**Устойчивость экосистем**

Итак, каждая экосистема представляет собой динамическую структуру из тысяч и тысяч продуцентов, консументов, детритофагов и редуцентов, связанных между собой многочисленными пищевыми и непищевыми взаимоотношениями. Экосистемы поддерживают свое существование за счет постоянного притока солнечной энергии и круговорота веществ. На функционирование экосистем значительное влияние оказывают многочисленные абиотические факторы, которые подвержены циклическим или случайным изменениям. В то же время, определяя понятие "экосистема", мы подчеркивали, что экосистема – это устойчивая совокупность живых организмов, способная существовать неопределенно долгое время. Каким образом поддерживается стабильность экосистем?

# Энергетический баланс биосферы. Круговорот веществ в биосфере. Большой и малый круговорот.

Энергетический баланс биосферы - соотношение между поглощаемой и излучаемой энергией. Определяется приходом энергии Солнца и космических лучей, которая усваивается растениями в ходе фотосинтеза, часть преобразуется в другие виды энергии и еще часть рассеивается в космическом пространстве.

Круговорот в биосфере - повторяющиеся процессы превращений и пространственных перемещений веществ, имеющие определенное поступательное движение, выражающееся в качественных и количественных различиях отдельных циклов.

Выделяют два вида круговорота:

* большой (геологический) (круговорот веществ протекает от нескольких тысяч до нескольких миллионов лет, включая в себя такие процессы, как круговорот воды и денудация суши. Денудация суши складывается из общего изъятия вещества суши (52990 млн.т/год), общего привноса вещества на сушу (4043 млн.т/год) и составляет 48947 млн.т/год. Антропогенное вмешательство ведет к ускорению денудации, приводя, например, к землетрясениям в зонах водохранилищ, построенных в сейсмоактивных районах)
* малый (биотический) (круговорот вещества происходит на уровне биогеоценоза или биогеохимического цикла)

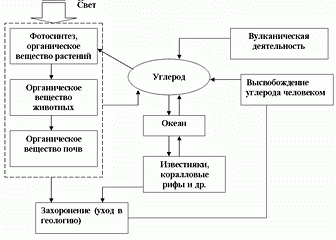
# Круговорот важнейших химических элементов в биосфере: углерода, азота, фосфора, кислорода.

Углерод в биосфере часто представлен наиболее подвижной формой – C02. Источником является вулканическая деятельность, связанная с вековой дегазацией мантии и нижних слоев земной коры.

Миграция C02 в биосфере Земли протекает двумя путями:

1-й путь закладывается в поглощение его в процессе фотосинтеза с образованием органических веществ и последующем захоронении их в литосфере в виде торфа, угля, горных сланцы, рассеянной органики, осадочных горных пород. Так, в далёкие геологические эпохи сотни млн. лет назад значительная часть фотосинтетического органического вещества не использовалась ни консументами, ни редуцентами, а накапливалась и постепенно погребалась под различными минеральными осадками. Находясь в породах млн. лет, этот детрит под действием высоких t и P (процесс метаморфизации) превращался в нефть, природный газ и уголь (в зависимости от исходного материала, продолжительности и условий пребывания в породах). Теперь в ограниченных количествах добывают это ископаемое топливо для обеспечения потребностей в энергии, а сжигая его, в определённом смысле завершают круговорот углерода.

По 2-му пути миграция С осуществляется созданием карбонатной системы в различных водоемах, где CO2 переходит в H2CO3, HCO31-, CO32-. Затем с помощью растворенного в воде кальция происходит осаждение карбонатов CaCO3 биогенным и абиогенным путями. Возникают мощные толщи известняков. Наряду с этим большим круговоротом углерода существует еще ряд малых его круговоротов на поверхности суши и в океане. В пределах суши, где существуют растения, CO2 атмосферы поглощается в процессе фотосинтеза в дневное время. В ночное время часть его выделяется растениями во внешнюю среду. С гибелью растений и животных на поверхности происходит окисление органических веществ с образованием CO2. Особое место в современном круговороте веществ занимает массовое сжигание органических веществ и постепенное возрастание содержания CO2 в атмосфере, связанное с ростом промышленного производства и транспорта.

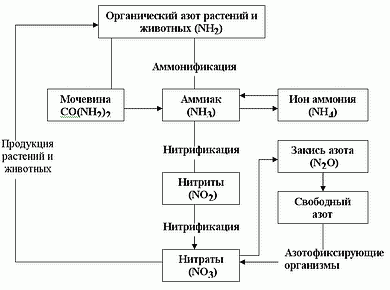


# Азот.

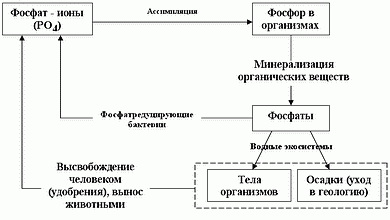
При гниении органических веществ значительная часть содержащегося в них азота превращается в NH4, который под влиянием живущих в почве трифицирующих бактерий окисляется в азотную кисл­оту. Она вступая в реакцию с находящимся в почве карбонатами (например с СаСО3), образует нитраты:

2HN03 + СаСО3 🡪 Са(NО3)2 + СО2 + Н20

Некоторая же часть азота всегда выделяется при гниении в свободном виде в атмосферу. Свободный азот выделяется также при горении органических веществ, при сжигание дров, каменного угля, торфа. Кроме того, существуют бактерии, которые при недостаточном доступе воздуха могут отнимать O2 от нитратов, разрушая их с выделением свободного азота. Деятельность этих денитрифицирующих бактерий приводит к тому, что часть азота из доступной для зеленых растений формы (нитраты) пере­ходит в недоступную (свободный азот). Т.о., далеко не весь азот, входивший в состав погибших растений, возвращается обратно в почву; часть его постепенно выделяется в свободном виде. Непрерывная убыль минеральных азотных соединений давно должна была бы привести к полному прекращению жизни на Земле, если бы в природе не существовали процессы возмещения потери азота. К таким процессам относятся прежде всего про­исходящие в атмосфере электрические разряды, при которых всегда образуется некоторое количество оксидов азота; последние с водой дают азотную кислоту, превращаясь в почве в ни­траты. Другим источником попадания азотных соединений почвы является жизнедеятельность так называемых азотобактерий, способных усваивать атмосферный азот. Некоторые из этих бак­терий поселяются на корнях растений из семейства бобовых, вы­зывая образования характерных вздутий — «клубеньков». Усваи­вая атмосферный азот, клубеньковые бактерии перерабатывают его в азотные соединения, а растения, в свою очередь, превращают последние в белки и другие сложные вещества. Таким образом, в природе совершается непрерывный круговорот азота. Однако ежегодно с урожаем с полей убираются наиболее богатые белками части растений, например зерно. Поэтому в почву необходимо вносить удобрения, возмещающие убыль в ней важных элементов питания растений.



Фосфор входит в состав генов и молекул, переносящих энергию внутрь клеток. В различных минералах P содержится в виде неорганического фосфатиона (PO43-). Фосфаты растворимы в воде, но не летучи. Растения поглощают PO43- из водного раствора и включают фосфор в состав различных органических соединений, где он выступает в форме т.н. органического фосфата. По пищевым цепям P переходит от растений ко всем прочим организмам экосистемы. При каждом переходе велика вероятность окисления содержащегося P соединения в процессе клеточного дыхания для получения органической энергии. Когда это происходит, фосфат в составе мочи или ее аналога вновь поступает в окружающую среду, после чего снова может поглощаться растениями и начинать новый цикл. В отличие, например, от CO2, который, где бы он ни выделялся в атмосферу, свободно переносится в ней воздушными потоками, пока снова не усвоится растениями, у фосфора нет газовой фазы и, следовательно, нет «свободного возврата» в атмосферу. Попадая в водоемы, фосфор насыщает, а иногда и перенасыщает экосистемы. Обратного пути, по сути дела, нет. Что-то может вернуться на сушу с помощью рыбоядных птиц, но это очень небольшая часть общего количества, оказывающаяся к тому же вблизи побережья. Океанические отложения фосфата со временем поднимаются над поверхностью воды в результате геологических процессов, но это происходит в течение миллионов лет.



Кислород. Кислород - наиболее активный газ. В пределах биосферы происходит быстрый обмен кислорода среды с живыми организмами или их остатками после гибели.

В составе земной атмосферы кислород занимает второе место после азота. Господствующей формой нахождения кислорода в атмосфере является молекула О2. Круговорот кислорода в биосфере весьма сложен, поскольку он вступает во множество химических соединений минерального и органического миров.

Свободный кислород современной земной атмосферы является побочным продуктом процесса фотосинтеза зеленых растений и его общее количество отражает баланс между продуцированием кислорода и процессами окисления и гниения различных веществ. В истории биосферы Земли наступило такое время, когда количество свободного кислорода достигло определенного уровня и оказалось сбалансированным таким образом, что количество выделяемого кислорода стало равным количеству поглощаемого кислорода.

**4. Круговорот металлов. Ресурсный цикл как антропогенный круговорот.**

Поведение металлов в природных средах во многом зависит от специфичности миграционных форм и вклада каждой из них в общую концентрацию металла в экосистеме. Для понимания миграционных процессов и оценки токсичности тяжелых металлов недостаточно определить только их валовое содержание. Необходимо дифференцировать формы металлов в зависимости от химического состава и физической структуры: окисленные, восстановленные, метилированные, хелатированные и др.. Наибольшую опасность представляют лабильные формы, которые характеризуются высокой биохимической активностью и накапливаются в биосредах. По чувствительности к ним животных и человека металлы можно расположить в следующий приблизительный ряд: Hg > Cu > Zn > Ni > Pb > Cd > Cr > Sn > Fe > Mn > Al. Особенностью металлов как загрязнителей является то, что в отличие от органических закрязняющих веществ, подвергающихся процессам разложения, металлы способны лишь к перераспределению.

Металлы-токсиканты в различных формах способны загрязнять все три области биосферы - воздух, воду и почву.

Поступление тяжелых металлов в окружающую среду имеет как естественное, так и техногенное происхождение. Техногенная доля меди и цинка в атмосфере - 75%, кадмия и ртути - 50%, никеля 30%, кобальта - 10%. Наиболее высокая эмиссия в атмосферу характерна для свинца - 50...80%.

В атмосфере тяжелые металлы присутствуют в форме органических и неорганических соединений в виде пыли и аэрозолей, а также в газообразной форме (ртуть). Основные механизмы выведения тяжелых металлов из атмосферы - вымывание с осадками и осаждение на подстилающую поверхность.

В водных средах тяжелые металлы присутствуют в трех формах: взвешенной, коллоидной и растворенной. Последняя представлена свободными ионами и растворимыми комплексными соединениями с органическими и неорганическими лигандами. Для неорганических соединений - это галогениды, сульфаты, фосфаты, карбонаты и др.. Среди органических лигандов наиболее прочными являются комплексы гуминовых и фульвокислот (преимущественно низкомолекулярных), входящих в состав гумусовых веществ почвы и природных вод. Следует заметить, что значительная часть тяжелых металлов переносится поверхностными водами во взвешенном состоянии.

Сорбция металлов донными отложениями зависит от особенностей их состава и содержания органических веществ. В конечном итоге тяжелые металлы в водных экосистемах концентрируются в придонных осадках и в биоте, в то время как в самой воде они остаются в сравнительно небольших концентрациях. Так, при концентрации ртути в донных отложениях 80-800 мкг/кг ее содержание в воде не превышает 0,1-3,6 мкг/кг.

Ресурсный цикл(антропогенный круговорот веществ) - совокупность превращений и пространственных перемещений определенного вещества или группы веществ на всех этапах использования их человеком. Цикл фактически не замкнут из-за потерь, например, каменный уголь обратно в места залегания не возвращается. Антропогенный круговорот естественен, как и любой другой, но предполагает разумное волевое начало.

Не существует ни жестких структур, ни сил, предотвращающих изменения в экосистемах. Одна из причин, позволяющих экосистемам длительное время сохранять свою стабильность, заключается в том, что отношения между всеми компонентами экосистемы находятся в динамическом равновесии.

ПОПУЛЯЦИИ

Популяция – это совокупность особей одного вида, способная к самовоспроизведению, более или менее изолированная в пространстве и во времени от других аналогичных совокупностей одного и того же вида. Популяция является основным элементом каждой экосистемы. Свойства популяции значительно отличаются от свойств отдельных особей, например, толерантность (устойчивость) к факторам среды значительно шире.

Каждый биоценоз состоит из множества видов, но виды входят в него не отдельными особями, а популяциями или их частями. ***Популяция*** - это часть вида (состоит из особей одного вида), занимающая относительно однородное пространство и способная к саморегулированию и поддержанию определенной численности. Каждый вид в пределах занимаемой территории, таким образом, распадается на популяции.

Если рассматривать воздействие факторов среды обитания на отдельно взятый организм, то при определенном уровне фактора (например, температуры) исследуемая особь либо выживет, либо погибнет. Картина меняется при изучении воздействия того же фактора на группу организмов одного вида. Одни особи погибнут или снизят жизненную активность при одной конкретной температуре, другие - при более низкой, третьи - при более высокой.

Таким образом, можно дать еще одно определение популяции: все живые организмы, для того чтобы выжить и дать потомство, должны в условиях динамичных режимов экологических факторов существовать в виде группировок, или ***популяций***, т.е. совокупности совместно обитающих особей, обладающих сходной наследственностью.

Важнейшим признаком популяции является занимаемая ею общая территория. Но в пределах популяции могут быть более или менее изолированные по разным причинам группировки. Поэтому дать исчерпывающее определение популяции затруднительно из-за размытости границ между отдельными группами особей.

Каждый вид состоит из одной или нескольких популяций, и популяция, таким образом, - это форма существования вида, его наименьшая эволюционирующая единица.

Рассматривая популяции в пространственно- генетическом отношении, различают популяции (рис.1):

     Географические;

     Экологические;

     Элементарные.

***Географическая популяция*** представляет собой совокупность групп пространственно смежных экологических популяций. Основными критериями при выделении географических популяций являются: 1) величина занимаемой территории; 2) степень миграции особей между группами смежных популяций.

***Экологическая популяция*** представляет собой также совокупность пространственно смежных группировок особей, однако степень общения между ними выше по сравнению с географическими популяциями.

***Элементарная популяция***- элементарная группировка особей, характеризующаяся практически полной панмексией.

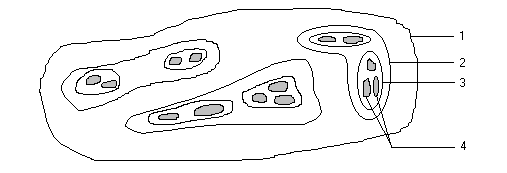


Рис.1. Пространственные подразделения популяций.

1- ареал вида; 2- географическая популяция; 3- экологическая, или местная популяция; 4- микропопуляция (элементарная)

В зависимости от способа размножения различают:

     Панмиктические;

     Клональные;

     Клонально- панмиктические.

***Панмиктическими*** называют популяции, состоящие из особей, размножающимися половым путем, для которых характерно перекрестное оплодотворение.

Популяции, состоящие из особей, для которых характерно только бесполое размножение, ***называют клональными***.

В том случае, когда половое размножение сочетается с бесполым, говорят о ***клонально-панмикрических популяциях***.

Для понимания механизмов функционирования и решения вопросов использования популяций большое значение имеют сведения об их структуре.

Различают ***половую, возрастную, территориальную*** и другие виды структуры. В теоретическом и прикладном планах наиболее важны данные о возрастной структуре, под которой понимают соотношение особей (часто объединенных в группы) различных возрастов.

У животных выделяют следующие возрастные группы:

     ювенильная группа (детская)

     сенильная группа (старческая, не участвующая в воспроизводстве)

     взрослая группа (особи, осуществляющие репродукцию)

Популяции свойственно также определенное соотношение полов, причем, как правило, количество самцов и самок различно (соотношение полов не равно 1:1). Известны случаи резкого преобладания того или иного пола, чередование поколений с отсутствием самцов.

Обычно наибольшей жизнеспособностью отличаются популяции, в которых все возраста представлены относительно равномерно. Такие популяции называют ***нормальными***. Если в популяции преобладают старческие особи, это однозначно свидетельствует о наличии отрицательных факторов в ее существовании, нарушающих воспроизводительные функции. Такие популяции рассматривают как ***регрессивные***, или ***вымирающие***. Требуются срочные меры по выявлению причин такого состояния и их исключению. Популяции, представленные в основном молодыми особями, рассматриваются как ***внедряющиеся***, или ***инвазионные***. Жизненность их обычно не вызывает опасений, но велика вероятность вспышек чрезмерно высокой численности особей, поскольку в таких популяциях не сформировались трофические и другие связи. Особенно опасно, если такие популяции представлены видами, которые здесь ранее отсутствовали. В таком случае популяции обычно находят и занимают свободную экологическую нишу и реализуют свой потенциал размножения, интенсивно увеличивая численность.

Каждая популяция характеризуется количественными показателями. Количественные показатели популяции разделяются на статические и динамические.

Статические показатели характеризуют состояние популяции в какой-то определенный момент времени. Это такие показатели как

численность, плотность и показатели структуры.

Численность популяции – это общее количество особей (животных или растений) на данной территории или в данном объеме.

Плотность – число особей, приходящихся на единицу занимаемого пространства (кол-во чел/км2, кол-во рыб/м3) (это численность популяции, отнесенная к единице занимаемого пространства). Зная изменение плотности во времени или пространстве, можно установить, увеличивается или уменьшается численность особей. Ареал вида – пространство, которое вид занимает на Земле.

По структуре различают возрастную структуру – соотношение особей разного возраста.

1. предрепродуктивный – молодой

2. репродуктивный

3. пострепродуктивный

Структура половая, пространственная структура – колонии, семьи, стаи.

Самая важная популяционная характеристика – плотность. Зависит от биотических и абиотических факторов.

Численность. Индекс численности – число особей отнесенное к единице времени.

Рождаемость (P) – способность популяции к увеличению численности за счет размножения. Смертность (С). Р и С относят к определенному времени. Баланс(Р/С) и прирост(Р-С) популяции – соотношения рождаемости и смертности.

Выживаемость – доля особей популяции, дожившая до размножения. Кривые выживания: В дифференциальном виде зависимость определяется в виде dN/dt=rN((k-N)/k), где N – численность, r – врожденная скорость, k – макс. число особей. (k-N)/k – сопротивление среды; r-виды – пионеры, k-виды – с тенденцией к равновесию.

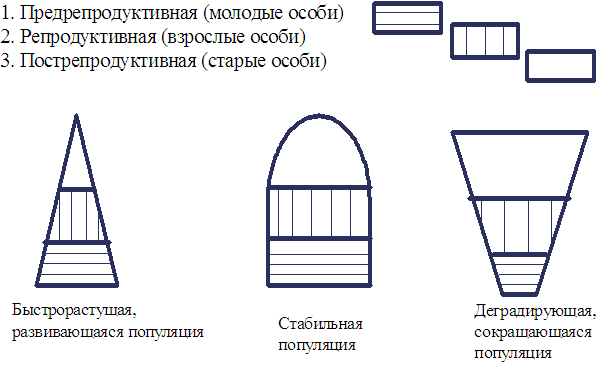
Показатели структуры. Каждая популяция имеет определенную структуру. Структура может быть

возрастной, т.е. показывать соотношение количества особей разного возраста;

половой – отражает соотношение полов;

размерной – отражает соотношение количества особей разных размеров.

Возрастная структура популяции характеризует общее количество представленных в ней возрастных групп и соотношение их численности или биомассы.



Выделяют три экологические возрастные группы:

В быстрорастущих, развивающихся популяциях доминируют молодые особи. В стабильных популяциях соотношение молодых и взрослых особей равно примерно 1:1. В деградирующих, сокращающихся популяциях преобладают старые особи, неспособные к интенсивному размножению.

Динамические показатели характеризуют процессы, протекающие в популяции за некоторый промежуток времени. Это рождаемость, смертность, скорость роста популяции.

Рождаемость – это число особей ΔNn, родившихся в популяции за некоторый промежуток времени (Δt):

Р = ΔNn/Δt.

Смертность – это число особей ΔNm, погибших в популяции за некоторый промежуток времени Δt:

С = ΔNm/Δt.

Для сравнения рождаемости и смертности в разных популяциях используют удельные показатели.

Удельная рождаемость – отношение рождаемости к исходной численности N

b = Р/ N = ΔNn/NΔt.

Удельная смертность – отношение смертности к исходной численности:

d = С/ N = ΔNm/NΔt.

Скорость изменения численности популяции:

ΔN/Δt.

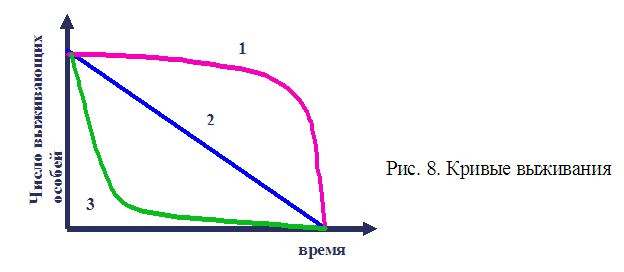
Удельная скорость изменения численности:

r = b – d.

Если b = d, то r = 0, и популяция находится в стационарном состоянии. Если b > d, то r > 0, имеем рост популяции. Если b < d, то r < 0, имеем снижение численности.

Численность популяций определяется двумя противоположными процессами – рождаемостью и смертностью.

Смертность и рождаемость особей изменяются с возрастом и оказывают большое влияние на численность популяции. Существуют виды, у которых смертность в раннем возрасте бывает большей, чем у взрослых особей, а бывает и наоборот. При одной и той же рождаемости, чем выше смертность, тем ниже численность популяции и наоборот. Фактической характеристикой состояния популяции является выживаемость. Это доля особей в популяции, доживших до определенного момента времени. Зависимость числа выживших особей от времени (или возраста) называют кривыми выживания. Кривые выживания подразделяют на три основных типа (рис. 8):



1. Кривая I типа – сильно выпуклая кривая, характерна для видов, у которых на протяжении всей жизни смертность мала и резко возрастает в конце жизни (дрозофила, человек).

2. Кривая III типа – сильно вогнутая кривая, характерна для видов с высокой смертностью в начальный период жизни (устрица).

3. Кривая II типа (диагональная) характерна для видов, у которых смертность остается примерно постоянной в течение всей жизни (гидра, рыбы, птицы).

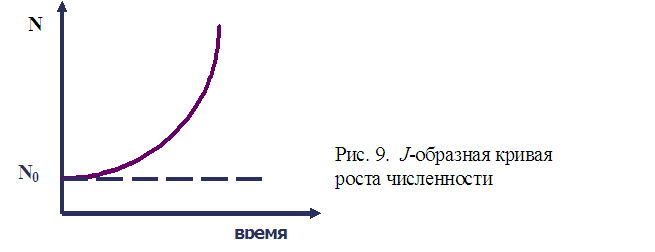
Динамика роста численности популяций

Динамика популяции – это процессы изменения ее основных биологических характеристик во времени. Можно выделить два основных типа кривых роста численности популяции.

1. Экспоненциальный рост численности (J-образная кривая) (рис. 9):

Nt = N0ert,

где Nt – численность популяции в момент времени t, N0 – численность популяции в начальный момент времени t0, е – основание натурального логарифма, r – показатель, характеризующий темп размножения особей в данной популяции (удельная скорость изменения численности). Если r > 0, то численность популяции растет, при r < 0 – сокращается. Экспоненциальный рост возможен лишь при отсутствии лимитирующих факторов. Такой рост в природе не происходит, либо происходит в течение очень непродолжительного времени (например, популяции одноклеточных организмов, водорослей, мелких ракообразных при благоприятных условиях размножаются по экспоненциальному закону). Это рост численности особей в неизменяющихся условиях.



Воздействие экологических факторов на скорость роста популяции может довести численность популяции до стабильной (r = 0) или уменьшить ее, т.е. экспоненциальный рост замедляется или останавливается. J-образная кривая превращается в S-образную.

2. Логистическая кривая роста (S-образная кривая) (рис. 10): скорость роста популяции линейно снижается по мере роста численности до 0 при некоторой предельной численности К (К – максимальное число особей, способных жить в рассматриваемой среде). При N0 r = max, а при N = K r = 0. В дифференциальной форме логистическое уравнение выглядит следующим образом: dN/dt = rmaxN(K–N)/K

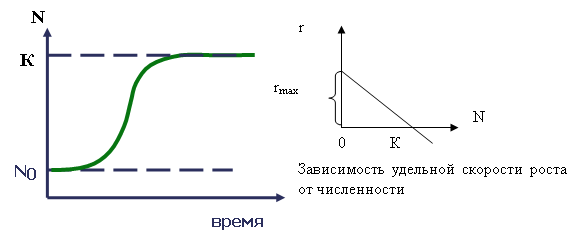
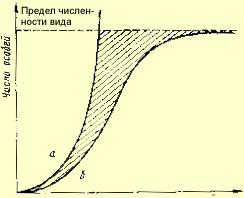


Рис. 10. Кривая роста численности

Константы K и r из логистического уравнения дали название двум типам естественного отбора. Каждый организм испытывает на себе комбинацию r и К–отбора, но r-отбор преобладает на ранней стадии развития популяции, а К-отбор характерен для стабилизированных систем. r-стратегия обеспечивает выживание за счет количественного роста (пусть мелочь, но много), характерна организмов с коротким жизненным циклом и высокой плодовитостью: микроорганизмов, мелких насекомых, однолетних трав. К-стратегия обеспечивает выживание за счет качественного совершенствования взаимоотношений между особями и особей с абиотической средой (пусть мало, но большие): крупные и долгоживущие виды, деревья, звери, человек.

Биологическая емкость среды – степень способности природного окружения обеспечивать нормальную жизнедеятельность (дыхание, питание, размножение, отдых и т.п.) определенному числу организмов и их сообществ без заметного нарушения самого окружения.

Численность популяций может изменяться в результате изменения внешних условий среды – из-за нехватки пищи, появления большого количества хищников и т.д. Периодические и непериодические колебания численности популяций под влиянием абиотических и биотических факторов среды называются популяционными волнами. Популяции обладают способностью к саморегуляции, и их плотность при более или менее значительных колебаниях остается в устойчивом состоянии между своими нижним и верхним пределами (динамическое равновесие).

**Популяцию определяют как группу организмов одного вида (внутри которой особи могут обмениваться генетической информацией), занимающую конкретное пространство и функционирующую как часть биотического сообщества.  
Популяция характеризуется рядом признаков; единственным их носителем является группа, но не особи в этой группе. Важнейшее свойство популяции -*плотность*, т. е. число особей, отнесенное к некоторой единице пространства.****Численность популяции определяется в основном двумя противоположными явлениями - рождаемостью и смертностью.****Экспоненциальная кривая выражает так называемый *биотический потенциал.* популяции  
Рис.1. Экспоненциальная (а) и логистическая (б) кривые роста популяции. Заштрихованная площадь - сопротивление среды.  
   
    В природе в основном наблюдается иная картина. Прежде всего, коэффициент прироста не остается постоянным, так как рождаемость и смертность меняются в зависимости от условий среды и возраста организмов, а пища и территория редко предоставлены в достаточном объеме.****Чаще всего реальный рост численности популяции выражается S-образной зависимостью, которую называют логистической кривой роста (рис. 1,6). Уравнение логистической кривой отличается от уравнения биотического потенциала корректирующим фактором: *(K-N)/K*, где *К* - максимальное число особей, способных жить в рассматриваемой среде, т. е. асимптота кривой, N - численность популяции. Пространство, заключенное между биотическим потенциалом и логистической кривой роста, представляет собой *сопротивление среды*.   
    
  Более подробно эти данные рассмотрены в разделе [моделей](http://grants.rsu.ru/osi/tsure/koi8/emthst.html" \l "top" \t "ur), там же приводится анимированная с помощью языка Java** [**действующая модель одновидовой популяции**](http://grants.rsu.ru/osi/tsure/class/sm1.html#top)**.   
  С ее помощью можно детально изучить особенности динамики популяций.**

Изменение численности в системе «хищник-жертва»

Межвидовые взаимоотношения играют большую роль в динамике численности организмов. Хищники, уничтожая свои жертвы, влияют на их численность. Такое же действие оказывают и паразиты.

Математики А. Лотка (1880–1949 г.г.) и В. Вольтерра (1860–1940 г.г.) независимо друг от друга разработали математические модели взаимодействия животных в системе «паразит – хозяин» (Лотка) и в системе «хищник – жертва» (Вольтерра). Различия в этих системах состоят лишь в количественном соотношении: один хищник уничтожает много жертв, а паразитов может быть много на одном хозяине.

В системе «хищник – жертва» численности хищника соответствует определенная численность жертвы и по мере возрастания плотности популяции жертвы увеличивается и плотность популяции хищника. Повышение же численности хищника приводит к снижению численности жертвы, что опять снижает количество хищников. Так происходят периодические колебания численности популяций хищника и жертвы с небольшими отклонениями от какого-то оптимального уровня (рис. 11).

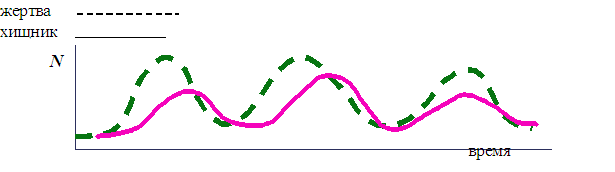


Рис. 11. Колебания численности в системе «хищник – жертва»

Уравнения Лотки и Вольтерры, описывающие численность популяций в системах «паразит – хозяин» и «хищник – жертва»:

dN1/dt = r1N1 – k1N1N2

dN2/dt = k2N1N2 – d2N2,

где N1 и N2 – плотность популяции соответственно жертвы и хищника; r1 и d2 – удельная скорость увеличения популяции жертвы и гибели популяции хищника, соответственно; k1 и k2 – константы хищничества.

Из этих уравнений следует, что при отсутствии хищника популяция жертвы растет экспоненциально с потенциально неограниченной скоростью. Произведение N1N2 отражает количество контактов между двумя видами. Если умножить его на k2, получится максимальная скорость увеличения популяции хищника, а на k1 – скорость роста популяции жертвы.