций;
- скорости поступления или возобновления ресурсов – постоянные положительные величины;
- все трофические ресурсы химически не взаимодействуют друг с другом;
- физические условия среды постоянны и не выходят за границы толерантных диапазонов конкурирующих видов.

При соблюдении этих условий **принцип конкурентного исключения Гаузе** формулируется следующим образом:

если скорости поступления ресурсов таковы, что рост и возобновление всех конкурирующих видов лимитируются единственным и общим для всех трофическим ресурсом, их длительное сосуществование невозможно и из первоначального состава видов выживает не более одного.

На рисунке представлены результаты классических экспериментов Гаузе по подтверждению справедливости принципа конкурентного исключения, которые приводятся практически во всех пособиях по экологии.

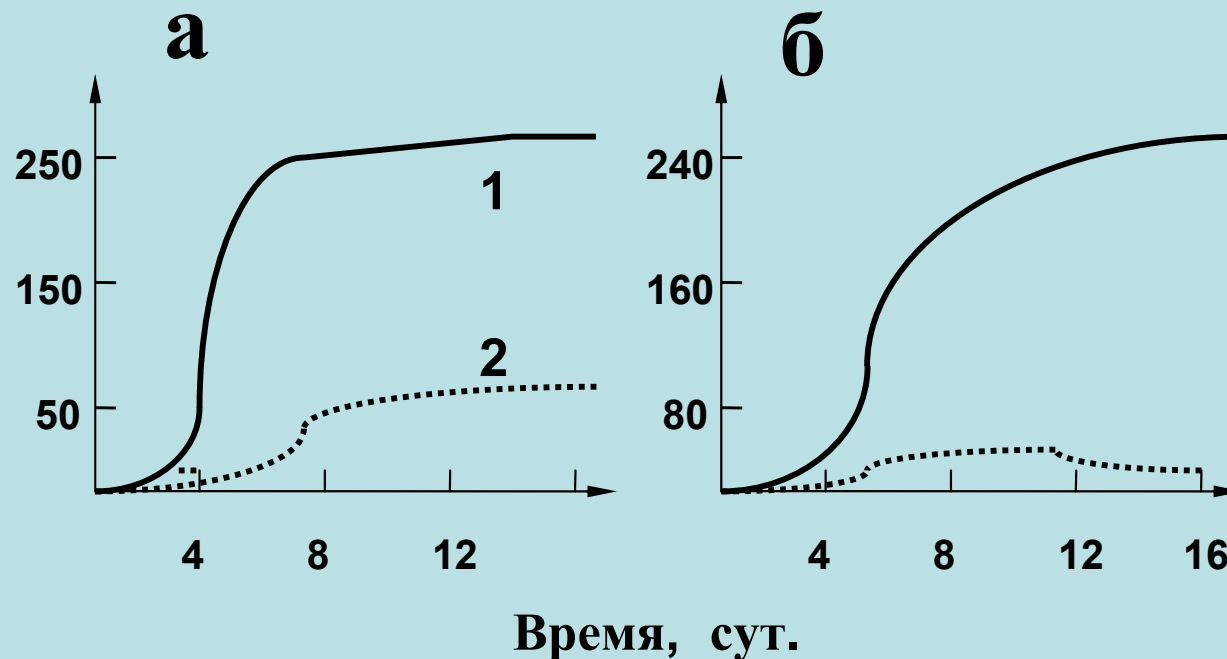
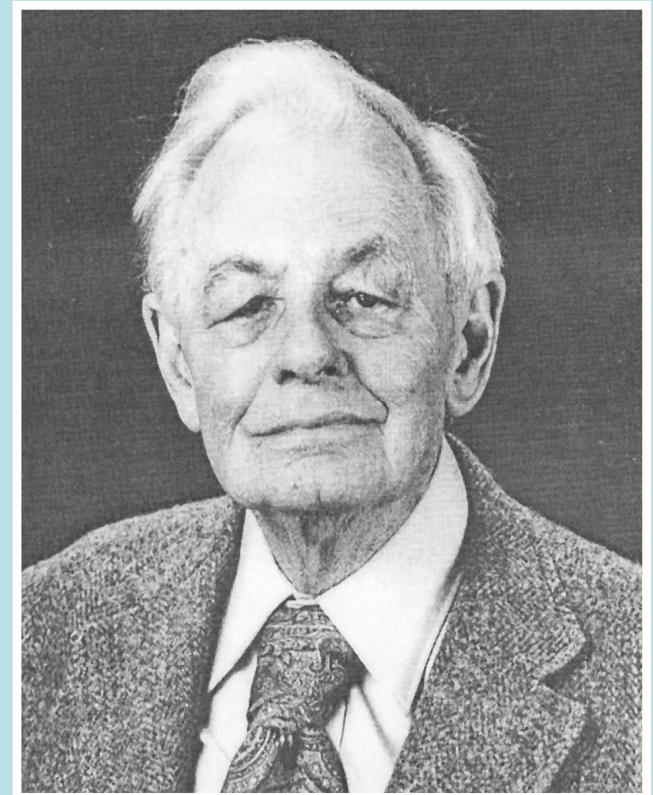


Рис. Динамика популяций *Paramecium aurelia* (1) и *P. caudatum* (2) при изолированном (а) и смешанном культивировании (б)

ПРИНЦИП СОСУЩЕСТВОВАНИЯ ("парадокс Хатчинсона")

Два вида **могут сосуществовать** в одной экологической нише, естественный отбор может благоприятствовать их сосуществованию и они способны коэволюционировать в одном и том же направлении.



Джордж Эвелин Хатчинсон
George Evelyn Hutchinson (1903-1991)



Николай Сергеевич
Абросов (1947-1998)



Александр Григорьевич
Боголюбов (1954-2005)

Н.С. Абросов и А.Г. Боголюбов (1988) приводят множество моделей, описывающих разные механизмы обеспечения сосуществования конкурирующих популяций (ингибирующее действие метаболитов – аллелопатия, альтернативное действие субстратов и ингибиторов, временная и пространственная неоднородность субстрата и пр.), что дает им **«...основание считать, что "парадокс" Хатчинсона отсутствует».**

По-видимому, можно говорить о сосуществовании популяций не в идентичных, а в очень близких экологических нишах.

ЗАКОН КОНКУРЕНЦИИ

Лотки – Вольтерра



Альфред Джеймс Лотка
Alfred James Lotka,
1880-1949



Вито Вольтерра
Vito Volterra, 1860-1940

$$dN_1 / dt = r_1 \cdot N_1 \cdot [(K_1 - N_1 - a_{12} \cdot N_2) / K_1]$$

$$dN_2 / dt = r_2 \cdot N_2 \cdot [(K_2 - N_2 - a_{21} \cdot N_1) / K_2]$$

где $N_i(t)$ – плотность популяций i
в момент времени t ; r_i – скорость
экспоненциального роста популяций;
 K_i – максимально допустимая плотность
популяции (емкость экологической ниши);
 a_{ij} – коэффициенты конкуренции.

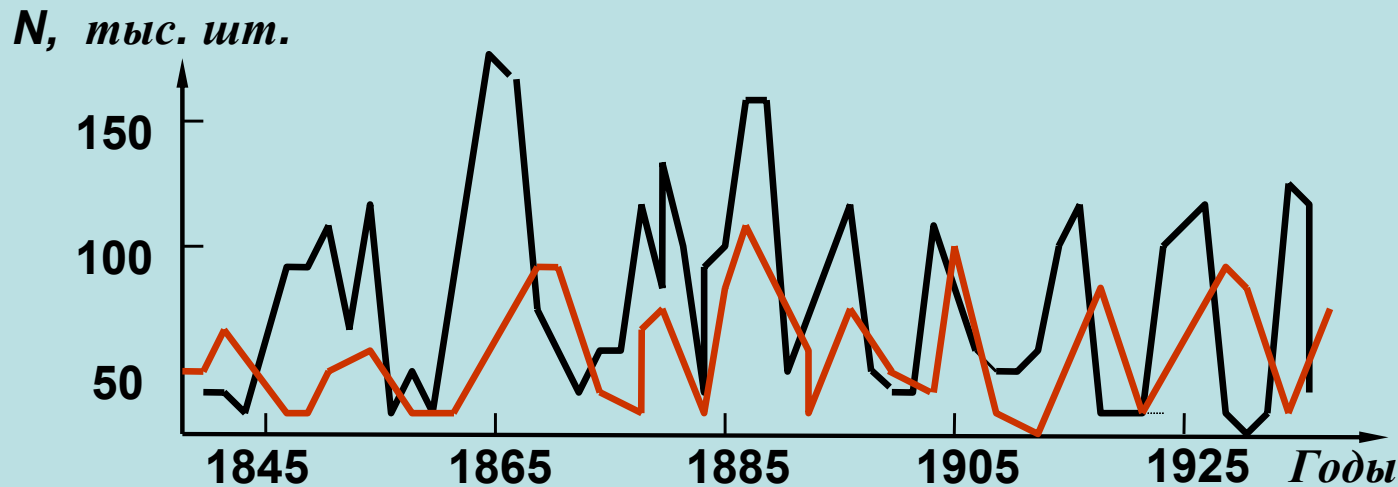
ЗАКОН СИСТЕМЫ «ХИЩНИК – ЖЕРТВА» Вольтерра

$$dN_1 / dt = N_1 \cdot (r_1 - b \cdot N_2)$$

$$dN_2 / dt = N_2 \cdot (k \cdot b \cdot N_1 - m) \quad ,$$

где $N_i(t)$ – плотность популяций i в момент времени t ($i = 1$ – «жертва», $i = 2$ – «хищник»);
 r_i – скорость экспоненциального роста популяций;
 K_i – максимально допустимая плотность популяции (емкость экологической ниши); m – коэффициент естественной смертности хищников; b – коэффициент хищничества; $k < 1$ – доля энергии, содержащейся в биомассе жертвы, которую хищник расходует на воспроизводство.

Циклические изменения численности зайца (*Lepus americanus*) и рыси (*Felis canadensis* [*Lynx lynx*]) в Канадской Арктике, представленные по результатам статистики заготовок пушнины "Компанией Гудзонова залива" с 1845 по 1935 гг.



1

2



Подчеркнем фундаментальное различие между жертвой и хищником: *«рысь бежит за своим ужином, а заяц – за своей жизнью»*. Именно по этой причине статистическое распределение контактов для жертвы – это распределения *редких событий* (такая встреча обычно означает гибель жертвы), а для хищников – распределение ближе к *нормальному*, что позволяет действовать им в более широких пространственно-временных границах.

ЗАКОН КОНГРУЭНТНОГО ПРИТЯЖЕНИЯ

Михайловского

«Реализованные ниши конгруэнтных популяций (*соразмерных, соответствующих, совпадающих; представления о конгруэнтных популяциях развивал С.А. Северцов. – Ремарка наша*), разошедшиеся по одной или нескольким осям фазового пространства (*экологической ниши. – Ремарка наша*), характеризуются максимальным перекрыванием своих проекций на все остальные оси, включая физическое пространство и время» (Михайловский, 1988, с. 47).

Система, взаимодействие в которой сводится лишь к отталкиванию (*принцип конкурентного исключения Гаузе*) не может быть устойчивой и обречена на гибель. Для ее стабилизации должны существовать и противоположные силы (*принцип сосуществования*).

«Между особями, принадлежащими одному и тому же виду, существуют зависимости, не менее определенные, чем корреляции внутри единого организма. Мы назвали эти зависимости **конгруэнциями** и указали пять типов таких внутривидовых приспособлений» (Северцов, 1951, с. 56).



**Сергей Алексеевич
Северцов (1891-1947)**



**Георгий Евгеньевич
Михайловский (г.р. 1945)**

ОБОБЩЕННАЯ МОДЕЛЬ Колмогорова

Модель системы хищник–жертва:

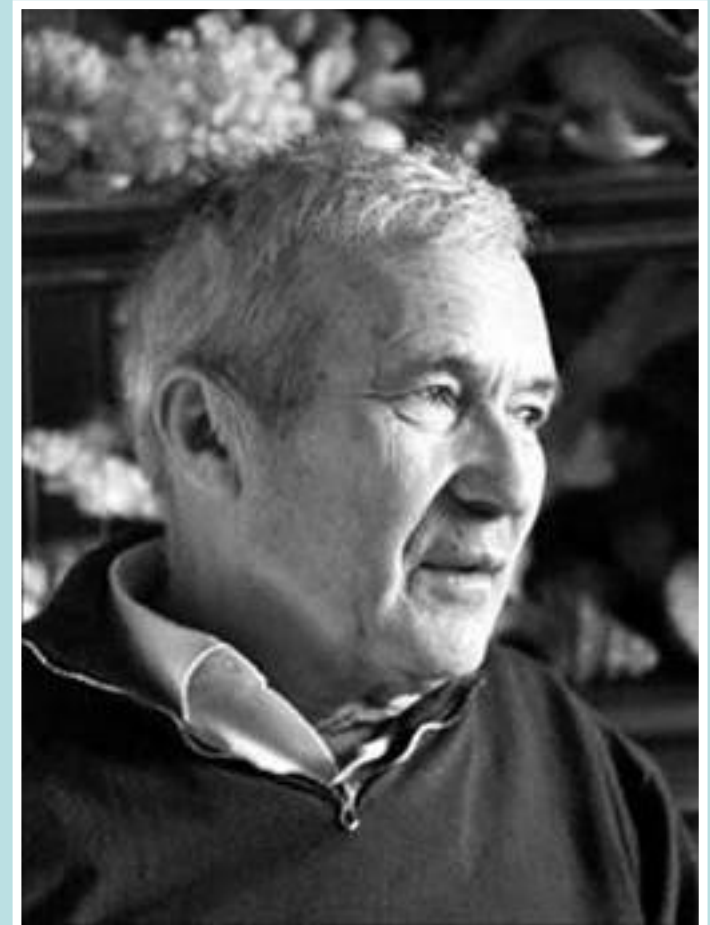
$$dN_1 / dt = a(N_1) \cdot N_1 - V(N_1) \cdot N_2$$

$$dN_2 / dt = K(N_1) \cdot N_2 ,$$

где $a(N_1)$ – функция естественного прироста жертвы; $V(N_1)$ – трофическая функция хищника; $K(N_1)$ – коэффициент естественного прироста хищника.

Когда $a(N_1) = r_1$, $K(N_1) = k \cdot b \cdot N_1 - m$,
 $V(N_1) = b \cdot N_1$, получаем классическое
уравнение Вольтерра.

Модель была предложена
А.Н. Колмогоровым в 1936 г.



**Андрей Николаевич
Колмогоров (1903-1987)**

УРАВНЕНИЕ (ФОРМУЛА) Ивлева

Эта формула задает следующий вид трофической функции хищника от одной из жертв:

$$V(N_i) = V_i \cdot [1 - \exp(-N_i / a_i)] ,$$



Виктор Сергеевич
Ивлев (1907-1964)

где V_i – максимально возможная удельная скорость роста популяции-жертвы i ; a_i – константа "полунасыщения" хищника i -м видом жертвы.

Формула предложена
В.С. Ивлевым (1952).

ПРАВИЛО КООПЕРАЦИИ ХИЩНИКОВ

Если данный вид жертвы служит добычей для нескольких видов хищников, то вместе они регулируют его численность эффективнее, чем каждый из них в отдельности.

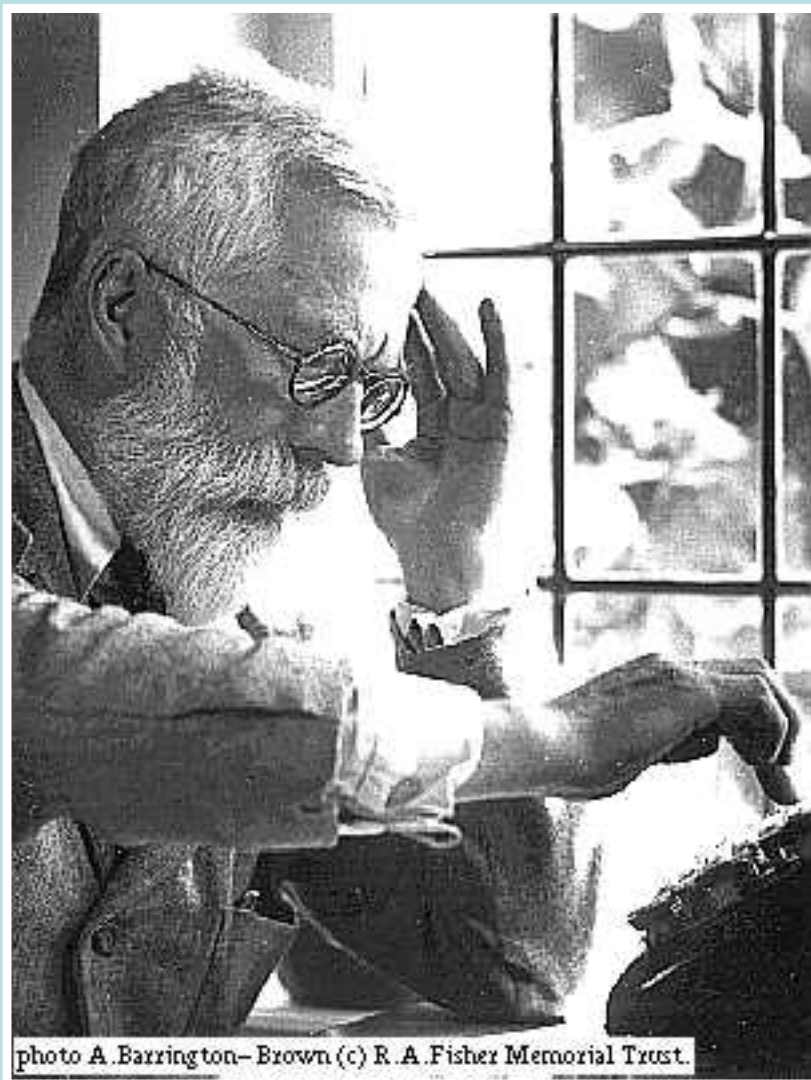
БИОЦЕНОТИЧЕСКОЕ ПРАВИЛО Ивлева

Правило, согласно которому межвидовое напряжение гораздо значительнее, чем внутривидовые отношения.

Правило предложено **В.С. Ивлевым** в 1955 г.

ФУНДАМЕНТАЛЬНАЯ ТЕОРЕМА ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА Фишера

Для панмиктической и однолокусной менделевской популяции (все особи которой скрещиваются свободно, образуя вид с единым, защищенным от других генофондом) средняя приспособляемость (некоторая функция выживаемости, воспроизводства, жизнеспособности и численности популяции) в постоянной среде стремится к **максимуму**, причем скорость этого стремления пропорциональна характеристике генного разнообразия популяции – **генной дисперсии**.



Рональд Фишер
Sir Ronald Aylmer Fisher
(1890-1962)

Это утверждение было сформулировано в 1930 г. **Рональдом Фишером**, подробно проанализировано М. Кимурой (Kimura, 1958), а в работе Н.В. Тимофеева-Ресовского и Ю.М. Свирежева (1972) была показана глубокая связь этой теоремы с общей теорией оптимальных процессов.

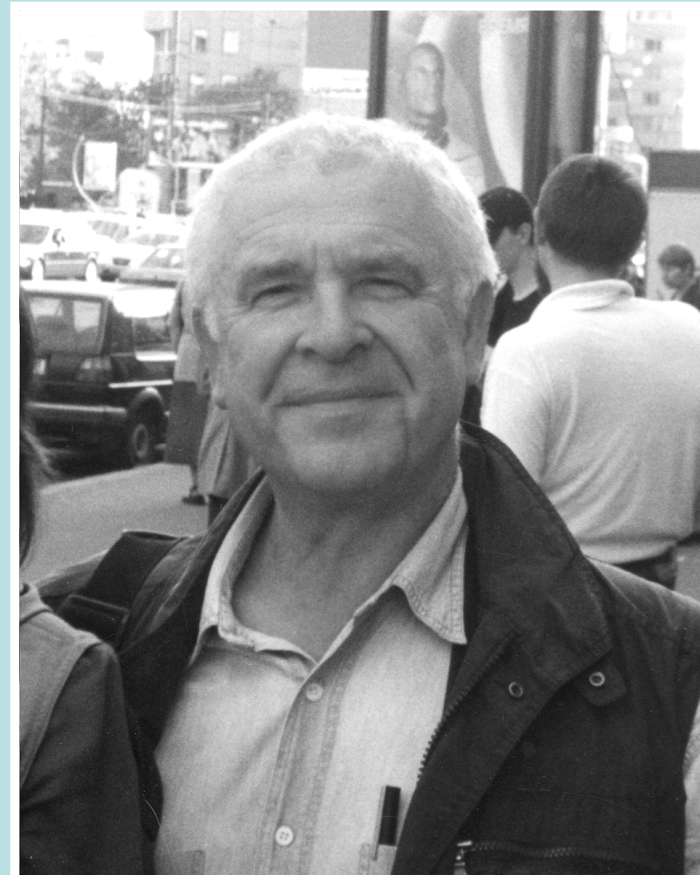
Все это позволяет считать, что **теорема Фишера** представляет собой элемент теоретической экологии, теории в широком смысле, понимаемой как комплекс взглядов, идей, представлений, направленных на истолкование и объяснение какого-либо явления.



Мотоо Кимура
木村資生
Motoo Kimura
(1924-1994)



Николай Васильевич
Тимофеев-Ресовский
(1900-1981)



Юрий Михайлович
Сви́режев
(1938-2007)



Благодарю за внимание ...