

Ю. Одум

Экология

Том 2

**Москва
«Книга по Требованию»**

УДК 502.5
ББК 20.1
Ю11

Ю. Одум
Ю11 Экология: Том 2 / Ю. Одум – М.: Книга по Требованию, 2021. – 376 с.

ISBN 978-5-458-36249-8

Книга известного американского учёного представляет собой теоретическое руководство по экологии. На русском языке выходит в двух томах. Первый том охватывает 5 глав, в которых в свете новейших достижений рассматриваются концепции и классификации экосистем, их возникновение и эволюция, энергетическая характеристика, а также связь экологических тенденций развития с развитием человеческого общества. Второй том содержит главы, в которых рассмотрены вопросы динамики популяций; взаимоотношения между популяциями, сообществами и экосистемами; динамики экосистем и эволюционной экологии; а также вопросы, связанные с перспективами на будущее всего человечества. В конце книги дана краткая сводка основных типов экосистем биосферы. Для всех, интересующихся проблемами использования природных ресурсов и охраны окружающей среды, биологов и разных специальностей, студентов и преподавателей биологических вузов.

ISBN 978-5-458-36249-8

© Издание на русском языке, оформление
«YOYO Media», 2021

© Издание на русском языке, оцифровка,
«Книга по Требованию», 2021

Эта книга является репринтом оригинала, который мы создали специально для Вас, используя запатентованные технологии производства репринтных книг и печати по требованию.

Сначала мы отсканировали каждую страницу оригинала этой редкой книги на профессиональном оборудовании. Затем с помощью специально разработанных программ мы произвели очистку изображения от пятен, клякс, перегибов и попытались отбелить и выровнять каждую страницу книги. К сожалению, некоторые страницы нельзя вернуть в изначальное состояние, и если их было трудно читать в оригинале, то даже при цифровой реставрации их невозможно улучшить.

Разумеется, автоматизированная программная обработка репринтных книг – не самое лучшее решение для восстановления текста в его первозданном виде, однако, наша цель – вернуть читателю точную копию книги, которой может быть несколько веков.

Поэтому мы предупреждаем о возможных погрешностях восстановленного репринтного издания. В издании могут отсутствовать одна или несколько страниц текста, могут встретиться невыводимые пятна и кляксы, надписи на полях или подчеркивания в тексте, нечитаемые фрагменты текста или загибы страниц. Покупать или не покупать подобные издания – решать Вам, мы же делаем все возможное, чтобы редкие и ценные книги, еще недавно утраченные и несправедливо забытые, вновь стали доступными для всех читателей.



Серия Книжный Ренессанс

www.samizday.ru/reprint

Динамика популяций

Предмет этой и последующих глав составляют более биологические аспекты экологии. Речь пойдет о взаимодействии организмов с организмами при их функционировании в экосистеме. В гл. 2—5 обсуждались долгодействующие мощные физические и химические факторы, выступающие как главные внешние ведущие силы. Однако организмы не подстраиваются к этим силам путем пассивной адаптации, а активно модифицируют и изменяют окружающую среду, воздействуя на нее в пределах законов природы, которые определяют преобразование энергии и круговороты веществ. Иными словами, человечество не единственная популяция, которая изменяет окружающую среду и пытается взять ее под контроль. В соответствии со схемой уровней организации (рис. 1.1) в этой и следующей главах внимание будет сосредоточено на биотических уровнях популяций и сообществ. На этих уровнях взаимодействие между генетическими системами и окружающей средой определяет ход естественного отбора и тем самым не только то, как индивидуальный организм оптимизирует свое существование, но и то, как на протяжении эволюционных отрезков времени должны были меняться и менялись целостные экосистемы.

1. Свойства популяционной группы

Определения

Популяцию можно определить как любую группу организмов одного вида (или иную группу, внутри которой особи могут обмениваться генетической информацией), занимающую определенное

пространство и функционирующую как часть биотического сообщества. *Биотическое сообщество* в свою очередь определяется как совокупность популяций, которая в результате коэволюции метаболических превращений функционирует как целостная единица в отведенном ему пространстве физической среды обитания. Популяция характеризуется рядом признаков; хотя эти признаки лучше всего выражаются статистическими функциями, единственным их носителем является группа, но не особи в этой группе. Плотность, рождаемость, смертность, возрастная структура, биотический потенциал, распределение в пространстве (дисперсия) и кривая роста — вот некоторые из таких свойств популяции. Популяции обладают также генетическими характеристиками, непосредственно связанными с их экологией. Это адаптивность, репродуктивная (дарвиновская) приспособленность и непрерывность (т. е. вероятность оставления потомков на протяжении длительного периода времени).

Объяснения

Популяция, как это хорошо выразил один из пионеров современной популяционной экологии Томас Парк (см. Allee et al., 1949), обладает «биологическими свойствами», присущими как популяции, так и составляющим ее организмам, и «групповыми свойствами», присущими только группе в целом. Биологические свойства характеризуют жизненный цикл популяции: популяция, так же как и отдельный организм, растет, дифференцируется и поддерживает сама себя. Популяция имеет определенную организацию и структуру, которые можно описать. В отличие от этого групповые свойства, такие, как рождаемость, смертность, возрастная структура и генетическая приспособленность, могут характеризовать только популяцию в целом. Таким образом, особь рождается, стареет, умирает, но применительно к особи нельзя говорить о рождаемости, смертности, возрастной структуре — характеристиках, имеющих смысл только на групповом уровне.

Ниже даются определения и краткие описания основных свойств популяции.

Плотность. Плотность популяции — это величина популяции, отнесенная к некоторой единице пространства. Ее обычно измеряют и выражают числом особей или биомассой популяции на единицу площади или объема, например 500 деревьев на 1 га, 5 млн. диатомей на 1 м³ воды или 200 кг рыбы на 1 га поверхности водоема. Иногда бывает важно различать *среднюю плотность*, т. е. численность (или биомассу) на единицу всего пространства, и *удельную, или экологическую, плотность*, т. е. численность (или биомассу) на единицу обитаемого пространства (доступной площади или объема, которые фактически могут быть заняты попу-

ляцией). Часто важнее знать не конкретную величину популяции в тот или иной момент времени, а ее динамику, т. е. возрастает она или уменьшается. В таких случаях полезны показатели *относительного обилия*. Они могут быть отнесены к определенным промежуткам времени, например число птиц, отмеченных в течение часа. Их можно выразить также в процентах, например, *частота встречаемости* — это процент проб, в которых обнаружен данный вид. В описательных работах по геоботанике плотность и частоту встречаемости часто объединяют, получая *показатель значимости* для каждого вида.

На рис. 6.1 и в табл. 6.1 показано соотношение между плот-

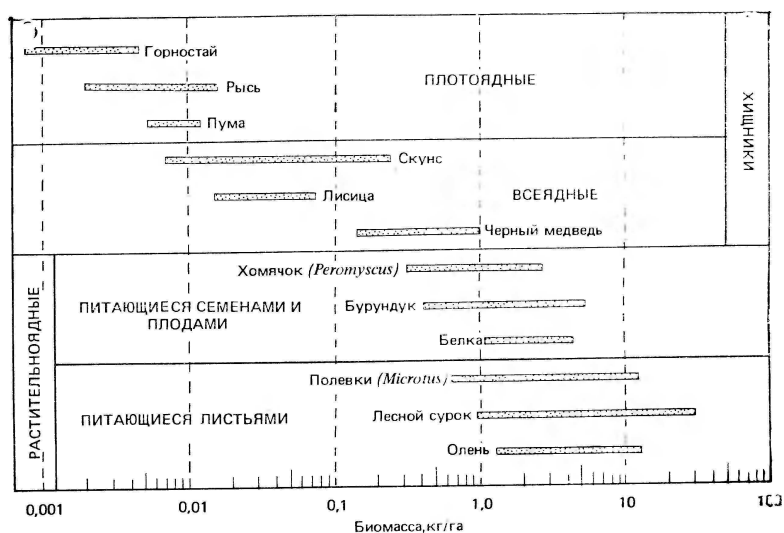


Рис. 6.1. Диапазон изменений плотностей популяций (выраженных в биомассе на гектар) у разных видов млекопитающих. Результаты получены в предпочитаемых данным видом местообитаниях, где антропогенное влияние выражено незначительно. Виды расположены в соответствии с их трофическим уровнем, а в пределах каждого уровня — в соответствии с размерами животного, что иллюстрирует влияние на ожидаемую биомассу размеров организма и его положения в пищевой цепи. (Схема составлена по данным Mohr, 1940, и дополнена результатами позднейших исследований.)

ностями популяций млекопитающих, их трофическими (энергетическими) уровнями и величиной особей. Хотя плотности популяций разных представителей млекопитающих как класса охватывают диапазон почти в пять порядков величины, диапазон колебаний плотности популяции для каждого вида или трофической группы намного меньше (рис. 6.1). Чем ниже трофический

уровень, тем выше плотность, а чем крупнее животные внутри данного уровня, тем больше их биомасса. Так как у крупных животных интенсивность метаболизма на единицу массы меньше, чем у мелких, на данной энергетической базе может поддерживаться большая биомасса крупных животных.

Если размеры особей в популяции и интенсивности их метаболизма примерно одинаковы, то плотность удобно выражать числом особей, однако часто встречается ситуация, показанная в табл. 6.1, *Б*. Относительные достоинства таких показателей, как численность, биомасса и поток энергии, обсуждались в гл. 3 (см., в частности, табл. 3.6). Вспомним следующее утверждение из этой главы: «данные по численности приводят к переоценке значения мелких организмов, а данные по биомассе — к переоценке роли крупных организмов». Поток энергии «служит более подходящим показателем для сравнения любого компонента с другим и всех компонентов экосистемы между собой».

Многие специальные количественные показатели и термины широко применяются только при работе с определенными популяциями или группами популяций. Лесные экологи, например, часто пользуются термином «площадь оснований» (суммарная площадь поперечных срезов стволов) как мерой плотности деревьев. Лесники же определяют число бордсовых, или досковых, футов на 1 акр как меру полезной с коммерческой точки зрения части всего древостоя. Эти и другие меры могут служить оценками плотности, поскольку они в известной степени отражают размеры «урожая на корню» и, следовательно, соответствуют данному ранее определению плотности в широком смысле.

Мы уже указывали, что если необходимо знать характер изменения популяции или если в данных условиях нельзя определить абсолютную плотность, то часто бывают полезными оценки относительного обилия. Термины «обильный», «обычный», «редкий» и т. п. применимы в тех случаях, когда они соответствуют измерениям или оценкам, полученным таким способом, что сравнение имеет смысл.

Легко догадаться, что «индексы» относительного обилия широко используются для популяций крупных животных и наземных растений, когда необходимо проводить оценку численности на больших площадях без чрезмерных затрат времени и денег. Например, административные органы, на которые возложена обязанность ежегодно регулировать охоту на перелетную водоплавающую дичь, чтобы соблюсти интересы и охотников, и птиц, должны знать, в каких местах популяции стали меньше, больше или остались такими же, как в предыдущем году. Это можно сделать путем оценки относительного обилия, полученной в результате обследования угодий егерями, опроса и учета гнездовых. Данные суммируют и представляют как число птиц,

Таблица 6.1. Влияние трофического уровня на биомассу рыб (А) и взаимосвязь между численностью и биомассой в популяции с быстро меняющейся возрастной и размерной структурой (Б)

А. Смешанные популяции, биомасса на единицу площади

Рыба в искусственных прудах шт. Иллинойс. (Данные из Thompson, Bennett, 1939.) Расположение групп рыб приблизительно соответствует их положению в пищевой цепи; рыбы, питающиеся «грубыми» кормами, занимают нижний трофический уровень, объекты спортивной ловли — верхний

	Количество рыбы, кг на 1 га		
	пруд №1	пруд №2	пруд №3
Объекты спортивного и хозяйственного рыболовства (окунь, ушастый окунь и др.)	260	50	10
Сомики (сомик-кошка, канальный сомик)	0	45	70
Промысловые рыбы (нотрописы, сельдевые и др.)	0	265	3,5
Потребители грубых кормов (чукучаны, карпы и др.)	0	97	1300
Всего	260	457	1383,5

Б. Сравнение численностей и биомасс в случае, когда размеры организма сильно меняются с возрастом

Молодь нерки в одном из озер Британской Колумбии. Мальки вылупляются в реках и в апреле мигрируют в озеро, где остаются до полового созревания. Обратите внимание, что с мая по октябрь особи быстро увеличиваются в размерах, поэтому биомасса возрастает втрое, даже несмотря на значительное уменьшение численности рыб. С октября по апрель следующего года рост очень замедлен, и общая биомасса снижается из-за продолжающейся гибели рыб. (Данные из Ricker, Forester, 1948.)

	Май	Октябрь	Апрель
Число особей в озере, тыс.	4000	500	150
Биомасса, т	1,0	3,3	2,0

увиденных или убитых за единицу учетного усилия. Показатели, выраженные в процентах, широко используются при изучении растительности; общепотребительны такие специальные показатели, как частота — процент пробных площадок, на которых встречается данный вид; обилие — процент особей в пробе; покрытие — процент поверхности почвы, оказавшейся закрытой при проекции на нее надземных частей растений. Следует быть осторожным и не путать эти индексы с истинной плотностью, которая всегда выражается по отношению к определенному пространству.

Различие между *средней плотностью* и *экологической плотностью* можно иллюстрировать данными Коля (Kahl, 1964) по лесному аисту в Национальном парке Эверглейдс (Флорида). На рис. 6.2 показано, что в этой местности плотность мелких рыб с

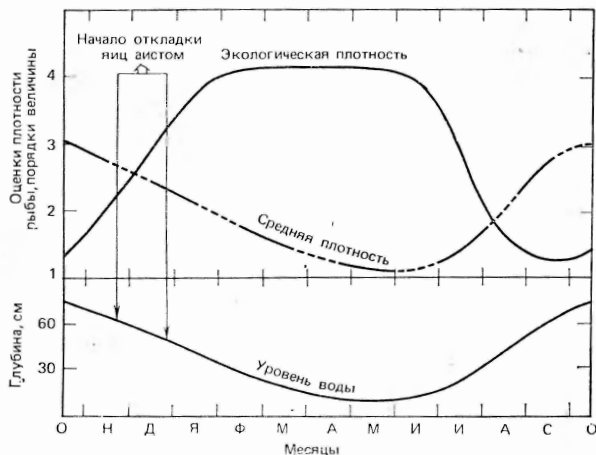


Рис. 6.2. Экологическая и средняя плотность рыб, служащих добычей аисту в период его размножения. По мере падения уровня воды в течение сухого сезона в водоемах на юге Флориды средняя плотность мелких рыб уменьшается (т. е. уменьшается число рыб на 1 км^2 поверхности), так как сокращаются размеры и число водоемов, но экологическая плотность (т. е. количество рыбы на 1 м^2 сохранившейся водной поверхности) возрастает, поскольку рыба скапливается в водоемах с меньшей площадью. Гнездование аиста приурочено к тому времени, когда максимальная доступность пищи совпадает с наибольшими пищевыми потребностями подрастающих птенцов. (По Kahl, 1964.)

падением уровня воды в течение сухого зимнего сезона в целом снижается, но экологическая плотность при этом возрастает, так как по мере сокращения зеркала воды увеличивается число рыб, приходящихся на единицу водной поверхности. Аисты откладывают яйца в такое время, что вылупление птенцов приходится на период пика экологической плотности рыб. Это облегчает родителям ловлю рыбы, которая составляет основную пищу птенцов. В мире лесного аиста в расчет принимается экологическая, а не средняя плотность пищевых объектов. В мире людей наблюдается во многом сходная картина: в расчет принимаются главным образом высококачественная энергия и пищевая продукция, сконцентрированные на 15 или 20 процентах земли, где возможен высокий урожай, но не рассеянные и трудно доступные для добывания ресурсы.

Для измерения плотности популяций испытано много разных методов, и сама по себе методология составляет важную область

исследований. Было бы нецелесообразно подробно рассматривать здесь эти методы; их лучше постигать, пользуясь методическими и полевыми руководствами, а еще лучше советоваться с опытным исследователем, который вначале изучил оригинальную литературу, а потом модифицировал и усовершенствовал существующие методы, приспособив их к конкретной ситуации. Ничто не может заменить опыт, приходящий при проведении полевых исследований.

Практикуемые методы можно подразделить на несколько обширных категорий:

1. Тотальный учет, возможный иногда для крупных, хорошо заметных организмов (например, бизоны на открытых равнинах) или для организмов, собирающихся на период размножения в большие группы (например, морские птицы и тюлени).

2. Метод пробных площадок. Этот метод состоит в подсчете и взвешивании организмов на пробных площадках или на трансектах. Размеры и число пробных площадок должны быть достаточными для получения оценки численности в обследуемой территории.

3. Методы мечения с повторным отловом (для подвижных животных). Из популяции отлавливают часть животных, метят их и выпускают. Доля меченых животных в последующей выборке используется для определения общей численности (см. Zippin, 1958).

4. Метод изъятия, при котором число организмов, собранных с некоторой площади при последовательных выборках, откладывается по оси ординат, а число из собранных ранее — по оси абсцисс. Если вероятность поимки относительно постоянна, то точки ложатся вдоль прямой линии. Эту линию можно продлить до нулевой точки (на оси абсцисс), теоретически соответствующей 100%-ному изъятию с данной площади (см. Menhinick, 1963).

5. Методы без взятия проб (применимые к неподвижным организмам, таким, как деревья). Примером может служить метод случайных точек, при котором измеряют расстояние от ряда произвольно выбранных точек до ближайших особей по всем четырем направлениям. Плотность на единицу площади оценивают по среднему расстоянию (см. Phillips, 1959).

Рождаемость. Рождаемость — это способность популяции к увеличению численности. Термин рождаемость используется также и при анализе популяций человека (в демографии)¹. Факти-

¹ В оригинале сказано, что для обозначения рождаемости экологи и демографы используют разные термины (соответственно «natality» и «birth rate»). В русской литературе в обоих случаях используется один термин. — *Прим. перев.*

чески в популяционной экологии это просто более широкий термин; он характеризует появление на свет новых особей любого организма независимо от того, рождаются ли они, вылупляются из яиц, прорастают из семян или появляются в результате деления. *Максимальная рождаемость* (иногда ее называют абсолютной или физиологической) — это теоретический максимум скорости образования новых особей в идеальных условиях (когда отсутствуют лимитирующие экологические факторы, размножение сдерживается только физиологическими). Максимальная рождаемость постоянна для данной популяции. *Экологическая, или реализованная, рождаемость* (или просто «рождаемость» без какого-либо определения) обозначает увеличение численности популяции при фактических или специфических условиях среды. Эта величина не постоянна и варьирует в зависимости от размера и возрастного состава популяции и физических условий среды. Обычно рождаемость выражают либо как скорость, определяемую путем деления общего числа вновь появившихся особей на время (абсолютная или общая рождаемость), либо как число вновь появившихся особей в единицу времени на 1 особь в популяции (удельная рождаемость).

Различие между абсолютной и удельной рождаемостью легко проиллюстрировать на таком примере: предположим, что популяция из 50 простейших в некотором объеме воды увеличивается путем деления. Через час численность ее возросла до 150 особей. Абсолютная рождаемость при этом равна 100 особям в час, а удельная рождаемость (средняя скорость изменения численности на особь в популяции) составляет 2 особи в час при 50 исходных. Или же предположим, что в городе с населением 10 000 появилось 400 новорожденных. Абсолютная рождаемость составит 400 в год, а удельная — 0,04 (4 на 100, или 4%). В демографии рождаемость принято рассчитывать на одну женщину репродуктивного возраста, а не на все население.

Различие между максимальной и реализованной рождаемостью можно проиллюстрировать данными, полученными Лески (Laskey, 1939) при изучении природной популяции певчей птицы *Sialis sialis* на искусственных гнездовьях городского парка в Нашвилле, Теннесси, и данными, полученными Парком (Park, 1934) на лабораторной популяции мучного хрущака. Птицы отложили 510 яиц (около 15 яиц на самку в трех последовательных кладках); это число соответствует максимальной рождаемости. Оперилось всего только 265 птенцов, поэтому экологическая или реализованная рождаемость составляет 52% максимальной (около 8 птенцов на самку или 4 на гнездящуюся пару). В опытах на мучном хрущаке были получены иные данные; так, в одном из контейнеров жуками было отложено 12 000 яиц (см. Park, Ginsburg, Horwitz, 1945), из которых вылупились только 773 (или

6%) личинки. В общем для видов, которые не скрывают яйца и не заботятся о потомстве, характерна высокая потенциальная и низкая реализованная рождаемость. В последующих разделах будут обсуждаться другие обстоятельства, влияющие на рождаемость.

Смертность. Смертность отражает гибель особей в популяции. В определенной степени это понятие является антитезой рождаемости. Смертность эквивалентна уровню смертности в демографии. Подобно рождаемости, смертность можно выразить числом особей, погибших за данный период (число смертей в единицу времени), или же в виде удельной смертности для всей популяции или любой ее части. *Экологическая, или реализованная, смертность* — гибель особей в данных условиях среды. Эта величина, как и экологическая рождаемость, не постоянна и изменяется в зависимости от условий среды и состояния самой популяции. Теоретическая *минимальная смертность* — величина, постоянная для популяции; она представляет собой гибель особей в идеальных условиях, при которых популяция не подвергается лимитирующим воздействиям. Даже в самых лучших условиях особи будут умирать от старости. Этот возраст определяется *физиологической продолжительностью жизни*, которая, конечно же, часто намного превышает среднюю *экологическую продолжительность жизни*. Нередко значительно больший интерес представляет не смертность, а *выживаемость*. Если число погибших особей выразить через M , то выживаемость будет равна $1-M$.

Как и рождаемость, смертность, особенно у высших организмов, широко варьирует с возрастом. В связи с этим большое значение имеет определение удельной смертности для возможно большего числа возрастных групп или стадий развития, поскольку это позволяет экологами выяснить механизмы, определяющие общую смертность в популяции. Полная картина смертности в популяции последовательно описывается статистическими *таблицами выживания*, специально разработанными в демографических исследованиях. Раймонд Пирл впервые использовал таблицы выживания для решения некоторых проблем общей биологии, применив их к данным, полученным в лабораторных исследованиях плодовой мушки *Drosophila* (Pearl, Parker, 1921). Диви (Deevey, 1947, 1950) обобщил в виде таких таблиц данные по многим природным популяциям от коловраток до горного барана. Со времени появления обзоров Диви таблицы выживания были составлены для самых разных природных и экспериментальных популяций. В табл. 6.2 и 6.3 суммированы данные, полученные для аляскинской популяции дикого горного барана, популяции рисового долгоносика и одной гипотетической популяции. В табл. 6.3 включена также удельная рождаемость для разных возрастов. Возраст баранов определяли по рогам (чем старше баран, тем больше

костяных колец). Когда барана убивает волк или он гибнет от других причин, его рога сохраняются еще долгое время. Адольф Мьюри в течение нескольких лет изучал взаимоотношения волка и дикого барана в национальном парке Мак-Кинли на Аляске. Он собрал много рогов, получив, таким образом, интересные данные о возрасте, в котором гибнут бараны в природных условиях, когда они подвержены опасностям, в том числе и нападению хищников — волков (человек их не трогает постольку, поскольку охота на барана в Национальном парке Мак-Кинли запрещена).

Таблица выживания состоит из нескольких столбцов, обозначенных следующим образом: l_x — число особей из 1000 (или любого другого удобного числа) представителей данной популяции, которые выживают к концу определенного интервала времени (день, месяц, год и т. д.), указываемого в столбце x ; d_x — число

Таблица 6.2. Таблица выживания для популяции горного барана Далла (*Ovis d. dalli*) (Данные Murie, 1944, из Deevey, 1947), построенная на основе данных о возрасте 608 особей к моменту смерти. Учитывались бараны, погибшие до 1937 г. Данные для обоих полов объединены. Средняя продолжительность жизни — 7,09 лет. Небольшое число черепов было лишено рогов, но, по остеологическим данным, они принадлежали особям 9 лет и старше и поэтому были распределены пропорционально среди старших возрастных групп

Возраст, годы	Отклонение возраста от средней продолжительности жизни, %	Число особей, погибших в каждом возрастном интервале на 1000 рожденных	Число особей, выживших в начале каждого возрастного интервала на 1000 рожденных	Смертность в начале каждого возрастного интервала на 1000 живых особей	Ожидаемая продолжительность жизни, или среднее время предстоящей жизни, у особей, достигших соответствующего возраста
x	x'	d_x	l_x	$1000q_x$	e_x
0—0,5	—100	54	1000	54,0	7,06
0,5—1	—93,0	145	946	153,0	—
1—2	—85,9	12	801	15,0	7,7
2—3	—71,8	13	789	16,5	6,8
3—4	—57,7	12	776	15,5	5,9
4—5	—43,5	30	764	39,3	5,0
5—6	—29,5	46	734	62,6	4,2
6—7	—15,4	48	688	69,9	3,4
7—8	— 1,1	69	640	108,0	2,6
8—9	+13,0	132	571	231,0	1,9
9—10	+27,0	187	439	426,0	1,3
10—11	+41,0	156	252	619,0	0,9
11—12	+55,0	90	96	937,0	0,6
12—13	+69,0	3	6	500,0	1,2
13—14	+84,0	3	3	1000	0,7