

БОРЬБА за СУЩЕСТВОВАНИЕ

Г. Ф. ГАУЗЕ

Институт Зоологии Московского Университета

Электронная Версия
1999

ОТ ИЗДАТЕЛЯ

Книга моего отца Георгия Францевича Гаузе "Борьба за существование" впервые публикуется на русском языке на Интернетe и становится доступной для российского читателя через 65 лет после выхода в свет американского издания в Балтиморе в 1934 г. Настоящее издание не является переводом с английского текста, оно основано на рукописи, которую Георгий Францевич готовил для публикации в издательстве "Наука" в Москве, которая так и не состоялась. Лишь в немногих местах мы использовали английский текст, чтобы восполнить небольшие пробелы в русской рукописи. Использованные иллюстрации взяты из материалов публикации на английском языке. Основная работа по подготовке рукописи к опубликованию проведена канд. мед. наук Н. В. Баскаковой, которой я выражаю глубокую благодарность.

Докт. биол. наук

Г. Г. Гаузе

Москва, декабрь 1998 г.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ГЛАВА I. Проблема

ГЛАВА II. О борьбе за существование в природных условиях

ГЛАВА III. Борьба за существование с точки зрения математиков

ГЛАВА IV. О механизме конкуренции у дрожжевых клеток

ГЛАВА V. Конкуренция за общую пищу у простейших

ГЛАВА VI. О процессах пожирания одного вида другим

ГЛАВА I ПРОБЛЕМА

(1) Борьба за существование относится к тем вопросам, о которых в конце прошлого века очень много спорили, но не делали почти никаких попыток узнать, что она в действительности собой представляет. В результате наши знания ограничиваются тем, что так блестяще изложил Дарвин, и к его словам нам нечего было добавить до самого последнего времени. Дарвин понимал борьбу за существование в широком смысле и включал сюда состязание конкурентов за общие места в природе и уничтожение одних организмов другими. Он показал, что растения и животные, расположенные на далеко отстоящих ступенях органической лестницы, оказываются тесно сплетенными сетью сложных взаимоотношений в процессе борьбы за существование. "Битвы следуют за битвами с постоянно колеблющимся успехом", писал Дарвин, "и ни в одном случае мы не могли бы с точностью определить, почему именно один вид оказался победителем над другим в великой жизненной борьбе. Полезно попытаться в воображении снабдить какой-нибудь вид какими-нибудь преимуществами перед другим видом. По всей вероятности, ни в одном единственном случае мы не смогли бы этого сделать. Это должно привести нас к убеждению о полном неведении относительно взаимных отношений между органическими существами убеждению столь же необходимому, как и трудно приобретаемому. Все, что мы можем сделать это никогда не упускать из вида, что все органические существа стремятся к размножению в геометрической прогрессии, что каждое из них в каком-нибудь возрасте, в какое-нибудь время года, в каждом поколении или с перерывами, вынуждено бороться за жизнь и подвергаться значительному истреблению".

(2). Но если наше современное представление о борьбе за существование почти не углубилось со времени Дарвина, то в других областях биологии за истекшие годы имел место весьма сильный успех. Если мы возьмем физико-химическую биологию, генетику или учение о поведении животных, то во всех этих случаях решающие успехи были достигнуты тогда, когда исследователи,

сильно упростив проблему, стали на твердую почву эксперимента и количественного метода. Последний пример является особенно интересным и мы хотели бы сказать о нем несколько слов. Я имею ввиду работы знаменитого русского физиолога И. П. Павлова, который с совершенно объективными физиологическими методами подошел к изучению высшей нервной деятельности животных. Как говорит сам Павлов, это "история обращения физиолога от чисто физиологических вопросов к области явлений, обычно называемых психическими". Высшая нервная деятельность представляет собой такую сложную систему, что без специальных опытов трудно составить объективное представление о ее свойствах. Как известно, существуют, во-первых, постоянные и неизменные рефлексy, или реакции организма на внешний мир, которые рассматриваются как "особые элементарные работы нервной системы". Кроме того, существуют другие в высшей степени непостоянные рефлексy, названные Павловым "условными рефлексами". Путем тщательно поставленных количественных опытов, в которой животное изолировалось в особой камере и устранялись все усложняющие обстоятельства, Павловым были найдены законы образования, сохранения и угасания условных рефлексов, которые составили основу для объективного представления о высшей нервной деятельности. "Я глубоко, бесповоротно и неискоренимо убежден", говорит Павлов, "что здесь, на этом пути, окончательное торжество человеческого ума над его задачей узнать механизм и законы человеческой натуры".

(3). История физиологических наук за последние десятилетия весьма поучительна и она определенно говорит, что и при изучении борьбы за существование мы должны идти по тому же пути. В основе тех сложных процессов взаимоотношений между организмами, которые имеют место в природе, лежат определенные элементарные процессы борьбы за существование. Таким элементарным процессом является процесс пожирания одного вида другим или процесс конкуренции за общее место между небольшим числом видов в ограниченном микрокосмосе. Задачей настоящей книги является показать, что, во-первых, в сложной системе взаимоотношений организмов в природе некоторым исследователям

действительно удавалось наблюдать такие элементарные процессы борьбы за существование, и, во-вторых, детально изложить результаты опытов автора, в которых элементарные процессы были изучены экспериментальным путем в лабораторных условиях. При этом оказалось, что элементарные процессы борьбы за существование подчиняются вполне определенным количественным законам и в простейшем случае мы можем совершенно ясно ответить на вопрос Дарвина: почему именно один вид побеждает другой в великой жизненной борьбе?

(4). Было бы неправильным впасть в крайность и считать, что сложные явления, протекающие в полевых условиях, можно представить себе в виде простой суммы таких элементарных процессов. Не говоря уже о том, что в природе имеет место сложная система климатических факторов, претерпевающая ритмические изменения во времени, элементарные процессы борьбы за существование протекают там среди совокупности самых разнообразных живых организмов. Эта совокупность представляет из себя нечто целое и отдельные протекающие в ней элементарные процессы еще не достаточны для объяснения всех ее свойств. Весьма вероятно также, что изменение совокупности, как целого, накладывает отпечаток на те процессы борьбы за существование, которые в ней протекают. Сложность явлений, имеющих место в природных условиях, никем не оспаривается, и мы не будем здесь останавливаться на обсуждении этого факта. Вместо этого ответим на всю важность изучения элементарных процессов борьбы за существование. Мы находимся в настоящее время в таком положении, в котором биофизика находилась во второй половине прошлого века. Прежде всего нужно было показать, что отдельные элементарные явления зрения, слуха и т. д. могут быть плодотворно изучены методами физики и химии, а затем уже возник вопрос об изучении организма как целостной системы.

(5) Некоторые авторы в конце прошлого века занимались чисто логическим и теоретическим обсуждением борьбы за существование. Ими были предложены различные схемы классификации этих явлений и мы сейчас остановимся вкратце на одной из

них, чтобы дать самое общее представление о тех элементарных процессах борьбы за существование, с которыми мы будем иметь дело в дальнейшем. К первой большой группе процессов борьбы за существование относится межвидовая или междугрупповая, которая протекает между группами организмов, отличающимися по своему строению и образу жизни. Эта борьба в свою очередь может быть разделена на прямую и косвенную. Прямой борьба за существование является в том случае, когда сохранение жизни одной формы связано с разрушением другой, как например у лисицы и зайца, паразитического наездника и гусеницы, туберкулезной бациллы и человека. В главе об экспериментальном анализе хищничества мы специально займемся этой формой борьбы. Как указывает Плате (Plate, 1913), у растений прямая форма борьбы за существование имеет место только в том случае, если одно из них паразитирует на другом. В большинстве же случаев среди растений преобладает косвенная конкуренция или борьба за средства жизни, которая, само собой разумеется, широко распространена и у животных. Она имеет место в том случае, когда две формы живут в одном и том же месте, питаются одинаковой пищей, пользуются одинаковым светом и т. д. В дальнейшем мы большое внимание уделим экспериментальному изучению косвенной конкуренции. Вторую группу явлений борьбы за существование образует внутривидовая борьба, протекающая между особями одного и того же вида, которая в свою очередь может быть разделена на прямую и косвенную.

(6) В настоящей книге нас будет интересовать борьба за существование у животных, и как раз в этой области точные данные почти совершенно отсутствуют. В больших сводных работах можно встретить указания, что борьба за существование "ввиду отсутствия специальных исследований превратилась в какой-то логический постулат", а в отдельных статьях прочесть, что "наши данные находятся в противоречии с догмой о борьбе за существование". В этом отношении зоологи несколько отстали от ботаников, которые уже накопили довольно интересный фактический материал, относящийся к этой проблеме.

В настоящее время наши данные так недостаточны, что не имеет смысла заниматься вопросом о том, какие черты общи для явлений конкуренции вообще, и что принципиально отличает конкуренцию растений от животных, в связи с подвижностью последних и большими сложностями тех взаимоотношений, в которые они вступают. Нас сейчас интересует более практический вопрос: какими методами ботаники изучают борьбу за существование, и каких изменений требуют эти методы в области зоологии?

Прежде всего ботаниками уже осознана необходимость применения эксперимента при исследовании явлений конкуренции и мы можем привести следующие слова Клементса и соавторов (1924) (Clements et. al., 1924): "Мнения и гипотезы, вытекающие из наблюдений, часто интересны и могут иметь большую ценность, но экология должна быть построена на твердом основании исключительно с помощью экспериментов. В самом деле, объективность, допускаемая солидным и повторенным экспериментом, является превосходным основанием для постоянного и универсального пользования им" () Но те эксперименты, которые ставились ботаниками до сих пор, посвящены анализу конкуренции растений в аспекте онтогенетического развития. Конкуренция начиналась тогда, когда молодые растеньица приходили между собой в контакт, и все решающие стадии конкуренции протекали в течение процесса развития тех же самых растений.

При этом вопрос о причинах победы одних форм над другими приобретал такой характер: с помощью каких морфологических и физиологических преимуществ процесса индивидуального развития одно растение подавляет другое в данных условиях среды? Это явление Клементс охарактеризовал следующим образом: "Начало конкуренции зависит от того, что одно растение начинает ограничивать жизнедеятельность другого, расположенного поблизости. Начальное преимущество, полученное одним из конкурентов, затем увеличивается, так как даже за небольшим выигрышем в количестве энергии следует рост и, следовательно, дальнейшие преимущества. Более крупная, глубокая и более активная корневая система позволяет растению получить большое количество пита-

тельных веществ и, следовательно, уменьшить количество, доступное для другого. Стебель и листва первого увеличиваются, и, следовательно, требуют большего количества воды, в результате увеличивается адсорбирующая поверхность корней и, тем самым, еще больше сужаются возможности конкурента. В то же самое время, рост стеблей и листьев вызывает увеличение поглощения света, оставляя меньше энергии, доступной для листьев отставшего конкурента, благоприятствуя тем самым дальнейшему росту корней, стеблей и листьев первого"(стр. 318).

(7) Нетрудно видеть, что для изучения элементарных процессов борьбы за существование у животных нам нужны опыты другого типа. Нас интересуют процессы пожирания и вытеснения одного вида другим, протекающие в течение *большого числа поколений*. Мы имеем здесь дело, следовательно, с проблемой экспериментального изучения роста смешанных *популяций*, зависящего от очень большого числа разнообразных факторов. При этом должны быть подвергнуты анализу свойства *растущих групп особей* и те свойства, которые появляются в процессе взаимодействия этих групп друг с другом. Так например, если мы создадим искусственный микрокосмос, т. е. наполним пробирку питательной средой и поместим в нее несколько видов простейших, питающихся одинаковой пищей или пожирающих друг друга, то, произведя наблюдение над изменением числа особей этих видов в течение ряда поколений, и изучив факторы, управляющие этими изменениями, мы сможем составить представление о ходе элементарных процессов борьбы за существование. Таким образом, *борьба за существование у животных сводится к вопросу о взаимоотношении компонентов в сложных растущих группах особей и должна быть изучена с точки зрения движения этих групп*.

В сущности говоря, для изучения элементарных процессов борьбы за существование у животных мы можем поставить два типа опытов. С одной стороны, мы можем налить в пробирку питательной жидкости, поместить в нее два вида животных, и затем уже не производить никакого добавления пищи или смены среды. В этих условиях будет происходить рост числа особей первого и

второго вида и между ними начнется конкуренция за общую пищу, но в определенный момент пища будет съедена, или накопятся вредные продукты жизнедеятельности, и в результате рост популяции прекратится. В таком опыте будет происходить *конкуренция* двух видов за *использование некоторого определенного и ограниченного запаса энергии*. Полученное нами соотношение между видами в момент окончания роста позволит установить, в каком отношении этот запас энергии распределился между популяциями конкурирующих видов. Очевидно, что к виду "жертве", растущему в условиях ограниченного запаса энергии, может быть также помещен вид "хищник" и прослежен процесс пожирания одного вида другим. В опытах второго типа *мы можем не ограничивать запаса энергии некоторой определенной величиной*, а лишь поддерживать его на *определенном уровне*, производя смену питательной среды через определенные промежутки времени. В таком опыте мы ближе подойдем к тому, что происходит в природных условиях, где запас энергии поддерживается на определенном уровне непрерывно притекающей энергией солнца, и сможем изучить процесс конкуренции за общую пищу или процесс пожирания одного вида другим в течение промежутка времени любой длительности.

(8) Экспериментальные исследования позволят нам выяснить ход элементарных процессов борьбы за существование в совершенно отчетливой форме и мы сможем сделать следующий шаг: выразить эти процессы математически. В результате вместо неопределенных представлений о конкуренции мы получим доступные точной мере коэффициенты борьбы за существование. Мысль о математическом подходе к явлениям конкуренции не нова, и еще в 1874 году ботаник и натурфилософ Нэгели пытался дать "математическое выражение подавления одного растения другим", исходя из годового прироста числа растений и продолжительности их жизни. Но это направление не нашло последователей, и экспериментальные исследования конкуренции растений, появившиеся в последнее время, пока еще находятся в стадии самого общего анализа процессов онтогенеза.

За прошедшие годы несколько выдающихся людей ясно чувствовали необходимость математической теории борьбы за существование и делали определенные шаги в этой области. При этом часто один исследователь не знал о работах другого, но приходил к тем же самым выводам, что и его предшественник. Повидимому, всякое серьезное размышление над процессом конкуренции заставляет человека охватить этот процесс в его целом, а это неизбежно ведет к математике, так как простое описание и даже количественное выражение данных еще недостаточно для ясного представления о взаимоотношении конкурирующих компонентов в процессе их роста.

(9) Лет тридцать тому назад математические исследования борьбы за существование были бы еще преждевременными, или, во всяком случае, связанными с большими трудностями, ввиду отсутствия необходимых подготовительных данных. В последние годы, благодаря появлению целого ряда работ, эти трудности сами собой отпали. Что же представляют из себя эти необходимые предварительные исследования?

Не подлежит сомнению, что рациональное изучение борьбы за существование у животных может начаться лишь после того, как вопрос размножения организмов подвергнется точному количественному изучению. В самом деле, борьба за существование представляет собой проблему взаимоотношений видов в сложных смешанных группах особей, и прежде, чем говорить о ней, мы должны изучить законы роста однородных групп, состоящих из особей одного и того же вида, и конкуренцию между особями в таких однородных группах. На протяжении второй половины прошлого столетия и в начале нашего очень много говорили о размножении и даже предлагали "уравнения размножения" такого типа: коэффициент размножения - коэффициент уничтожения = число взрослых (см. Плате, 1913, стр. 246).

Но дальше этого, обыкновенно, дело не шло, и не было попыток точной формулировки всех этих соотношений. Недавно русский геохимик Вернадский с очень широкой точкой зрения так

охарактеризовал явления размножения (1926, стр. 37 и след.): "Область явлений размножения мало обращала на себя внимание биологов. Но в ней - отчасти незаметно для самих натуралистов - установилось несколько эмпирических обобщений, которые отчасти кажутся нам сами по себе понятными, так мы с ними свыклись".

"Среди этих обобщений необходимо отметить следующие. Во-первых, *размножение всех организмов выражается геометрическими прогрессиями*. Можно выразить это в единообразной формуле:

$$2^{bt} = N_t$$

где t - время, b - показатель прогрессии, N_t - число особей, существующих благодаря размножению через время t . Характерным для каждого живого вещества является b . В этой формуле никаких пределов, никаких ограничений ни для t , ни для b , ни для N_t не заключается. Процесс мыслится бесконечным, как бесконечной является прогрессия".

"Эта бесконечность возможности проявления размножения организма сказывается в подчинении этого проявления в биосфере (т.е. растекания живого вещества) правилу инерции. Может считаться эмпирически установленным, что процесс размножения задерживается в своем проявлении только внешними силами; он замирает при низкой температуре, прекращается или ослабляется при недостатке пищи или дыхания, при отсутствии места для обитания вновь создаваемых организмов. Уже в 1858 г. Дарвин и Уоллес высказали эту мысль в форме, которая была давно ясна натуралистам, вдумавшимся в эти явления, например Линнею, Ж. Л. Бюффону, Гумбольдту, Эренбергу, Фон-Бэру: если не будет внешних препятствий, всякий организм в разное определенное для него время может размножением покрыть весь земной шар, произвести по объему потомство, равное массе океана или земной коры".

"Темп размножения, сказывающийся в таком эффекте, идет для каждого организма с различной быстротой в тесной зависимо-

сти от размеров организма. Мелкие организмы, т.е. организмы в то же время и более легкие, размножаются гораздо быстрее, чем большие организмы (т.е. организмы в то же время большего веса)".

"В этих трех эмпирических положениях явления размножения организмов выражены вне времени и вне пространства или, вернее, в геометрических и механических бесформенных однородных времени и пространстве. В действительности, жизнь не отделима от биосферы, и мы должны принять во внимание земное время и пространство. На земле организмы живут в ограниченном пространстве, одинаковом по размерам для всех них. Они живут в пространстве определенного строения, в газообразной или проникнутой газами жидкой среде. И хотя время нам представляется безграничным, но время какого-нибудь процесса, протекающего в ограниченном пространстве, каким является процесс размножения организмов, не может являться безграничным. Оно тоже будет иметь предел, различный для каждого организма, в зависимости от характера его процесса размножения. Неизбежным следствием этого положения является ограничение всех величин, определяющих явления размножения организмов в биосфере".

"...Для всякого вида или расы есть максимальное количество неделимых, которое не может быть никогда превзойдено. Это максимальное число получается при полном заполнении данным видом земной поверхности, при максимальной возможной густоте его обитания. Это число, которое я буду дальше называть стационарным числом однородного живого вещества, имеет большое значение для оценки геохимического влияния жизни... Размножение организмов должно в данном объеме или на данной площади идти все медленнее и медленнее по мере того, как число созданных особей увеличивается, приближаясь к стационарному".

Эти общие представления о размножении организмов получили в последнее время рациональное количественное выражение в форме логистической кривой, открытой Раймондом Перлем и Ридом в 1920 году. Логистический закон математически выразил ту мысль, что в условиях ограниченного микрокосмоса потенци-

ально возможный "геометрический прирост" данной группы особей в определенный момент времени осуществляется лишь в известной степени, в зависимости от неиспользованной возможности роста в этот момент. По мере увеличения числа особей неиспользованная возможность роста уменьшается, и тем самым уменьшается дальнейший прирост числа особей, и в конце концов достигается наибольшая возможная в данных условиях или насыщающая популяция. Логистический закон оказался справедливым для экспериментально изученных в лабораторных условиях популяций различных животных. В дальнейшем мы детально остановимся на всех этих вопросах, а сейчас нам важно отметить то, что количественное выражение роста групп, состоящих из особей одного и того же вида, создало прочную основу для плодотворного изучения конкуренции между видами в смешанных группах.

(10) Кроме больших успехов в деле математического выражения размножения организмов в последние годы произошел важный сдвиг и в самом учении о конкуренции. Первый шаг в этой области был сделан Рональдом Россом в 1911 году, который интересовался в это время распространением малярии. Размышляя над процессом распространения, Росс пришел к заключению, что он имеет дело со своеобразным случаем борьбы за существование между малярийным плазмодием и человеком при участии комара. Росс математически сформулировал уравнение борьбы за существование для малярии, которое по своей идее довольно близко приближается к тем уравнениям борьбы за существование, которые были предложены в 1926 г. итальянским математиком Вольтерра, не знавшим об исследованиях Росса. В то время как Росс работал над вопросом о распространении малярии, американский математик Лотка (1910, 1920а) теоретически исследовал ход определенных химических реакций и должен был здесь иметь дело с уравнениями такого же типа. Позже Лотка заинтересовался проблемой борьбы за существование, и в 1920 г. сформулировал уравнение, описывающее взаимодействие между хозяевами и паразитами (1920b), причем он представил обильный и интересный материал в своей ценной книге "Элементы физической биологии" (1925). Не будучи знаком с этими исследованиями, итальянский математик

Вито Вольтерра предложил в 1926 г. довольно сходные уравнения борьбы за существование. В то же самое время он способствовал значительному продвижению вперед в области всей этой проблемы, впервые проведя исследования многочисленных важных вопросов теории конкуренции с теоретической точки зрения. Таким образом, три видных исследователя пришли к весьма сходным теоретическим уравнениям практически в одно и то же время, однако за счет совершенно разных подходов. Также интересно отметить, что экспериментальное изучение борьбы за существование началось только после того, как почва для этого была подготовлена чисто теоретическими исследованиями. Такое уже многократно встречалось как в области физики, так и в теоретической химии: давайте вспомним механический эквивалент тепла или исследования Гиббса.

(11) Исследования борьбы за существование несомненно будут в будущем быстро прогрессировать, однако этим исследованиям придется преодолеть определенный разрыв между исследованиями современных биологов и математиков. Нет сомнения, что борьба за существование представляет собой биологическую проблему, и она должна решаться экспериментальным путем, а не за столом математика. Однако, для того, чтобы глубже проникнуть в природу этих явлений, мы должны объединить экспериментальный метод с математической теорией, возможность которой создана блестящими исследованиями Лотки и Вольтерры. Соединение экспериментального метода с количественной теорией вообще является одним из самых мощных средств современной науки.

Разрыв между биологами и математиками мешает осуществлению этого контакта, и в настоящее время этот разрыв сказывается в двух отношениях. С одной стороны, математические исследования, оторванные от эксперимента, имеют очень небольшое значение в связи со сложностью биологических систем, которая сильно сужает здесь возможность теоретической работы по сравнению с допустимой в физике и химии. Но самым существенным во всем этом является то, что современные биологи, часто занимаясь очень интересными случаями конкуренции, еще не видят здесь

большой проблемы общего значения и не предпринимают соответствующих исследований. Это отчасти связано с тем, что работы математиков, написанные специальным языком, остаются им недоступными. Мы здесь должны прислушаться к тому, что сказал по этому поводу лидер американских экологов Элли, реферируя книгу другого лидера Чапмана, который в дополнение к своему ценному учебнику экологии привел перевод математической работы Вольтерры:

"Математика Вольтерры сложна, и она такого же типа, как и математика Лотки; референт и все другие, уважение которых к математике больше, чем умение ее применить, были бы более благодарны д-ру Чапману, если бы этот материал был более тесно связан со сложными популяционными проблемами, имеющими место в экологическом сообществе. Референт полагает, во всяком случае, что трудности, связанные с математикой такого типа, достаточно велики, чтобы сделать необходимым другое более простое математическое исследование этих проблем" (стр. 406-407).

Первое из этих соображений представляется нам здесь весьма важным, что же касается второго, то оно заставляет нас о блестящей форме изложения Перля или Росса, которые сложные математические проблемы умеют излагать таким образом, что они становятся понятными любому врачу. Все это убеждает нас в том, что как только широкие круги биологов преодолеют затруднение, связанное с применением некоторых количественных методов, мы будем иметь блестящий расцвет учения о борьбе за существование, так как только биологи, вооруженные математикой, смогут создать здесь новую область точного знания.

ГЛАВА II

О БОРЬБЕ ЗА СУЩЕСТВОВАНИЕ В ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЯХ

(1) Прежде чем заниматься экспериментальным исследованием элементарных процессов борьбы за существование, мы должны посмотреть, в каком состоянии находится изучение явлений конкуренции в природных условиях. Те закономерности, которые удалось здесь подметить, и те мысли, которые были высказаны при обсуждении этих закономерностей, позволят нам правильно сформулировать некоторые основные требования к дальнейшей экспериментальной работе.

При тщательных полевых наблюдениях исследователей больше всего поражает тот факт, что совокупности организмов в природе являются чрезвычайно сложными и вместе с тем обладающими определенной структурой. Они претерпевают изменения, с одной стороны, под влиянием внешней среды, а с другой, малейшие изменения одних компонентов сопровождаются изменениями других, с которыми они связаны, и ведут к целой цепи последствий. При этом трудно составить достаточно ясное представление о процессах борьбы за существование. Так, Элтон (Elton, 1927) пишет: "Мы не имеем ясного представления о том способе, каким один вид вытесняет другой. Вытесняет ли он его путем конкуренции?. И если так, то что мы точно понимаем под конкуренцией? Или изменяющиеся условия разрушают или выгоняют впер- вые пришедший вид, образуя пустое место в микрокосмосе, которое спокойно занимает вторым видом без всякой борьбы? Смена сообществ ставит эколога лицом к лицу со своей проблемой, которая не поражает большинства людей просто потому, что они никогда не думали о ней как следует. В настоящее время хорошо известно, что американская серая белка вытесняет местную серую белку в различных частях Англии, но совершенно неизвестно, почему это происходит, и не существует никакого объяснения этого факта. В процессах смены сообществ у животных имеют место ты-

сячи аналогичных случаев, но о всех них известно столько же, сколько и о белках (стр. 28)".

Все это заставляет экологов обратиться к изучению сравнительно простых сообществ пустыни или Арктики, где имеет место небольшое число компонентов. Такое стремление к рассмотрению некоторых элементарных явлений отразилось в следующих словах русского зоолога Н. Северцева, написанных еще в 1856 году:

“Мне кажется, что изучение группировок животных на малых пространствах, изучение этих крошечных элементарных фаун, есть самая твердая точка опоры для вывода общих законов распределения животных на земном шаре”.

Но кроме этой первой возможности, изучить явления конкуренции среди небольшого числа компонентов, весьма важно также активное вмешательство в природные условия путем производства биотических опытов. Самым распространенным из таких опытов являются перевозки животных в новые для них страны, при которых часто удается наблюдать целую серию в высшей степени интересных процессов борьбы за существование. Второй тип биотических опытов состоит в "исключении" животного из некоторого сообщества. Ниже мы приведем несколько примеров борьбы за существование, подмеченных таким способом, но все они до сих пор еще недостаточно изучены.

(2) С наиболее простыми условиями конкуренции пришлось иметь дело ботаникам, и они подошли к весьма интересным представлениям об интенсивности борьбы за существование. С этим столкнулись раньше всего лесоводы, когда стали подсчитывать уменьшение числа стволов по мере роста леса в различных условиях среды. При этом борьбу за существование они выражают в % убыли числа особей на единице поверхности за определенный промежуток времени. С первого взгляда нужно было бы думать, что чем лучше условия существования, тем менее энергично идет борьба за существование, и тем большее число стволов может уцелеть с возрастом на единице поверхности. Посмотрим, однако, что

говорят данные лесоводов. Для примера приведем число стволов сосны для Ленинградской области при пяти различных типах условий существования (пять классов бонитета: I характеризует лучшие почвенно-грунтовые условия, V - худшие).

ТАБЛИЦА I

Число стволов сосны на единице поверхности при различных условиях

(по Сукачеву, 1928)

Классы бонитета	Возраст 20 лет		Возраст 60 лет	
	Господствующие стволы	Угнетенные стволы	Господствующие стволы	Угнетенные стволы
I	5600	—	1300	640
II	5850	—	1600	680
III	6620	—	1950	650
IV	7480	—	2280	720
V	8400	—	2780	760

Эти данные показывают, вопреки ожиданию, что чем лучше почвенно-грунтовые условия, тем более энергично идет борьба за существование и тем меньшее число стволов остается на единице поверхности, а следовательно, тем больше % погибших. Если вдуматься в это явление, то оно станет понятным. Чем лучше среда для существования растений, тем пышнее будет развиваться каждое растение, тем ранее начнется смыкание крон и выделение угнетенных экземпляров. Затем при лучших условиях существования во взрослом состоянии каждая особь будет лучше развита и будет занимать большее пространство, но число особей будет меньше.

исследования показывают, что эта закономерность является общей для всех древесных пород (Сукачев, 1928, стр. 12).

Такие же данные были получены Сукачевым (1928) при опытах с непахучей ромашкой (*Matricaria inodora*) на удобренной и неудобренной почве. При подсчете уцелевших экземпляров в конце лета (17 августа) была найдена следующая убыль числа особей в % от первоначального их числа (Табл. II и Рис. 1).

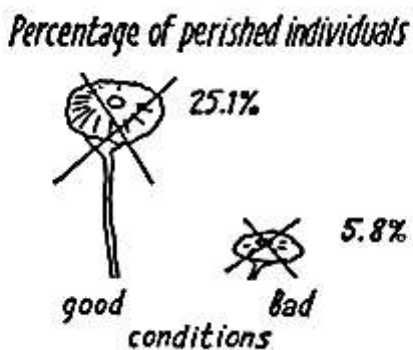


Рис. 1 Интенсивность борьбы за существование у ромашки *Matricaria inodora* на удобренной и неудобренной почве (густой посев).

ТАБЛИЦА II

Убыль числа особей непахучей ромашки *Matricaria inodora* в % от первоначального числа особей (по Сукачеву, 1928)

	ПРОЦЕНТ
Густой посев (3 x 3 см):	
Неудобренная делянка.	5. 8
Удобренная делянка.	25. 1
...	

Посев средней густоты (10 x 10 см):	0. 0
Неудобренная делянка.	3. 1
Удобренная делянка.	
..	

И здесь в лучших условиях существования конкуренция протекает более интенсивно и процент погибших особей больше.

Полученные ботаниками результаты характерны, конечно, для онтогенетического развития растений, но вместе с тем мы имеем здесь дело с первым количественным подходом к важному представлению об интенсивности борьбы за существование, все значение которого ясно сознавал еще Дарвин. В следующей главе мы обратимся к борьбе за существование у животных и там, пользуясь совершенно другими методами и в совершенно другой обстановке, мы постараемся количественно сформулировать интенсивность борьбы за существование.

(3) При полевых наблюдениях часто возникает вопрос о борьбе за существование в смешанных популяциях, о которой Дарвин писал:

"Так как виды того же рода обыкновенно, хотя и не всегда, сходны в своих привычках и всегда сходны по строению, то, вообще говоря, борьба между ними, если только они приходят в со-
стязание, будет более жестокой, чем между видами различных родов".

В последние годы ботаники попытались экспериментально подойти к этой проблеме. При этом оказалось, что, действительно, в ряде случаев конкуренция наиболее сильна между близкими особями. Если одни растения отличаются от других по своим требованиям, то они могут приспособливаться друг к другу. Конечно,

здесь имеет значение не систематическое сходство, а идентичность требований, "форм жизни" и хода развития видов (Клементс, 1929). Особенно интересные данные, относящиеся к дикорастущим растениям, были получены Сукачевым (1927), который изложил их в статье "Экспериментальные исследования борьбы за существование между биотипами одного и того же вида". Прежде всего им была изучена конкуренция между локальными биотипами растения *Taraxacum officinale* Web. , происходящими из окрестностей Ленинграда. Эти биотипы разводились в одинаковых условиях при определенном расстоянии между особями, и опыты привели к следующим выводам: а) Надо строго различать условия борьбы за существование в чистой популяции, состоящей из одного биотипа, и в смешанной популяции, состоящей из многих биотипов. б) Надо отметить, что биотип, который при *внутри*биотической борьбе за существование оказывается наиболее стойким, при *между*биотической борьбе между различными биотипами того же вида может оказаться слабейшим. в) Усиление влияния растений друг на друга, наступающее при увеличении густоты культивирования растений, совершенно изменяет устойчивость отдельных биотипов в процессе борьбы за существование. Те биотипы, которые при небольшой плотности культивирования давали наибольший процент выживших особей, могут в условиях густых культур занять последнее место. Для иллюстрации этих положений можно привести следующую таблицу.

ТАБЛИЦА III

Процент умерших экземпляров трех рас Taraxacum officinale (А, В, С) по подсчетам 1926 года (из Сукачева, 1927)

	БИОТИ П	НЕПЛОТНЫ Е КУЛЬТУРЫ	ПЛОТНЫЕ КУЛЬТУР Ы
Чистые культуры...	А	22.9	73.2
	В	31.1	51.1

<div style="display: flex; align-items: center;"> <div style="font-size: 3em; margin-right: 10px;">{</div> <div style="border: 1px solid black; width: 100px; height: 100px; margin-right: 10px;"></div> <div style="border: 1px solid black; width: 100px; height: 100px;"></div> </div>	С	10.3	75.9
<div style="display: flex; align-items: center;"> <div style="font-size: 3em; margin-right: 10px;">{</div> <div style="border: 1px solid black; width: 100px; height: 100px; margin-right: 10px;"></div> <div style="border: 1px solid black; width: 100px; height: 100px;"></div> </div> <p style="margin-top: 10px;">Смешанные культ уры..</p>	А	16.5	77.4
	В	22.1	80.4
	С	5.5	42.0

Если мы на основании этой таблицы расположим биотипы в ряд по мере убывания устойчивости, то для неплотной чистой культуры получим следующее $C > A > B$, т. е. биотип C дает наименьший % погибших особей и является наиболее стойким, а биотип B наиболее слабым. Для *плотных чистых* культур соотношения оказываются совсем иными: $B > A > C$, т. е. биотип B является наиболее устойчивым. И, наконец, для культур также *плотных*, но *смешанных*, мы получаем $C > A > B$. Близкие данные получил и Монтгомери (1912) при изучении конкуренции между двумя сортами пшеницы.

В других опытах Сукачев (1927) изучил борьбу за существование между биотипами различного географического происхождения (из различных мест СССР) и пришел к следующему: а) если судить по проценту умерших особей, то можно сказать, что в неплотных культурах, как в чистых так и в смешанных, отмирание находится главным образом под влиянием физико-географических факторов, и поэтому биотипы, происходящие из географических районов по климату сильно отличающихся от данного, оказываются более слабыми, чем местные биотипы. Но под влиянием скупивания эти отношения могут меняться. б) В плотных смешан-

ных культурах, если судить по проценту умерших экземпляров наиболее стойкими в процессе борьбы за существование оказываются не местные биотипы, а происходящие из других районов. в) Если наряду с устойчивостью принимать во внимание способность растений к развитию цветочных корзинок и семян, то можно отметить, что скучивание совершенно изменяет соотношение между биотипами. г) Борьба за существование в смешанных культурах биотипов является менее острой, чем в чистых культурах отдельных биотипов той же самой плотности. Здесь ботаники вплотную подошли к очень важному представлению о том, насколько интенсивно одни особи мешают существованию других. В случае смешанной популяции, как и предполагал Дарвин, особи одного биотипа используют среду несколько иначе, чем особи другого биотипа, и не так сильно угнетают друг друга, как в чистой популяции. В следующих главах мы увидим, что все эти вопросы представляют исключительно большое значение и для процессов борьбы за существования у животных.

Изучение борьбы за существование в смешанных популяциях в настоящее время только начинается, и здесь необходимо накопление достоверного фактического материала. Наряду с еще немногочисленными точными данными, полученными опытным путем, существуют многочисленные наблюдения над ярусным распределением растений (см. Алехин, 1926; Уарр, 1925), которые рассматривают расположение растений друг на другом в виде словес, как отражение длительного и сложного процесса конкуренции и приспособления растений друг к другу в смешанных культурах.

(4) Вопрос о влиянии среды на процесс борьбы за существование успешно может быть изучен на ботанических объектах. Этим вопросом интересовался еще De Candolle в 1820 году, но в отношении точных экспериментальных исследований было сделано очень мало до самого последнего времени, когда появились работы Tansley (1917) и других. Эти исследования показали, что в чистых культурах два вида в течение некоторого времени могут произрастать на почвах различного типа, но в смешанной популяции каждый из них выдерживает конкуренцию другого вида толь-

ко при определенных почвенных условиях. Таким образом, в одних условиях первый вид вытесняет второй, а в других условия второй вид вытесняет первый.

Проблема влияния среды на конкуренцию представляет совершенно исключительный интерес, но до сих пор наши знания весьма недостаточны. В большинстве случаев мы имеем здесь дело с наблюдениями, носящими качественный характер, и можно привести пример одного из них: "Корневые системы у растительности южно-русских степей, по Пачоскому образуют три яруса. Самый верхний ярус состоит из коротких однолетних растений, развивающихся на крайне непродолжительный срок. Второй, более углубленный ярус принадлежит основным растениям степного покрова - злакам. Третий, наиболее углубленный ярус, состоит из вертикальных стержневых корней многолетних двудольных (среди них степной молочай - *Euphorbia*). Обычно господствует второй злаковый ярус. Но если на степном участке производится неумеренный выпас скота, то злаковый покров начинает страдать и не развивает столь пышной корневой системы. Осадки получают теперь возможность проникать в те горизонты почвы, где расположены корни двудольных растений, и последние начинают господствовать. Так получают выгоны со сплошным покровом из молочая. Аналогичные результаты имеют место в случае увеличения количества годовых осадков. Здесь, несмотря на то, что осадки по-прежнему энергично захватываются вторым (злаковым) корневым ярусом, их выпадает настолько много, что значительная часть их проходит глубже и способствует развитию двудольных растений.

Крупные двудольные растения действуют угнетающе на злаки и по степени своего господства они меняются местами (Алехин, 1926).

(5) Очень большой интерес представляет вопрос о том, какую роль на исход конкуренции оказывают количественные соотношения между видами в начале борьбы. Ботаники здесь не располагают точными количественными исследованиями и можно лишь встретить соображения такого типа: "При колонизации новых

почв, если дело идет и видах, не резко отличающихся по способности к распространению, то большей частью зависит от случая, какой вид первым колонизирует данный участок. Но этот случай определяет дальнейшее заселение данной местности. Даже когда впервые пришедший вид значительно слабее другого вида данного местообитания, то он довольно долго может сопротивляться своему более сильному конкуренту просто потому, что он имеет преимущество уже захваченного места. Только при весьма значительной слабости впервые пришедшего вида его господство будет лишь кратковременным и влияние случайного первого появления будет скоро элиминировано" (E. Warming, 1895; Du-Rietz, 1930).

(6) Предыдущее изложение показало, что ботаники, став на правильный путь эксперимента и упрощения обстановки в сущности лишь только приступили к изучению явлений борьбы за существование. Их эксперименты ограничиваются в большинстве случаев процессом онтогенетического развития, и лишь в очень редких случаях, относящихся преимущественно к конкуренции различных сортов культурных растений, было прослежено вытеснение одних форм другими в течение ряда генераций (Монтгомери, 1912 и др.). Что касается животных, то здесь мы просто не обладаем никакими точными данными и можем отметить только некоторые самые общие представления, которые были развиты в связи с явлениями конкуренции.

Одним из таких представлений является "ниша" (см. Elton, 1927, стр. 63). Ниша показывает, какое место в сообществе занимает данный вид, т. е. каковы его привычки, пища и образ жизни. При этом считают, что в результате конкуренции два близких вида почти никогда не занимают одинаковые "ниши", а вытесняют друг друга таким образом, что один оказывается приуроченным к одной пище и обладает одним образом жизни, а другой иным, и они не мешают друг другу. Интересные примеры существования различных ниш у близких видов удалось недавно получить А. Н. Формозову. Им была исследована экология близких видов крачек, живущих совместно в определенном районе, причем оказалось, что их интересы совершенно не стакиваются, так как каждый вид произ-

водит охоту в совершенно определенных условиях, отличных от другого. Это еще раз подтверждает высказанную раньше мысль, что интенсивность конкуренции определяется не систематическим сходством, а близостью требований, предъявляемых конкурентами в среде. В дальнейшем мы постараемся выразить все эти представления в количественной форме.

(7) Упомянутые нами наблюдения А. Н. Формозова над различными нишами близких видов крачек могут быть приведены здесь более подробно, так как автор любезно предоставил в наше распоряжение следующий материал из своих рукописей. " По наблюдениям 1928 года на острове Джорылгач (Черное море) обитает гнездовая колония крачек, состоящая из многих сотен особей. Гнезда крачек расположены близко друг к другу и колония представляет из себя целостную систему. Вся масса особей колонии относится к четырем видам (пестроклювая крачка *Sterna cantiaca*, речная *S. fluviatis*, черноклювая *S. anglica* и малая *S. minuta*), и они совместно отгоняют от колонии хищников (луней и т. п.) Однако, в отношении добывания пищи, виды резко отличаются друг от друга, причем каждый вид охотится за определенным видом животных и в совершенно определенных условиях. Так пестроклювая крачка улетает в открытое море и охотится там за некоторыми видами рыб. Черноклювая крачка кормится исключительно на суше и ее можно наблюдать в степи на расстоянии многих километров от берега моря, где она уничтожает саранчовых и ящериц. Речная и малая крачки ловят рыбу недалеко от берега, высматривая ее во время полета и затем падая в воду и погружаясь на незначительную глубину. При этом легкая малая крачка хватает рыбу на тонких мелких местах, а речная крачка продельывает это несколько дальше от берега. Таким образом, эти четыре вида крачек, живущие бок о бок на одном небольшом острове и довольно близкие морфологически, резко отличаются по всем своим особенностям питания и способам добывания пищи".

(8) Другое экологическое представление также интересно в связи с нашей экспериментальной работой, именно степень замкнутости микрокосмоса. Дело в том, что большинство эксперимен-

тальных исследований произведено нами в условиях замкнутых микрокосмов. т. е. пробирок, наполненных питательной средой и заткнутых ватными пробками. В связи с этим надо иметь в виду что биоценозы в природных условиях обладают самой различной степенью замкнутости. Такие системы, как океан или озеро почти замкнуты но часть животных временно выходит на сушу. Оазис в пустыне, казалось бы тоже замкнут, но например часть видов птиц на зиму улетает отсюда и, следовательно, настоящей замкнутости нет. Тем менее замкнутыми являются места обитания не так резко отграниченные от окружающей арены жизни. Все это подчеркивает ту мысль, которая уже была высказана раньше, и согласно которой экспериментальные данные, полученные в замкнутых микрокосмах справедливы лишь в строго определенных условиях, и их недостаточно для объяснения всех тех сложных явлений, которые протекают в природе. Мы будем иметь случай ясно убедиться в этом при экспериментальном изучении хищничества.

Следует отметить еще один момент, имеющий большое значение для процессов конкуренции у животных. Он заключается в том, что явления конкуренции с особенной остротой могут протекать при периодических недостатках пищи, связанных с определенными сезонами и т. д. и почти не сказывается в другое время при обилии пищевых веществ. Это обстоятельство неоднократно выдвигалось при обсуждении вопросов борьбы за существование.

(9) Нам остается привести несколько примеров борьбы за существование у животных для того, чтобы показать, с какими проблемами зоологам приходится иметь дело, и насколько труднее здесь применить точные методы, чем в области экологии растений. Интересный пример борьбы за существование у рыб недавно описан Ашкаровым (1928), и он относится к вытеснению маринки сазаном в Средне-Азиатских озерах Сазан (*Cyprinus albus*) был пущен в озеро Бийли-Куль в 1909 году. До этого в озере была только маринка (*Schizothorax intermedius*) и "сорожка (*Lenciscus* sp.) Раньше маринки было много, но после проникновения сазана ее количество сильно уменьшилось. Показателем относительной малочисленности маринки служат следующие данные об улове: 15.

V. 1926 в две сети поймано на 19 сазанов одна маринка; 16. V. 1926 там же поймано на 24 сазана две маринки. Держится маринка главным образом в юго-западной части озера, где имеются камни, из-за которых трудно бросать сети. Теперь маринка исчезает и здесь, так как сазан поедает ее икру. Другой вид, "сорожка", также уменьшился в количестве, так как сазан поедает ее молодь. Этот пример особенно интересен потому, что здесь в определенный микрокосм был пущен новый вид (сазан), ранее здесь не встречавшийся, и таким образом получено непосредственное доказательство вытеснения одного вида другим.

(10) Процессы такого рода часто приходится наблюдать при помещении рыб в новые для них водоемы. Проф. Г. С. Эмбоди сообщил нам интересные данные, относящиеся к Соединенным Штатам. Мы позволим себе привести выдержку из его письма. "По вопросу о конкуренции между различными видами рыб, мы можем отметить два случая в восточных Соединенных Штатах. Европейский карп был ввезен около 1870 г. , и теперь во многих реках и озерах так сильно размножился , что различные местные виды сильно уменьшились в числе. Это по-видимому , связано с большой плодовитостью карпа, конкуренцией за пищу, разрушением растительности карпом и тем фактом, что он почти не вылавливается. В Америке карп не употребляется так интенсивно в пищу как в Европе, и в большинстве наших небольших озер не производится коммерческой ловли рыбы".

"Другим примером является вселение окуня (*Perca flavescens*) в некоторые озера в Адирондаке и Майне, которые были раньше населены форелью (*Salvelinus fontinalis*). Предполагают, что конкуренция за пищу явилась причиной уменьшения числа форели". "

Оба случая являются результатом общих наблюдений. Я не знаю каких-либо работ, фактически описывающих эти случаи, по крайней мере относящихся к американским водам".

(11) Другим примером межвидовой конкуренции является вытеснение одного вида рака другим в некоторых водоемах средней России. Некоторые наблюдения над этим были произведены Кесслером (1875), а затем Бирштейном и Виноградовым (1930). На территории Европейской России распространено два вида раков: широколапый рак (*Potamobius astacus*) и длиннолапый рак (*Potamobius leptodactylus*). Широколапый рак распространен в западной части, а длиннолапый - в юго-восточной, но ареалы их распространения сильно налегают друг на друга. При этом наблюдается, что длиннолапый рак вытесняет широколапого и постепенно распространяется все дальше на запад, особенно отчетливо явление вытеснения удалось установить в Белоруссии. Там раки встречаются в изолированных друг от друга озерах, и большинство озер заселено только одним широколапым раком. В некоторых случаях рачники привозили из других водоемов и пускали в такое озеро длиннолапого рака. В результате широколапый рак шел на убыль и наконец исчезал совсем, и водоем оказывался населенным исключительно длиннолапым раком. Можно привести следующие примеры. (I) Озеро Черное, Ветринского с. с. (Белоруссия) было заселено широколапым раком. В 1906 г. было пущено 500 экземпляров длиннолапых раков, и сейчас (1930 г.) остались одни длиннолапые. (II) Озеро Лесово (там же). До 1920 г. не было длиннолапого рака, затем он был пущен, и сейчас (1930 г.) имеется значительное количество этого вида наряду с широколапым. Причины вытеснения одного вида рака другим почти совсем не изучены.

(12) Интересные наблюдения над конкуренцией между хищниками, принадлежащими к различным видам, произвел Гольдман (1930). Так, на Аляске в районе Телеграф Крик не было койотов (*Canis latrans*) до 1899 года. Следуя за золотоискателями, питаясь их павшими лошадьми, койоты проникли в Аляску и здесь быстро вытеснили лисиц, причинив этим много неприятностей мехозаготовщикам. Во многих случаях семейства или целые колонии лисиц покидали свои норы, а также и убивались койотами, которые использовали их норы. Волки, как известно, производят такие же опустошения, но они не убивают так много, как койоты. Как ни серьезны опустошения, производимые в большей части Аляски

волками, вред, наносимый охотничьим и пушным животным койотами, не только значительно больше, но и быстро возрастает. Хищничество койотов является важным фактором в замедлении увеличения числа белых куропаток и снежных зайцев; последние же являются важной частью пищи пушных зверей, в особенности рыси.

(13) Те примеры, которые мы только что привели, показывают, что помещение водных животных в новые для них водоемы или проникновение наземных животных в новые области, часто ведет к интереснейшим процессам конкуренции, которые могут быть с точностью установлены. Мы хотели бы сказать еще несколько слов о *непосредственной борьбе за существование*, при которой один вид пожирает другой. Здесь очень важно понять количественную зависимость между популяциями пожираемого и пожирающего видов, и этого часто можно достигнуть, изменив соотношение между ними. Так по вопросу о связи между хищным видом и его жертвой, интересные данные приводит (по Вуду и Корстан) Шельфорд (1931). Оказывается, что уничтожение ранними переселенцами в Иллинойс волков и лисиц сопровождалось увеличением числа косуль. Когда волки уменьшились, примерно наполовину, то косули стали быстро увеличиваться в числе и в течение менее 10 лет достигли максимума, в три раза превышающего их первоначальное число. К сожалению, мы не располагаем точными данными об изменении количественных соотношений между волками и косулями, но процессы такого рода представляют большой интерес.

Изменение соотношений между хищниками и жертвами иногда наступает в результате массового размножения жертв в исключительно благоприятные для них годы. Это часто случается с мышевидными грызунами, и тогда открывается возможность проследить процессы пожирания их хищниками. В связи с этим мы остановимся на следующих наблюдениях, недавно произведенных Н. И. Калабуховым на Кавказе. "Интересную картину мы имеем при поедании мышевидных грызунов различными хищниками. Число хищников на данную площадь примерно одно и то же, осо-

бенно если исследование производится в сравнительно небольшой отрезок времени. Вследствие этого ежедневно поедается примерно одно и то же число грызунов, а уменьшение их числа происходит на одну и ту же абсолютную величину в течение равных отрезков времени. Но в период, когда плотность грызунов достигает величины, при которой условия местообитания зверьков создают для хищников большие затруднения при их ловле, число поедаемых животных падает. Наконец, наступает период такого соотношения между плотностью грызунов, наличием укрытий (норы, растительность, рельеф почвы и т. д.) и биологическими особенностями хищников, в течение которого поедание хищниками грызунов может происходить лишь в редких единичных случаях. Таким образом, число грызунов остается приблизительно постоянным".

"Данные об изменении числа мышей близ с. Камбулат служат яркой иллюстрацией этой закономерности. Установив, что гибель мышей на этих участках происходила за счет поедания их совами, хорьками и другими хищниками, мы получим следующую картину изменения числа грызунов в скирдах (Рис. 2). Этот рисунок показывает, что при плотности 2,5-0,8 мышей на 1 кубометр мякины, мы имеем условия, при которых поедание грызунов хищниками делалось настолько маловероятным, что их число почти не изменялось".

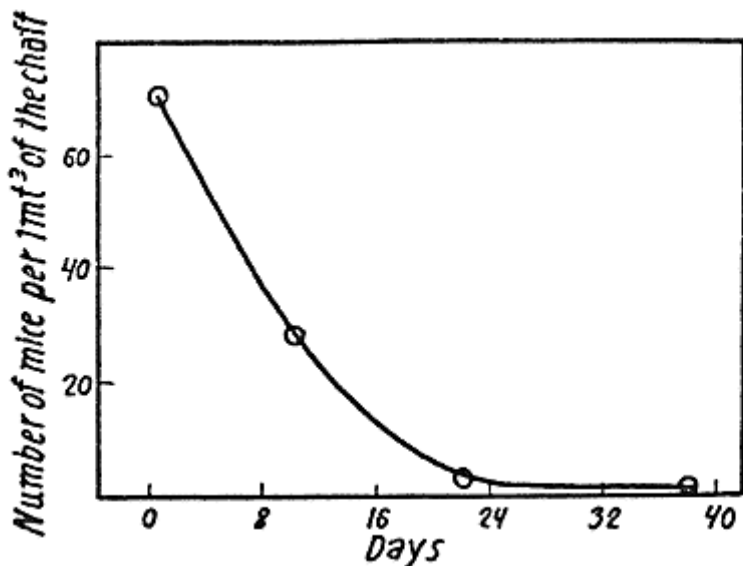


Рис. 2. Уничтожение мышевидных грызунов различными хищниками в скирдах мякины

В этих наблюдениях Калабухова много общего с теми явлениями, которые мы будем наблюдать в дальнейшем в лабораторных опытах.

При ввозе животных и растений в новые области обычно приходится наблюдать сразу целую серию связанных между собой процессов борьбы за существование. Много интересных примеров такого рода приведено в книге Томсона (1922) *The Naturalization of Animals and Plants in New Zealand*.

(14) Уже те несколько примеров, которые мы привели выше, показывают, что процессы борьбы за существование у животных представляют огромный интерес в практическом отношении. особенно отчетливо они протекают в микрокосмосах, обладающих большой степенью замкнутости, т. е. в водоемах, и поэтому неудивительно, что они обратили на себя внимание работников в области рыбного хозяйства. В последнее время этим заинтересовались

итальянские авторы (Д'Анкона, Марги, Брунелли), причем Д'Анкона удалось получить данные по изменению соотношений между различными видами рыб во время войны 1914-1918 гг. в Адриатическом море. Он думает, что наступившее в результате войны уменьшение интенсивности рыболовства в период 1915-1920 гг. привело к относительному увеличению количества хищных рыб. Эти данные были получены при статистическом обследовании рынков в Триесте, Венеции и Фиуме и привели автора к заключению, что рыболовство нормальной интенсивности приводит к относительному уменьшению количества хищных рыб и относительному увеличению нехищных. Было бы, конечно, очень интересно более детально изучить этот вопрос, так как может оказаться, что объяснения его нужно искать совсем в другом направлении. Для нас сейчас было важно отметить, что материалы Д'Анкона послужили толчком для создания чрезвычайно интересных теоретических исследований математика Вольтерра, названных им *Математической теорией борьбы за существование*.

(15) Эта глава нашей книги является наиболее "описательной", и она резко отличается от того материала, который будет составлять содержание дальнейших глав. Мы убедились в том, что только в области ботаники начинают устанавливаться некоторые общие направления изучения конкуренции, как (1) интенсивность борьбы за существование, (2) борьба за существование в смешанных популяциях, (3) влияние среды на конкуренцию и (4) роль количественных соотношений между видами в начале борьбы. Среди животных процессы конкуренции протекают в значительно более сложной форме и в настоящее время еще нельзя говорить о каких-нибудь общих принципах. В связи с этим здесь особенно необходимо исследование элементарных процессов борьбы за существование в точно контролируемых лабораторных условиях, и при постановке этих опытов нам большую услугу окажет тот материал, который мы только что изложили. Когда мы будем иметь дело с протекающей в пробирке конкуренцией двух видов, питающихся одинаковой пищей, то мы все время будем иметь ввиду степень влияния одного вида на жизнь другого. В совершенно неожиданной форме появится перед нами и интенсивность борьбы за суще-

ствование. При пожирании хищным видом его жертвы мы вспомним волков и косуль, и постараемся точно установить количественную зависимость между обоими популяциями.

ГЛАВА III

БОРЬБА ЗА СУЩЕСТВОВАНИЕ С ТОЧКИ ЗРЕНИЯ МАТЕМАТИКОВ

(1) В этой главе нам предстоит познакомиться с теми удивительными теориями борьбы за существование, которые были созданы математиками в то время, когда биологи были еще очень далеки от исследования этих проблем и только что приступили к полевым наблюдениям.

Первая попытка количественного изучения процессов борьбы за существование принадлежит Сэру Рональду Россу (1908, 1911). Им было произведено теоретическое исследование распространения малярии, которое представляет интерес, с одной стороны, для количественной эпидемиологии, а с другой, является серьезным шагом вперед в интересующей нас области борьбы за существование. Рассмотрим в общих чертах основную мысль Росса. Поставим своей целью дать анализ распространения заболеваний малярией в определенной местности, и при этом для некоторого упрощения условий допустим, что эмиграция и иммиграция ничтожны, и что в течение рассматриваемого нами промежутка времени не происходит возрастания населения, т. е. смертность оказывается уравновешенной рождаемостью. Заражение здорового человека малярией в такой местности может осуществиться, по Россу, при наличии следующих условий: (1) если человек, кровь которого содержит достаточное число гаметид, живет в данной местности или вблизи ее, (2) если комар анофелес, способный к переносу паразитов, насосется этой крови больного, (3) если анофелес будет продолжать жить около недели или дольше в подходящих условиях для того, чтобы паразит успел созреть в нем, (4) если этому комару удастся покусать другого человека, который не обладает иммунитетом против заболевания или не защищен хинином. Распространение малярии в такой местности будет в общих чертах определяться двумя непрерывно и одновременно протекающими процессами: с одной стороны, число новых заболеваний

среди людей зависит от количества и зараженности комаров, и в то же самое время зараженность комаров связана с количеством людей в данной местности и распространением заболеваний среди них. Наличие такой непрерывной и одновременной зависимости заражения первого компонента от второго, и заражения второго от первого. Росс выразил на математическом языке с помощью так называемых совместных дифференциальных уравнений. Эти уравнения очень просты и сейчас мы их разберем. В самой общей форме мы можем написать эти уравнения таким образом:

$$\left\{ \begin{array}{l} \text{Скорость} \\ \text{увеличения} \\ \text{заболеваний} \\ \text{среди людей} \end{array} \right\} = \left\{ \begin{array}{l} \text{число новых забо-} \\ \text{леваний в единицу} \\ \text{времени. Зависит} \\ \text{от заразных кома-} \\ \text{ров} \end{array} \right\} - \left\{ \begin{array}{l} \text{число вызы} \\ \text{лений в ед} \\ \text{времени} \end{array} \right\}$$

$$\left\{ \begin{array}{l} \text{Скорость} \\ \text{увеличения} \\ \text{зараженности} \\ \text{комаров} \end{array} \right\} = \left\{ \begin{array}{l} \text{Возрастание} \\ \text{числа хищников} \\ \text{результате пожи-} \\ \text{вания жертв в еди-} \\ \text{ницу времени} \end{array} \right\} - \left\{ \begin{array}{l} \text{Смертность} \\ \text{женных ком} \\ \text{в единицу} \\ \text{ни} \end{array} \right\}$$

....(1)

(2) Переведя эти соотношения на язык математики, мы и получим совместные дифференциальные уравнения Росса. Введем следующие обозначения (согласно Лотка, 1923).

p = общее число людей в данной местности

p^1 = общее число комаров в данной местности.

z = общее число людей, зараженных малярией.

z^1 = общее число комаров, содержащих малярийных паразитов

fz = общее число заразных маляриков (число людей с гаметидами в крови; некоторая часть от общего числа маляриков).

f^1z^1 = общее число заразных комаров (с созревшими паразитами; некоторая часть от общего числа комаров, содержащих паразитов).

r = скорость выздоровления, т.е. часть зараженной популяции людей, которая выздоравливает в единицу времени.

M^1 = смертность комаров, т.е. число смертей в единицу времени, отнесенное к одному комару

t = время.

Если один комар кусает людей в среднем b^1 раз в единицу времени, то общее число заразных комаров f^1z^1 произведет $b^1f^1z^1$ заразных укусов людей в единицу времени. Если число людей, не больных малярией, составляет $(p - z)$, то взятое в относительной

$$\frac{p - z}{p}$$

форме как $\frac{p - z}{p}$ оно покажет относительное количество здоровых людей среди общего числа людей данной местности. Таким образом, среди общего числа заразных укусов, равного в единицу

$$\frac{p - z}{p}$$

времени $b^1f^1z^1$, определенная часть, равная $\frac{p - z}{p}$, придется на здоровых людей, и число заразных укусов здоровых людей в единицу времени будет равно:

$$b^1f^1z^1 \frac{p - z}{p} \dots\dots\dots(2)$$

Если каждый заразный укол здорового человека приведет к заболеванию, то написанное выражение прямо покажет число новых заболеваний в единицу времени, которое мы можем поставить на второе место в первой строке уравнения (1). Рассуждая аналогично, если каждый человек укусывается в среднем b раз в единицу времени, то общее число заразных людей fz будет покусано b^1fz раз и часть этих укусов будет сделана здоровыми комарами, кото-

рые тем самым заразятся. Следовательно, число новых заражений комаров в единицу времени составит:

$$bfz \frac{p^1 - z^1}{p^1} \dots\dots\dots(3)$$

Очевидно, что общее число укусов людей комарами в единицу времени составляет некоторую определенную величину, которую мы можем написать или в виде $b^1 p^1$, т.е. в виде произведения числа комаров на число укусов, сделанное каждым комаром в единицу времени, или в виде bp , т.е. числа людей, умноженного на число укусов, полученных каждым человеком за это время. Таким образом, $bp = b^1 p^1$ поэтому

$$b = \frac{b^1 - p^1}{p} \dots\dots\dots(4)$$

Подставляя выражение (4) в формулу (3),мы получим:

$$\frac{b^1 p^1 fz}{pp^1} (p^1 - z^1) = \frac{b^1 fz}{p} (p^1 - z^1) \dots\dots\dots(5)$$

Выражение (5) заполняет второе место в нижней строке дифференциального уравнения малярии Росса, давая число новых заражений комаров в единицу времени. Мы можем теперь обозна-

чить скорость увеличения заболеваний среди людей как $\frac{dz}{dt}$, а

$\frac{dz^1}{dt}$. Число выздоровлений в единицу времени среди людей составит rz , так как z - число больных, а r , скорость выздоровления, т.е. часть популяции, выздоравливающая в единицу времени. Число зараженных комаров, умирающих в единицу времени, может быть обозначено как $M^1 z^1$ если z число зараженных комаров, а M^1 - та часть комаров, которая умирает в единицу времени. Мы можем теперь написать уравнение Росса вместо словесной (1) в математической форме:

$$\left. \begin{aligned}
 \frac{dz}{dt} &= b^1 f^1 z^1 \frac{p - z}{p} - rz \\
 \frac{dz^1}{dt} &= b^1 f^1 z^1 \frac{p^1 - z^1}{p} - M^1 z^1
 \end{aligned} \right\} \dots\dots\dots(6)$$

Это совместное дифференциальное уравнение борьбы за существование в очень простой и ясной форме отражает непрерывную зависимость заболеваний у людей от зараженности комаров и зараженности комаров от распространения заболеваний среди людей. Увеличение числа заболеваний у людей связано с укусами, сделанными заразными комарами здоровым людям в единицу времени, и в тот же самый момент рост числа заразных комаров зависит от укусов здоровыми комарами больных людей. По уравнению (6) мы можем исследовать изменение во времени числа людей больных малярией

Уравнение Росса было подвергнуто детальному анализу со стороны Лотка (1923, 1925), который в своей интересной книге

Элементы физической биологии привел примеры некоторых других аналогичных уравнений. Как указывает Лотка, трудно ожидать близкого совпадения уравнения Росса с действительностью, так как оно относится к идеализированному случаю, при котором популяции человека и комара остаются постоянными.

"Здесь открыт путь для дальнейшего анализа применительно к более реальной обстановке. Но следует отметить, что это может оказаться связанным со значительными математическими трудностями" (стр. 83).

(3) Уравнение Росса указывает на тот важный факт, что математическая формулировка борьбы за существование является совершенно естественным продолжением словесного рассуждения об этом процессе и она органически вытекает из него. Мы находимся здесь в более благоприятных условиях, чем в других областях экспериментальной биологии. В самом деле, если мы занимаемся влиянием температуры или ядовитых веществ на жизненные процессы или производим исследования по ионной теории возбуждения, то количественный метод позволяет нам на первых стадиях исследования сформулировать лишь чисто эмпирические зависимости, иногда расчленив процесс на отдельные звенья, развитие же рациональной количественной теории, хотя и возможно, но связано с большими трудностями, ввиду очень большой сложности материала. Мы часто не можем вычленив некоторые моменты по своему усмотрению и вынуждены постоянно считаться с наличием сложных и не достаточно известных систем. Это создает известные трудности применения математики в области общей физиологии, при стремлении идти дальше установления чисто эмпирических зависимостей. По сравнению с этим рациональная математическая формулировка явлений борьбы за существование сильно облегчена тем, что мы можем в лабораторных условиях создавать самые разнообразные комбинации между конкурирующими видами, изучать их свойства в отдельности, и таким образом правильно сформулировать уравнения борьбы за существование.

(4) Кроме интереса уравнений Росса как первой попытки

сформулировать борьбу за существование математически, они позволяют нам ответить на одно очень широко распространенное возражение биологов по отношению к таким уравнениям вообще. Часто указывают, что нет никакого смысла разыскивать точные уравнения конкуренции, так как этот процесс очень непостоянен и малейшее изменение условий среды или соотношений между видами может привести к тому, что вместо вытеснения первого вида вторым этот первый вид сам начинает вытеснять второй. В своеобразной форме аналогичные процессы происходят и при распространении малярии и ими заинтересовался Рональд Росс. Он пришел к следующим интересным заключениям: (1) "Каково бы ни было начальное количество заболеваний малярией в данной местности, окончательная зараженность малярией стремится к определенной величине, зависящей от числа анофелесов и других факторов - в том случае, если эти факторы остаются все время постоянными", (2) "Если число анофелесов достаточно велико, то окончательная зараженность малярией принимает некоторую постоянную величину между 0% и 100%. "Если число анофелесов невелико (например меньше 40 на одного человека), то окончательная зараженность малярией будет стремиться к нулю - т.е. заболевание само по себе исчезнет". Все эти соотношения были точно выражены Россом; позднее они подверглись очень изящной разработке со стороны Лотка. Этот пример показывает, что изменение количественных соотношений между компонентами может совершенно повернуть течение процесса борьбы за существование. Вместо возрастания зараженности малярией и ее приближения к некоторой постоянной величине, может происходить уменьшение зараженности, достигающее равновесия при полном отсутствии малярии. Несмотря на все это, у нас сохраняется неизменным, или инвариантным, некоторый закон борьбы за существование, выражаемый уравнением Росса. Таким образом, мы видим, каких законов следует искать в области сложных и непостоянных процессов конкуренции. Существующие здесь закономерности совсем не такого типа, с которыми привыкли иметь дело биологи. Эти законы выражаются уравнениями борьбы за существование, параметры которых легко претерпевают разнообразные изменения, и в результате возникает целый ряд весьма сложных процессов

II

(1) Изложенный нами материал позволяет составить некоторое представление о том, в чем заключается сущность математических теорий борьбы за существование. Эти теории состоят в том, что мы выражаем зависимость одного конкурента от другого в словесной форме, а затем переводим эти предположения на язык математики и получаем дифференциальные уравнения борьбы за существование, которые позволяют нам сделать определенные выводы о течении и результатах конкуренции. Таким образом, вся ценность дальнейших выводов зависит от правильной формулировки некоторых основных предпосылок. Следовательно, прежде чем идти дальше и излагать более сложные математические уравнения борьбы за существование, мы должны самым тщательным образом, опираясь на уже накопленные экспериментальные данные, решить вопрос о тех предпосылках, которые мы вправе вкладывать в наши дифференциальные уравнения. Так как проблема борьбы за существование сводится к вопросам роста смешанных популяций животных и процессам вытеснения одних компонентов другими, то мы должны сейчас разобрать следующий вопрос: что вообще известно о размножении животных и росте их однородных популяций?

В последние годы среди экологов широкое распространение получила идея Чапмана о том, что рост однородных популяций определяется соотношением двух групп факторов: биотического потенциала вида и сопротивления среды (Chapman, 1928; 1931). Биотический потенциал¹ представляет из себя потенциальную скорость размножения вида в данных условиях, которая осуществляется при отсутствии ограничений в пище, отсутствии вредных продуктов жизнедеятельности и т.д., а сопротивление среды можно измерить по разности между тем потенциальным числом организмов, которые могут появиться за определенное время на основании потенциальной скорости размножения, и действительным числом организмов, наблюдаемым в данном микрокосмосе в определенный момент времени. Таким образом, сопротивление среды выражается в терминах редукции некоторых потенциальных чисел

скорости размножения, характерных для данного организма. Эта идея является плодотворной, так как она в чрезвычайно ясной и простой форме определяет основные факторы, оперирующие при росте однородной популяции организмов.

¹То, что Чапман называет "парциальным потенциалом".

Однако, среди экологов идея биотического потенциала и сопротивления среды еще не связана ни с какими количественными представлениями. Но сам создатель идеи биотического потенциала Чапман, в своей интересной книге *Animal Ecology* приходит к заключению о том, что дальнейший прогресс здесь может иметь место лишь на количественной основе и в будущем это направление превратится в одну из наиболее важных областей биологии, которая будет в высшей степени теоретична, в высшей степени количественна и будет иметь огромное практическое значение. Мы можем вполне присоединиться к этой точке зрения.

(2) В сущности говоря, нам нечего искать количественного выражения для потенциальной скорости размножения и сопротивления среды, так как эта задача была уже решена Фергельстом в 1838 г. и совершенно независимо Раймондом Перлем и Ридом в 1920 г., но эти классические работы не были связаны экологами с их идеей биотического потенциала. Открытая Фергельстом и Перлем логистическая кривая количественно выражает ту мысль, что рост популяции организмов в каждый момент определяется соотношением потенциальной скорости размножения и "сопротивления среды". Математически скорость размножения или увеличения числа организмов (N) в единицу времени (t) можно выразить

$$\frac{dN}{dt}$$

как $\frac{dN}{dt}$. Скорость размножения зависит, во-первых, от потенциальной скорости размножения каждого организма (b), т. е. от того потенциального числа потомков, которых организм может произвести в единицу времени. Общее потенциальное число потомков,

которые могут быть произведены в единицу времени всеми организмами, выражается произведением числа организмов (N) на потенциальное число потомков каждого из них, т. е. bN . Поэтому потенциальный прирост числа организмов в некоторую бесконечно малую единицу времени выразится так:

$$\frac{dN}{dt} = bN \dots\dots\dots(7)$$

Написанное выражение представляет из себя дифференциальное уравнение роста популяции, который имел бы место в том случае, если бы все потенциально возможные потомки действительно появлялись бы на свет и оставались бы в живых. Это есть уравнение геометрического роста, так как в каждый момент скорость роста равна числу организмов (N), умноженному на некоторую постоянную величину (b).

Но как мы уже говорили выше (см. гл. 1), потенциальная геометрическая скорость роста популяции не осуществляется, и ее редукция зависит от сопротивления среды. Эта мысль была количественно выражена Перлем в такой форме, что потенциальный геометрический рост в каждый момент времени осуществляется лишь частично, в зависимости от того, насколько близко накопившаяся величина популяции (N) приближается к той наибольшей популяции (K), которая вообще может существовать в данном микрокосмосе на данном уровне пищевых ресурсов и других факторов. Разница между максимально возможной и накопившейся популяцией ($K - N$), взятая в относительной форме, т. е. поделенная

на максимально возможную популяцию $\left(\frac{K - N}{K}\right)$, показывает относительное число "незанятых мест" для определенного вида в данном микрокосмосе в определенный момент времени. В зависимости от числа "незанятых мест" осуществляется лишь определенная часть потенциальной скорости размножения (рис. 3). В начале рос-

та популяции, когда относительное число незанятых мест елико, то осуществляется значительная часть потенциальной скорости; когда же накопившаяся популяция приближается к максимально возможной или насыщающей, то осуществляется лишь ничтожная часть биотического потенциала. Умножив биотический потенциал популяции (bN) на относительное число незанятых мест или "степень его осуществления" $\frac{K-N}{K}$ мы получим прирост популяции в бесконечно малую единицу времени:

$$\left\{ \begin{array}{l} \text{Скорость роста} \\ \text{или прирост в} \\ \text{единицу времени} \end{array} \right\} = \left\{ \begin{array}{l} \text{Потенциальный} \\ \text{прирост популяции} \\ \text{в единицу времени} \end{array} \right\} \times \left\{ \begin{array}{l} \text{Степень осуществления} \\ \text{потенциального прироста.} \\ \text{Определяется числом} \\ \text{незанятых мест} \end{array} \right\}$$

....(8)

Выразив это математически, мы получим:

$$\frac{dN}{dt} = bn \frac{K - N}{K} \dots\dots\dots(9)$$

Это и есть дифференциальное выражение логистической кривой Фергельст-Перля.²

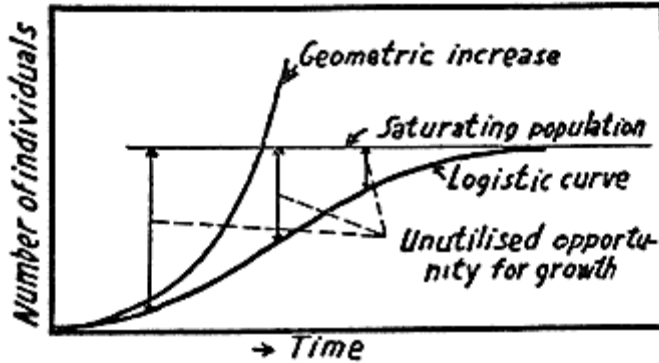


Рис. 3. Кривая геометрического роста и логистическая кривая

² Следует отметить, что во всех случаях мы имеем дело с количеством особей на единицу объема или площади, т.е. с *плотностью* популяции (N).

(3) Прежде, чем идти дальше, рассмотрим дифференциальную форму логистической кривой на числовом примере. Возьмем рост числа особей инфузории *Paramecium caudatum* в маленькой пробирке, содержащей

0,5 см³ питательной среды "с осадком". Техника экспериментирования будет детально описана нами ниже. Пять особей *Paramecium* (чистой линии) помещалось в такой микрокосмос и затем ежедневно в течение 6 дней производились определения числа особей в каждой пробирке. Средние данные из 63 отдельных определений приведены на рис. 4.

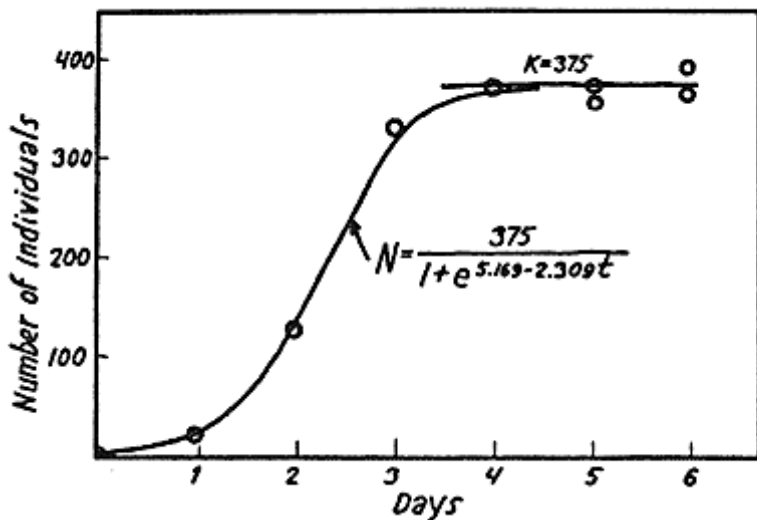


Рис. 4. Рост популяции *Paramecium caudatum*

Этот рисунок показывает, что число особей в пробирке увеличивается, вначале быстро, а затем медленно, пока не достигнет к четвертому дню некоторой наибольшей, насыщающей данный микрокосмос, величины, которая и держится до шестого дня. Непрерывная кривая на рис. 4 проведена по уравнению логистической кривой и ее близкое совпадение с результатами наблюдений показывает, что логистическая кривая представляет из себя хорошее эмпирическое описание роста популяции. На практическом способе нахождения такой эмпирической кривой мы также остановимся в дальнейшем. Сейчас нас интересует вопрос о том, какова на основании логистической кривой потенциальная скорость размножения парамеции в наших условиях, и как она редуцируется в процессе роста популяции по мере растущего сопротивления среды.

На основании рис. 4 наибольшее возможное число парамеций в микрокосмосе нашего типа, или насыщающая популяция $K = 375$ особям. В результате чрезвычайно простой операции выравнивая эмпирических наблюдений логистической кривой, был

найден коэффициент b , т. е. коэффициент размножения или биотический потенциал одной парамеции. Коэффициент b равен 2,309; это значит, что в единицу времени (один день) в наших условиях культивирования каждая парамеция потенциально может дать 2,309 новых парамеций. Само собой разумеется, что так как коэффициент b происходит из дифференциального уравнения, то автоматически полученная нами величина для времени, равному одному дню, экстраполирована из рассмотрения бесконечно малых отрезков времени. Эта величина имела бы место, если условия незанятого микрокосмоса, т. е. отсутствие сопротивления среды, существующие лишь в начальный момент времени, продолжали бы существовать в течение всех суток. При этом автоматически учтено то, что если в первый момент популяция прирастет на некоторую бесконечно малую величину, пропорциональную этой популяции, то в следующий момент популяция плюс прирост снова прирастут на некоторую бесконечно малую величину, пропорциональную уже не начальной, а увеличенной за предыдущий момент популяции. Коэффициент b представляет из себя то, что Чапман называет "парциальным потенциалом", т. е. скоростью роста при отсутствии сопротивления среды в строго определенных условиях. При другой температуре или других условиях культивирования величина b будет иной. На табл. 4 детально приведены константы роста популяции парамеций, вычисленные на основании логистической кривой. Прежде всего указаны N , т. е. число парамеций на 1, 2, 3 и 4 день роста культуры. Эти числа представляют из себя ординаты логистической кривой, проходящей около эмпирических точек и сглаживающей некоторые незначительные отклонения, зависящие от случайных причин. Величина bN выражает потенциальную скорость роста всей популяции в различные моменты роста, или число потомков, которых потенциально может дать данная популяция за 24 часа день в эти моменты.

ТАБЛИЦА IV

Рост популяции Paramecium caudatum

b (коэффициент размножения; потенциальное потомство от одной особи в день) = 2.309. K (максимальная популяция) = 375.

	ВРЕМЯ (ДНИ)			
	1	2	3	4
N (число особей согласно логистической кривой)	20.4	137.2	319.0	3 69.0
bN (потенциальный прирост популяции в день)	47.1	316.8	736.6	852.0
$\frac{K - N}{K}$ (степень реализации потенциального прироста)	0.945	0.633	0.149	0.016
$1 - \frac{K - N}{K}$ (сопротивление среды)	0.055	0.367	0.851	0.984
$\frac{dN}{dt} bN \frac{K - N}{K}$ (скорость роста популяции)	44.5	200.0	109.7	13.6
$\frac{bN - \frac{dN}{dt}}{\frac{dN}{dt}}$ (интенсивность борьбы за существование)	0.058	0.584	5.72	61.7

Здесь мы должны повторить то, что было сказано при вычислении величины b . Потенциальная скорость bN существует лишь на протяжении бесконечно малого отрезка времени, и если бы эти условия продолжали существовать в течение суток, то мы получили бы величину, указанную в табл. 4. Выражение $\frac{K - N}{K}$

показывает относительное число незанятых мест или степень осуществления потенциальной скорости роста. В начале роста

$$\frac{K - N}{K}$$

популяции, когда N очень мало, $\frac{K - N}{K}$ близко к единице, т. е. осуществление потенциальной скорости роста близко к полному.

$$\frac{K - N}{K}$$

По мере роста культуры $\frac{K - N}{K}$ приближается к нулю. Сопротивление среды можно измерить той частью потенциального прироста, который не осуществился: чем больше сопротивление, тем больше и неосуществленная часть. Эту величину можно полу-

$$\frac{K - N}{K}$$

чить, вычитая $\frac{K - N}{K}$ из единицы. В начале роста сопротивление

$$\frac{K - N}{K}$$

среды невелико, и $1 - \frac{K - N}{K}$ близко к нулю. По мере роста попу-

$$\frac{K - N}{K}$$

ляции сопротивление среды увеличивается и $1 - \frac{K - N}{K}$ приближается к единице (Рис. 5).

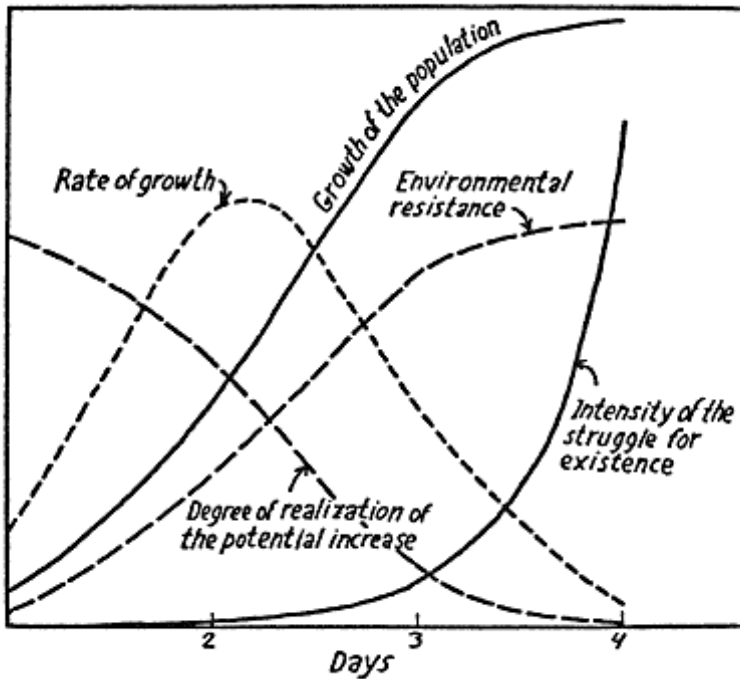


Рис. 5. Характеристики конкуренции в гомогенной популяции *Paramecium caudatum*

Это значит, что потенциальный прирост почти полностью оказывается неосуществленным. Умножая bN на $\frac{K-N}{K}$ для данного момента, мы получаем скорость роста популяции в данный момент $\frac{dN}{dt}$, которая вначале увеличивается, а потом уменьшается. Соответствующие величины приведены в табл. 4 и рис. 5.

(4) Нам нужно теперь установить одно важное понятие, которое ясно чувствовалось уже Дарвиным, но которое еще не получило рационального количественного выражения. Я имею в виду *интенсивность борьбы за существование* между особями

данной группы³. *Интенсивность борьбы за существование измеряется тем сопротивлением, которое нужно преодолеть для увеличения числа особей на единицу в данный момент времени.*

³ Как мы поняли из Главы II, ботаники начинают заниматься интенсивностью борьбы за существование, просто характеризуя ее через процент уничтоженных особей. В своей интересной книге *The Causes of Evolution* (1932), а также в исследованиях взаимосвязи между интенсивностью соперничества и интенсивностью отбора (1931) Холдейн обозначает интенсивность соперничества как Z и определяет эту величину как соотношение числа элиминированных и числа выживших возбудителей. Таким образом, если смертность равна 9%, Z равняется 9/91, т.е. приблизительно 0,1.

Так как сопротивление среды мы измеряем элиминированной частью потенциального прироста, то нашу мысль можно сформулировать так: какая величина элиминированной части потенциального прироста приходится на единицу осуществленной части прироста в данный момент времени? Интенсивность борьбы за существование сохраняет свою величину лишь в течение бесконечно малого отрезка времени, и она показывает, с какими потерями потенциально возможного прироста связано создание новой единицы популяции. Осуществившаяся величина прироста в данный момент равна:

$$\frac{dN}{dt} = bN \frac{K - N}{K}$$

а неосуществившаяся величина:

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

Тогда неосуществившаяся величина потенциального прироста, приходящаяся на единицу осуществившейся, или интенсивность борьбы за существование (i) выразится так:

$$i = \frac{\text{нереализованная доля потенциального роста}}{\text{реализованная доля потенциального роста}} = \frac{bN - \frac{dN}{dt}}{\frac{dN}{dt}} \dots(10)$$

Величины i приведены в Таблице 4, и мы видим, что в начале роста популяции интенсивность борьбы за существование невелика, а затем она сильно увеличивается. Так на первый день 0,058 "неосуществленных" парамеций приходится на одну "осуществленную", а на четвертый день надо потерять уже 61,7 "неосуществленных" на одну "осуществленную" (рис. 6). На рис. 5 в графической форме показано изменение всех только что разобранных констант по мере роста популяции парамеций.

(5) Интенсивность борьбы за существование можно очевидно выразить в такой форме только для растущих популяций, т.е., когда число особей непрерывно возрастает. Если рост прекращается, популяция находится в состоянии равновесия и ско-

$$\frac{dN}{dt} = 0;$$

рость роста в этом случае выражение для интенсивности принимает другую форму. Популяция в состоянии равновесия представляет собой поток, движущийся с определенной скоростью: за единицу времени определенное число особей погибает, и их места занимают новые особи. Число этих освобождающихся мест невелико по сравнению с числом организмов, которое может продуцировать популяция за то же время в соответствии с потенциальным коэффициентом размножения. Соответственно, значительная часть потенциально возможного увеличения популяции не будет реализована, и освобожденные места будут заняты только очень небольшой ее долей. Если потенциальный прирост популяции в состоянии равновесия за бесконечно малое время составляет $b_1 N_1$ и определенная часть (η) этого прироста

захватывает освобождающиеся места, очевидно, что часть, равная $(1 - \eta)$, останется нереализованной. Механизм такой "нереализации" является конечно разным для разных животных. Тогда, как и ранее, интенсивность борьбы за существование, или отношение нереализованной части потенциального увеличения к реализованной части будет равно:

$$i = \frac{(1 - \eta)b_1N_1}{\eta b_1N_1} = \frac{1 - \eta}{\eta} \dots\dots\dots(10')$$

(6) Все изложенное показывает, что логистическая кривая Фергелъст-Перля представляет из себя очень простое, и вместе с тем количественное выражение тех процессов борьбы за существование, которые происходят между особями однородной группы по мере ее роста. В дальнейшем мы увидим, насколько усложняется дело, когда происходит конкуренция между особями двух различных групп, например двух видов. Но не следует думать, что внутригрупповая конкуренция очень проста. Хотя в большинстве случаев симметричная логистическая кривая, с которой мы имели дело, действительно выражает рост однородной популяции, иногда появляются некоторые осложняющие факторы, и для некоторых видов кривые асимметричны, т.е. их вогнутая и выпуклые части неодинаковы. Хотя наши рассуждения от этого не меняются, но нам приходится считаться уже с большим числом переменных, которые осложняют картину. Здесь мы можем присоединиться к точке зрения, высказанной по этому поводу, но в связи с другими проблемами, русским биофизиком П. П. Лазаревым (1923):

"Для построения теории особенно является выгодным, если экспериментальные методы и наблюдения не дают сразу данных, обладающих большой степенью точности, и таким образом позволяют не учитывать массу второстепенных сопутствующих явлений, которые затрудняют установление простых эмпирических закономерностей. В этом отношении, например, наблюдения Тихо де Браге, давшие Кеплеру материал для создания его

законов, были по точности как раз достаточны, чтобы характеризовать движения планет вокруг солнца в первом приближении. Если бы, наоборот, Кеплер получил те точнейшие наблюдения, которые можно иметь в наше время, то, конечно, его попытка нахождения эмпирического закона не могла бы привести из-за сложности всего явления к простым и достаточно ясным результатам и не дала бы этому Ньютону того материала, из которого создалась теория всемирного тяготения".

"Положение наук, в которых методы экспериментирования и теория развиваются параллельно друг другу, оказывается таким образом более благоприятным, чем тех областей знания, где опытная методика далеко обгоняет теорию, как это напр. наблюдается в некоторых областях экспериментальной биологии, и тогда развитие теории делается более трудным и сложным" (стр. 6).

Таким образом, нам не стоит сейчас бояться простоты логистической кривой и критиковать ее с этой точки зрения. На данной стадии она как раз достаточна для того, чтобы рационально построить теорию борьбы за существование, а второстепенные сопутствующие обстоятельства исследователи выяснят при дальнейшей работе⁴.

⁴ Типичным возражением против дифференциальных логистических уравнений является их простота, то, что они не отражают всей "сложности" роста популяции низших организмов. В Главе V мы увидим, что это замечание в некоторой степени справедливо для некоторых популяций простейших. В определенных случаях реализация биотического потенциала действительно происходит не путем *постепенного уменьшения* при уменьшении неиспользованных возможностей роста. Но это не должно пугать тех, кто хоть немного зна-

$\frac{K - N}{K}$ яв-
ком с методологией современной физики: очевидно, что выражение $\frac{K - N}{K}$ является лишь первым приближением к тому, что в действительности существует, и, если необходимо, может быть легко переведено в более общую форму введением перед некоторого коэффициента, который будет изменяться в процессе роста культуры. (Дальнейшее обсуждение этого вопроса см. в Главе V).

(7) Применение количественных методов в экспериментальной биологии связано с такими трудностями, и оно уже не раз приводило к таким неправильным результатам, что читатель вправе весьма скептически отнестись к излагаемому нами материалу. Может считаться установленным, что дифференциальные уравнения, вводимые из наблюдаемых в опыте кривых, могут рассматриваться лишь как эмпирические выражения, и они не проливают никакого света на те факторы, от которых в действительности зависит рост популяции. Единственным правильным путем, как указывает Грэй (1929), является "непосредственное изучение факторов, контролирующих рост популяции, и выражение этих факторов в количественной форме. Таким путем могут быть получены действительные дифференциальные уравнения, и они после интегрирования будут гармонировать с результатами, полученными при наблюдении роста" (стр.271). Поэтому в излагаемой ниже экспериментальной работе мы большое внимание уделили непосредственному изучению факторов, контролирующих рост в наиболее простых популяциях дрожжевых клеток. При этом оказалось, что *величина сопротивления среды, определенная нами в результате чисто физиологического исследования, полностью совпала с величиной сопротивления среды, вычисленной по логистическому уравнению*, при использовании последним в качестве эмпирического выражения роста. Этим способом мы доказали, что логистическое уравнение действительно выражает механизм роста числа одноклеточных организмов в ограниченном микрокосмосе. Более детально все это будет изложено в следующей главе.

III

(1) Мы теперь достаточно подготовлены для того, чтобы заняться математическими уравнениями борьбы за существование и критически отнестись к вкладываемым в них предпосыл-

кам. Прежде всего мы остановимся на случае конкуренции двух видов за общее место в микрокосмосе, который был впервые чисто теоретически рассмотрен Вито Вольтерра в 1926 году. Экспериментальное изучение этого случая было произведено Гаузе в 1932 году и одновременно Лотка (1932) подверг его дальнейшему теоретическому анализу.

Если в ограниченном микрокосмосе происходит конкуренция двух видов за использование общего места, то мы можем произвести совершенное расширение предпосылок, заключающихся в логистическом уравнении. При этом наши рассуждения будут одинаковыми как в случае конкуренции за общую пищу, так и в том случае, когда накопление продуктов жизнедеятельности, а не недостаток пищевых запасов является ограничивающим фактором роста.

Скорость роста каждого из конкурирующих видов в смешанной популяции зависит от (1) потенциального прироста популяции данного вида (b_1N_1 или b_2N_2) и (2) неиспользованной возможности роста для этого вида, подобно тому, как это имело место в популяциях первого и второго вида растущих отдельно. Но неиспользованная возможность роста для данного вида в смешанной популяции будет сложной величиной. Она будет показывать, сколько мест "еще не занято" для этого вида при наличии одновременно растущего второго вида, который поглощает пищу, выделяет продукты жизнедеятельности, и тем самым отнимает часть мест. Условимся по-прежнему обозначать число особей первого вида N_1 , хотя, как мы увидим в дальнейшем, в ряде случаев нам придется оперировать не числом особей, а массами видов, и мы введем соответствующие изменения. В буквальной форме неиспользованную возможность роста, или степень осуществления потенциального прироста для первого вида

$$\frac{K_1 - (N_1 + m)}{K_1}$$

в смешанной популяции можно выразить так: $\frac{K_1 - (N_1 + m)}{K_1}$, где K_1 максимально возможное число особей этого вида при его свободном росте в данных условиях; N_1 уже накопившееся число особей первого вида к данному моменту в смешанной популя-

ции, а m "число мест" первого вида, выраженное числом особей этого вида, которое занято особями второго вида к данному моменту. Для полной ясности сравним выражения неиспользованной возможности роста для первого вида в смешанной популяции с выражением неиспользованной возможности при его отдельном росте. В последнем случае неиспользованная возможность роста определяется разностью (выраженной в относительной форме) между максимально возможным числом мест и тем числом мест, которое уже занято первым видом. Для смешанной популяции мы вместо этого пишем разность между максимально возможным числом мест для этого вида и числом мест, уже занятых *нашим видом вместе с другим*, который растет одновременно.

(2) Постараемся выразить величину m через число особей второго вида в данный момент, которое непосредственно доступно нашему наблюдению. В природе, наверное, невозможно найти два таких вида, которые были бы совершенно равноценны в отношении всех своих требований и использования среды, т.е. у которых особи поглощали бы в среднем совершенно одинаковые количества пищи и выделяли бы одинаковые количества продуктов жизнедеятельности того же самого состава. Если такие случаи и существуют, то, как правило, разные виды используют среду неодинаково. Поэтому число особей второго вида, накопившееся к данному моменту времени в смешанной популяции, в отношении занятого ими места, пригодного для первого вида совершенно не эквивалентно такому же числу особей первого вида. Особи второго вида заняли некоторое большее или меньшее место. Если N_2 выражает число особей второго вида в смешанной популяции в данный момент, то занятое ими место в микрокосмосе, пригодное для первого вида и *выраженное числом особей первого вида*, будет равно $m = \alpha N_2$. Таким образом, коэффициент α является коэффициентом, переводящим число особей второго вида в число занятых ими мест первого вида. Он показывает степень влияния одного вида на неиспользованную возможность роста другого. В самом деле, если интересы видов не сталкиваются и в микрокосмосе они занимают места различ-

ного типа или различные "ниши", то степень влияния одного вида на возможность роста другого, или коэффициент α , будет равен нулю. Если виды претендуют на одну и ту же нишу и в отношении использования среды более или менее равноценны, то коэффициент будет близок к единице. И, наконец, если один вид использует среду очень не экономно, т.е. каждая особь поглощает очень много пищи, или выделяет большое количество продуктов жизнедеятельности, то особь этого вида занимает такое большое место в микрокосмосе, за счет которого другой вид мог бы создать много особей, и коэффициент будет велик, т.е. особь одного вида займет место многих особей другого вида. Если мы вспомним здесь о специфичности продуктов жизнедеятельности, о всех тех удивительно сложных взаимоотношениях, которые могут осуществляться между видами, то поймем какую большую услугу может нам оказать коэффициент борьбы за существование α , объективно устанавливающий число мест, пригодных для первого вида, которые занимает каждая особь второго вида.

Пользуясь коэффициентом α , мы можем выразить неиспользованную возможность роста для первого вида в смешанной

популяции в такой форме:
$$\frac{K_1 - (N_1 + \alpha N_2)}{K_1}$$
.

Совершенно аналогично, неиспользованная возможность роста для второго вида в смешанной популяции

будет:
$$\frac{K_2 - (N_2 + \beta N_1)}{K_2}$$
. Здесь коэффициент борьбы за существование β показывает степень влияния каждой особи первого вида на число мест, пригодных для жизни второго вида. Эти два выражения позволяют судить о том, в какой степени потенциальный прирост каждого вида осуществляется в смешанной популяции.

(3) Как мы уже говорили, разбирая уравнения Росса, смешанные популяции характеризуются непрерывным влиянием друг на друга составляющих их компонентов. Скорость роста первого вида зависит от того, какое число мест уже занято им самим и вторым видом к данному моменту. Возрастая, он увели-

чивает число занятых мест и тем самым влияет на рост второго вида и себя самого. Мы можем по-прежнему ввести следующие обозначения:

$\frac{dN_1}{dt}, \frac{dN_2}{dt}$ = скорость роста числа особей первого и второго вида в смешанной популяции;

N_1, N_2 = число особей первого и второго вида в смешанной популяции в данный момент;

b_1, b_2 = возможные коэффициенты увеличения числа особей первого и второго вида;

K_1, K_2 = максимально возможные числа особей первого и второго вида в данных условиях при их свободном росте.

α, β = коэффициенты борьбы за существование.

Скорость роста числа особей первого вида в смешанной популяции определяется его потенциальной скоростью ($b_1 N_1$), которая в каждый данный бесконечно малый промежуток времени осуществляется в зависимости от относительного числа еще

незанятых мест $\frac{K_1 - (N_1 + \alpha N_2)}{K_1}$. Аналогичная зависимость имеет место и у второго вида. В результате процесс одновременного роста двух видов может быть выражен такой системой совместных дифференциальных уравнений:

$$\left. \begin{aligned} \left\{ \begin{array}{l} \text{Скорость роста} \\ \text{первого вида в} \\ \text{смешанной попу-} \\ \text{ляции} \end{array} \right\} &= \left\{ \begin{array}{l} \text{Потенциальный} \\ \text{прирост популя-} \\ \text{ции первого вида} \end{array} \right\} \times \left\{ \begin{array}{l} \text{Степень осущест-} \\ \text{вления потенци-} \\ \text{ального прироста} \end{array} \right\} \\ \left\{ \begin{array}{l} \text{Скорость роста} \\ \text{второго вида в} \\ \text{смешанной попу-} \\ \text{ляции} \end{array} \right\} &= \left\{ \begin{array}{l} \text{Потенциальный} \\ \text{прирост популя-} \\ \text{ции второго ви-} \\ \text{да} \end{array} \right\} \times \left\{ \begin{array}{l} \text{Степень осущест-} \\ \text{вления потенци-} \\ \text{ального прироста} \end{array} \right\} \end{aligned} \right\}.$$

(11)

Переведа это на язык математики, мы получим:

$$\left. \begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= b_1 N_1 \frac{K_1 - (N_1 + \alpha N_2)}{K_1} \\ \frac{dN_2}{dt} &= b_2 N_2 \frac{K_2 - (N_2 + \beta N_1)}{K_2} \end{aligned} \right\} \dots\dots\dots(12)$$

Написанные нами уравнения борьбы за существование количественно выражают процесс конкуренции между двумя видами за овладение некоторым ограниченным микрокосмосом. В основе их лежит мысль о том, что каждый вид обладает определенным потенциальным коэффициентом размножения, но осуществлению этих потенциальных возможностей двух видов ($b_1 N_1$ и $b_2 N_2$) мешают четыре непрерывных процесса, тормозящие рост: (1) первый вид, возрастая, уменьшает возможность роста самого себя (накопление N_1), (2) второй вид, возрастая, уменьшает возможность роста первого (αN_2), (3) второй вид по мере роста уменьшает возможность роста самого себя (накопление N_2) и (4) первый вид, накапливаясь, уменьшает возможность роста второго (βN_2). Вопрос о том, победит ли первый вид второй, или он будет побежден вторым, определяется, с одной стороны, свойствами каждого из этих видов, взятых отдельно, т.е. потенциальными коэффициентами возрастания в данных условиях (b_1, b_2) и небольшими числами особей (K_1, K_2). Но когда два вида приходят между собой в контакт, то на сцену появляются новые коэффициенты борьбы за существование α и β , характеризующие степень влияния одного вида на рост другого и участвующие согласно уравнению (12) в создании успеха первого или второго вида.

(4) Здесь уместно отметить, что уравнение (12) в том виде, как оно написано, не позволяет никакого равновесия между конкурирующими видами, занимающими одну и ту же нишу, и приводит к полному вытеснению одного из них другим. Это отмеча-

лось Вольтерра (1926), Лотка (1932b) и даже ранее Холдейном (1924), и в отношении экспериментального подтверждения и дальнейшего анализа этой проблемы мы отсылаем читателя к Главе V. Здесь мы хотели бы только заметить, что это непосредственно очевидно из уравнения (12). Стационарное состояние

отмечается когда как $\frac{dN_1}{dt}$ так и $\frac{dN_2}{dt}$ исчезают $\left(\frac{dN_1}{dt} = \frac{dN_2}{dt} = 0 \right)$, и

математические соображения показывают, что при *обычных* значениях α и β невозможно одновременное существование положительных значений как для $N_{1,\infty}$ так и для $N_{2,\infty}$. Один из видов должен будет в конце концов исчезнуть. Это очевидно находится в соответствии с биологическими наблюдениями. Как мы указывали в Главе II, оба вида выживают неограниченно долго, только если они занимают различные ниши в микрокосмосе, в котором они имеют преимущество перед конкурентами. Экспериментальные исследования таких сложных систем ведутся одновременно с написанием настоящей работы.

(5) Мы только что разобрали очень важное уравнение конкуренции двух видов за общее место в микрокосмосе и нам остается сделать несколько исторических замечаний. Это уравнение для несколько более узкого случая конкуренции двух видов за общую пищу впервые было предложено итальянским математиком Вито Вольтерра в 1926 году, который не был знаком ни с работами Перля. Вольтерра исходил из того, что увеличение

числа особей следует закону геометрической прогрессии: $\frac{dN}{dt} = bN$ но что по мере накопления числа особей N , коэффициент возрастания b уменьшается в первом приближении пропорционально этому накоплению $(b - \lambda N)$, где λ коэффициент пропорциональности, и мы получаем:

$$\frac{dN}{dt} = (b - \lambda N)N \dots\dots\dots(13)$$

Легко показать, как заметил Лотка, что уравнение Воль-

терра (13) совпадает с уравнением логистической кривой Фергелст-Перля (9). В самом деле, если скорость роста, приходящуюся на одну особь, мы назовем относительной скоростью роста и обозначим как: $\frac{1}{N} \frac{dN}{dt}$, то уравнение (13) примет такой вид: :

$$\frac{1}{N} \cdot \frac{dN}{dt} = b - \lambda N \dots\dots\dots(14)$$

Это позволяет нам сформулировать уравнение (13) таким образом: относительная скорость роста является линейной функцией числа особей N , так как bN есть уравнение прямой линии. Если мы теперь возьмем уравнение логистической кривой Фергелст-Перля (9): $\frac{dN}{dt} = bN \frac{K - N}{K}$ и произведем такие преобразования:

$$\frac{dN}{dt} = bN \left[1 - \frac{1}{K} N \right]; \frac{1}{N} \cdot \frac{dN}{dt} = b \left[1 - \frac{1}{K} N \right] \text{ то мы}$$

получим следующее:

$$\frac{1}{N} \cdot \frac{dN}{dt} = b - \frac{b}{K} N \dots\dots\dots(15)$$

т.е. оказывается, что логистическая кривая обладает тем свойством, что относительная скорость роста линейно уменьшается с возрастанием числа особей (как это отметил Винзор, 1932). Следовательно, выражение (13), согласно которому из коэффициента возрастания b мы должны отнять некоторую величину, пропорциональную накопившемуся числу особей для получения скорости роста, и выражение (9), по которому мы должны умножить геометрический прирост bN на некоторую "степень его существования", совпадают друг с другом, так как в основе обоих лежит более широкое математическое предположение о линейной зависимости относительной скорости роста числа особей.

Вольтерра произвел расширение уравнения (13) для конкуренции двух видов за общую пищу, допустив, что присутствие N_1 особей первого вида, уменьшило количество пищи h_1N_1 , а присутствие N_2 особей второго вида уменьшило количество пищи на h_2N_2 . Поэтому оба вида вместе уменьшили количество пищи на

$h_1N_1+h_2N_2$, и коэффициент возрастания числа особей первого вида уменьшился в связи с убылью пищи:

$$b_1 - \lambda_1 (h_1 N_1 + h_2 N_2) \dots\dots\dots(16)$$

Но для второго вида степень влияния убыли пищи на коэффициент размножения b_2 будет иной (λ_2), и мы получим

$$b_2 - \lambda_2 (h_1 N_1 + h_2 N_2) \dots\dots\dots(17)$$

Исходя из этого, Вольтерра (1926) написал такие совместные дифференциальные уравнения конкуренции двух видов за общую пищу:

$$\left. \begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= [b_1 - \lambda_1 (h_1 N_1 + h_2 N_2)] N_1 \\ \frac{dN_2}{dt} &= [b_2 - \lambda_2 (h_1 N_1 + h_2 N_2)] N_2 \end{aligned} \right\} \dots\dots\dots(18)$$

Эти уравнения являются, следовательно, естественным развитием принципа логистической кривой, и с ними совпадает уравнение (12), написанное Гаузе (1932). В самом деле, уравнение (12) мы можем преобразовать таким образом:

$$\left. \begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= b_1 N_1 \left[1 - \left(\frac{1}{K_1} N_1 + \frac{\alpha}{K_1} N_2 \right) \right] \\ \frac{dN_2}{dt} &= b_2 N_2 \left[1 - \left(\frac{1}{K_2} N_2 + \frac{\beta}{K_2} N_1 \right) \right] \end{aligned} \right\} \text{или}$$

$$\left. \begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= b_1 N_1 \left[1 - \left(\frac{1}{K_1} N_1 + \frac{\alpha}{K_1} N_2 \right) \right] N_1 \\ \frac{dN_2}{dt} &= b_2 N_2 \left[1 - \left(\frac{1}{K_2} N_2 + \frac{\beta}{K_2} N_1 \right) \right] N_2 \end{aligned} \right\} \dots\dots\dots(19)$$

Результат преобразования показывает, что уравнение (12), совпадая с уравнением (18), не включает никаких параметров, относящихся к потреблению пищи, а просто выражает процесс межвидовой конкуренции в терминах самих растущих популяций. Как мы увидим дальше, уравнение (12) действительно осуществляется в эксперименте.

IV

(1) В настоящей книге наше главное внимание будет посвящено экспериментальному изучению борьбы за существование, и поэтому нас интересуют только те самые начальные этапы математических исследований, которые уже подвергались экспериментальной проверке. Вместе с тем, мы имеем в виду прежде всего биологов и поэтому не хотим затруднять их излишним математическим материалом. Все это заставляет нас ограничиться рассмотрением лишь немногих основных уравнений, отсылая интересующихся математическими вопросами к оригинальным

исследованиям Вольтерра, Лотка и других.

Сейчас мы остановимся на втором важном уравнении борьбы за существование, выражающем процесс пожирания одного вида другим. По своей идее это уравнение очень близко к разобранным нами ранее уравнению Росса, и оно было впервые предложено Лотка (1932), а затем независимо Вольтерра (1926). После уже изложенного материала оно не должно представлять для нас никаких трудностей. Рассмотрим процесс пожирания вида-жертвы N_1 другим видом-хищником N_2 . Мы можем написать в общей форме:

$$\left. \begin{aligned} \left\{ \begin{array}{l} \text{Изменение числа} \\ \text{жертв в единицу} \\ \text{времени} \end{array} \right\} &= \left\{ \begin{array}{l} \text{Естественный} \\ \text{прирост жертв} \\ \text{в единицу време-} \\ \text{ни} \end{array} \right\} - \left\{ \begin{array}{l} \text{Уничтожение} \\ \text{жертв хищни-} \\ \text{ками в единицу} \\ \text{времени} \end{array} \right\} \\ \left\{ \begin{array}{l} \text{Возрастание числа} \\ \text{хищников в} \\ \text{единицу времени} \end{array} \right\} &= \left\{ \begin{array}{l} \text{Возрастание числа} \\ \text{хищников в резуль-} \\ \text{тате пожирания} \\ \text{жертв в единицу} \\ \text{времени} \end{array} \right\} - \left\{ \begin{array}{l} \text{Смертность} \\ \text{хищников в} \\ \text{единицу вре-} \\ \text{мени} \end{array} \right\} \end{aligned} \right\}$$

(20)

Введем теперь следующие обозначения:

$$\frac{dN_1}{dt} = \text{скорость возрастания числа жертв};$$

b_1 = коэффициент естественного прироста жертв (рождаемость минус смертность);

$b_1 N_1$ = естественный прирост числа жертв в данный момент;

$f_1(N_1 N_2)$ = функция, характеризующая уничтожение жертв хищниками в единицу времени. Последнее тем больше, чем больше число хищников (N_2) и чем больше число самих жертв

(N_1) ;

$\frac{dN_2}{dt}$ = скорость возрастания числа хищников;

$F(N_1, N_2)$ = функция, характеризующая рождаемость и смертность хищников

Тогда уравнение (20) мы можем перевести на математический язык, написав:

$$\left. \begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= b_1 N_1 - k_1 N_2 N_1 \\ \frac{dN_2}{dt} &= k_2 N_2 N_1 - d_2 N_2 \end{aligned} \right\} \dots\dots\dots(21)$$

Уравнение (21) выражает наличие непрерывной зависимости роста жертв от числа хищников и прироста хищников от числа жертв в данный момент. Оно обладает интересным свойством периодичности, которое было отмечено как Лотка (1920), так и Вольтерра (1926). По мере возрастания числа хищников, жертвы уменьшаются в числе⁵, но когда жертвы оказались очень малочисленными, то хищники, благодаря недостатку пищи, начинают умирать⁶, и вслед за этим создается возможность для роста жертв, которые снова увеличиваются в числе. Как мы увидим дальше, экспериментальное исследование поставит перед нами этот вопрос в совершенно неожиданной форме.

⁵ При значительном количестве хищников (N_2), количество жертв, пожираемых в единицу времени ($k_1 N_1 N_2$), больше естественного прироста численности жертвы за это же время ($+b_1 N_1$), и ($b_1 N_1 - k_1 N_1 N_2$) становится отрицательной величиной.

⁶ При небольшой численности жертв (N_1) увеличение численности хищников

вследствие поглощения жертв ($+k_2N_1N_2$) меньше смертности хищников ($-dN_2$), и $k_2N_1N_2 - dN_2$) становится отрицательной величиной.

(2) Мы не будем более детально разбирать уравнение (21), так как оно лишь схематически передает процесс пожирания одного вида другим и первые же произведенные нами экспериментальные исследования указали на необходимость замены его другим несколько более сложным уравнением.

Рассмотрим по-прежнему основные предпосылки уравнения (21), опираясь на имеющийся у нас экспериментальный материал. Прежде всего, остановимся на росте хищника и постараемся выразить его зависимость от числа жертв. В самой общей форме скорость роста числа особей хищного вида выражается некоторым геометрическим приростом $\frac{dN_2}{dt}$, который осуществляется в зависимости от неиспользованной возможности роста. Эта неиспользованная возможность является функцией числа жертв в данный момент: $f(N_1)$. Следовательно,

$$\frac{dN_2}{dt} = b_2 N_2 f(N_1) \dots\dots\dots(22)$$

Наиболее просто было бы предположить, что геометрический прирост числа хищников осуществляется прямо пропорционально числу жертв (λN_1), т.е. во сколько раз больше число жертв, во столько же раз больше и степень осуществления потенциального геометрического прироста. Если бы наша система была очень проста, то мы могли бы сказать вместе с Лоткой и Вольтерра, что число встреч второго вида с первым пропорционально произведению числа особей второго вида на число особей первого ($\alpha N_1 N_2$), (где α коэффициент пропорциональности) и поэтому прирост числа хищников должен быть прямо пропорционален числу жертв. Действительно, если число жертв N_1 увеличилось в два раза и стало $2N_1$, то число их встреч с хищниками

также увеличилось в два раза и стало равным $\alpha N_2 \alpha 2N_1$ вместо $N_1 N_2$. Следовательно и прирост хищников, если бы он был прямо пропорционален числу встреч, вместо прежнего,

равного $b_2 N_2 \lambda N_1$ стал бы равным $\frac{dN_2}{dt} = b_2 N_2 \lambda 2N_1$, и относительный прирост (приходящийся на одного хищника) был

$$\frac{1}{N_2} \frac{dN_2}{dt} = b_2 \lambda 2N_1$$

бы поэтому: . Другими словами, относи-

$$\frac{1}{N_2} \frac{dN_2}{dt}$$

тельный прирост был бы линейной функцией числа жертв N_1 , т.е. по мере увеличения концентрации жертв соответствующее увеличение относительного прироста хищников предполагалось бы по прямой линии (ab на рис. 7). Но опыт показывает следующее: если мы изучим влияние возрастания числа жертв в единице объема на прирост от одного хищника в единицу времени, то найдем, что этот прирост увеличивается вначале быстро, а потом медленно, и приближается к некоторой постоянной величине. Дальнейшее увеличение плотности жертв не вызывает увеличения прироста от одного хищника и связано даже с некоторым замедлением в росте последних. Это относится, конечно, к разбираемым нами ниже случаям и частично связано, по-видимому, с вредным влиянием продуктов жизнедеятельности жертв на хищников. Угнетение роста хищников наблюдалось при исключительно большой плотности жертв, которая не имела места в наших обычных опытах. Поэтому в интересующих нас пределах мы можем выразить зависимость прироста на одного хищника от числа жертв в единице объема с помощью кривой, вначале быстро возрастающей, а затем приближающейся к некоторой асимптоте. Такая кривая изображена на рис. 7 (ac). На оси абсцисс нанесено число жертв (N_1), а на оси ординат относитель-

ный прирост числа хищников $\left(\frac{1}{N_2} \frac{dN_2}{dt} \right)$, т.е. скорость роста, приходящаяся на одного хищника при различном числе жертв.

Уравнение кривой, связывающей относительный прирост хищников с числом жертв, мы выбираем эмпирически, считая, что кривая рис. 7 проще всего может быть выражена уравнением $y = a(1 - e^{-kx})$,

что в нашем случае принимает вид:

$$\frac{1}{N_2} \frac{dN_2}{dt} = b_2(1 - e^{-\lambda N_1}) \dots\dots\dots(23)$$

По мере возрастания числа жертв, как указано на рис. 7, прирост, приходящийся на одного хищника, увеличивается, постепенно приближаясь к наибольшему возможному или потенциальному приросту b_2 .

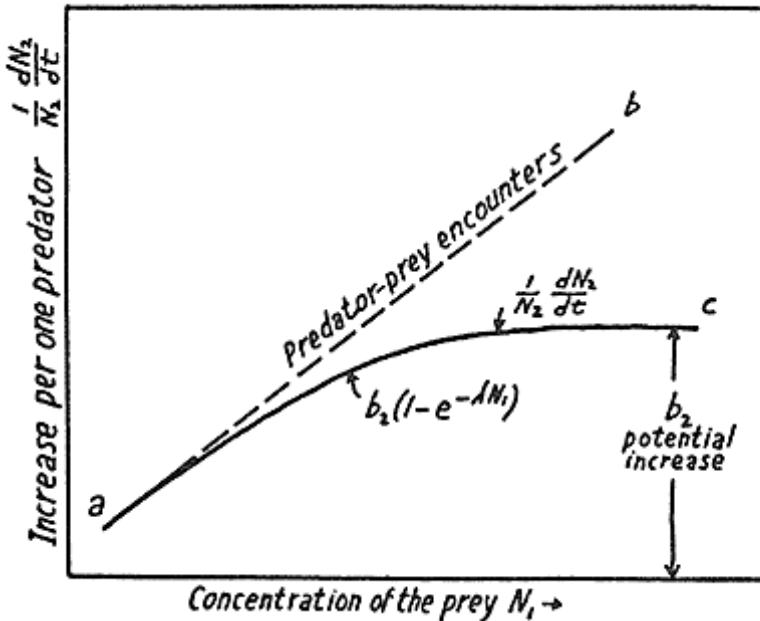


Рис. 7. Соотношение между относительным увеличением количества хищников и концентрацией жертв.

⁷ Это наиболее простое выражение кривой данного типа, которое широко используется в современной биофизике. Оно выведено из допущения, что скорость увеличения пропорциональна еще не использованной возможности увеличения, взятой в абсолютной форме. Экспериментальное подтверждение представлено в Главе VI.

Смысл уравнения (23) заключается в том, что вместо предположения о линейной зависимости относительного прироста, которое оказывалось справедливым для случая конкуренции за общую пищу, разобранного раньше, мы делаем теперь следующий шаг и выражаем нелинейную зависимость прироста на одного хищника от числа жертв. Мы выражаем количественно ту мысль, что по мере возрастания числа жертв в единице объема (N_1) относительный прирост хищников также возрастает, но все медленнее и медленнее, приближаясь к некоторому наибольшему возможному приросту от одного хищника b_2 . Все это станет более понятным, когда мы перейдем к анализу экспериментального материала. Там же мы остановимся и на значении коэффициента λ в уравнении (23).

(3) У нас теперь возникает вопрос о выражении естественного прироста жертвы. Как уже было отмечено раньше, рост жертвы в ограниченном микрокосмосе при отсутствии хищника можно выразить в форме потенциального геометрического прироста $b_1 N_1$, который в каждый момент времени осуществляется лишь частично в зависимости от неиспользованной возможности

$$\frac{K_1 - N_1}{K_1}$$

роста. Следовательно, для естественного прироста числа жертв в единицу времени мы можем написать:

$$\frac{dN_1}{dt} = b_1 N_1 \frac{K_1 - N_1}{K_1}. \dots\dots\dots(24)$$

Нетрудно видеть, что при наличии хищника, пожирающего жертв, выражение неиспользованной возможности роста для этих последних примет более сложный вид. Сама неиспользованная возможность роста по-прежнему будет выражаться разностью (выраженной в относительной форме) между максимальным числом мест, возможным в данных условиях (K_1) и уже занятым числом мест, но только присутствующее в данный момент число особей (N_1) при наличии хищника уже не отражает числа "уже занятых" мест. В самом деле, съеденная хищником популяция жертв наряду с присутствующей в данный момент использовала среду, т.е. поглотила пищу и выделила продукты жизнедеятельности. Следовательно, использованность среды определяется суммой присутствующей популяции (N_1) и съеденной (n)⁸, и выражение неиспользованной возможности роста для жертвы примет такой вид:

$$\frac{K_1 - (N_1 + n)}{K_1} \dots\dots\dots(25)$$

⁸ Эти расчеты справедливы только для случая конкуренции за определенное ограниченное количество энергии (см. Главу V). Иными словами, мы допускаем, что питательная среда не меняется в ходе эксперимента. С изменением среды в короткие интервалы времени (как описано в Главе V) условие n исчезает, и ситуация упрощается.

Здесь мы приходим к очень интересному представлению о том, что *изменение определенной биологической системы определяется не только ее состоянием в данный момент, но что прошлая история системы оказывает существенное влияние наряду с ее теперешним состоянием.* Этот факт, конечно, очень

широко распространен и в самой общей форме о нем можно прочесть почти в каждом учебнике экологии. В математической форме на влияние предшествующих моментов на борьбу за существование в данный момент впервые указали Лотка и Вольтерра применительно к некоторым другим вопросам.

(4) Мы можем сейчас закрывать глаза на те трудности, которые имеют место в области математического исследования борьбы за существование. Мы начали эту главу со сравнительно простого уравнения малярии Росса, которое относится к идеализированной обстановке, и где мы умышленно пренебрегли целым рядом моментов. Как только мы захотели приблизиться к реальному случаю, осуществляющемуся в эксперименте, нам пришлось вносить одно усложнение за другим, и мы пришли в конце концов к довольно сложной системе. Но ведь наши эксперименты были поставлены с одноклеточными организмами, где имело место огромное число особей (у дрожжей), небольшая продолжительность поколений и практически равномерная рождаемость. Здесь явления конкуренции протекали в своей самой простой форме. Какие огромные трудности должны, следовательно, возникнуть перед нами при попытках рационального выражения роста более сложных систем⁹. Имеет ли вообще смысл развивать это направление?

⁹ Представление об этом можно получить из недавних статей Стэнли (1932) и Бэйли (1933), которые сделали попытку сформулировать уравнение борьбы за существование для различных популяций насекомых.

На этот вопрос может быть дан только один ответ: у нас сейчас нет другого пути кроме исследования элементарных процессов борьбы за существование в очень простой обстановке. Только интенсивная дальнейшая работа сможет разрешить во-

прос о более сложных системах. Сейчас можно указать на два основных условия, которые должны выполняться при математическом исследовании борьбы за существование, чтобы избежать серьезных ошибок и следующих за ними разочарований в самом направлении исследований: (1) Уравнения роста популяции должны составляться в терминах самих популяций, т.е. в терминах числа особей, или лучше массы, составляющей определенную популяцию. Никогда не следует забывать, что даже в такой области как физическая химия только после того, как количественно сформулировали течение реакций в терминах самих реакций, сделали попытку объяснения некоторых из них на основе кинетической теории газов. (2) Количественное выражение роста популяции должно вестись параллельно с непосредственным изучением факторов, контролирующих рост. Только в тех случаях, когда результаты, выводимые нами из уравнений, *подтверждаются данными, получаемыми с помощью совершенно других методов, при непосредственном изучении факторов, ограничивающих рост*, мы можем быть уверены в справедливости наших количественных теорий.

ГЛАВА IV О МЕХАНИЗМЕ КОНКУРЕНЦИИ У ДРОЖЖЕВЫХ КЛЕТОК

(1) Никакие математические теории не могут быть приняты биологами без самой тщательной экспериментальной проверки. Мы можем только присоединиться к тем замечаниям, которые были сделаны анонимным автором в журнал *Nature* (1931) по поводу математической теории борьбы за существование, предложенной Вольтерра.

"Все эти уравнения заимствованы из математической физики и сами по себе они еще не убедительны для биологов. А между тем к экспериментальным исследованиям, которые могли бы их проверить, в сущности еще и не приступали". Прежде всего, у многих могут появиться весьма законные сомнения: выражают ли приведенные в предыдущей главе уравнения борьбы за существование сущность процессов конкуренции, или они являются чем-то совершенно искусственным? Все хорошо помнят попытки чисто формально изучить явления наследственности, вычисляя сходство между предками и потомками, которое не позволило проникнуть в механизм этих процессов и было в дальнейшем совершенно оставлено. Чтобы рассеять эти сомнения и показать, что приведенные уравнения действительно выражают механизм конкуренции, мы обратимся сейчас к экспериментальному изучению довольно простого случая, где оказывается возможным непосредственно измерять факторы, управляющие борьбой за существование, и таким путем проверить справедливость наших теоретических уравнений.

Вообще говоря, биологам обычно приходится иметь дело с эмпирическими уравнениями. Смысл таких эмпирических уравнений прекрасно отражен в следующих словах Раймонда Перля (1930):

"Почти в каждой области науки исследователь сталкивается с проблемой такого сорта: он имеет ряд наблюдений, обладающих

определенной закономерностью и, с другой стороны, отклонения от этой закономерности. Совершенно очевидно, что он стремится выявить эту закономерность и уменьшить отклонения от нее. На основании своего опыта он уверен в том, что та закономерность, следы которой он видит, действительно существует, и зависит от истинного закона соотношений между изучаемыми переменными, и что отклонения в значительной степени являются результатом случайных причин. Он хотел бы найти выражение по возможности точное, или по крайней мере приближающееся к точной закономерности, если таковая существует. Другими словами, требуется найти математическое выражение функциональной зависимости между переменными".

"С самого начала надо указать, что, к сожалению, математике неизвестны методы, которые заранее могли бы сообщить, какая функция является лучшей для математического выражения данного ряда данных. Выбор правильной математической функции зависит от сочетания хорошей оценки и удачи. Правильная оценка в значительной степени зависит от большой практики. То, что мы называем удачей в этой области, имеет ту же самую основу. Человек, обладающий опытом в прикладной математике, сразу видит, какой класс математических выражений будет похож на течение наблюдений. Кроме того он знает, что внося столько констант в уравнение, сколькими наблюдениями он располагает, он получит кривую, точно проходящую через все точки, но в результате та цель, с которой это делалось, окажется недостигнутой, так как вместо того, чтобы подчеркнуть закон и уменьшить отклонения от него, он как раз подчеркнет отклонения и, наверное, потеряет все шансы нахождения закона".

"Математических функций с небольшим числом констант сравнительно немного... В общем мы живем в мире организованном согласно сравнительно немногим и сравнительно простым математическим функциям. Какую из них мы выберем для описания определенной группы наблюдений, зависит, как уже говорилось, только от правильной оценки и опыта. Более высокого руководства не существует". (стр. 407-408).

(2) Перед нами сейчас стоит совершенно другая задача, которая не раз возникала и в других областях точного естествознания, и которая является вторым этапом, следующим за установлением первых чисто эмпирических закономерностей, лишенных математической теории. Эта задача состоит в том, *что из ясно поставленных и определенных гипотез, вероятных на основании собранного опытного материала, выводятся чисто математические следствия, связывающие наблюдаемые в опыте величины в виде количественных закономерностей, доступных опытной проверке.* В результате создается математическая теория явлений, наблюдаемых в данной области знания.

Уравнения борьбы за существование представляют из себя, как раз такие теоретические уравнения, которые были выведены на основании определенных гипотез о потенциальных коэффициентах размножения видов и участия этих видов в использовании ограниченной возможности роста. Проверка такого теоретического уравнения борьбы за существование в сущности сводится к следующему: 1) мы должны определить в опыте потенциальные коэффициенты размножения видов; 2) на основании непосредственного изучения факторов, ограничивающих рост, мы должны определить степень влияния одного вида на возможность роста другого, т.е. коэффициенты борьбы за существование; 3) подставив все эти величины в теоретическое уравнение, мы должны получить в результате полное совпадение с экспериментальными данными, если наша математическая теория правильно связывает между собой найденные в опыте коэффициенты.

Эти три необходимых условия проверки теоретических уравнений нам кажется необходимым несколько видоизменить, учитывая исключительно сложную обстановку при процессах конкуренции двух видов за общее место в микрокосмосе. Мы поступаем следующим образом: 1) определив потенциальные коэффициенты размножения, мы переходим прямо к (3), т.е. на основании экспериментальных данных, пользуясь нашими уравнениями, как чисто эмпирическими выражениями, т.е. исходя из того, что они *должны описывать* измеренные нами величины, мы вычисляем те

эмпирические коэффициенты борьбы за существование, при которых уравнения действительно описывают экспериментальные данные. Только после этого мы переходим к (2) и *сравниваем эти эмпирически найденные коэффициенты борьбы за существование с теми, которых следует ожидать на основании непосредственного изучения ограничивающих рост факторов. Если при этом эмпирические коэффициенты совпадут с теоретическими, то правильность математической теории будет доказана.*

Этот способ проверки математической теории принят нами потому, что совпадения теоретических коэффициентов с эмпирическими можно ожидать только в редких случаях. Один из таких случаев, который представляет из себя, наверное, скорее исключение, чем правило, описывается нами в этой главе. Эта малая вероятность совпадения коэффициентов связана с тем, что рост популяций обычно зависит от большого числа факторов, многие из которых (напр. продукты жизнедеятельности) мы не научились еще точно определять, и влияние одного вида на возможность роста другого осуществляется в этих условиях весьма сложным образом. В результате эмпирические коэффициенты борьбы за существование, вычисляемые по уравнению, которое в некоторых случаях уже подверглось проверке, может явиться путеводной нитью для изучения самого механизма влияния одного вида на рост другого.

II

(1) Для проверки наших дифференциальных уравнений борьбы за существование, мы обратились к популяциям дрожжевых клеток. Дрожжевые клетки разводились нами в жидкой питательной среде, где они питались растворенными в воде веществами и выделяли в окружающую среду определенные продукты жизнедеятельности. Благодаря большому практическому значению дрожжей для пищевой индустрии, исследованию их роста посвящено огромное количество работ. В результате этих работ довольно точно известно, какие вещества нужны для роста дрожжей, и каков химический состав выделяемых ими продуктов жизнедеятельности.

Для изучения междувидовой конкуренции нами было взято два вида дрожжей: 1) чистая линия обычных пекарских дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* штамм XII и 2) чистая линия дрожжей *Schizosaccharomyces kephir* выведенная в Москве в Институте Спиртовой Промышленности и полученная нами от д-ра Первозванского. Оба эти вида обладают способностью расти как в анаэробных условиях, так и при доступе кислорода. Хорошо известно, что процессы жизнедеятельности связаны с непрерывным расходом энергии, для добывания которой служат определенные химические реакции. В этом случае, когда рост дрожжей протекает в отсутствие кислорода, такой энергетической реакцией является расщепление сахара на спирт и углекислоту, и в питательной среде происходит накопление большого количества продукта жизнедеятельности этилового спирта. Если мы изменим условия культивирования и создадим непосредственный доступ кислорода к растущим дрожжевым клеткам, то у нас наряду с сохранением процесса брожения часть энергии (различная у различных видов) будет доставляться окислительными процессами, при которых происходит непосредственное сжигание сахара до углекислоты. При промышленном производстве дрожжей, когда желают получить накопление спирта в культуре, то производят разведение дрожжей почти без доступа кислорода, если же спирт не нужен и задачей является получение большого количества самих дрожжевых клеток, то производят непрерывное и очень интенсивное продувание воздуха через растущую культуру, при котором гигантски возрастают окислительные процессы. Как дрожжи *Saccharomyces cerevisiae* так и *Schizosaccharomyces kephir* вызывают спиртовое брожение и обладают способностью часть энергии получать окислительным путем, но они отличаются между собой по интенсивности окислительного и бродительного процессов. Пекарские дрожжи *Saccharomyces cerevisiae* хорошо растут в отсутствие кислорода, так как брожение является для них мощным источником энергии и они в значительной степени сохраняют брожение и при доступе кислорода (при культивировании в эрленмейеровских колбах без продувания воздуха), лишь в небольшой степени пользуются окислением. Что касается нашего вида *Schizosaccharomyces*, то он в анаэробных условиях растет крайне медленно. Однако при доступе кислорода он в

известной степени переходит на окислительный источник энергии, скорость роста у него возрастает и он приближается по своим свойствам к *Saccharomyces*. Следовательно, *Saccharomyces* представляют из себя клетки с резко выраженной бродительной способностью, а *Schizosaccharomyces* являются клетками более окислительного типа. Смешивая эти виды, мы получаем чрезвычайно удобный объект для изучения междувидовой конкуренции в различных условиях среды.

(2) Культивирование дрожжей нами производилось в стерильных условиях, на питательной среде, называемой "дрожжевой водой". Эта среда приготавливалась следующим образом: 20 г сухих прессованных пивных дрожжей растворялось в 1 л дистиллированной воды, затем они кипятились 1/2 часа в кипятильнике Коха, отфильтровывались через трепел, добавлялось 5% сахара и среда стерилизовалась в автоклаве. Среда такого типа чрезвычайно благоприятна для роста дрожжей, так как дрожжевой экстракт содержит все необходимые для них питательные материалы. Недостатком является то, что мы не знаем точного химического состава этой среды, и поэтому каждая серия опытов должна производиться раствором одного и того же приготовления. Но в общем, этот метод позволяет создать достаточно стандартные условия культивирования.

Питательная среда стерилизовалась в большом общем сосуде и затем асептически разливалась в маленькие сосуды для культивирования, предварительно простерилизованные сухим жаром, т.е. подвергнутые нагреванию до 180° в течение 3 часов. Этот способ имеет большие преимущества перед стерилизацией питательной жидкости непосредственно в маленьких сосудах для культивирования. Дело в том, что при нагревании жидкости в стеклянной посуде в автоклаве даже при пользовании лучшими сортами стекла, последнее может несколько изменить состав питательной жидкости и тем самым создать большой разноряд в начальных условиях отдельных микрокосмов. Применявшиеся нами сосуды для культивирования принадлежали к двум типам: 1) для создания условий недостаточного количества кислорода мы пользовались

обычными пробирками с диаметром 13 мм. В такую пробирку наливалось 10 см^3 питательной среды и толщина слоя жидкости была около 80 мм. 2) Для создания лучшей аэрации культивирование производилось в маленьких эрленмейеровских колбах с диаметром около 50 мм, и при наливании 10 см^3 питательной жидкости толщина слоя последней достигала 7-8 мм. В этих условиях слой жидкости был почти в 10 раз тоньше, чем в пробирках (рис. 8).

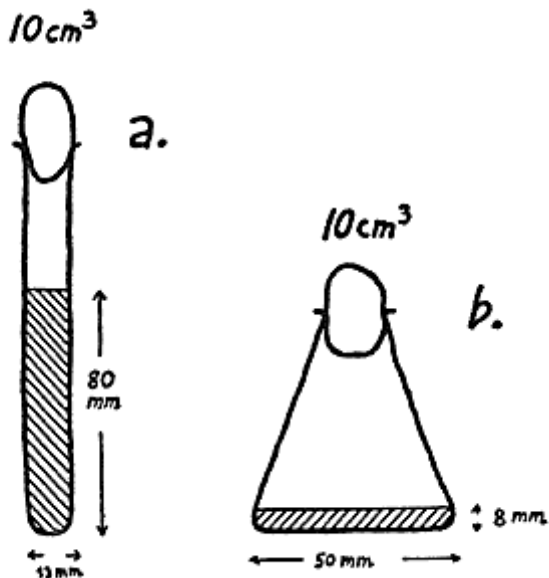


Рис. 8. Сосуды для роста дрожжей: (а) пробирка; (б) колба Эрленмейера.

Как эрленмейеровские колбы, так и пробирки затыкались ватными пробками. Опыты поставленные в колбах, фигурируют в дальнейшем под названием "аэробных", а опыты в пробирках обозначены как "анаэробные".

(3) В стерильную питательную среду производился посев дрожжевых клеток. При этом большое внимание было обращено на стандартизацию посевного материала, так как для получения точных и сравнимых результатов вносимые нами клетки должны

находиться в определенном физиологическом состоянии. Для посева всегда брались клетки из пробирок, в которых только что закончился рост. Для анаэробного посева *Saccharomyces* служили культуры в возрасте 48 часов развивавшиеся при

28°C, а медленно растущий *Schizosaccharomyces* брался для анаэробного посева в возрасте 5 дней при 28°C. Перед посевом содержимое пробирки взбалтывалось и определенное число капель болтушки вносилось стерильной пипеткой в питательную среду. При этом нам необходимо было внести одинаковое начальное количество того и другого вида, или другими словами одинаковые начальные массы. Так как предварительно было найдено, что масса дрожжей в единице объема питательной жидкости в анаэробных пробирках, закончивших рост и предназначенных для посева у *Schizosaccharomyces* в 2,5 раза меньше, чем у *Saccharomyces*, то для внесения начальных одинаковых масс мы брали 2 капли равномерной болтушки *Saccharomyces* и 5 капель *Schizosaccharomyces*. В том случае, когда нужно было создать смешанную культуру, мы брали две капли первого вида плюс пять капель второго вида¹. Необходимо приготавливать вполне однородную взвесь дрожжей и самый посев производить быстро, чтобы избежать ошибок, зависящих от опускания клеток в пипетке, которой производится посев. На это обстоятельство указывает Ричардс (1932) и Клем (1933). Все опыты ставились нами в термостате при температуре 28°C.

(4) После посева нам необходимо было изучить рост числа массы дрожжевых клеток, и, с другой стороны, проследить и измерить изменение факторов среды. Измерение числа дрожжевых клеток в единице объема не представляет трудностей, и для этого обычно пользуются камерой Тома, которая служит для подсчета эритроцитов. Для определения числа клеток мы поступали следующим образом: брались три пробирки (или колбы) одинакового возраста, взбалтыванием получалась равномерная взвесь дрожжевых клеток, из каждой пробирки всасывался пипеткой 1 см³ жидкости и сливался в чистую пробирку, где 3 см³, полученные из трех пробирок фиксировались 3 см³ 20% H₂SO₄. Этим путем сгла-

живались индивидуальные колебания отдельных культур и получалась известная "средняя болтушка" из трех пробирок, фиксированный материал разводился водой в той или иной степени и затем в камере Тома определялось число клеток в единице объема.

¹ Очень точное равенство засеваемых биомасс двух видов не является необходимым. Важно только, чтобы одно и то же количество каждого вида вносилось в смешанную популяцию и в отдельно растущую культуру, что при нашей технике экспериментирования легко выполнимо.

Ричардс (1931) в своей интересной работе подробно остановился на методике изучения роста дрожжей, причем он отмечает, что подсчет числа клеток является весьма достоверным методом. Что касается возможных источников ошибок, то он указывает на следующие: 1) пробная группа, помещенная в счетную камеру не вполне соответствует типу данной популяции и 2) клетки не вполне равномерно располагаются в счетной камере. Для устранения этих ошибок необходимо брать несколько пробных групп из "средней болтушки" и просчитывать большое число квадратов. Обычно мы поступали так: фиксированная болтушка тщательно перемешивалась перед взятием пробной группы, бралось пипеткой несколько капель, вносилось в камеру Тома и подсчитывалось 10 квадратов. Последовательно бралось 6 таких пробных групп и общее число сосчитанных квадратов достигало 60. Иногда мы довольствовались и меньшим числом квадратов.

В таблицах во всех случаях приведено среднее число клеток в одном большом квадрате камеры Тома, при разведении, соответствующем фиксированному материалу (т.е. в два раза жиже исходной взвеси), которое принято за норму. Само собой разумеется, что подсчеты производились обычно при значительно больших разведениях и они соответственно пересчитывались на принятый стандарт. Несколько слов следует еще добавить относительно под-

счета клеток в смешанных культурах. После некоторой практики различение наших видов дрожжей не представляет никакой трудности, так как клетки *Saccharomyces* значительно крупнее, чем *Schizosaccharomyces* и отличаются по своему строению.

(5) Число дрожжевых клеток, да еще принадлежащих к различным видам, не позволяет нам составить представления об их массе. Между тем как раз массы видов имеют исключительно большое значение для процессов борьбы за существование. В самом деле, единица массы данного вида связана обычно определенными соотношениями с количеством потребленной ею пищи или с количеством выделенных продуктов жизнедеятельности или, вообще говоря, с факторами, ограничивающими рост. *Поэтому уравнения борьбы за существование наиболее правильно составлять в терминах масс видов*, а не в терминах числа особей, которые связаны более сложными соотношениями с ограничивающими рост факторами. Так как размеры особей у различных видов не одинаковы, то коэффициенты перевода числа особей в потребленную ими пищу могут очень резко отличаться друг от друга и тем самым сильно осложнять картину конкуренции.

Чтобы перейти от числа дрожжевых клеток первого и второго вида, сосчитанного в определенный момент к массам этих видов, мы должны принять во внимание, что 1) клетки первого вида отличаются от клеток второго вида по своему объему; 2) этот средний объем клетки каждого вида может изменяться в процессе роста (Ричардсоном, 1928, было показано, что средняя величина клетки *Saccharomyces cerevisiae* различна на различных стадиях роста) и 3) виды могут обладать различным удельным весом. Тогда, умножив объем всех клеток определенного вида в данный момент времени на их удельный вес, мы получим вес данных организмов, позволяющий нам судить об их массе. Принимая для упрощения, что клетки наших видов дрожжей близки друг к другу по удельному весу, мы можем для получения представления о массах клеток произвести измерение объемов занимаемых каждым видом дрожжевых клеток.

(б) Для измерения объемов дрожжей мы воспользовались способом центрифугирования. Содержимое тех пробирок или колб, в которых производился подсчет числа клеток, отцентрифугировалось в течение минуты в специальной пробирке на электрической центрифуге, делающей 4000 оборотов в минуту (обычно порциями по 10 куб. см.). После этого верхняя жидкость сливалась и осевшие на дно дрожжевые клетки взбалтывались с небольшим количеством оставшейся жидкости. Эта болтушка с помощью пипетки помещалась в градуированную стеклянную трубку диаметром 3,5 мм. В ней производилось вторичное центрифугирование в течение 1,5 минут и затем с помощью лупы быстро определялся объем осадка. Для устранения ошибок, связанных с различной степенью сжатия дрожжей в различных случаях, всегда наливалось такое количество болтушки, чтобы осадок не превышал 10 делений градуированной трубки, и в случае необходимости вторичное центрифугирование производилось в несколько приемов. За единицу объема нами принимался объем дрожжей, занимающих одно деление градуированной трубки.

Метод центрифугирования может быть подвергнут критике, так как согласно Ричардсу (1932) даже при применении суперцентрифуги Гарвея не удается получить плотную массу клеток, и между ними остаются промежутки. Если мы примем во внимание, что размер клеток меняется в течение роста, и что в смешанных популяциях двух видов мы имеем дело с клетками различного размера, то теоретически рассуждая, это должно привести к очень различной степени сжатости клеток в различных случаях и объем клеток определенный с помощью центрифугирования как будто еще не позволяет судить об их массе. Но, как показывают измерения, часть которых будет приведена в дальнейшем, возникающие при этом ошибки не велики и способ центрифугирования для наших целей оказывается вполне надежным.

При изучении роста популяции дрожжей трудно производить наблюдения над одной и той же культурой в связи с необходимостью строгого соблюдения стерильности среды и неповрежденности клеток. Поэтому большое число пробирок одновременно

засевалось в начале опыта; в определенный момент производились определения в группе пробирок, затем эти пробирки отбрасывались и дальнейшие определения производились уже на новых пробирках.

III

(1) После такого детального рассмотрения всей техники культивирования дрожжевых клеток мы можем наконец перейти к тому вопросу, который нас прежде всего интересует: как происходит размножение дрожжей в микрокосмосе с ограниченным запасом энергии и какие факторы ставят предел росту культуры? Начнем с рассмотрения кинетики роста в анаэробных условиях. На рис. 9 изображен рост объема дрожжей *Saccharomyces cerevisiae*, согласно данным одного из опытов, поставленных в 1930 г. Мы ясно видим, что увеличение биомассы происходит вначале медленно, затем ускоряется, а потом замедляется приближаясь к некоторой постоянной величине. Кривая роста является асимметричной, т.е. ее вогнутая часть не составляет зеркального изображения выпуклой части; первая из них является сравнительно крутой, а вторая более пологой. Но эта асимметрия не резко выражена и, изучая рост в первом приближении к действительности, мы можем пренебречь ею.

В опытах такого типа немедленно после посева дрожжевых клеток начинается интенсивное размножение и почти не имеет места так называемый lag-период, т.е. период крайне слабого начального роста, связанного с приспособлением клеток к среде, на что указывает Ричардс (1932). Это зависит от того, что для посева мы пользовались свежими дрожжевыми клетками, развивавшимися на среде одинакового состава со средой, употреблявшейся в опытах.

(2) Исследование формы кривой, изображающей процесс накопления биомассы в популяции дрожжевых клеток, ни в какой степени не позволяет нам судить о том, какие факторы управляют ростом популяции и ставят предел накоплению биомассы. То об-

стоятельство, что кривая роста является S-образной и напоминает хорошо известную химикам автокаталитическую кривую, еще совершенно не доказывает, что изучаемое явление имеет что-нибудь общее с автокатализом. Вопрос о природе процесса роста дрожжей в ограниченном микрокосмосе может быть решен только с помощью специальных опытов. Такие опыты были поставлены Ричардсом (1928) и подтверждены Клемом (1933).

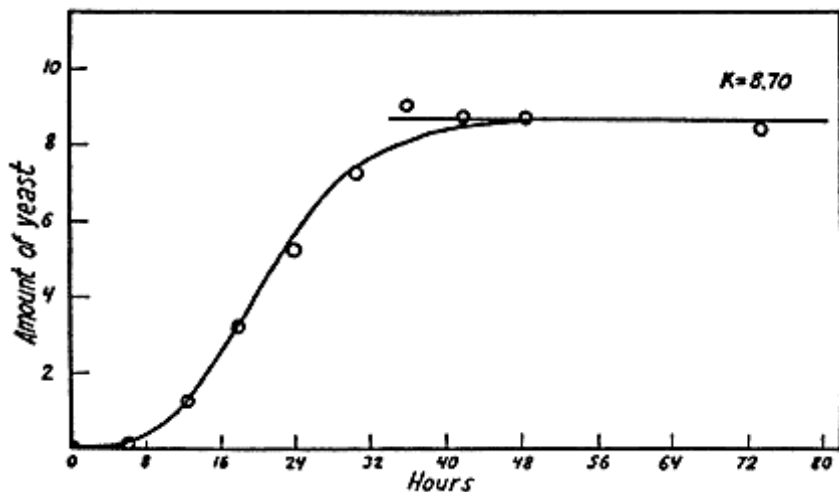


Рис. 9. Рост дрожжей *Saccharomyces cerevisiae*. в объемной культуре.

Из Gause (1932a).

Мы уже не раз говорили о том, что процесс размножения организмов является потенциально неограниченным и протекает по закону геометрической прогрессии, и что ограничения в этот процесс вносятся внешней средой. По отношению к дрожжам это обстоятельство указал Слатор (1913) и Ричардс точно проверил его следующим образом: контрольная культура после посева дрожжей была предоставлена самой себе, и в ней рост числа клеток пройдя S-образную кривую, приостановился. В экспериментальной культуре через очень короткие промежутки времени (3) часа произво-

дидась смена среды и тем самым условия все время сохранялись постоянными и благоприятными для роста. В этих условиях происходило размножение организмов по закону геометрической прогрессии: в каждую единицу времени популяция возрастала в некоторое строго определенное число раз. Относительная скорость роста (т.е. скорость роста, приходящаяся на единицу популяции) сохранялась все время постоянной; таким образом никакой автокатализ не имел здесь места. На рис. 10 приведены данные Ричардса. Налево показаны кривые роста числа клеток в единице объема: S-образная кривая в контроле и экспоненциально возрастающая при

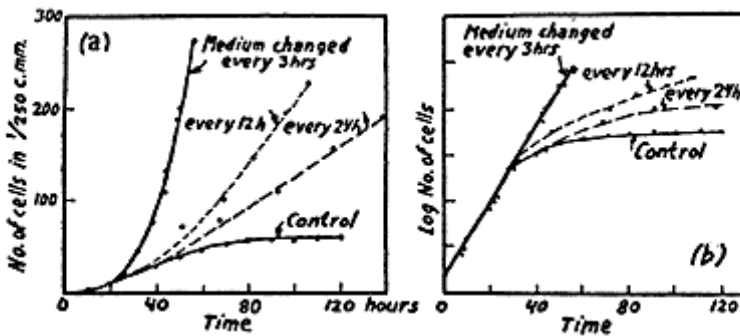


Рис. 10. Кривые роста дрожжей *Saccharomyces cerevisiae*. (a) Рост числа клеток (b) То же в логарифмической шкале. Из Richards (1928a).

непрерывно сменяемой среде. В том, что экспоненциально возрастающая кривая соответствует геометрическому росту можно легко убедиться следующим образом: если против абсолютных значений времени нанести логарифмы числа клеток, то мы получим прямую линию (см. правую часть рис. 10, заимствованного у Ричардса). Как известно, этим свойством обладает как раз геометрическая прогрессия. Близкие результаты получил и Клем (1933).

Опыты Ричардса ясно показывают, что в основе роста популяции дрожжей лежит потенциальное геометрическое размножение клеток. Но оно не может полностью осуществиться благо-

даря ограниченными размерами микрокосмоса и, следовательно, ограниченному числу мест. Эта ограниченность числа мест превращает геометрический рост в S-образный. Нетрудно видеть, что опыт привел нас к тем самым предпосылкам, которые лежат в основе логистического уравнения роста Перля (см. гл.3, уравн. 8 и 9). Это уравнение как раз дает нам S-образную кривую, исходя из того, что рост зависит от некоторого потенциально возможного геометрического возрастания, которое в каждый момент времени осуществляется в той или иной степени в зависимости от неиспользованной возможности роста в этот момент.

В уравнении Перля неиспользованная возможность роста выражена в терминах самой популяции, т.е. в форме относительно малого числа еще незанятых мест. Это является очень большим преимуществом, как мы неоднократно убедимся впоследствии. Неиспользованная возможность роста часто зависит от многих факторов, и перевод "числа незанятых мест" на язык этих факторов может оказаться нелегким делом.

(3) Этим вопросом нам предстоит сейчас заняться: каковы те факторы среды, которые угнетают рост популяции дрожжей и в конце концов приостанавливают его? Здесь, конечно, нельзя ожидать какого-нибудь универсального ответа, и мы имеем в виду лишь наши условия культивирования. Природа ограничивающих факторов в такой обстановке была разъяснена главным образом исследованиями Ричардса. Когда в пробирке при почти строго анаэробных условиях прекращается рост дрожжей, то в питательной среде еще есть значительное количество пищи и энергии сахара и других необходимых для роста веществ. В последнем убеждает простой опыт, произведенный Ричардсом (1928); если в момент окончания роста в микрокосмос внести молодых дрожжевых клеток, то они дадут прирост и популяция несколько увеличится. Следовательно, нет недостатка в необходимости для роста веществ. Наличие значительного количества сахара в момент окончания роста было установлено химически, и в наших опытах это было даже более резко выражено, чем у Ричардса, так как у нас начальная концентрация сахара была равна 5%, а у него 2%.

Если рост прекращается раньше, чем исчерпаны запасы пищи и энергии, то мы, очевидно, должны искать объяснения этого в каких-то изменениях среды. Этот вопрос был изучен Ричардсом и привел его к заключению, что решающее значение здесь имеет накопление этилового алкоголя. Как уже отмечалось, при росте дрожжей в пробирках при почти строго анаэробных условиях источником свободной энергии для них является расщепление сахара на спирт и углекислоту. Сахар почти целиком используется в качестве энергетического источника и лишь в очень небольшой степени служит пищевым материалом. В результате в среде накапливается значительное количество энергии, довольно точно соответствующее потребленному сахару. Такие кривые накопления алкоголя, взятые из работы Гаузе (1932) изображены на рис. 11. Здесь приведены результаты двух опытов,

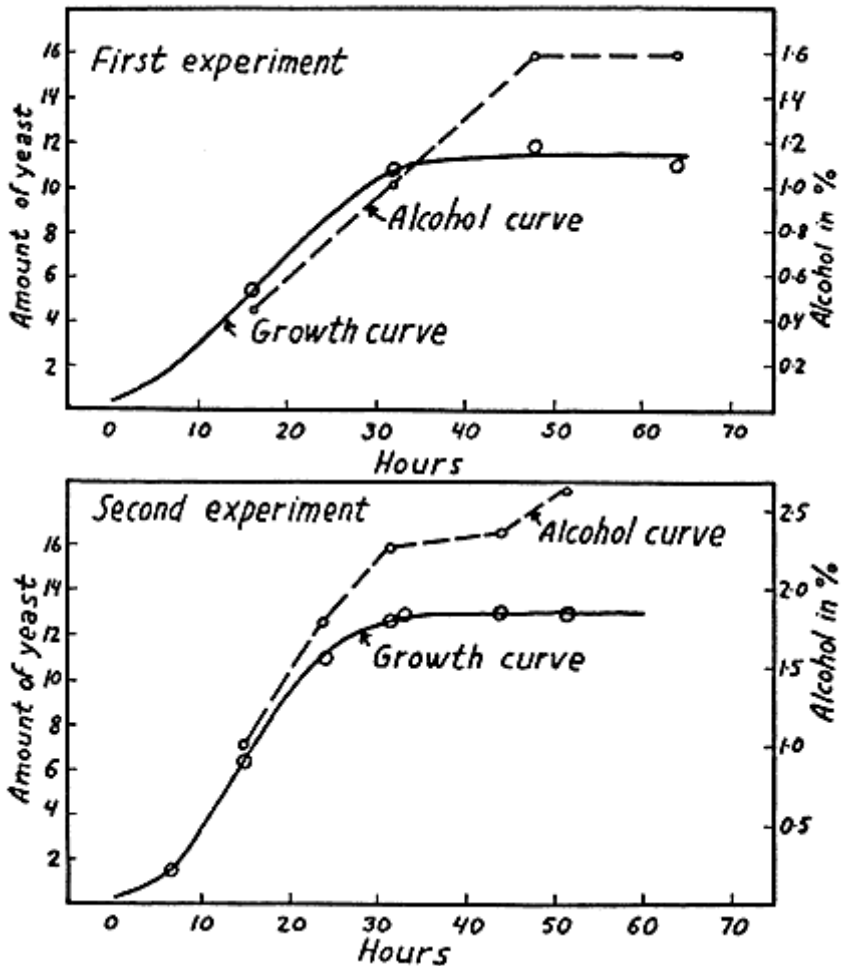


Рис. 11. Рост в объеме и накопление спирта *Saccharomyces cerevisiae* в пробирках. Из Gause (1932b).

поставленных в пробирках на дрожжевой воде, но несколько различной концентрации. В обоих случаях в первое время накопление алкоголя (и, следовательно, потребление сахара) происходит почти пропорционально накоплению объема дрожжей. Иными словами, жизнедеятельность клеток и накопление их биомассы протекают параллельно. Затем рост дрожжей прекращается, но ал-

коголь продолжает накапливаться. Следовательно, в момент роста в среде еще есть источник энергии сахар, жизнедеятельность клеток и накопление алкоголя продолжают и после прекращения роста биомассы.

Произведенное Ричардсом микроскопическое изучение популяции дрожжевых клеток в момент прекращения роста показало следующее. Дрожжевые клетки продолжают интенсивно почковаться, но как только почка отделяется от материнской клетки, то она погибает. Таким образом, неблагоприятные химические изменения среды, разрушая наиболее чувствительное звено в популяции, ведут к прекращению роста последней. Согласно Ричардсу, накапливающийся продукт жизнедеятельности этиловый алкоголь и является тем фактором, который убивает молодые почки и прекращает рост. Это было показано им экспериментально: при добавлении 1,2% этилового алкоголя к питательной среде максимальная величина популяции составляла (при постоянной кислотности) 65% от величины популяции в контроле. Следовательно, добавление алкоголя привело к тому, что критическая концентрация продуктов жизнедеятельности, при которой прекращается рост, создалась здесь при более низком уровне накопления биомассы.

Эти данные подверглись критике со стороны Клема (1933), который ставил опыты на пивном сусле, а не на синтетической среде Вильямса, с которой работал Ричардс, и не получил угнетения роста при добавлении небольшого количества алкоголя, соответствующего тому количеству, которое обычно накапливается в культуре в момент прекращения роста. Согласно Клему, алкоголь лишь при концентрации свыше 3% начинает угнетать рост и лишь концентрации около 7% обладают отчетливо выраженным тормозящим влиянием. Поставленные мною опыты на дрожжевой воде при 5% концентрации сахара подтвердили данные Ричардса, а не Клема. На рис. 12 приведены результаты нескольких опытов. Уровень насыщающей популяции

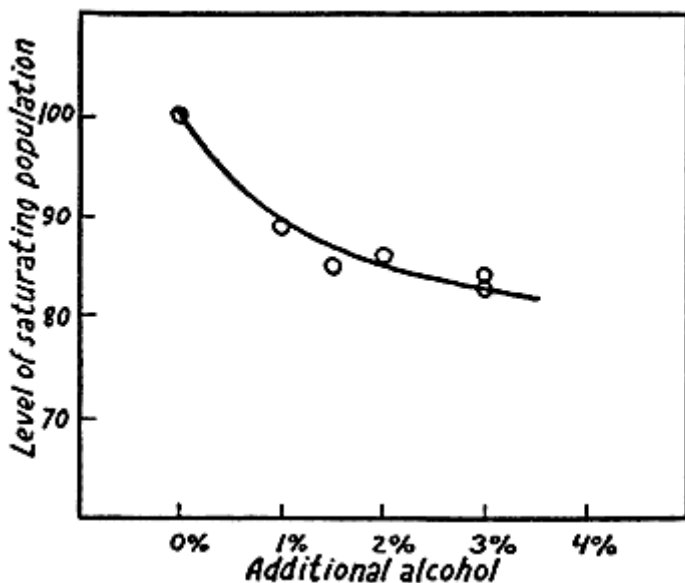


Рис. 12. Влияние дополнительного спирта на уровень насыщающей популяции *Saccharomyces cerevisiae* в пробирках.

в контроле был принят за 100, а уровни насыщающих популяций в культурах с тем или иным процентом алкоголя (добавленные перед посевом дрожжей при всех прочих равных условиях) были выражены в процентах от уровня популяции в контроле. Этот рисунок показывает, что уже 1% алкоголя довольно значительно снижает уровень насыщающей популяции. Как мы видели раньше (рис. 11, снизу), в момент прекращения роста в наших условиях концентрация алкоголя близка к 2% (при обычном составе среды) и эта концентрация без сомнения достаточно высока, чтобы быть ответственной за остановку роста.

Клем выдвинул интересное соображение о том, что остановка роста зависит от определенного соотношения между концентрацией продуктов жизнедеятельности и пищевых веществ, т.е. алкоголя и сахара. Другими словами, критическая концентрация алкоголя, останавливающая рост, не носит характера чего-то абсолютного. При небольшой концентрации сахара сравнительно сла-

бая концентрация алкоголя уже препятствует росту, но если мы увеличим количество сахара, то эта концентрация алкоголя окажется уже недостаточной для остановки роста и последний будет продолжаться. Это соображение совершенно справедливо и оно подтверждается многими экспериментальными данными. Но как отмечает сам Клем, отношение алкоголь/сахар в момент остановки роста также варьирует в довольно широких пределах (критическое рассмотрение рис. 53-54 на стр. 80-81 его работы показывают, что даже для концентраций сахара 1-5% оно не сохраняется постоянным и его вычисления не совсем точны).

(4) Все изложенное выше мы можем резюмировать следующим образом: в наших условиях культивирования прекращение роста популяции дрожжевых клеток наступает раньше истощения пищевых и энергетических ресурсов микрокосмоса. Непосредственной причиной остановки роста является накопление этилового алкоголя, убивающего наиболее чувствительное звено популяции молодых почек. Эта критическая концентрация алкоголя не носит характера чего-то абсолютного, и в первом приближении мы можем сказать, что прекращение роста связано с наступлением определенного соотношения между концентрацией продуктов жизнедеятельности и пищевых веществ: алкоголя и сахара. Нам предстоит теперь ответить на вопрос, поставленный раньше: на язык каких факторов среды следует перевести "число незанятых мест" или "неиспользованную возможность роста" в популяции дрожжевых клеток в наших условиях культивирования? Так как рост популяции прекращается при наступлении определенного соотношения между алкоголем и сахаром, то может быть и неиспользованную возможность роста следует как-нибудь связать с этим соотношением? Между тем это было бы ложным выводом из правильных предпосылок. Заметим сразу, что здесь дело идет о двух различных вещах: (1) Если бы мы хотели чисто теоретически рассчитать уровень насыщающей популяции в нашем микрокосмосе, то мы конечно должны были бы учитывать соотношение между алкоголем и сахаром, и постараться рассчитать момент наступления определенного соотношения между ними. Но, наверное, нам сразу пришлось бы внести целый ряд поправок, так как здесь при-

нимают участие и многие другие факторы. (2) Условия стоящей перед нами задачи совершенно иные. Мы заранее знаем при каком уровне биомассы прекратился рост и каково при этом значение различных факторов среды. Нам нужно только для различных моментов времени, предшествующих окончанию роста, перевести "неиспользованную возможность роста" на язык факторов, ограничивающих рост. Ограничивающим фактором у нас всегда является алкоголь, убивающий молодые почки. Как бы сильно другие факторы среды и состояние самих клеток не передвигали абсолютное значение критической концентрации алкоголя, сущность дела от этого не меняется. Следовательно, *неиспользованную возможность роста или число "еще незанятых мест" можно просто определить по разности между характерной для определенных условий и каждый раз устанавливаемой на опыте "критической концентрацией" алкоголя в момент прекращения роста, и концентрацией алкоголя в данный момент времени.* Накопление биомассы дрожжей в момент прекращения роста везде обозначается через K , а количество биомассы в данный момент через y . Продукция алкоголя на единицу массы в первое время довольно постоянна и лишь немного возрастает перед прекращением роста (см.рис.4). Принимая продукцию алкоголя на единицу массы постоянной для всего процесса роста в виде самого первого приближения к действительности, мы легко можем перейти от данного (y) и максимального (K) количества биомассы путем умножения их на некоторые коэффициенты к данной и критической концентрации алкоголя.

(5) Нетрудно видеть, что заранее отказываясь от попыток нахождения некоторого универсального уравнения роста, предсказывающего уровень насыщающей популяции в любых условиях и пользуясь логистическим уравнением, мы выражаем механизм роста однородной популяции организмов рационально, очень просто, и в полном согласии с экспериментальными данными. Попытки нахождения универсальных уравнений вряд ли привели бы к удовлетворительным результатам, и во всяком случае, все это оказалось бы слишком сложным для математической теории борьбы за существование в смешанной популяции из двух видов. Одной из основных мыслей в настоящей книге вообще является то, что вся-

кие количественные теории роста популяции должны создаваться лишь для строго определенных циклов или эпох роста, в пределах которых господствуют одни и те же ограничивающие факторы и сохраняется неизменным некоторый регулирующий механизм.

Опыты с дрожжами указывают также на одно важное условие экспериментального исследования популяций. Мы должны создавать такую обстановку опытов, при которой зависимость роста от одного ограничивающего фактора была бы достаточно резко выражена. В случае дрожжей мы должны иметь достаточно высокую концентрацию сахара и других необходимых веществ, чтобы алкоголь в полной мере мог проявить свою роль. Как мы убедимся в следующей главе, экспериментируя с простейшими, очень легко поставить опыты в такой сложной обстановке и при вмешательстве такого большого числа факторов, что попытки нахождения некоторых основных количественных законов не будут иметь никакого успеха.

IV

(1) Рассматривая рост однородных популяций дрожжевых клеток, мы только подготавливались к тому, чтобы перейти к изучению борьбы за существование между двумя видами в смешанной популяции. Это последнее проще всего начать с анализа кинетики роста. Прежде всего рассмотрим опыты 1931 года. Нами были получены данные о росте в анаэробных условиях объема и числа клеток у двух видов дрожжей *Saccharomyces* и *Schizosaccharomyces*, культивируемых отдельно и в смешанной популяции в двух независимых сериях опытов. В этих двух сериях было изучено 111 отдельных микрокосмосов, причем каждая цифра основана на трех наблюдениях. Рис. 13 графически изображает рост объема дрожжей. Мы можем здесь убедиться в том свойстве *Schizosaccharomyces*, которое уже было отмечено раньше: чрезвычайно медленный рост в анаэробных условиях. Отметим также, что его популяция достигает значительно более низкого уровня, чем у *Saccharomyces*. Масса смешанной популяции также уступает в своем уровне массе свободно растущего *Saccharomyces*.

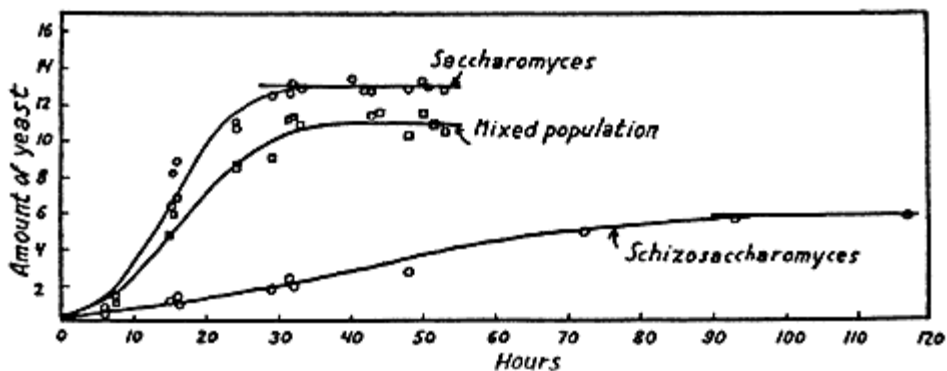


Рис. 13. Рост в объеме *Saccharomyces cerevisiae*, *Schizosaccharomyces kephir* и смешанной популяции в двух сериях опытов. Анаэробные условия. Из Gause (1932b).

Вычисление объема, занимаемого каждым видом в смешанной популяции, было произведено следующим образом. Прежде всего мы определили среднее число клеток, приходящееся на единицу объема при свободном росте *Saccharomyces* и *Schizosaccharomyces*. Оказалось, что среднее число клеток, приходящееся на единицу объема, изменяется при росте культуры, как это и было установлено Ричардсом. Но эти изменения невелики и для дальнейших вычислений мы можем воспользоваться средними величинами для всего цикла роста. Так у *Saccharomyces* в первой серии опытов на единицу объема приходится в среднем 16,59 клеток, а у более мелкого вида *Schizosaccharomyces* 57,70 клеток. На основании этих средних величин мы вычислили по числу клеток того и другого вида в смешанной популяции в данный момент времени объемы, занимаемые тем и другим видом в смешанной популяции (в опытах 1932 года, приводимых ниже, мы пользовались для вычисления не такими генеральными средними, а исходили каждый раз из среднего числа клеток, наблюдавшегося в данный момент времени).

Сумма вычисленных этим способом объемов наших видов в смешанной популяции в определенный момент времени должна

совпадать с фактически определенным методом центрифугирования объемов смешанной популяции в данный момент. В первой серии опытов суммы вычисленных объемов несколько меньше фактически наблюдавшихся и причины этого нам известны. Во второй серии опытов эти причины были устранены, и совпадение между суммами вычисленных объемов и фактически наблюдавшимися объемами являются удовлетворительными.

(2) На рис. 14 и 15 приведены кривые роста объема дрожжей *Saccharomyces* и *Schizosaccharomyces*, культивируемых отдельно и в смешанной популяции. Кривые отдельного роста у обоих видов были выражены логистическими кривыми такого вида:

$$\frac{dN}{dt} = bN \frac{K - N}{K},$$

где N объем, t время, b и K константы. В результате мы получили следующее значение параметров отдельного роста видов (вид 1 *Saccharomyces*, вид 2 *Schizosaccharomyces*):

Максимальные объемы: $K_1 = 13,0$; $K_2 = 5,8$

Коэффициенты геометрического роста:

$$b_1 = 0,21827; b_2 = 0,06069.$$

Приведенные коэффициенты геометрического роста показывают, что в единицу времени (один час) каждая единица объема *Saccharomyces* потенциально может дать прирост, равный 0,21827 этой единицы, а *Schizosaccharomyces* только 0,06069.

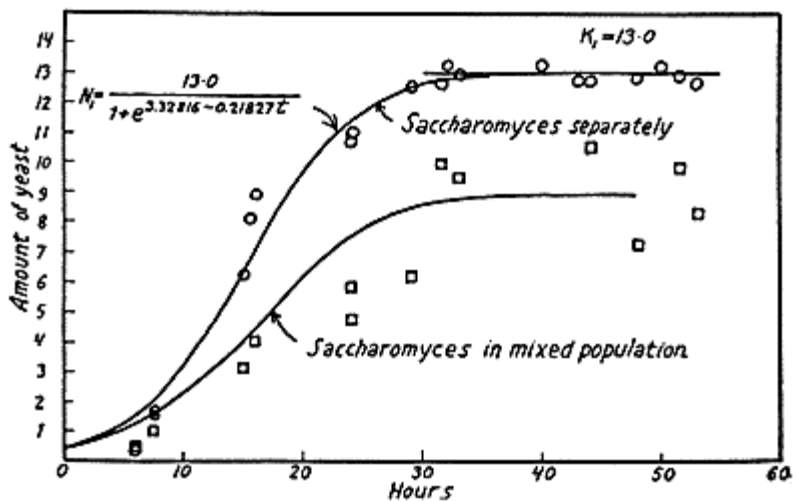


Рис. 14. Рост в объеме *Saccharomyces cerevisiae*, культивируемых отдельно и в смешанной популяции в двух сериях опытов. Анаэробные условия. Из Gause (1932b).

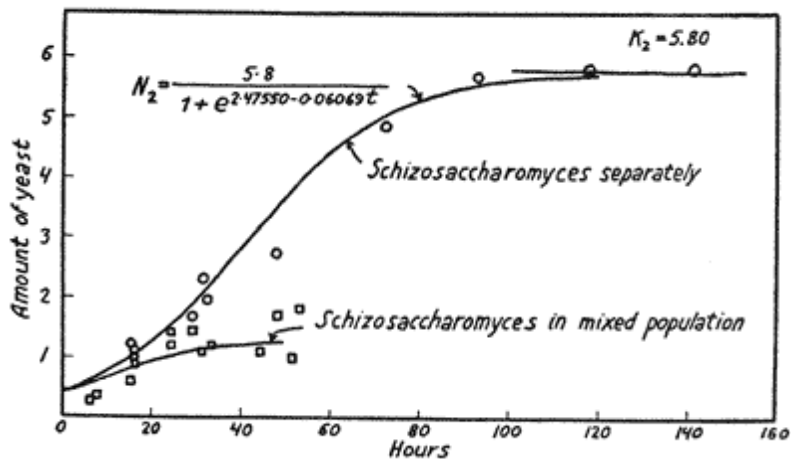


Рис. 15. Рост в объеме *Schizosaccaromyces kephir* культивируемых отдельно и в смешанной популяции в двух сериях опытов. Анаэробные условия. Из Gause (32b).

Определив таким способом потенциальные коэффициенты размножения видов (или, что то же самое, коэффициенты геометрического роста) мы должны теперь согласно общим указаниям, данным в начале этой главы, перейти к вычислению эмпирических коэффициентов борьбы за существование. При этом мы исходим из того, что система уравнений конкуренции (см. гл.3, уравн. 11 и 12):

$$\left. \begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= b_1 N_1 \frac{K_1 - (N_1 + \alpha N_2)}{K_1} \\ \frac{dN_2}{dt} &= b_2 N_2 \frac{K_2 - (N_2 + \beta N_1)}{K_2} \end{aligned} \right\}$$

действительно описывает экспериментальные данные. Иными словами, нам известны все величины в этих уравнениях кроме коэффициентов борьбы за существования α и β . Для нахождения последних нам достаточно разрешить эту систему уравнений с двумя неизвестными в отношении α и β . Тогда мы получим:

$$\alpha = \frac{K_1 - \frac{dN_1 / dt \cdot K_1}{b_1 N_1} - N_1}{N_2};$$

$$\beta = \frac{K_2 - \frac{dN_2 / dt \cdot K_2}{b_2 N_2} - N_2}{N_1}$$

Величины, состоящие в правой части обоих выражений, легко могут быть определены из экспериментальных данных. Так, в случае коэффициента : (1) b_1 и K_1 нам известны на основании кривой свободного роста первого вида; (2) N_1 и N_2 , т.е. объемы первого и второго видов в определенный момент времени t в смешанной популяции могут быть взяты с графика путем измерения

$$\frac{dN_1}{dt}$$

соответствующих ординат на кривых роста; (3) $\frac{dN_1}{dt}$, скорость роста первого вида в смешанной популяции или превращение объема в единицу времени в тот или иной момент роста, также легко может быть определено по графику. Для этого достаточно провес-

$$\frac{dN_1}{dt}$$

ти касательную в данной точке и определить $\frac{dN_1}{dt}$ графически, или еще лучше воспользоваться прибором Ричардса-Рупа для графического дифференцирования. В результате мы получим значения коэффициентов борьбы за существование и для различных точек кривой, т.е. для различных моментов роста t_1 , t_2 и т.д. Значения коэффициентов, вычисленные для различных моментов, подвержены колебаниям, но пользуясь средней зоной роста мы получаем довольно константные значения. Так коэффициент β в опытах 1931 года составлял 0,501; 0,349; 0,467 при среднем 0,439. Коэффициент α колебался сильнее, но опыты 1932 года дали более постоянное значение и для α : 3,11; 3,06; 2,85 и т.д.

Колебания в значениях коэффициентов борьбы за существование в значительной степени связаны с несовершенством метода их вычисления. Но это не представляет для нас большой опасности, так как мы обладаем хорошим способом проверки среднего значения коэффициентов конкуренции. Этим способом является построение кривой, соответствующей дифференциальному уравнению конкуренции. Точное соответствие такой вычисленной кривой роста каждого вида в смешанной популяции с экспериментальными наблюдениями являются доказательством правильности численного значения коэффициентов конкуренции. Для интере-

сующих нас дрожжей *Saccharomyces* и *Schizosaccharomyces* такие кривые приведены на рис. 14 и 15.

В смешанной популяции дрожжей *Saccharomyces* и *Schizosaccharomyces* в анаэробных условиях коэффициенты борьбы за существование имеют следующие значения:

α (показывающий интенсивность влияния *Schizosaccharomyces* на *Saccharomyces*) = 3,15; β (интенсивность влияния *Saccharomyces* на *Schizosaccharomyces*) = 0,439. Иными словами, единица объема *Schizosaccharomyces* уменьшает неиспользованную возможность роста для *Saccharomyces* в 3,15 раза сильнее, чем это делает такая же единица объема самого *Saccharomyces*. Вид *Schizosaccharomyces* сравнительно небольшим объемом занимает в микрокосмосе "большое число мест". Обратное влияние *Saccharomyces* на *Schizosaccharomyces* оказывается слабым. Единица объема *Saccharomyces* уменьшает неиспользованную возможность роста *Schizosaccharomyces* аналогично 0,439 единицы собственного объема последнего вида.

(3) Мы сейчас переходим к самой важной части настоящей главы, т.е. к сравнению эмпирически установленных коэффициентов борьбы за существование с теми, которых следует ожидать на основании непосредственного изучения факторов, контролирующих рост. Те значения коэффициентов борьбы за существование, которые были приведены выше, основаны на рассмотрении кинетики роста смешанной популяции. Оставим пока их в стороне и постараемся рассчитать величину коэффициентов борьбы за существование, исходя из продукции алкоголя. Как было отмечено выше, прекращение роста связано с наступлением известной критической концентрации этого последнего (характерной для данного вида в определенных условиях). Допустим теперь, что все дело заключается в алкоголе и другие побочные продукты брожения играют лишь подчиненную роль. Следовательно, единица объема каждого вида выделяет определенное количество алкоголя, и когда количество алкоголя достигает некоторого порога, то рост прекращается. Отсюда следует, что если единица объема первого вида

продуцирует значительно большее количество алкоголя, чем единица объема другого вида и пороговые значения алкоголя у них довольно близки, то у первого вида критическая концентрация спирта и вызываемое ею прекращение роста наступает при более низком уровне накопления биомассы. Нами были получены данные о продукции алкоголя у *Saccharomyces* и *Schizosaccharomyces* в анаэробных условиях. Определения алкоголя производились на средних стадиях роста, когда его накопление происходило почти строго пропорционально с возрастанием объема дрожжей. У *Saccharomyces* продукция алкоголя на единицу объема составляет в среднем 0,113 (весовых %), а у *Schizosaccharomyces* 0,247. Эти данные ясно показывают, что последний вид использует среду непродуктивно и небольшим объемом занимает в микрокосмосе "большое число мест". Вместе с тем это объясняет низкий уровень накопления биомассы при отдельном росте *Schizosaccharomyces* и меньший объем смешанной популяции по сравнению с объемом *Saccharomyces*.

ТАБЛИЦА V

Продукция алкоголя Saccharomyces cerevisiae и Schizosaccharomyces kephir

Из Gause (1932b)

SACCHAROMYCES				SCHIZOSACCHAROMYCES			
Возраст, час	Алкоголь, %	Объем дрожжей в 10 см ³ среды	Алкоголь на единицу объема дрожжей	Возраст, час	Алкоголь, %	Объем дрожжей в 10 см ³ среды	Алкоголь на единицу объема дрожжей
16	1.100	10.20	0.108	48	0.728	3.08	0.236
16	0.480	5.33	0.090	72	1.425	5.51	0.259
24	1.690	12.22	0.138				
			Средняя=0.				Средняя=0.

$$\alpha_1 = \frac{0.247}{0.113} = 2.186$$

Мы можем теперь приблизительно определить критическую концентрацию алкоголя для свободного роста каждого вида дрожжей путем умножения небольших объемов этих видов (K) на продукцию алкоголя единицей объема каждого вида. Для *Saccharomyces* это составит $13,0 \times 0,113 = 1,47$; а для *Schizosaccharomyces* $5,8 \times 0,247 = 1,43$. Иными словами, критические концентрации алкоголя для этих видов приблизительно одинаковы.

Вычислим теперь степень влияния одного вида на неиспользованную возможность роста другого в смешанной популяции, или коэффициента борьбы за существование. Если у *Saccharomyces* степень уменьшения неиспользованной возможности роста единицей собственного накопившегося объема мы примем равным единице, то нам необходимо установить следующее: во сколько раз единица объема *Schizosaccharomyces* сильнее или слабее уменьшает неиспользованную возможность роста для *Saccharomyces* в смешанной популяции, чем собственная единица объема этого последнего вида? Тогда, взяв отношение продукции алкоголя единицей объема *Schizosaccharomyces* к *Saccharomyces* мы получим коэффициент борьбы за существование на основании продукции

алкоголя:
$$\alpha = \frac{0.247}{0.113} = 2.186$$

Соответственно:
$$\beta = \frac{0.113}{0.247} = 0.457$$

(4) Сравнивая результаты исследования кинетики роста смешанной популяции с данными продукции алкоголя мы видим, что между ними наблюдается согласованность в самых общих чертах. Очень сильное влияние *Schizosaccharomyces* на *Saccharomyces*, обнаруженное методом кинетики, оказалось связанным с большой

продукцией алкоголя на единицу объема у этого вида. Но строгое количественное совпадение между данными этих двух методов здесь не имеют места. Так *Schizosaccharomyces* выделяет в 2,186 раза большее количество алкоголя на единицу объема, чем *Saccharomyces*, а влияет на рост последнего в 3,15 раза сильнее. Следовательно, *Schizosaccharomyces* не только выделяет большое количество алкоголя, но выделенный им алкоголь является, образно говоря, и более токсичным для *Saccharomyces* чем собственный алкоголь этого последнего вида. Все изложенное является указанием на осложняющую роль других продуктов жизнедеятельности, попадающих в окружающую среду в небольшом количестве. Обстановка опытов является, следовательно, не такой простой, как мы себе ее представляли.

V

(1) Изложенные выше опыты 1931 года были повторены в 1932 году и дали очень близкие результаты. Кроме того, было исследовано влияние кислорода на рост смешанной популяции тех же двух видов дрожжей, и это позволило нам несколько дальше продвинуться в понимании процесса конкуренции.

Приведенные нами до сих пор экспериментальные данные относятся к росту популяции дрожжей в "анаэробных условиях", т.е. в пробирках. Для изучения влияния кислорода на рост популяции параллельно с опытами в пробирках ставились опыты в условиях несколько лучшего аэрирования. Техника таких "аэробных" и "анаэробных" опытов уже была изложена в начале этой главы. Здесь следует только отметить, что доступ кислорода в "аэробных" сериях был очень небольшим и часть необходимой свободной энергии виды по-прежнему добывали путем алкогольного брожения. В результате в среде накапливалось большое количество алкоголя (как мы увидим в соответствующих таблицах) и механизм ограничения роста популяции в существенных чертах оставался прежним. Опыты 1932 года состояли из двух аэробных и двух анаэробных серий. В них было изучено 168 отдельных микрокосмосов.

Во всех опытах 1932 года употреблялась питательная среда одного и того же приготовления. Она была сделана по обычному способу, но из исходных материалов другого происхождения. В результате были получены несколько иные абсолютные величины роста. Следует отметить, что в новых опытах полученный при центрифугировании объем дрожжей всегда пересчитывался на 10 см³ питательной среды.

(2) На рис. 16 приведены кривые роста *Saccharomyces*, *Schizosaccharomyces* и смешанной популяции в аналогичных прежним "анаэробных" условиях на основании 2 серий опытов. Общий характер этих кривых совпадает с уже знакомым нам видом (рис.13). Более внимательное сравнение анаэробной серии 1932 г. с 1931 г. показывает, что первая характеризуется значительно меньшими размерами роста. Вместе с тем *Schizosaccharomyces*, отдельно и в смешанной культуре, сравнительно с *Saccharomyces* занимает несколько большее, чем раньше, относительное место. Так объем насыщающей популяции свободно растущего *Schizosaccharomyces* составлял раньше по отношению к *Saccharomyces* $\frac{5.8}{13.0} = 44.6$ (1931), а в новых опытах $\frac{3.0}{6.25} = 48.0$ (1932).

В опытах 1932 г. увеличился и относительный объем *Schizosaccharomyces* в смешанной популяции. В связи с этим стоит и большее отставание объема смешанной популяции от объема свободно растущего в опытах 1932 года по сравнению с 1931 г.

Несмотря на изменения абсолютных величин роста и некоторого смещения соотношений между видами, вычисленные нами коэффициенты борьбы за существование для анаэробных опытов 1932 г. очень близко совпали с прежними. Такое же совпадение имеет место и для отношения алкогольной продукции одного вида к алкогольной продукции другого (Таблица VII). Таким образом, коэффициенты борьбы за существование сохраняют свою инвариантность в определенных условиях, несмотря на меняющиеся отношения между ними.

ТАБЛИЦА VI

Параметры логистических кривых раздельного роста Saccharomyces cerevisiae и Schizosaccharomyces kephir в аэробных и анаэробных условиях (1932)

	К (Максимальный объем)	b (Коэффициент геометрической прогрессии)	a (См. Приложение II)	Значение N при $t=0$
<i>Saccharomyces</i> анаэроб. усл.	6.25	0.21529	4.00652	0.112
	9.80	0.28769	4.16358	0.152
<i>Saccharomyces</i> аэроб. усл.	3.0	0.04375	2.07234	0.335
<i>Schizosaccharomyces</i> анаэроб. усл.	6.9	0.18939	2.78615	0.401
<i>Schizosaccharomyces</i> аэроб. усл.				

ТАБЛИЦА VII

Коэффициенты борьбы за существование и относительная продукция алкоголя в анаэробных и аэробных условиях

	Коэффициенты борьбы за существование	Относительная продукция алкоголя

	α	β	α_1	$\beta_1 = \frac{1}{\alpha_1}$
Анаэробные	3.15	0.439	2.186	0.457
(1931)	3.05	0.400	2.080	0.481
Анаэробные	1.25	0.850	1.25	0.80
(1932)				
Аэробные				
(1932)				

(3) Обратимся теперь к аэробным опытам (1932) и сравним их с анаэробными (1932). Как и следовало ожидать, в аэробных условиях значительно возрастают абсолютные величины роста дрожжей (рис. 16). Но особенно бросается в глаза изменение поведения *Schizosaccharomyces*. Этот вид из медленно растущего с низким уровнем накопления биомассы анаэроба, при доступе кислорода становится быстро растущим и приближается по своим свойствам к *Saccharomyces*. Когда нет кислорода и брожение является источником свободной энергии, то коэффициент геометрического роста *Schizosaccharomyces* очень низок и равен 0,04375. При доступе кислорода он возрастает в 4,3 раза, достигая 0,18939, в то время как у *Saccharomyces* в той же обстановке коэффициент геометрического роста слабо увеличивается (от 0,21529 до 0,287669).

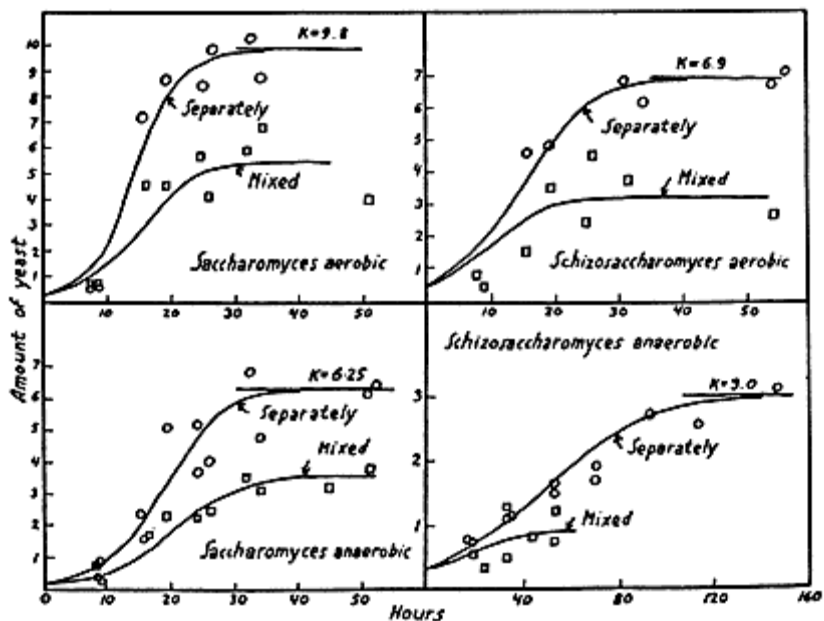


Рис. 17. Рост объема *Saccharomyces cerevisiae* и *Schizosaccharomyces kephir* при культивировании отдельно и в смешанной популяции, в аэробных и анаэробных условиях (1932). Все кривые проведены согласно уравнениям.

В результате резкого изменения свойств видов и соотношений между ними в анаэробных условиях, для роста смешанной популяции тем создается совершенно новая обстановка (см. рис. 17). Нами были по-прежнему вычислены коэффициенты борьбы за существование и табл. 2 ясно показывает, что они сильно отличаются от анаэробных коэффициентов. Если раньше коэффициент, характеризующий интенсивность влияния *Schizosaccharomyces* на *Saccharomyces* был равен 3,05-3,15, то в аэробных условиях он оказывается равным 1,25. Иными словами, в аэробных условиях *Schizosaccharomyces* влияет на *Saccharomyces* уже не в 3,05, а только в 1,25 раза сильнее, чем последний вид влияет сам на себя.

(4) Рассмотрим продукцию алкоголя в аэробных условиях. Соответствующие данные приведены на табл. 3. Как и следовало ожидать, количество алкоголя, приходящееся на единицу объема, оказывается в аэробных условиях более низким, чем в анаэробных, так как часть энергии здесь доставляется окислением. Интересно сравнить критическую концентрацию алкоголя, при которой прекращается рост, в аэробных и анаэробных условиях, по-прежнему умножая продукцию алкоголя единицей объема на максимальный объем. Для анаэробных опытов 1932 г. мы получим: *Saccharomyces* $6,25 \times 0,245 = 1,53$; *Schizosaccharomyces* $3,0 \times 0,510 = 1,53$. Эти пороговые концентрации алкоголя совпадают у обоих видов и они довольно близки к тем, с которыми мы имели дело в анаэробных опытах 1931 г. Что касается пороговых концентраций алкоголя в аэробных условиях, то они оказываются более высокими, чем в анаэробных, и при этом у *Saccharomyces* порог лежит несколько выше, чем у *Schizosaccharomyces*: *Saccharomyces* $9,80 \times 0,207 = 2,03$; *Schizosaccharomyces* $6,9 \times 0,258 = 1,79$.

Если мы теперь вычислим для аэробных условий степень влияния *Schizosaccharomyces* на *Saccharomyces* исходя из продукции алкоголя единицей объема, то мы получим

$$\alpha_1 = \frac{0.258}{0.207} = 1.25.$$

Соответственно, коэффициент

$$\beta_1 = \frac{0.207}{0.258} = 0.80.$$

Сравнивая эти результаты с данными кинетики роста, мы видим (Таблица VII), что в аэробных условиях степень влияния одного вида на другой, вычисленная на основании системы уравнений борьбы за существование, полностью совпала коэффициентами относительной продукции алкоголя. Таким образом, процесс

межвидовой конкуренции в аэробных условиях целиком регулируется алкоголем, а вмешательство других факторов почти не имеет места.

(5) Мы можем теперь с более общей точки зрения оценить результаты аэробных опытов и вместе с тем всей этой главы. Нам удалось показать, что в аэробных условиях полностью выполняется теоретическое уравнение конкуренции между двумя видами за общее место в микрокосмосе, впервые предложенное Вито Вольterra. Иными словами, *если мы знаем свойства двух видов, растущих отдельно*, т. е. их коэффициенты геометрического роста, наибольшие массы и продукцию алкоголя на единицу массы, когда алкоголь ограничивает рост, то, *связав эти величины в форме теоретического уравнения борьбы за существование*, мы можем *рассчитать, в каком отношении некоторый ограниченный запас энергии распределится между популяциями двух конкурирующих видов*. Иными словами, мы можем теоретически вычислить рост видов и их максимальные объемы в смешанной популяции. Это уравнение борьбы за существование выражает ту мысль, что потенциально возможный геометрический рост видов в каждый бесконечно малый промежуток времени осуществляется лишь в той или иной степени, в зависимости от неиспользованной возможности роста в этот момент, и виды обладают различными коэффициентами захвата неиспользованной возможности. Такие теоретические расчеты оказываются в полном согласии с экспериментальными данными, полученными в аэробных условиях, где ограничение роста обоих видов зависит только от этилового алкоголя. В случае же анаэробных условий картина осложняется влиянием побочных продуктов жизнедеятельности, и это указывает на необходимость очень осторожного подхода к биологическим системам, так как в процессе взаимодействия двух видов могут появляться совершенно новые качественные моменты.

ГЛАВА V

КОНКУРЕНЦИЯ ЗА ОБЩУЮ ПИЩУ У ПРОСТЕЙШИХ

(1) В конце прошлого столетия Больцман, размышляя над процессом борьбы за существование, отметил, что в природе имеется большое количество основных минеральных веществ, необходимых для всех живых организмов, но что свободная энергия солнца является тем узким звеном, которого не хватает и которое служит главным объектом конкуренции. С тех пор на это обстоятельство указывали многие биофизики и мы сейчас приведем слова самого Больцмана:

"Общая борьба за существование живых существ не является борьбой за основные вещества, так как основные вещества, необходимые для всех живых существ, имеются в изобилии в воздухе, воде и почве; эта борьба не является борьбой за энергию, которая в форме тепла, к сожалению не используемого, находится в большом количестве в каждом предмете, но эта борьба за энтропию, которой можно располагать при переходе энергии от горячего солнца к холодной земле. Чтобы использовать наилучшим способом этот переход, растения подставляют под лучи солнца неизмеримую поверхность своих листьев и заставляют солнечную энергию, прежде чем она дойдет до температурного уровня земли, выполнить синтезы, о которых в наших лабораториях мы не имеем еще никакого представления. Продукты этой химической кухни и являются объектом борьбы для животного мира" (стр. 39).

Это соображение Больцмана о том, что свободная энергия солнца является узким звеном для живого вещества биосферы, как целого, в последнее время подтверждается со стороны геохимиков. Так Вернадский указывает, что в механизме биосферы нацело, до конца, используется определенная часть солнечной энергии, которая способна производить на земле химическую работу. Иными словами, трансформационная площадь зеленого живого вещества в

процессе фотосинтеза полностью использует лучи с определенной длиной волны.

(2) Как бы там ни было, энергетическая сторона борьбы за существование в биосфере, как целом, еще слабо изучена, и на данной подготовительной стадии нам придется заняться детальным анализом не более простых случаев. Но слова Больцмана заставляют нас обратить большое внимание на те узкие звенья в условиях наших микрокосмосов, которые собственно и являются объектами конкуренции. В предыдущей главе мы имели дело с конкуренцией дрожжевых клеток за использование строго определенного запаса энергии в пробирке микрокосмосе. Предел росту биомассы этих организмов ставился накоплением продукта жизнедеятельности алкоголя, и этот предел наступал раньше исчерпания энергетических ресурсов микрокосмоса. В результате весь процесс конкуренции мог быть выражен в терминах узкого места алкогольной продукции. Таким образом, обстановка опытов была крайне своеобразной.

В настоящей главе нам предстоит ближе подойти к тем закономерностям, которые, как предполагал Больцман, характерны для биосферы, как целого. Мы рассмотрим борьбу за существование в искусственно созданных и точно контролируемых популяциях простейших, в которых ограничивающим фактором является недостаток органических питательных веществ, аналогичный недостатку свободной энергии. Второй особенностью опытов является то, что *запас энергии будет непрерывно поддерживаться на определенном уровне* в течение промежутков времени большой длительности, приближаясь к тому, что происходит в природе, где уровень энергии поддерживается непрерывно притекающей энергией солнца. В этих опытах нас по-прежнему будет интересовать вопрос о том, в каком отношении энергия микрокосмоса распределится между популяциями двух конкурирующих видов. Но кроме этого первого этапа мы можем рассмотреть здесь следующий принципиальный вопрос: *будет ли один из видов вытеснять другой после того, как вся доступная им энергия микрокосмоса будет уже захвачена* и если да, *то до конца ли в этих условиях один вид*

вытеснит другой полностью или между ними установится некоторое равновесие?

(3) Простейшими уже не раз пытались воспользоваться для изучения сообществ организмов и их смены в лабораторных условиях. Но, как справедливо заметил один эколог, самый факт устроения сообщества в лабораторной пробирке еще совсем не значит, что это сообщество просто. Интересные наблюдения за сменной сообществ у простейших в сенном настое были произведены Вудрефом (1912), Складовским (1915) и в последнее время Эдди (1928). Однако, в опытах такого типа имеет место большое количество различных, точно не контролируемых факторов, и значительное затруднение для изучения борьбы за существование создают непрерывные и закономерные изменения среды: обычно указывается, что один вид как бы подготавливает почву для прихода другого вида. Вспоминая то, о чем мы говорили во II-ой главе, нетрудно видеть, что в такой сложной обстановке совершенно невозможно решить, в какой степени замена одного вида другим зависит от изменяющихся условий микрокосмоса, угнетающих первый вид, и в какой степени имеет место непосредственная конкуренция между видами?

В связи с этим, одной из главных задач наших опытов с простейшими было применение такой техники культивирования, которая позволила бы составить представление о существе фактора, ограничивающего рост и позволила бы элиминировать осложняющее влияние всех других факторов. Этого удалось добиться не сразу, и наша первоначальная техника грешит всеми обычными недостатками. Лишь в дальнейшем, воспользовавшись некоторыми указаниями американских авторов, мы применили синтетическую среду для культивирования простейших, и в результате получили чрезвычайно отчетливые данные, к детальному изложению которых мы вскоре перейдем.

(4) Новым свойством популяции инфузорий, отличающим ее от популяции дрожжевых клеток, является то, что популяция инфузорий представляет из себя вторичную популяцию, живущую

за счет пожирания первичной популяции бактерий. В результате здесь возникает элементарная пищевая цепь: бактерии → инфузории. В наших первоначальных опытах стандартизация условий культивирования была лишь самой поверхностной. Не заботясь о точном контроле физико-химических свойств среды и числа растущих бактерий, мы приготавливали питательную среду следующим образом: к 100 см³ водопроводной воды добавлялось 0,5 г овсяной муки, кипятилось 10 мин, отстаивалось и осторожно сливалась верхняя жидкость, разводилась водой в 1,5 раза и стерилизовалась в автоклаве. Затем производился посев сенной палочки *Bacillus subtilis* и среда помещалась в термостат при 32°C на 7 дней, чтобы получить обильное развитие бактерий. Перед употреблением среда разводилась водопроводной водой в 2 раза и уже без соблюдения стерильной техники разливалась по пробиркам (это так наз. "овсяная среда без осадка". Упомянутая в 6-й главе "овсяная среда с осадком" отличалась тем, что она не разводилась перед употреблением и допускалось небольшое количество овсяной муки). Культивирование производилось в пробирках с плоским дном (диаметр около 1 см и высота 5-6 см) в 0,5 см³ питательного раствора. Пробирки затыкались ватными пробками и держались во влажном термостате при 26°C. Плотное затыкание корковыми пробками отражается неблагоприятно: после роста немедленно начинается отмирание популяции и кривые имеют вид, описанный Майерсом. Между тем в оптимальных условиях после окончания роста популяция парамеций некоторое время сохраняет свою величину и лишь после этого начинает отмирать.

В первоначальных опытах не производилось смены среды и изучался рост числа особей на основании средних величин для пробирок определенного возраста, которые каждый раз разрушались после просмотра, аналогично дрожжевым опытам. Подсчет производился под лупой на плоском стекле. На рис. 18 изображен рост числа особей в чистых линиях *Paramecium caudatum* и *Stylonychia mytilus* отдельно и в смешанной популяции. Этот опыт основан на двух сериях, давших близкие результаты. В каждую пробирку в начале опыта помещалось 5 *Paramecium* или *Stylonychia*, или 5 *Paramecium* + 5 *Stylonychia* в случае смешанной популяции.

При этом *Stylonychia* для посева необходимо брать из молодых культур, так как при культивировании без смены среды они легко подвергаются дегенерации.

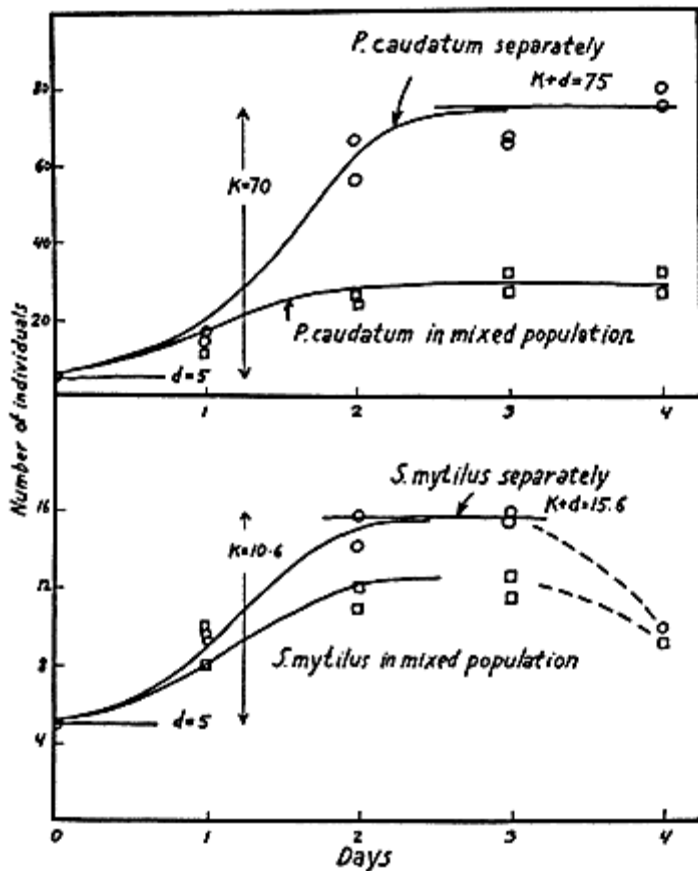


Рис. 18. Рост числа особей *Paramecium caudatum* (1) и *Stylonychia mytilus* (2) при культивировании отдельно и в смешанной популяции. Из Gause (1934b)

(5) Кривые роста числа особей на рис. 18 являются S-образными и напоминают хорошо известные нам кривые для дрожжевых клеток. После прекращения роста и непродолжительного сохранения достигнутого уровня начинается отмирание попу-

ляции, особенно отчетливо выраженное у *Stylonychia*. Само собой разумеется, что это отмирание регулируется совершенно другими факторами, чем рост, и здесь имеет место совершенно новая система отношений. Поэтому не имеет смысла искать рациональных уравнений, выражающих одновременно как рост, так и отмирание популяций.

Рис. 18 показывает, что *Stylonychia*, а в особенности *Paramecium* в смешанной культуре достигают более низких уровней, чем отдельно. Вычисленные нами коэффициенты борьбы за существование оказались равными: α (влияние *Stylonychia* на *Paramecium*) = 5,5 и β (влияние *Paramecium* на *Stylonychia*) = 0,12. Иными словами, *Stylonychia* влияет на *Paramecium* очень сильно, и каждая особь первой занимает место, пригодное для 5,5 особей *Paramecium*. При нашей технике культивирования трудно решить, от каких причин это зависит. Лишь в форме предположения можно указать на поглощение пищи.

(6) Стоит лишь немного изменить условия культивирования и мы получим совершенно другие результаты. На рис. 19 изображен рост популяций тех же самых видов на густой "овсяной среде с осадком", засеянной различными "дикими бактериями". Здесь благодаря увеличению пищи, значительно возросли абсолютные величины максимальных популяций у обоих видов. При этом характер роста смешанной популяции принципиально отличается от прежнего: *Paramecium* сильно влияет на *Stylonychia*, а *Stylonychia* почти не влияет на *Paramecium*.

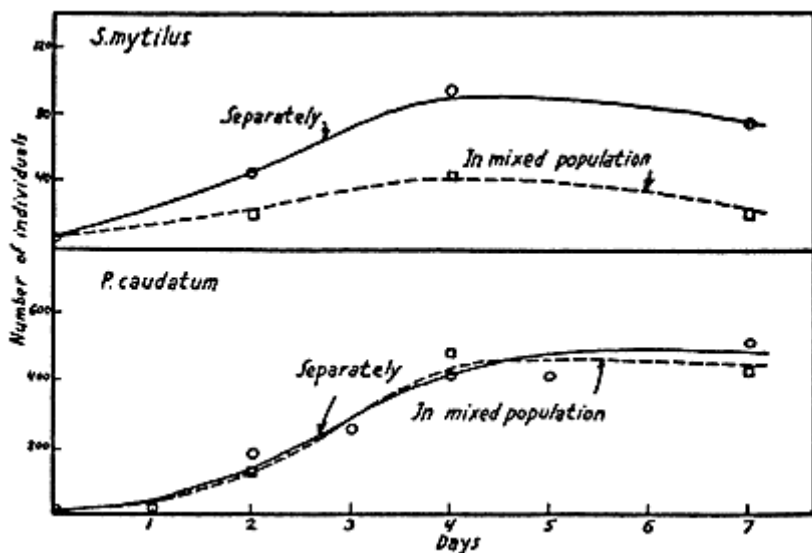


Рис. 19. Рост числа особей *Paramecium caudatum* (1) и *Stylonychia mytilus* при культивировании отдельно и в смешанной популяции. В среде присутствуют бактерии дикого типа.

Мы здесь просто находимся на "алхимической стадии" и отсутствие точного контроля условий среды создает впечатление полной произвольности результатов наших опытов. К сожалению, еще многие протозоологические исследования находятся в этой стадии, и широко распространено убеждение, что "простейшие не вполне пригодны для изучения популяций, так как для них необходима бактериальная пища, а установить точное соотношение между протозойной и бактериальной популяцией является очень трудным".

Чтобы сделать какие-нибудь достоверные заключения о количественных законах борьбы за существование у простейших, мы должны прежде всего заняться техникой культивирования, вспоминая о следующих прекрасных словах Раймонда Перля: "Когда биолог несколько приближается к физику по точности и поразительной заботливости ко всем самым обычным деталям биологи-

ческого эксперимента, то точность и однородность получаемых результатов оказывается довольно близкой к обычной точности физических опытов" (1923; стр. 35).

II

(1) Еще в 1908 году Дженнингс указал на необходимость тщательного контроля бактерий в культуре простейших, и одна из первых попыток разведения парамеций на чистых культурах простейших была сделана Харжит и Фрей в 1917 году. С тех пор появился целый ряд исследований, обзор которых можно найти в ценной книге Сандона *Пища простейших*. В самой общей форме можно отметить, что для стандартизации условий культивирования простейших необходимо: 1) качественно стандартизировать пищу разводить их на бактериях определенного вида; 2) количественно стандартизировать пищу число бактерий в единице объема должно быть строго определенным и 3) стандартизировать физико-химические условия среды. Эти, казалось бы, трудные и неосуществимые задачи в последнее время очень просто разрешены Баркером и Тейлором для *Colpoda* (1931) и Джонсоном для *Oxytricha* (1933). Это решение заключается в том, что культура определенных бактерий разводится на твердой среде, а затем определенное количество бактерий снимается с твердой среды и помещается в сбалансированную физиологическую солевую среду, где эти бактерии не размножаются и служат пищей простейшим. Подобно Джонсону, мы воспользовались солевой средой Остергаута. Как будет указано ниже, для некоторых опытов эта среда делалась буферной с определенной концентрацией водородных ионов (pH). Специальные опыты, произведенные Джонсоном, показали, что бактерии не размножаются на этой среде, и в течение суток их число почти не подвергается изменениям.

ТАБЛИЦА VIII

Сбалансированный физиологический солевой раствор Остергаута

NaCl	
------	--

	.35 g
MgCl ₂	.184 g
MgSO ₄	.089 g
KCl	.050 g
CaCl ₂	.027 g
Бидистиллированная вода до 100 мл	

Этот раствор разбавляется в 225 раз бидистиллированной водой.

Приступая к опытам с ростом чистых и смешанных популяций *Paramecium caudatum*, *Paramecium aurelia* и *Stylonuchia pustulata*, мы некоторое время посвятили поискам культуры бактерий, пригодной в качестве пищи для всех трех видов простейших. Пользуясь данными, опубликованными Фильпот (1928), мы остановились в конце концов на бактерии *Bacillus pyocyaneus*, которая оказалась исключительно удобной. Бактерии разводились в чашках Петри при 37°C на твердой среде такого состава: пептон 1 гр, глюкоза 2 гр, K₂HPO₄ 0,02 гр, агар-агар 2 гр на 100 см³ водопроводной воды. Одна стандартная, ровно заполняемая платиновая петля свежих бактерий *Bacillus pyocyaneus*, снятых с твердой среды, помещалась в 10 см³ раствора Остергаута. Этот раствор ежедневно приготавливался заново и обозначен ниже как "однопетельная среда".

(2) Такая стандартная и удобная техника культивирования позволяет нам подойти к экспериментальному исследованию важной проблемы: течению процесса конкуренции в условиях запаса энергии, поддерживаемого на определенном уровне. Для этого культивирование производилось на градуированных центрифужных пробирках емкостью 10 см³, которые были заполнены пита-

тельной средой до 5 см³ и заткнуты ватными пробирками. В каждую пробирку помещалось по 20 особей определенного вида, или в смешанной культуре 20 + 20. Ежедневно производилась смена среды следующим образом: пробирка помещалась в центрифугу и после 2-х минутного центрифугирования при 3500 об/мин инфузории опускались на дно, жидкость над ними очень осторожно отсасывалась пипеткой с резиновой грушей и наливалась свежеприготовленная питательная среда. Кроме этого через день производилось промывание каждой культуры чистым солевым раствором без бактерий, чтобы помешать накоплению продуктов жизнедеятельности из остающихся в момент промывания среды нескольких капель жидкости на дне пробирки вместе с парамециями. Для этого после отсасывания старой среды пробирки заливались чистой солевой средой, отцентрифугировывались и жидкость отсасывалась вторично. Ежедневно до смены среды каждая культура тщательно перемешивалась, бралось 1/2 см³ жидкости и подсчитывалось число инфузорий. После подсчета эта проба отбрасывалась. Все опыты ставились в термостате при 26°C с чистыми линиями инфузорий.

(3) В опыте такого типа все свойства среды через каждые 24 часа приводятся к некоторому неизменному "стандартному состоянию". В результате мы получаем возможность исследовать следующий принципиальный вопрос: могут ли в таком микрокосмосе, с запасом энергии неизменно поддерживаемом на определенном уровне, в течение длительного времени существовать два вида, или один в конце концов будет вытеснен другим? Этот вопрос уже был исследован теоретически Халданом (1924), Вольтерра (1926) и Лотка (1932). Оказалось, что свойства хорошо знакомого нам уравнения борьбы за существования таковы, что если вид обладает некоторым преимуществом перед другим видом, то он неизбежно вытеснит его до конца. Здесь следует отметить, что произвести проверку этого заключения в природных условиях очень трудно. Например, в случае конкуренции между двумя видами раков (глава II) действительно происходит полное вытеснение одного вида другим. Однако, в природе часто имеется большое разнообразие "ниш" с различными условиями, и в одной нише первый конкурент, обладая преимуществами над вторым, вытесняет

его, а в другой нише при другой обстановке конкуренции второй вид будет обладать превосходством и до конца вытеснит первый. В результате, бок о бок в одном и том же сообществе будут продолжать жить два близких вида в известном равновесии между собой (например, сообщество крачек в гл. 2). В условиях эксперимента, создав только одну нишу, вопрос о вытеснении одного вида другим исследовать очень легко.

ТАБЛИЦА IX

Состав микрокосмосов в опытах на среде Остергаута

Состав микрокосмосов	Число микрокосмосов
(1) <i>Paramecium caudatum</i> отдельно.....	4
(2) <i>Stylonychia pustulata</i> отдельно.....	5
(3) <i>Paramecium aurelia</i> отдельно.....	3
(4) <i>P. caudatum</i> + <i>P. aurelia</i>	3
(5) <i>P. caudatum</i> + <i>S. pustulata</i>	3
(6) <i>P. aurelia</i> + <i>S. pustulata</i>	

(4) Мною было поставлено 2 серии опытов, в которых исследовано течение конкуренции в 21 микрокосмосе, за каждым из которых производились наблюдения в течение 25 дней. Прежде всего, остановимся на конкуренции между *Paramecium caudatum* и *Paramecium aurelia*.

Для исследования процесса конкуренции нам необходимо перейти от числа особей *P. caudatum* и *P. aurelia* к их биомассам, так как эти виды довольно сильно отличаются по своим размерам (см. рис. 20). Чтобы получить представление о биомассе, мы воспользовались объемами видов. Были произведены измерения *P. caudatum* и *P. aurelia* в различных условиях и на основании этих измерений вычислены объемы. Так как форма зафиксированных парameций довольно близка к эллипсоиду вращения с полуосями $\frac{a}{2}, \frac{b}{2}, \frac{b}{2}$, то вычисление объема производилось по формуле для этого тела. Если объем более крупной *P. caudatum* мы примем равным единице, то объем *P. aurelia* можно легко выразить в относительной форме. В различных условиях относительный объем *P. aurelia* оказывается неодинаковым, но для среды Остергаута его можно принять равным в среднем 0,388 объема *P. caudatum*. Таким образом, чтобы перейти от роста числа особей двух видов парameций к росту их объемов, мы можем оставить без изменения число особей *P. caudatum*, а число особей мелкой *P. aurelia* уменьшить во всех случаях путем умножения на 0,388.

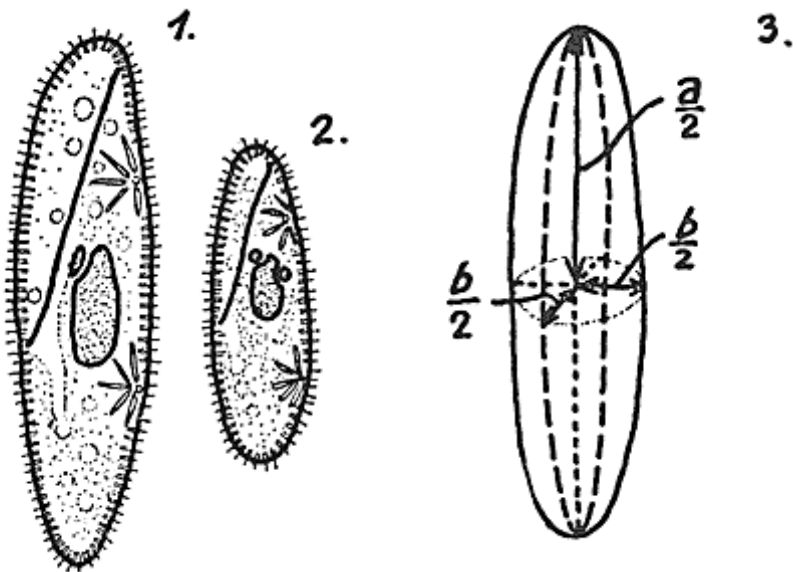


Рис. 20. *Paramecium caudatum* (1) и *Paramecium aurelia* (2) (из Kalmus (1931)). (3) Измерения для вычисления объема *Paramecium*.

(5) На рис. 21 графически изображен рост числа особей и объемов *P. caudatum* и *P. aurelia* в чистых культурах на ежедневно сменяемой среде в течение 25 дней. Общий характер кривых показывает, что рост популяций в этих условиях носит s-образный характер. В определенный момент возможность роста в данном микросмосе оказывается исчерпанной и устанавливается некоторое равновесие при непрерывно сохраняемом уровне пищевых ресурсов. Колебания популяции около этого положения равновесия не закономерны и зависят от разнообразных случайных причин (колебания температуры термостата, небольшая изменчивость в составе синтетической среды и т.д.).

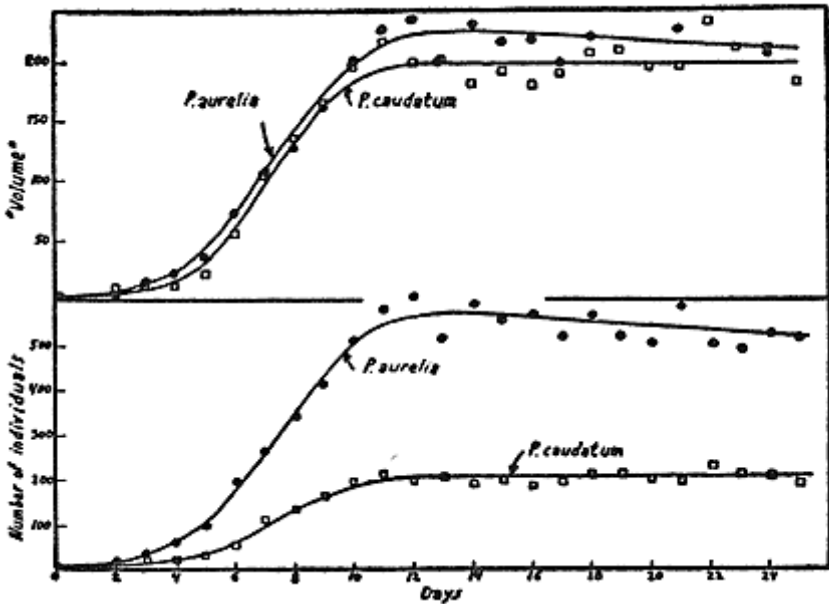


Рис. 21. Рост числа особей и "объема" популяции *Paramecium caudatum* и *Paramecium aurelia* при раздельном культивировании на среде Остергаута. Из Gause (1932d)

Сравнение кривых роста *P. caudatum* и *P. aurelia* показывает, что с точки зрения числа особей уровень насыщающей популяции *P. aurelia* оказывается значительно более высоким, чем у *P. caudatum*. Однако, сравнение объемов дает совершенно другую картину; по этому признаку *P. aurelia* лишь незначительно превосходит *P. caudatum*, накапливая за счет некоторого определенного уровня пищевых запасов лишь чуть-чуть большую биомассу.

ТАБЛИЦА X

Результаты измерений *Paramecium caudatum* и *Paramecium aurelia* (после фиксации)

см. Рис. 20 в отношении обозначения измерявшихся характеристик)

Источник парameций	Средние значения для <i>P. caudatum</i> в делениях окулярного микрометра	Средние значения для <i>P. aurelia</i> в делениях окулярного микрометра	Расчитанный объем для <i>P. aurelia</i> (объем <i>P. caudatum</i> = 1)
Растущая культура на среде Остергаута	$\begin{cases} a = \\ b = \end{cases}$	$\begin{cases} a = \\ b = \end{cases}$	0.39
Старая культура на среде Остергаута	$\begin{cases} a = \\ b = \end{cases}$	$\begin{cases} a = \\ b = \end{cases}$	$\begin{cases} 0.37 \\ 0.41 \end{cases}$
Культура на буферной среде	$\begin{cases} a = \\ b = \end{cases}$	$\begin{cases} a = \\ b = \end{cases}$	0.429

Как будет указано дальше, солевая среда Остергаута по своим свойствам не вполне благоприятна для парameций и это осложняет вопрос о факторах, ограничивающих рост. С одной стороны, здесь играет роль недостаток пищи, о чем можно судить по не-

посредственному наблюдению за культурами: при равновесии популяции ежедневно вносимая мутная бактериальная среда оказывается через некоторое время совершенно прозрачной, так как бактерии полностью поглощаются парамециями. Но благодаря сравнительно высокой концентрации бактерий и вполне оптимальной реакции среды, здесь, по-видимому, примешивается угнетающее влияние каких-то других факторов, в чем мы скоро действительно убедимся.

(б) Данные о росте биомассы *P. caudatum* и *P. aurelia* в смешанной популяции приведены на рис. 22. Здесь кривые роста каждого вида в смешанной культуре приведены на фоне контрольных кривых свободного роста тех же самых видов. Нетрудно видеть, что процесс роста смешанной популяции распадается на два периода: а) в первый период роста (до 8-го дня) виды растут и *конкурируют между собой за захват еще никем неиспользуемой энергии* (пищевых запасов). Постепенно приближается момент, когда вся доступная энергия оказывается уже захваченной в сумме биомасс двух видов приближается к максимально возможной биомассе в данных условиях (на 8 день около 210). Этот период соответствует тому, что нами наблюдалось у дрожжевых клеток. б) После этого может идти речь только о *перераспределении между двумя видами уже захваченной энергии*, т.е. о вытеснении одного вида другим. Рис. 22 показывает, что такое вытеснение действительно наблюдается в опыте: *P. caudatum* постепенно убывает в результате захвата микрокосмоса видом *P. aurelia*. Как показал целый ряд дальнейших опытов (см. рис. 24), процесс конкуренции в наших условиях всегда протекал до полного вытеснения одного вида другим, оправдывая таким образом теоретические соображения.

Если мы более детально рассмотрим кривые на рис. 22, то увидим, что они имеют в общем довольно сложный характер. Интересно отметить, что *P. caudatum* в смешанной культуре в самом начале опыта растет даже несколько лучше, чем отдельно. По-видимому, это является результатом более оптимальных соотношений между плотностью парамеций и плотностью бактериального корма, подтверждая таким образом наблюдения Джонсона.

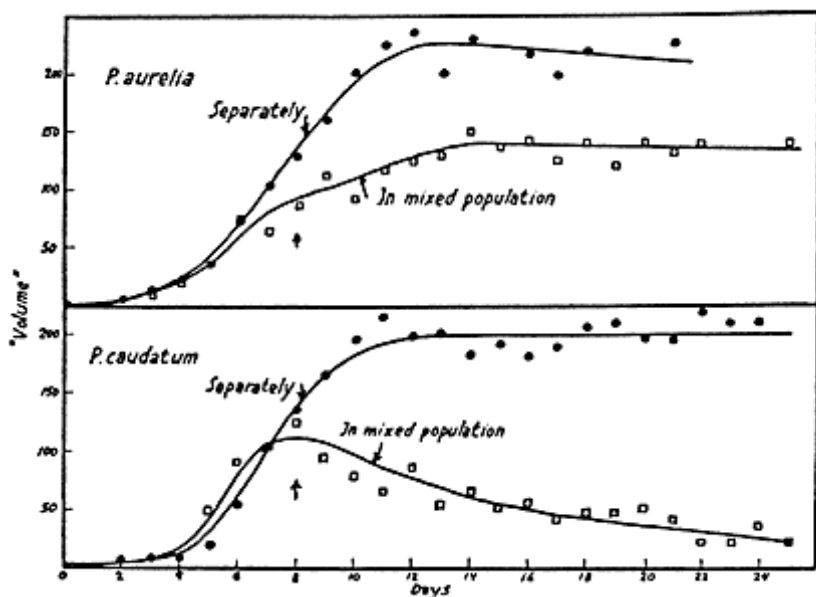


Рис. 22. Рост числа особей и "объема" популяции *Paramecium caudatum* и *Paramecium aurelia* при раздельном культивировании и в смешанной популяции на среде Остергаута. Из Gause (1934d)

III

(1) Хотя обстановка этих первых опытов на солевой среде Остергаута уже значительно проще, чем в случае овсяного отвара, она все же недостаточно отчетлива для точного исследования механизма конкуренции. В самом деле, почему именно один вид вытесняется другим видом? В случае дрожжевых клеток мы отвечали, что успех вида в течение первого этапа конкуренции зависит от определенных соотношений между коэффициентами размножения и продукцией алкоголя, и он может быть точно предсказан по системе уравнений борьбы за существование. Каков будет ответ для популяции парameций?

Чтобы ответить на этот вопрос, мы сделали еще один шаг в деле упрощения обстановки опытов. Мы постарались создать сре-

ду, вполне благоприятную по своим физико-химическим свойствам для парameций с очень небольшой концентрацией пищевых бактерий. В результате мы получили возможность исследовать в чистом виде процесс конкуренции двух видов за общую пищу.

(2) Как показал Вудреф (1911, 1914) продукты жизнедеятельности парameций могут угнетать размножение и быть специфичными для вида, и во всяком случае мы еще очень далеки от точного знания их состава. Поэтому нам необходимо прежде всего отделаться от осложняющего влияния этих веществ. Эта задача противоположна той, которая стояла перед нами в предыдущей главе. Там в опытах с дрожжами мы постарались создать такую обстановку, при которой запасы пищи в среде были бы весьма значительными, а концентрация продуктов жизнедеятельности уже достигла бы критической величины. Сейчас у парameций мы стремимся к тому, чтобы в момент исчерпания пищи концентрация продуктов жизнедеятельности была бы еще очень далека от критического порога.

Прежде всего, мы обратили внимание на концентрацию водородных ионов (рН), которая в свете исследований Дерби для наших видов может иметь большое значение. При культивировании парameций на солевой среде Остергаута рН близка к 6,8 и неустойчива, в то время как реакция в нашей дикой культуре была близка к 8,0. Поэтому, подобно Джонсону, мы сделали среду Ос-

тергаута буферной, добавляя $1 \text{ см}^3 \frac{m}{20} \text{ KN}_2\text{PO}_4$ к 30 см^3 разбавленного солевого раствора, и с помощью $\frac{m}{20} \text{ KOH}$ доводя реакцию среды до $\text{pH} = 8,0$. При этом нами были выведены новые чистые линии парameций из дикой культуры, так как парameции, долго жившие на среде Остергаута, не выдерживали внезапного переноса в буферную среду.

С целью уменьшения концентрации бактерий мы сделали новую более маленькую стандартную петлю для приготовления "однопетельной среды" и, кроме того, ставили параллельные опы-

ты с однопетельной средой, разведенной вдвое жиже ("полупетельная среда"). Полученные нами данные приведены на рис. 23, 24, и 25, где каждая цифра является средней величиной из наблюдений за двумя микрокосмосами.

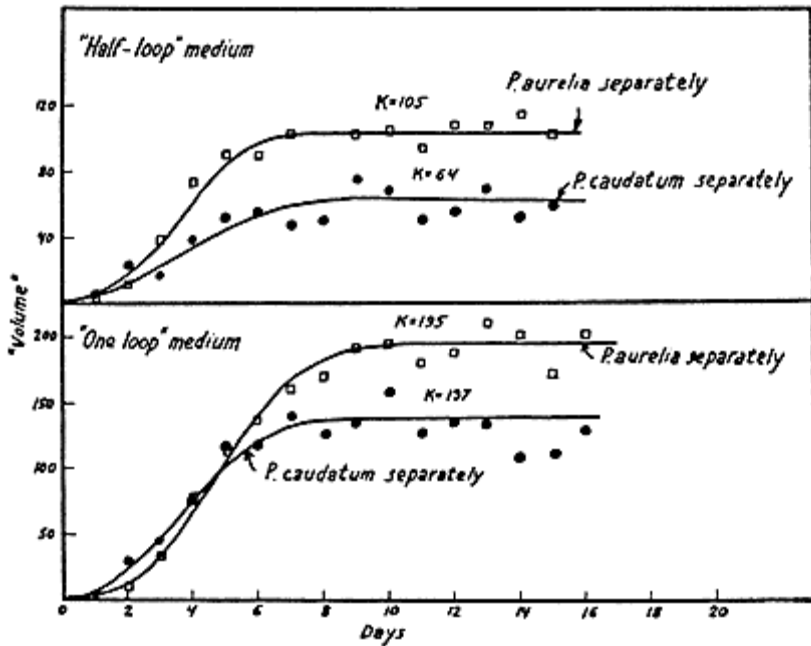


Рис. 23. Рост числа особей и "объема" популяции *Paramecium caudatum* и *Paramecium aurelia* при раздельном культивировании на буферной среде. Из Gause (1934d)

Рассмотрим рис. 23. Кривые роста чистых популяций *P. caudatum* и *P. aurelia* при различной концентрации бактериального корма показывают, что недостаток пищи здесь действительно является фактором, ограничивающим рост. При увеличении концентрации пищи вдвое объемы популяций свободно растущих видов также возрастают примерно вдвое (от 64 до 137 у *P. caudatum*: $64 \times 2 = 128$; от 105 до 195 у *P. aurelia*: $105 \times 2 = 210$). В этих условиях совершенно отчетливо выражены различия между ростом *P. aurelia* и *P. caudatum*; рост биомассы первого вида протекает с большей

скоростью и за счет того же самого количества пищи он накапливает большую биомассу, чем *P. caudatum*¹. Если мы теперь обрабатываем кривые свободного роста видов при полупетельной концентрации бактерий с помощью логистических уравнений, то получим данные, которые ясно показывают, что *P. aurelia* в соотношении констант роста обладает совершенно определенными преимуществами перед *P. caudatum*.

ТАБЛИЦА XI

Параметры логистических кривых для отдельного роста *Paramecium caudatum* и *Paramecium Aurelia*

Буферная среда с "полупетельной концентрацией бактерий

	<i>P. aurelia</i>	<i>P. caudatum</i>
Максимальный объем (K)	$K_1 = 105$	$K_2 = 64$
Коэффициент геометрической прогрессии (b)	$b_1 = 1.1244$	$b_2 = 0.7944$

1) На солевой среде Остергаута при высокой концентрации бактерий *P. aurelia*, по-видимому, угнетали продукты жизнедеятельности, и поэтому различия в максимальных биомассах были очень слабо выражены.

(3) Перейдем теперь к росту смешанной популяции *P. caudatum* и *P. aurelia*. Общий характер кривых на рис. 22, 24 и 25 один и тот же, но в отношении второстепенных моментов имеются некоторые отличия. Для детального ознакомления со свойствами смешанной популяции остановимся на росте при полупетельной концентрации бактерий. Прежде всего мы видим, что подобно ранее рассмотренному примеру, процесс конкуренции распадается

здесь на две разграниченные стадии: до 5 дня происходит конкуренция между видами за захват еще никем неиспользуемой пищевой энергии, затем после 5 дня роста наступает перераспределение уже целиком освоенной энергии, которое оканчивается полным вытеснением одного из них. В том, что на 5 день вся энергия уже захвачена, можно убедиться с помощью следующих простых вычислений. Во всех случаях за счет некоторого постоянного уровня пищевых запасов, который может быть принят равным единице, *P. aurelia* при свободном росте производит биомассу, равную 105 объемных единиц, а *P. caudatum* 64. Следовательно, единица биомассы потребляет количество пищи равное $\frac{1}{64} = 0.01562$ у *P. aurelia* и $\frac{1}{105} = 0.00952$ у *P. caudatum*. Другими словами, единица биомассы *P. caudatum* потребляет количество пищи в 1,64 раза большее, чем *P. aurelia*, а потребление пищи единицей последнего вида составляет около 0,61 такового *P. caudatum*. Эти последние коэффициенты позволяют перечислить биомассу одного вида на эквивалентную ей в отношении поглощения пищи биомассу другого вида.

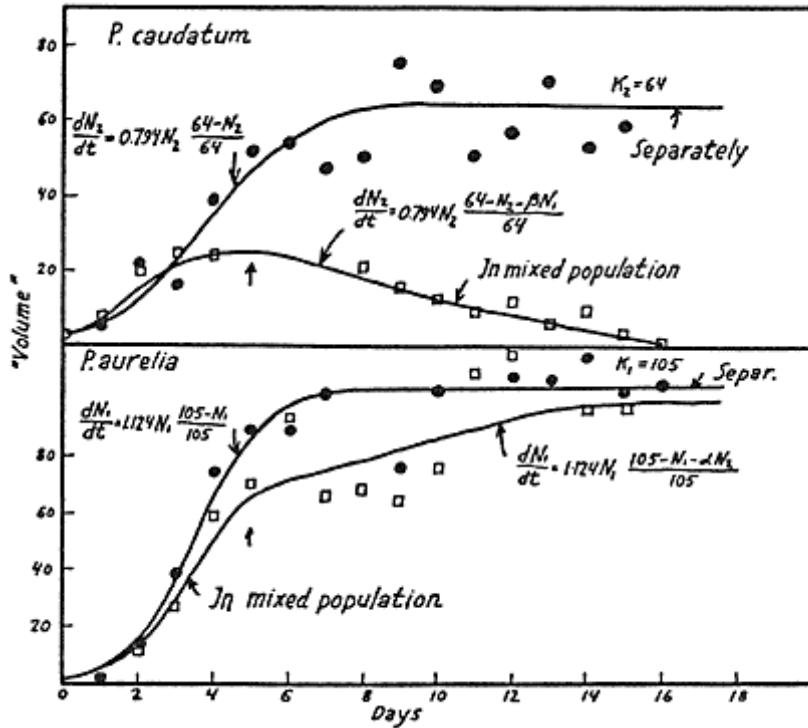


Рис. 24. Рост числа особей и "объема" популяции *Paramecium caudatum* и *Paramecium aurelia* при раздельном культивировании и в смешанной популяции на буферной среде ("полупетельная" концентрация бактерий). Из Gause (1934d)

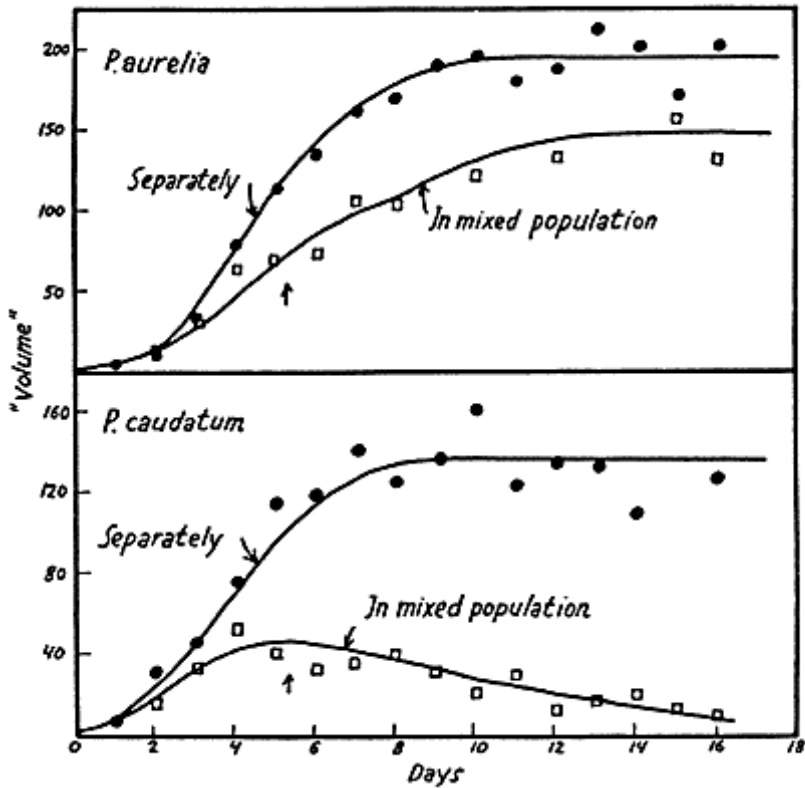


Рис. 25. Рост числа особей и "объема" популяции *Paramecium caudatum* и *Paramecium aurelia* при раздельном культивировании и в смешанной популяции на буферной среде ("однопетельная" концентрация бактерий) Из Gause (1934d).

На 5 день роста смешанной популяции биомасса *P. caudatum* составляет (в объемных единицах) около 25, а *P. aurelia* около 65. Если мы вычислим сумму этих биомасс, эквивалентную *P. aurelia*, то она составит: $(25 \times 1,64) + 65 = 106$ (максимум свободного роста *P. aurelia* равен 105). Сумма биомасс в эквивалентах *P. caudatum* будет: $(65 \times 0,61) + 25 = 65$ (при свободном росте 64). Иными словами, пищевые ресурсы микрокосмоса на 5 день роста смешанной популяции действительно исчерпаны полностью.

(4) Первый этап конкуренции до 5 дня оказывается вовсе не таким простым, каким мы привыкли его считать, занимаясь теоретическими рассуждениями в 3 главе, или рассматривая популяции дрожжевых клеток. Характер влияния одного вида на рост другого не сохраняется неизменным в течение всего первого этапа конкуренции, и в свою очередь распадается на два периода. В самом начале *P. caudatum* в смешанной популяции растет даже несколько лучше, чем отдельно (аналогично рис. 22), по-видимому, в связи с более оптимальными соотношениями между плотность парameций и бактерий в согласии с данными Джонсона. В то же самое время *P. aurelia* испытывает лишь очень слабое угнетение со стороны *P. caudatum*. По мере потребления пищевых запасов эффект Джонсона исчезает и виды начинают угнетать друг друга в результате конкуренции за общую пищу.

Нетрудно видеть, что все это несколько не меняет существа математической теории борьбы за существование, а вносит в нее лишь некоторое естественное усложнение: коэффициенты борьбы за существование, характеризующие влияние одного вида на рост другого, не сохраняются неизменными, а в свою очередь подвергаются закономерным изменениям по мере роста культуры. Кривые роста каждого вида в смешанной популяции на рис. 24 до 5 дня роста были вычислены мною по системе дифференциальных уравнений с такими меняющимися коэффициентами. В первые дни роста коэффициент β отрицателен и близок к -1, т.е. вместо $-\beta N_1$, мы получаем $+\beta N_2$. Иными словами, присутствие *P. aurelia* не уменьшает, а увеличивает возможность роста *P. caudatum*, который и протекает некоторое время, с потенциальной геометрической скоростью обгоняя контроль $\left(\frac{64 - N_2 + N_1}{64} \right)$ оказывается близким к единице). В это время коэффициент α равен около +0,5, т. е. *P. aurelia* испытывает слабое угнетающее влияние со стороны *P. caudatum*. Затем постепенно все сильнее и сильнее начинает проявляться угнетающее влияние одного вида на другой, пропорциональное количеству поглощаемой пищи, так как чем больше поглощено пищевых ресурсов, тем меньшей является неиспользованная возможность роста. При вычислениях мы для *P. caudatum* со 2-го дня,

а для *P. aurelia* с 4-го, приравняли коэффициенты конкуренции коэффициентам поглощения пищи, т.е. $\alpha = 1,64$; $\beta = 0,61$. Совершенно ясно, что это является лишь первым приближением к действительности, в которой коэффициенты постепенно переходят от одних значений к другим. Весь вопрос об изменениях коэффициентов борьбы за существование по мере роста смешанной популяции (которые, по-видимому, в значительной степени связаны с тем, что парамеции питаются живыми бактериями) нуждается в дальнейших детальных исследованиях, основанных на более обширном фактическом материале, чем тот, которым мы располагаем сейчас.

(5) Нам остается теперь рассмотреть второй этап конкуренции, т.е. непосредственное вытеснение одного вида другим. Анализ этого явления уже не исчерпывается рассмотрением коэффициентов размножения и коэффициентов борьбы за существование, и перед нами появляется совершенно новый качественный момент, влияющий на процесс вытеснения: скорость того потока, который представляет из себя популяция, полностью освоившая пищевые ресурсы. Как уже говорилось в гл. 3, несмотря на прекращение, роста популяция не застывает в своем движении, и определенное число вновь появившихся особей в единицу времени замещает число исчезнувших из популяции за то же самое время. У различных животных это может происходить самыми различными путями, и здесь необходим тщательный биологический анализ каждого отдельного случая. В наших опытах главным фактором, регулирующим скорость потока популяции, было следующее техническое мероприятие: ежедневно бралась проба, равная $\frac{1}{10}$ части популяции, которая затем отбрасывалась. Таким образом, производилось регулярное разреживание популяции и регулярное восполнение потери ростом до насыщающего уровня.

В процессе этих элементарных движений разреживания и восполнения потери происходило вытеснение одного компонента другим. Ежедневно биомасса каждого вида уменьшалась на $\frac{1}{10}$ часть. Если бы виды были одинаковы по своим свойствам, то

каждый из них снова увеличился бы на $\frac{1}{10}$, и не происходило бы никакого изменения соотношений между видами. Однако, так как один вид растет скорее другого, то он успевает не только восполнить свою потерю, но и захватить часть пищевых ресурсов другого вида. В результате, каждое элементарное движение популяции приводит к уменьшению биомассы медленно растущего вида и заканчивается в конце концов полным его исчезновением.

(6) Восполнение потери популяции в каждом элементарном движении подчиняется системе дифференциальных уравнений конкуренции. На данном этапе наших исследований мы можем воспользоваться этими уравнениями с целью качественного анализа процесса вытеснения: они точно укажут нам какой именно вид будет вытесняться из популяции. Однако, количественная сторона вопроса, т.е. скорость процесса вытеснения, требует еще дальнейших экспериментальных и математических исследований, и мы не будем здесь на ней останавливаться.

Качественный анализ заключается в следующем. Допустим, что биомасса каждого компонента в насыщенной популяции уменьшена на $\frac{1}{10}$. Тогда по системе дифференциальных уравнений, подставляя значения коэффициентов размножения и поглощения пищи, мы можем сказать, как создавшаяся возможность роста сможет использовать каждый из компонентов. Результаты вычислений показывают, что *P. aurelia*, благодаря своему высокому коэффициенту размножения, обладает здесь преимуществом и каждый раз увеличивается относительно больше, чем *P. caudatum*².

² Очевидно, что при нашей технике культивирования поправки на элементарное движение необходимо включить и при анализе первого этапа роста смешанной популяции (приближение к асимптоте). Но на данной стадии исследований мы пренебрегли ими.

Подводя итоги, мы можем сказать, что, несмотря на сложность процесса конкуренции между двумя видами инфузорий и, казалось бы, полное изменение обстановки при переходе от одного периода к другому, в сущности у нас все время сохраняется инвариантный некоторый закон борьбы за существование, выражаемый системой дифференциальных уравнений конкуренции. Он состоит в том, что виды обладают определенными коэффициентами размножения, которые в каждый момент времени осуществляются в зависимости от неиспользованной возможности роста. Нам пришлось лишь изменять расшифровку этой неиспользованной возможности.

IV

(1) Если мы обратимся к росту популяции *Stylonychia pustulata* и ее конкуренции с двумя видами парамеций, то встретимся здесь с весьма запутанными процессами. Соответствующие данные приведены на рис. 26. Эти опыты ставились на солевой среде Остергаута, содержащей *Bacillus pyocyaneus* одновременно с приведенными выше, и поэтому свободный рост популяций *P. caudatum* и *P. aurelia* служит контролем для этих опытов.

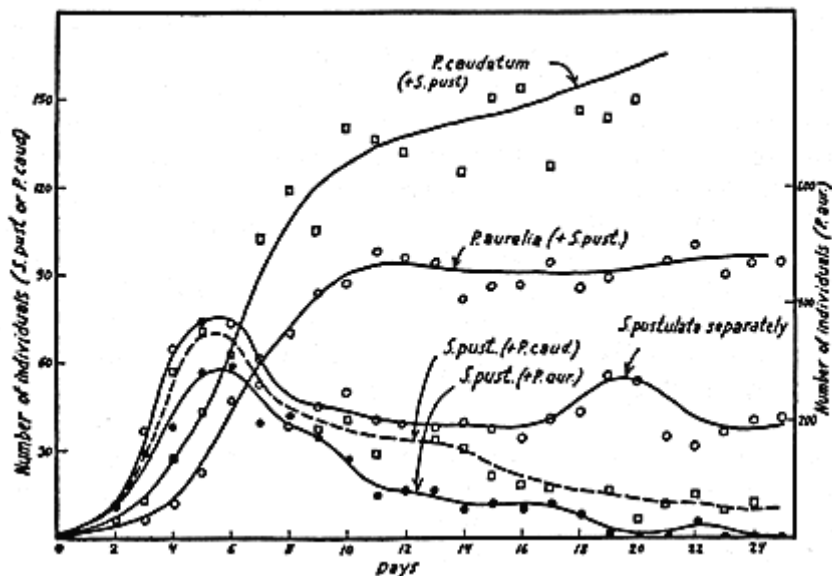


Рис. 26. Рост числа особей *Stylonychia pustulata* при отдельном культивировании, а также в смешанных популяциях с *Paramecium caudatum* и *Paramecium aurelia* (на среде Остергаута).

Прежде всего, свободный рост *S. pustulata* является крайне своеобразным: достигнув некоторого максимума, плотность популяции уменьшается и держится на более низком уровне. Непосредственное наблюдение показывает, что бактерии к концу 24-часовых промежутков между сменой среды остаются не потребленными, и ограничивающим фактором здесь является, по-видимому, накопление продуктов жизнедеятельности, а не недостаток пищи. Колебания в плотности популяции свободно растущей *S. pustulata*, очевидно, связаны с какими-то сложными процессами влияния продуктов метаболизма на рост. Что касается смешанных популяций, то здесь повторяется та закономерность, с которой мы уже имели дело раньше: один вид в конце концов полностью вытесняет другой и этим вытесняемым видом всегда оказывается *Stylonychia pustulata*.

(2) Резюмируем данные этой главы. Нами было изучено течение процесса конкуренции между двумя видами за запас пищевой энергии, непрерывно поддерживаемой на определенном уровне. Этот процесс распадается на два периода. *В первый период происходит конкуренция двух видов за еще никем не занятую энергию.* В каком отношении распределиться эта энергия между двумя видами, определяется системой дифференциальных уравнений Вито Вольтерра, но коэффициенты борьбы за существование в этих уравнениях меняются по мере роста культуры и имеют более сложный вид, чем в предыдущей главе. *Во второй период происходит лишь перераспределение уже полностью освоенной пищевой энергии между двумя видами,* которое тоже регулируется дифференциальными уравнениями конкуренции. Благодаря своим преимуществам (главным образом, большая величина коэффициента размножения) один из видов смешанной популяции полностью вытесняет другой.

ГЛАВА VI О ПРОЦЕССАХ ПОЖИРАНИЯ ОДНОГО ВИДА ДРУГИМ

(1) В двух предыдущих главах мы достаточно много внимания уделили явлениям косвенной конкуренции, а сейчас нам предстоит обратиться к совершенно новой группе процессов борьбы за существование, состоящих в непосредственном пожирании одного вида другим. Экспериментальное исследование как раз этих процессов представляет очень большой интерес в связи с математической теорией борьбы за существование. Математические работы обнаружили, что процесс взаимодействия хищного вида с жертвами ведет к периодическим колебаниям численностей обоих видов, и это необходимо подвергнуть проверке в точно контролируемых условиях лаборатории. Вместе с тем в этой главе мы близко подходим к основным проблемам современной экспериментальной эпидемиологии, которые были с широкой точки зрения оценены Гринвудом в его Гертеровских лекциях 1931 года. Эпидемиологи ясно чувствуют, что процесс распространения микробной инфекции представляет из себя своеобразный случай борьбы за существование между бактериями и поражаемыми ими организмами, и что вся проблема должна быть перенесена в область общей биологии.

(2) В качестве объекта для опытов были взяты инфузории, из которых один вид *Didinium nasutum* является резко выраженным хищником, пожирающим другой вид, *Paramecium caudatum* (рис. 27). В результате здесь возникает следующая пищевая цепь: бактерии → *Paramecium* → *Didinium*. Этот случай представляет большой интерес с чисто биологической стороны, и он не раз подвергался детальным исследованиям (Маст, Рейкауф и др.). Количество пищи, которое требует *Didinium*, очень велико, и, как установил Маст, он пожирает новую парамецию через каждые три часа. Изучение самого процесса охоты *Didinium* за парамециями показало, что он нападает на все предметы, приходящие в контакт с его хватающим органом, и столкновение с проходящей пищей определя-

ется просто случайностью. Говоря словами Дженнингса (1915), он просто "испытывает все вещи и крепко держит то, что хорошо".

Все описываемые ниже опыты были поставлены с чистыми линиями *Didinium* и *Paramecium*. Питательной средой в большей части опытов служил овсяный отвар с "осадком" и "без осадка", описанный в предыдущей главе. Были сделаны также попытки создать синтетическую среду с точно дозированным числом бактерий для парамеций, но здесь мы встретились с большими трудностями в связи с различными требованиями к физико-химическим условиям у *Paramecium* и *Didinium*. Введение фосфатного буфера и увеличение щелочности среды выше pH = 6,8-7,0 неизменно благоприятствовало росту *Paramecium*, но угнетало *Didinium*. Удовлетворительные результаты были

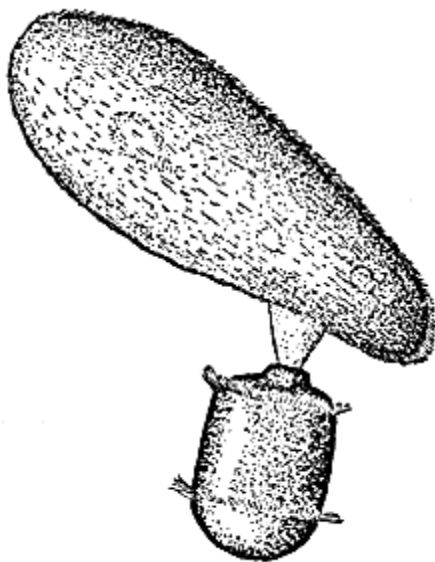


Рис. 27. *Didinium nasutum* пожирающий *Paramecium caudatum*

получены на солевой среде Остергаута, но и здесь *Didinium* чувствовал себя хуже, чем на овсяной среде. Поэтому абсолютные величины роста в различных условиях нельзя сравнивать между

собой, но все основные закономерности борьбы за существование сохранились неизменными. Опыты ставились в термостате при 26°C.

(3) Прежде всего рассмотрим процесс взаимодействия хищников с жертвами с качественной стороны. Хорошо известно, что в природных условиях имеют место периодические колебания численностей тех и других, но в связи с большой сложностью обстановки трудно сделать достоверные заключения о причинах этих колебаний. Однако, в последнее время (см. гл. 3) на основании чисто теоретических исследований Лотка (1920, 1923) и Вольтерра (1926) указали, что свойства самой биологической системы, состоящей из двух видов, один из которых пожирает другой, таковы, что здесь возникают периодические колебания численностей. Эти колебания должны иметь место при полном постоянстве всех внешних факторов, и периоды этих колебаний определяются известными начальными условиями и коэффициентами размножения видов. К этому заключению математики пришли на основании изучения свойств дифференциального уравнения хищничества, которое уже было детально изложено в 3 главе. Повторим сейчас вкратце эту аргументацию в словесной форме: когда мы имеем в ограниченном микрокосмосе известное число жертв (N_1) и помещаем к ним хищников (N_2),¹ то происходит убывание числа жертв и возрастание числа хищников. Но по мере уменьшения концентрации жертв прирост хищников замедляется, и затем начинается даже некоторое вымирание последних в результате недостатка пищи. В результате этого уменьшения численности хищников создаются все более и более благоприятные условия для роста жертв, популяция которых увеличивается, и следом за ними начинают размножаться и хищники. Такие периодические колебания могут продолжаться долгое время. При этом анализ свойств дифференциального уравнения показывает, что один вид никогда не сможет уничтожить другой до конца: разреженные жертвы не будут до конца сожраны хищниками, и голодающие хищники не вымрут до конца, так как благодаря их небольшой плотности жертвы усиленно размножаются и в конце концов создаются благоприятные условия для охоты за ними. Таким образом, *популяция, состоящая из*

*однородных хищников и однородных жертв в ограниченном микроекосмосе при полном постоянстве всех внешних факторов, должна, согласно математической теории, обладать периодическими колебаниями численностей обоих видов*². Эти колебания являются "собственными периодическими колебаниями", так как они вытекают из свойств самой системы жертва-хищник, но кроме того под влиянием периодических колебаний внешних факторов обычно возникают "вынужденные периодические колебания", зависящие от этих внешних причин. Классическим примером системы, которая может претерпевать собственные и вынужденные колебания, является маятник. Так идеальный маятник, выведенный из положения равновесия при отсутствии всякого сопротивления движению, благодаря своим свойствам будет колебаться неопределенно долгое время. Но, кроме того, мы можем действовать на маятник внешними силами и вызвать таким образом вынужденные колебания маятника.

¹ Мы делаем допущение, что все особи как хищника, так и жертвы идентичны по своим свойствам, иными словами, популяции являются гомогенными.

² Согласно теории, такие колебания должны существовать, если один компонент зависит от состояния другого в тот же момент времени, а также в случае некоторого запаздывания реакции одного вида на изменения другого.

Если нас спросят, как можно убедиться в том, что биологическая система жертва-хищник обладает "собственными" периодическими колебаниями численностей обоих видов, то на это можно дать только один ответ: наблюдения в природе здесь не пригодны, так как там в чрезвычайно сложной обстановке нам не удастся отделаться от "вынужденных" колебаний, зависящих от циклических изменений климатических факторов и других причин. Здесь необходимы исследования в константных и точно контролируемых лабораторных условиях. Поэтому при экспериментировании с двумя видами инфузорий, один из которых пожирает другой, у нас преж-

де всего возник следующий вопрос: обладает ли эта система "собственными" периодическими колебаниями, которых мы должны были бы ожидать на основании математической теории?

(4) Первые опыты были поставлены в маленьких пробирках с $0,5 \text{ см}^3$ овсяной среды (см. гл. 5). Если взять овсяную среду без осадка, поместить в нее 5 особей *P. caudatum* и затем через 2 дня внести 3 хищника *D. nasutum*, то мы получим результат, изображенный на рис. 28. После внесения хищников к

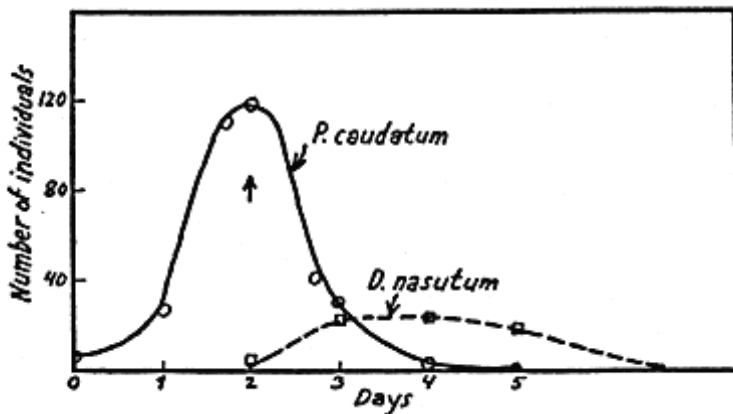


Рис. 28. Элементарное взаимодействие между *Didinium nasutum* и *Paramecium caudatum* (овсяная среда без осадка).

Количество особей в $0,5 \text{ см}^3$. Из Gause ('35a)

парамециям число последних начинает убывать, хищники интенсивно размножаются и пожирают всех парамеций до конца, после чего погибают сами. Этот опыт был повторен много раз, причем иногда он ставился в посуде объемом в несколько литров, где были сотни тысяч инфузорий, хищник вносился в различные моменты роста популяции, и, несмотря на это, всегда получался один и тот же результат (рис. 29). Так как необходимо, чтобы в

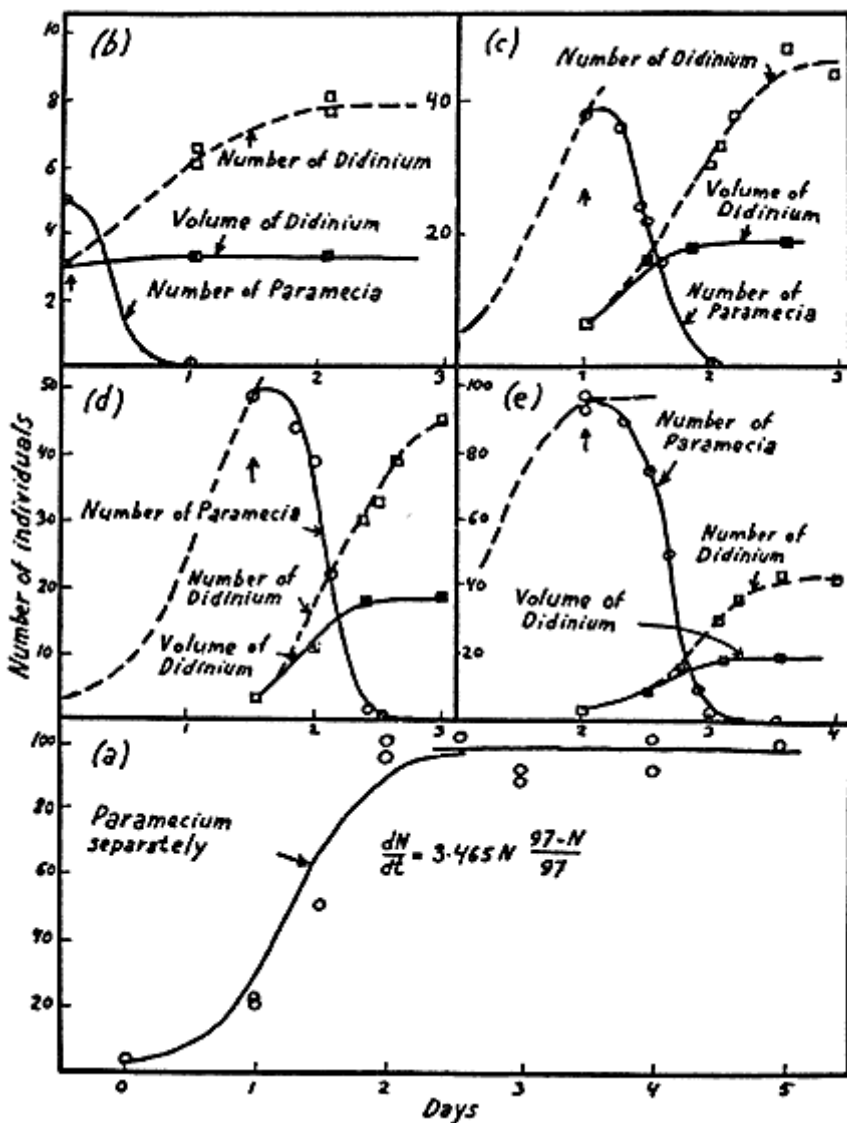


Рис. 29. Уничтожение *Parametium caudatum* культурой *Didinium nasutum*. (а) Рост *P. caudatum* в чистой культуре. (б) *Didinium* внесен в начале роста популяции *Parametium caudatum*. (с) *Didinium* внесен через 24 часа. (д) *Didinium* внесен через 36 часов. (е) *Didinium* внесен через 48 часов. Количество особей в $0,5 \text{ см}^3$

питательной среде все время было достаточное количество бактерий для интенсивного размножения парameций, то мы ставили также опыты в центрифужной пробирке на ежедневно сменяемой солевой среде Остергаута с *Bacillus pyocyaneus* (см. гл. 5). На рис. 30 приведен результат такого опыта, по-прежнему закончившегося исчезновением *Paramecium* и *Didinium*.

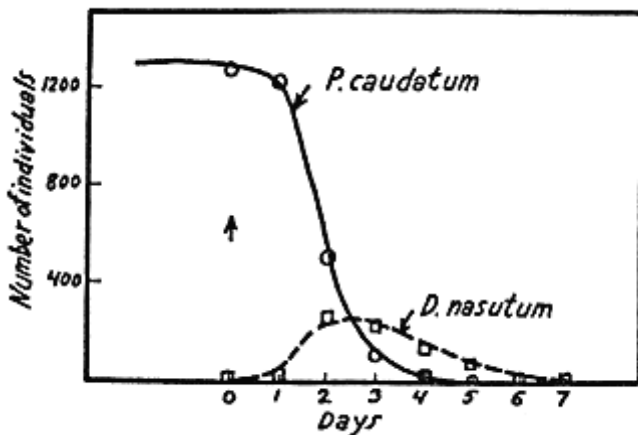


Рис. 30. Элементарное взаимодействие между *Didinium nasutum* и *Paramecium caudatum* (среда Остергаута). Среда не вполне благоприятна для *Didinium*, и они начинают погибать слишком рано.
Количество особей в 0,5 см³

Таким образом, в однородной пищевой среде при константных внешних условиях система *Paramecium* → *Didinium* не обладает никакими собственными периодическими колебаниями. Иными словами, пищевая цепь: бактерии → парameции → дидиниум, помещенная в ограниченный микрокосмос, при искусственном сохранении концентрации первого звена цепи на определенном уровне, изменяется в таком направлении, что два последних компонента полностью исчезают и остаются никем неиспользованные пищевые ресурсы первого звена цепи.

Следует еще отметить, что изучение свойств системы жертва-хищник должно вестись в таких условиях, которые были бы благоприятны для размножения как жертв, так и хищников. В нашем случае должно быть обилие бактерий для размножения парамеций и подходящие физико-химические условия среды для очень чувствительного *Didinium*. Само собой разумеется, что если мы с самого начала создадим такие неблагоприятные условия, при которых *Didinium* начнет дегенерировать и в результате не сможет уничтожить всех жертв, или разреженные жертвы умрут не от пожирания их хищниками, а от других причин, то это не позволит нам сделать никаких заключений относительно свойств интересующей нас системы.

(5) Нам могут сказать, что "выхватив" из сложного природного биоценоза два компонента и поставив их в "искусственные" условия, мы наверняка не получим ничего хорошего и придем к заключениям, лишенным всякого смысла. Поэтому отметим заранее, что в таких искусственных условиях возможно получить и периодические колебания численностей жертв и хищников, стоит лишь внести некоторые усложнения в обстановку эксперимента. Пока мы лишь выделили элементарное взаимодействие двух видов и убедились в некоторых его свойствах.

Однако, почему именно в нашем случае не выполняется теоретическое уравнение математиков? Дело, по-видимому, в том, что одно чисто биологическое свойство нашего хищника не было предусмотрено уравнением. Согласно этому последнему, уменьшение концентрации жертвы понижает вероятность встречи с хищником и ведет к резкому ослаблению размножения хищников, которое затем даже сменяется их отмиранием. Однако в действительности, несмотря на недостаток пищи, хищник продолжает интенсивно размножаться, что происходит за счет огромного уменьшения размеров особи. Следующие данные дают представление об измельчании *Didinium*. В нормальных условиях особи этого вида, помещенные в среду совершенно лишенную парамеций, продолжают интенсивно размножаться и через 24 часа дают в среднем 7,1 мелких особей, способных к нападению на жертву. Это огромное

увеличение захватывающей поверхности и создает, образно говоря, те "щупальца, которыми хищники до конца всасывают жертву". Переведя все это на математический язык, мы можем сказать: связь между приростом хищников в единицу времени и плотностью жертвы*

$[k_2 N_2 f(N_1)]$, также как и связь между числом уничтоженных жертв и плотностью хищников $[k_1 N_1 f(N_2)]$, является, очевидно, более сложной чем это предположили Лотка и Вольтерра,

* см. Главу III уравнение (21)

и в результате соответствующие уравнения борьбы за существование не имеют периодических решений. Было бы интересным подвергнуть этот вопрос дальнейшим математическим исследованиям.

II

(1) Стоит внести небольшое усложнение в обстановку эксперимента, и мы получим резкое изменение всех свойств нашей системы. Желая немного приблизиться к природным условиям, мы создали в микрокосмосе "убежище", в котором могли скрываться парameции. Для этого была взята густая овсяная среда "с осадком" (см. гл. 5). Непосредственные наблюдения показали, что парameции, забиваясь в этот осадок, делаются недоступными для хищников. При этом таксис, ведущий к укрытию парameций в убежище, осуществляется одинаково как в присутствии хищников, так и в отсутствии их.

Следует совершенно ясно представить себе, какую роль играет убежище у наших объектов, так как отсутствие ясности может привести в дальнейшем к разнообразным недоразумениям. Если бы *Didinium* каждый раз активно охотился за парameцией, которая,

спасаясь от него пряталась бы в убежище, то тогда наличие убежищ являлось бы определенным параметром в каждом элементарном пожирании одного вида другим. Иными словами, природа и распространение убежищ входило бы как необходимая составная часть в зависимость $f_1(N_1, N_2)$ и $F(N_1, N_2)$, дифференциального уравнения хищничества. Такая ситуация была рассмотрена Лотка (1932). В этом случае нам могли бы сказать следующее: создав однородный микрокосмос, лишенный убежищ, мы резко нарушили процесс элементарного взаимодействия двух видов. Вместо того, чтобы исследовать в "чистом виде" свойства дифференциальных уравнений хищничества, мы получили совершенно искаженное явление, и все заключения относительно отсутствия периодичности совершенно необоснованны. Но в действительности дело обстоит иначе. Мы уже приводили слова Дженнингса о том, что *Didinium* не активно охотится за парамецией, а просто хватается все, попадающееся ему на пути. В свою очередь парамеция борется с хищником, выбрасывая трихоцисты и развивая большую скорость движения, но она никогда не прячется при этом в убежище. Таким образом, в однородном микрокосмосе мы действительно вычленили в чистом виде процесс взаимодействия жертв и хищников. Убежище в нашем опыте представляет из себя своеобразную "полупроницаемую перегородку", отделяющую часть микрокосмоса, в которую благодаря своему таксису могут проникать парамеции *вне всякой зависимости от охоты хищников за ними*, и которая недоступна для *Didinium*. Когда в микрокосмосе создано убежище, то происходит следующее (см. рис. 31): при одновременном помещении *Paramecium* и *Didinium* в микрокосмос, число хищников несколько возрастает за счет пожирания парамеций, но основная масса жертв находится в убежище и они недоступны для хищников. В результате хищники полностью вымирают благодаря недостатку пищи, и в микрокосмосе начинается интенсивное размножение парамеций (в наших опытах не наблюдалось инцистирования *Didinium*). Необходимо сделать одно техническое замечание: микрокосмос, за которым производятся наблюдения, не должен подвергаться никаким встряхиваниям, так как при этом легко разрушить убежище и вытряхнуть из него парамеций. В общем можно отметить следующее: в результате появления убежища, в микро-

космосе некоторое пороговое количество жертв не может быть уничтожено хищниками. Элементарный процесс взаимодействия хищников и жертв протекает до конца, но наличие неуничтоженных жертв создает возможность дальнейшего заселения микрокосмоса только одними жертвами. В главе 2 уже указывалось на примере пожирания мышевидных грызунов различными хищниками, что убежище играет большую роль и в процессах борьбы за существование в природных условиях.

(2) Сделав в опыте с убежищем наш микрокосмос неоднородным, мы получили чрезвычайно важное принципиальное отличие протекающего в нем процесса борьбы за существование от всех тех элементарных взаимодействий двух видов, которыми мы до сих пор занимались.

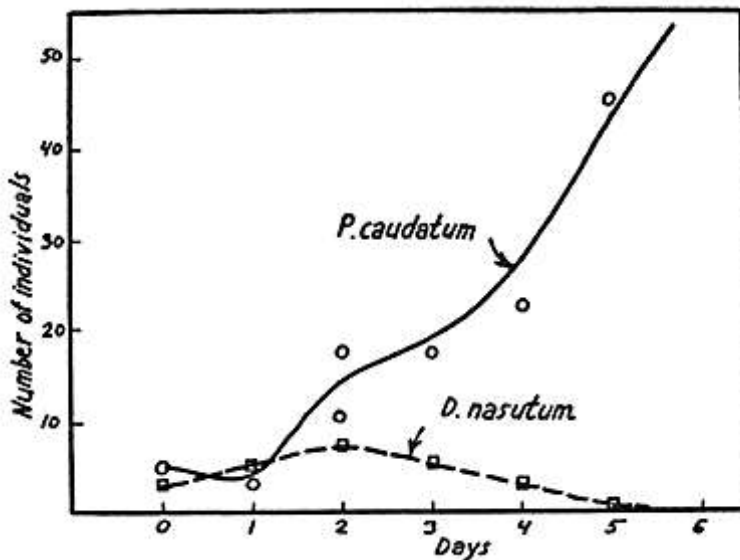


Рис. 31. Рост смешанной популяции *Didinium nasutum* и *Paramecium caudatum* (овсяная среда с осадком). Количество особей в 0,5 см³.

В случае элементарного взаимодействия между хищником и жертвой в однородном микрокосмосе мы получали чрезвычайно закономерные результаты, довольно точно совпадавшие в отдельных опытах. Во всяком случае, чем больше внимания мы уделим технике экспериментирования, тем больше будет это согласование. Иными словами, в однородном микрокосмосе процесс борьбы за существование был точно детерминирован и его можно было выразить дифференциальным уравнением той или иной сложности. Для каждого отдельного микрокосмоса можно было точно предсказать соотношение между хищниками и жертвами в некоторый момент времени.

При появлении в микрокосмосе убежища эта детерминированность совершенно исчезает. Если мы возьмем ряд микрокосмосов с одинаковыми начальными условиями, то через некоторое время происходит следующее: (1) в некоторых микрокосмосах, несмотря на наличие убежища, все жертвы оказываются уничтоженными до конца (они могли случайно выйти из убежища, недостаточно хорошо укрылись и т.д.). Затем (2), как указано на рис. 31, известное число жертв может быть совершенно недоступным для хищников и последние вымрут до конца от недостатка пищи. Наконец (3) жертвы могут время от времени выходить из убежища и попадаться хищникам; в результате довольно долго будет существовать смешанная популяция, состоящая из жертв и хищников. Все это зависит от того, что в наших опытах число особей было велико и "случайные" колебания оказывались более широкими, чем эти числа.

(3) Рассмотрим соответствующий фактический материал. В одном из опытов было взято 30 микрокосмосов (пробирок с 0,5 см³ овсяной среды с осадком), помещено в каждый по 5 *Paramecium* и 3 *Didinium* и затем через 2 дня определены соотношения между ними. Оказалось, что в 4 микрокосмосах хищники уничтожили жертвы до конца, а в остальных 26 число жертв колебалось от 2 до 38. В другом опыте было просмотрено 25 микрокосмосов через 6 дней, и в 8 из них вымерли хищники и остались только одни жертвы. Таким образом, для каждого микрокосмоса в началь-

ной стадии мы можем с вероятностью только 8/25 утверждать, что его развитие пойдет по пути, указанному на рис. 31. В этой области необходимы дальнейшие экспериментальные исследования. Прежде всего, мы умышленно сделали обстановку опытов чересчур сложной, имея дело с крайне изменчивыми убежищами. В дальнейшем можно будет стандартизировать этот фактор и точно исследовать его роль.

Все вышеизложенное позволяет нам сделать следующие самые общие замечания. Когда микрокосмос по своим свойствам приближается к природным условиям (изменчивые убежища), то борьба за существование начинает регулироваться таким большим числом факторов, что мы не в состоянии точно предсказать ход развития каждого отдельного микрокосмоса.³ От языка рациональных дифференциальных уравнений мы вынуждены перейти на язык вероятностей, и, само собой разумеется, что здесь может быть развита соответствующая количественная теория. С такой ситуацией уже пришлось столкнуться физикам, и интересно привести их обычные соображения по этому поводу (Хинчин, стр. 164-165): "Здесь случай не ограничивается внесением мелких, практически исчезающих поправок в ход явления; он совершенно разрушает построенную теорией картину процесса и заменяет ее новой, подчиненной его собственным законам. В самом деле, если в данный момент ничтожная по величине внешняя сила чуть-чуть отклонила молекулу от ее предначертанного теорией пути, то судьба этой молекулы будет изменена самым радикальным образом: наша молекула встретится на своем пути с целым рядом других молекул, во все не предполагавших с ней столкнуться, и, наоборот, избегнет столкновения с рядом молекул, с которыми она теоретически должна была бы встретиться. Все эти "случайные" обстоятельства по своей сущности являются закономерными и детерминированными, но так как они не вошли в нашу теорию, то сохраняют в отношении к ней характер случайности".

³ Это означает только то, что на развитие каждого отдельного микрокосмоса влияет множество факторов, и было бы абсолютно ошибочно утвер-

ждать, что оно не "обусловлено". Конечно, все наши данные не имеют отношения к концепции феноменологического индетерминизма.

(4) Если мы возьмем микрокосмос, лишенный убежища, в котором осуществляется процесс элементарного взаимодействия *Paramecium* и *Didinium*, и искусственно создадим *одновременную иммиграцию хищника и жертвы* через равные промежутки времени, то у нас возникнут периодические колебания численностей обоих видов. Такие опыты ставились в небольших стеклянных чашках с плоским дном, в которые наливалось 2 см³ питательной жидкости. Эта последняя представляла из себя солевую среду Остергаута с двухпетельной концентрацией *Bacillus pyocyaneus*, которая сменялась время от времени. Наблюдения в каждом опыте проводились над одной и той же культурой, без всякого вмешательства в состав ее содержимого. В начале опыта, а затем каждый 3-й день, в микрокосмос вносилась 1 *Paramecium* + 1 *Didinium*. Хищник брался нами всегда уже сильно измельчавшим: в случае ненахождения жертв в течение ближайших полусуток, он обычно дегенерировал и погибал. На рис. 32 изображены результаты одного из опытов. Отметим следующие особенности: 1) при первой иммиграции в пустой микрокосмос хищник не нашел жертвы и погиб; начался интенсивный рост жертв. 2) В момент второй иммиграции концентрация жертв уже довольно велика и начинается рост популяции хищников. 3) Третья иммиграция наступила в момент интенсивного уничтожения жертв хищниками и не внесла существенных изменений.

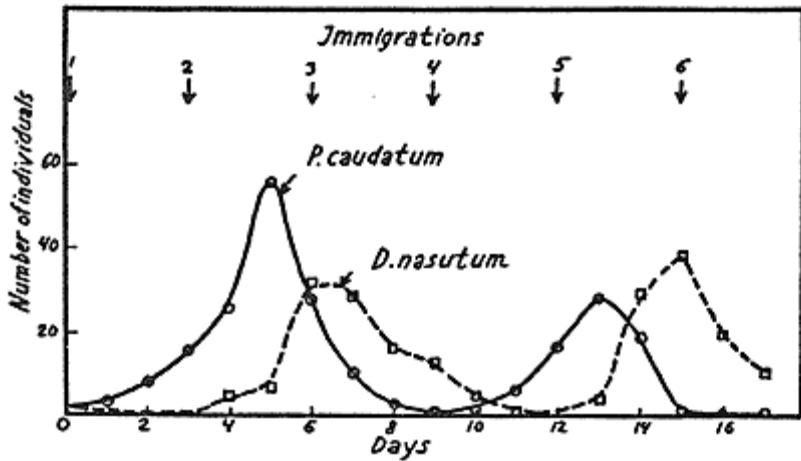


Рис. 32. Взаимодействие *Didinium nasutum* и *Paramecium caudatum* при наличии иммиграций (1 *Didinium* + 1 *Paramecium*). Причины слишком низкого пика *Didinium* в первом цикле роста известны. Из Gause ('34a)

4) К четвертой иммиграции хищник уничтожил всех жертв до конца, измельчал и дегенерировал. Вносимая в микрокосмос жертва дает начало новому циклу роста жертв. Такие периодические изменения в дальнейшем повторяются.

Сравнивая результаты различных одноименных опытов с иммиграцией, мы приходим к тем же заключениям, что в предыдущем параграфе. В пределах каждого цикла, когда имеется большое число особей *Paramecium* и *Didinium*, оказывается возможным по известным дифференциальным уравнениям предсказать течение процесса борьбы за существование на некоторое время вперед. Однако, в критические моменты смены одного цикла другим, когда число особей очень невелико, различные "случайные" моменты приобретают большое значение (ср. 1 и 2 циклы на рис. 5). В результате оказывается невозможным определить развитие в каждом отдельном случае, и мы вынуждены снова иметь дело лишь с вероятностными изменениями в том или ином направлении.

(5) Резюмируем вкратце результаты *качественного анализа* процесса пожирания одного вида другим у двух инфузорий. Полученные до сих пор данные схематически изображены на рис. 33. В однородном микрокосмосе процесс элементарного взаимодействия приводил к исчезновению обоих

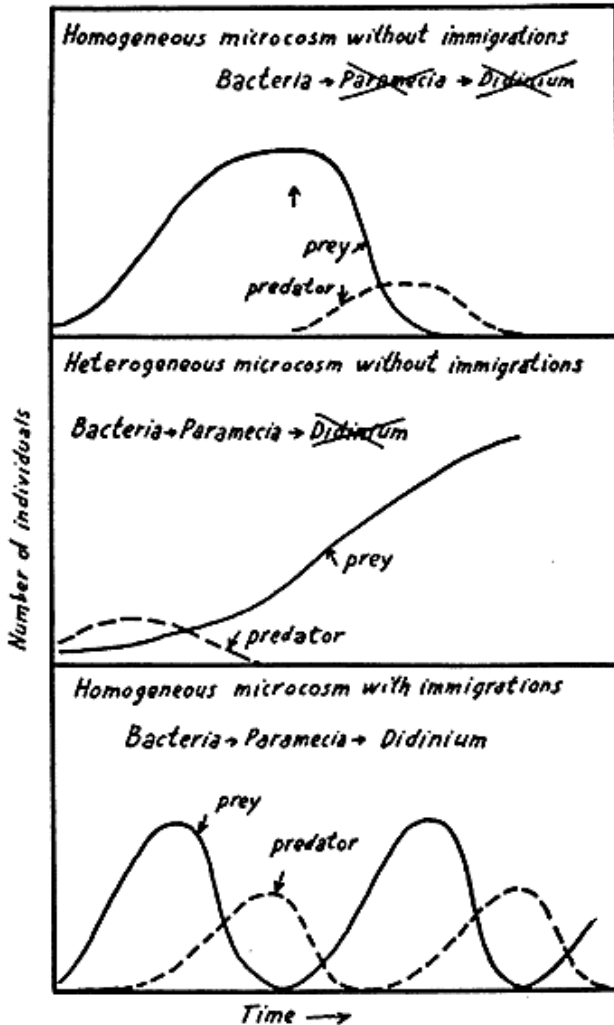


Рис. 33. Схема результатов качественного анализа взаимоотношений хищника и жертвы в случае двух инфузорий.

компонентов. Сделав микрокосмос неоднородным (убежище) и приблизившись тем самым к природе, мы стали иметь дело с "вероятностью" изменений в различных направлениях. При этом иногда исчезал хищник и оставался микрокосмос, населенный одними жертвами. Внося иммиграцию в однородный микрокосмос, мы получим периодические изменения численностей видов, причем детерминированность в пределах каждого цикла сменялась вероятностью при переходе от одного цикла к другому.

III

(1) Приведенный нами пример указывает на то, что периодические колебания численностей хищников и пожираемых ими жертв не являются свойством самого процесса взаимодействия между ними, как это предполагали математики, а, по-видимому, возникают в результате постоянных вмешательств извне в развитие этих взаимодействий. В естественных условиях природа периодических колебаний может быть весьма сложной (убежища для жертв, сохранение хищников путем инцистирования, иммиграция и эмиграция, колебания факторов среды и т.д.). Однако, стоят ли полученные нами данные совершенно изолированно, или близкие явления наблюдались и у других объектов?

(2) Единственной областью, где вопросы прямой борьбы за существование уже подвергались точному лабораторному изучению, является экспериментальная эпидемиология. Поэтому остановимся вкратце на полученных там результатах. Если бы мы взяли ограниченный микрокосмос любой величины, населенный однородными организмами, не допустили бы иммиграции и эмиграции и произвели бы заражение фатальной инфекцией, то в результате произошло бы полное вымирание организмов, если бы среди них не было иммунных и они не в состоянии были бы приобрести иммунитет. Иными словами, мы столкнулись бы с хорошо знакомым нам элементарным циклом взаимодействия двух видов. Одна-

ко, обычно процесс вымирания не идет до конца благодаря наличию иммунных особей, которые до известной степени эквивалентны особям, находящимся в убежище: их не захватывает тот процесс уничтожения, который идет до конца среди неиммунных. Природа этого "убежища" весьма сложная и здесь интересно привести следующие слова Топлея (1926, стр. 531-532): "Большинство людей, занимавшихся проблемой иммунитета, привыкло рассматривать отдельную особь. Но если мы будем заниматься не особью, а группой, то встретимся с совершенно новыми факторами. Резистентность группы должна быть исследована как проблема *sui generis*. Один фактор, характерный для группового иммунитета, может быть здесь отмечен. Группа может увеличивать среднюю резистентность путем простой селекции, в результате гибели своих наиболее чувствительных членов. Можно также допустить, что при нефатальной инфекции будет происходить и активная иммунизация, хотя ее роль в настоящее время трудно учесть, так что приходится говорить лишь о возможности того, что распространение инфекции, убивая одних жертв, иммунизирует других".

"Одна весьма несовершенная аналогия может нам здесь помочь. Возьмем ряд стержней различной толщины, воткнем их в землю и подвергнем бомбардировке камнями различной величины, выпускаемыми из катапульта различной силы. Через некоторое время мы найдем, что ряд стержней разрушен. Этого избегнут некоторые наиболее толстые стержни, но известная часть переживших будет состоять из тонких стержней, вокруг которых упавшие камни создали известную защиту. Пережившие особи последней группы находятся в ненадежном состоянии; соответствующая бомбардировка может разрушить защищающую группу камней. Пережившие первого типа могут быть разрушены снарядами достаточной силы. И, наконец, многие стержни могут стоять просто потому, что они случайно избежали фатального удара".

(3) Опыты эпидемиологов с влиянием иммиграции на течение эпидемии у мышей в ограниченном микрокосмосе также очень интересны для нас. Здесь отчетливо видно, что непрерывное вмешательство извне в определенную популяцию вызывает периоди-

ческие колебания эпидемии, которые немедленно исчезают после прекращения этого вмешательства. Приведем снова слова Топлея: "Когда новые мыши добавляются к зараженной мышиной популяции с некоторой постоянной скоростью, то смертность оказывается неравномерно распределенной во времени. Она группируется в ряд волн, каждая из которых обладает еще маленькими флюктуациями. Равновесие между паразитом и хозяином является подвижным. В результате некоторых процессов паразит приобретает временное господство, и значительная часть мышей падает жертвой фатальной инфекции. За этим следует фаза уменьшения смертности. По мере свежих чувствительных мышей все это снова повторяется, смертность увеличивается до нового максимума, чтобы потом снова упасть". Но если только "такая иммиграция не будет допущена, то эпидемия постепенно исчезает, оставляя некоторое число переживших".

Мы можем отметить, что и здесь *процесс элементарного взаимодействия между однородными хищниками и однородными жертвами не обладает собственными периодическими колебаниями*. Лишь наличие иммунитета и иммиграции создает периодические явления очень сложной природы. В настоящее время можно смело сказать, что неизвестно ни одного точно исследованного случая, где имели бы место периодические колебания численностей, протекающие между однородными хищниками и однородными жертвами в константных условиях, как этого требует дифференциальное уравнение Лотка-Вольтерра. Не желая заранее вставать на предвзятую точку зрения, что это вообще невозможно, мы должны во всяком случае воздержаться от признания этой возможности до тех пор, пока она не будет кем-нибудь доказана экспериментально.

IV

(1) Возвращаясь вновь от эмпирических наблюдений к общим принципам, отметим, что могут существовать два различных типа собственных периодических колебаний систем, как недавно отметил Хилл (1933) в связи с физиологическими проблемами.

Один из этих типов, который рассматривался Лотка-Вольтерра и который мы анализировали выше, должен называться "классическими" колебаниями и он является полностью аналогичным хорошо известным колебаниям в физике, возникающим вследствие реакций со свойствами аналогичным инерции и упругости. Меняющаяся система имеет тенденцию с одной стороны сохранять свое состояние движения, поскольку система обладает массой, в то время как с другой стороны сила упругости увеличивается при удалении от равновесия и в конечном счете приводит к обращению движения или изменению. В классической теории биологических популяций хищник имеет тенденцию к бесконечному размножению, однако, в результате происходящего таким образом удаления от равновесия с жертвой, рост численности популяции хищника сменяется падением, позже вновь сменяясь увеличением и т.д. (уравнение 21).

Существует, однако, и другой тип колебаний, с которыми имеют дело физиологи и к которому вероятно относятся распространение эпидемий и изменения численности в нашей популяции простейших. Определенный потенциал или определенное состояние здесь создаются за счет непрерывного процесса, причем условия делаются менее и менее устойчивыми, до тех пор, пока не достигается состояние, когда должен произойти сброс (или начаться эпидемия). Очевидно, что взаимодействие между двумя компонентами приводит вместо периодичности к разрыву контакта (зависящего от конкретных биологических условий в случае эпидемии и от исчезновения хищников и жертв у простейших в наших опытах), после чего это взаимодействие прекращается до следующего критического порога. Такие колебания с разрывом контакта в физике носят название "релаксационных колебаний".

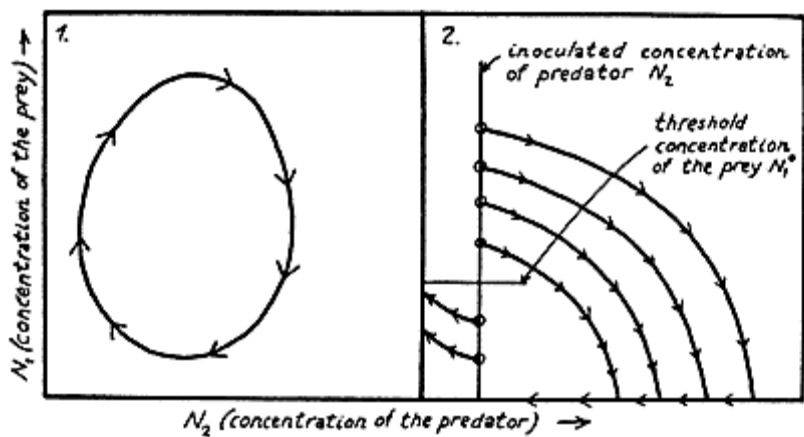
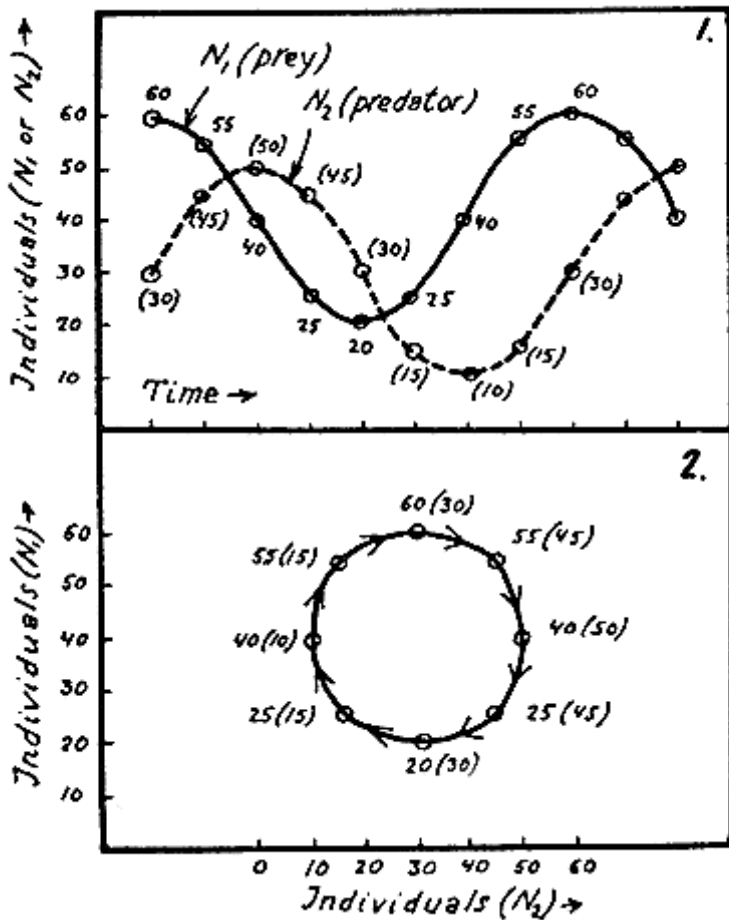


Fig. 34. Диаграммы, иллюстрирующие типы природных периодических колебаний численности животных. 1. "Классические" колебания Лотка-Вольтерра 2. "Релаксация колебаний."



Легко видеть различия между этими двумя типами колебаний, используя иллюстративные графики, так часто применявшиеся Лотка. На координатной бумаге мы обычно откладываем время по оси абсцисс, а плотности хищников

(N_2) и жертв (N_1) на ординате. Однако, если мы отвлечемся от фактора времени и отложим N_2 по оси абсцисс и N_1 по оси ординат, то получим четкое представление о природе межвидового взаимодействия. Как показывает Рис. 34 для случая классических колебаний, мы должны получить замкнутую кривую⁴.

4 Трансформация обычных кривых зависимости от времени в такие графики иллюстрируется численным примером, представленным на Рис. 35. В его верхней части представлен теоретический случай классического колебания Вольтера в обычной форме. Если мы заметим значения N_1 и N_2 в различные моменты времени и затем отложим N_1 против соответствующего N_2 , мы получим замкнутую кривую, представленную ниже.

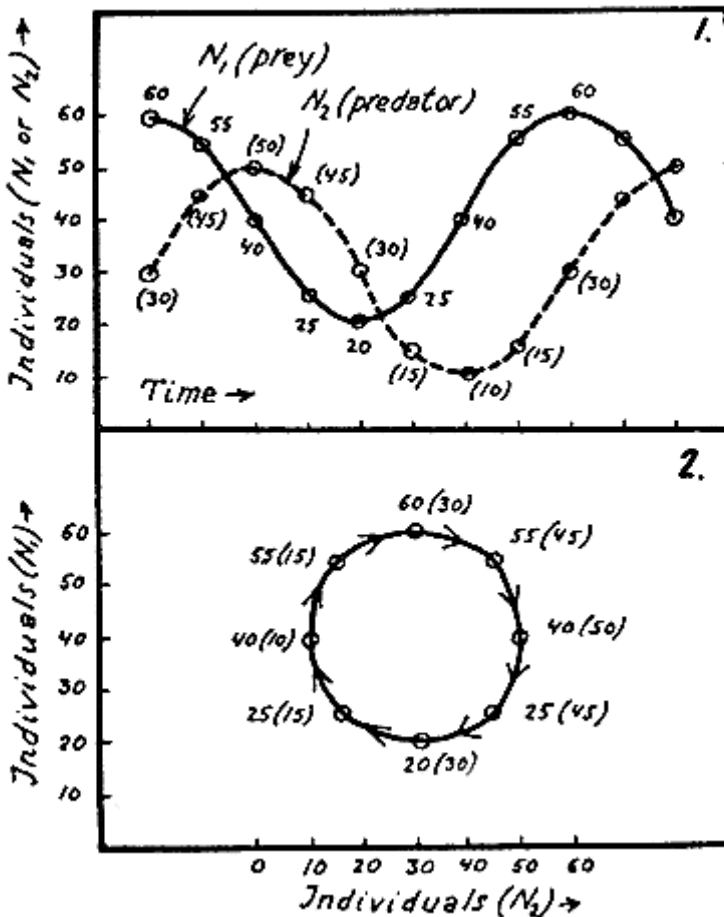


Рис. 35. Диаграмма, иллюстрирующая трансформацию обычных кривых времени (1) в относительные графики взаимодействия (2) для "классических" колебаний численности Лотка-Вольтерра.

Давайте теперь обратим наше внимание на график релаксационного взаимодействия. Представим себе, что мы вводим определенное количество хищника N_2 при различных плотностях жертвы (N_1). Тогда перед достижением критического порога последнего ($N_1 = 0$, Рис. 34), эпидемия *Didinium* не может начаться, и кривые возвращаются к ординате. После достижения критического порога появляется релаксационное колебание, которое ведет к уничтожению жертвы - кривые пересекают ось абсцисс.

(2) Это небольшое теоретическое изложение позволяет нам сформулировать проблему следующим образом. Каким образом биологические адаптации, состоящие из очень активного уничтожения *Paramecium* за счет *Didinium*, нарушают условия классического уравнения (21) и преобразуют его в уравнение элементарной релаксации? В отношении всех технических деталей мы отсылаем читателя к оригинальной работе (Gause and Witt, 1935), а здесь мы обсудим только ее основные идеи.

В первом приближении к фактическому состоянию дела мы можем написать элементарное уравнение релаксации. Можно принять (на основе наблюдений, сделанных на *Paramecium* (N_1) и *Didinium* (N_2)), что если величина N_2 велика, то смертность хищников является пренебрежимо малой, когда $N_1 > 0$. Кроме того, увеличение численности хищников только незначительно зависит от N_1 (при недостаточности жертв хищники продолжают размножаться за счет уменьшения величины тела особи; в этой связи уничтожение жертв лишь незначительно зависит от N_1).

Вводя эти предположения в уравнение (21), мы можем написать

$$-\frac{dN_2}{dt} = 0, \quad \text{где } N_1 \neq 0 \quad \text{и} \quad -\frac{dN_2}{dt} = d_2 N_2, \quad \text{где}$$

$N_1 = 0$. * Для того, чтобы уменьшить зависимость от N_1 в отношении членов, характеризующих взаимодействие видов, мы заменим $\sqrt{N_1}$ на N_1 †.

* Это условие уже достаточно для вытеснения "классических" периодических флуктуаций.

† Специальные опыты показывают, что такая замена является приемлемой (Gause and Witt, 1935).

Тогда

$$\left. \begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= b_1 N_1 - k_1 N_2 \sqrt{N_1} \\ \frac{dN_2}{dt} &= b_2 N_2 \sqrt{N_1} \\ &= -d_2 N_2 \end{aligned} \right\} \begin{array}{l} (N_1 \neq 0) \\ (N_1 = 0) \end{array} \dots\dots\dots(21b)$$

На Рис. 36 показано, что решение уравнения (21b) (интегральные кривые на графике N_1, N_2) фактически совпадает с биологическими наблюдениями на *Paramecium* и *Didinium*. Поэтому можно предположить, что общее уравнение для пожирания одного вида другим (21) принимает в нашем особом случае форму (21b) вместо классического выражения Лотка-Вольтерра (21).

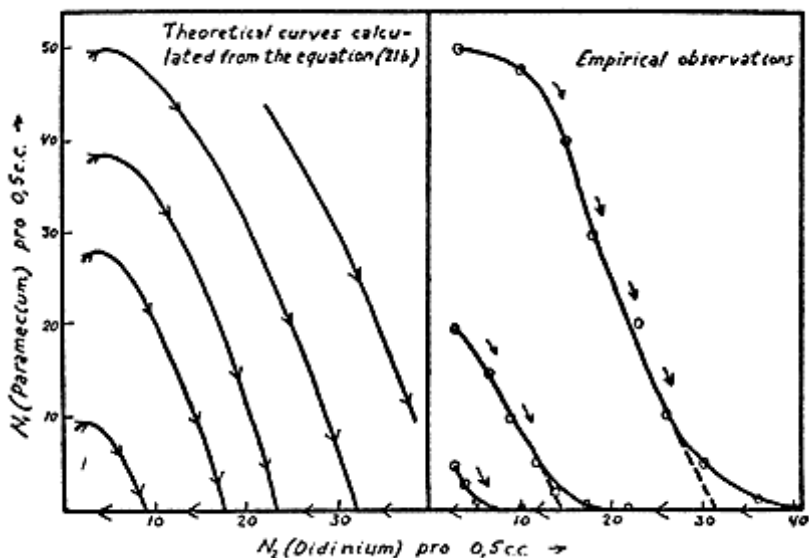


Рис. 36. Решение уравнения 21b (слева) и эмпирические наблюдения за *Paramecium* и *Didinium* (справа). В теоретическом уравнении не принимается во внимание "остаточный рост" популяции хищника (в отсутствие жертвы). Из Gause и Witt, 1935.

(3) Уравнение релаксации (21b) представляет собой лишь первое приближение к фактическому состоянию дел и является справедливым только если N_1 или N_2 являются большими величинами. Посмотрев на тенденцию экспериментальных кривых на поверхности N_1, N_2 с малыми плотностями (Рис. 37), мы отмечаем, что они проходят справа налево и пересекают ось ординат (Рис. 37а). Это означает, что "эпидемия" хищников не может вспыхнуть, если концентрация жертв не достигла порогового значения αh . При значениях меньших, чем указанное, хищники исчезают и оставляют чистую популяцию жертвы, однако при более высоких значениях мы находим обычные релаксации.

Принимая во внимание все эти характеристики, мы написать для *Paramecium* и *Didinium* совместное уравнение релаксации,

адекватно отражающее то, что имеет место на самом деле. Мы допускаем, что смертность хищников появляется не только когда $N_1 = 0$, но что имеет место небольшая смертность, увеличивающаяся с уменьшением концентрации N_2 , и что интенсивность охоты также увеличивается при недостаточном количестве жертв.

5 В этих экспериментах хищники, которые использовались, не обладали "остаточным ростом", т.е. были уже меньшими по размеру. См. эксперименты с иммиграциями, когда хищники обычно не находили жертвы в микрокосмосах, содержащих очень мало парameций, и соответственно погибали.

Решение этой системы уравнений представлено на Рис. 38. Оно является дальнейшей конкретизацией принципа релаксации, представленного на Рис. 34, в отношении *Paramecium* и *Didinium*. Эпидемия хищников не может начаться ниже порога концентрации жертв, однако выше него мы находим обычную релаксацию. Характерной чертой нашей пищевой цепи является необычно низкое значение порога.

6 Уравнение, приводимое Гаузе и Виттом, имеет следующий вид:

$$\left. \begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= b_1 N_1 - f_1(N_1) i \\ \frac{dN_2}{dt} &= b_2 N_2 \sqrt{N_1} - f_2 \end{aligned} \right\} \dots\dots\dots (21C)$$

Математический анализ свойств системы уравнений релаксации приведен на Рис. 38 и показывает, что на каждой кривой существует точка взаимодействия, которая обычно носит название "сингулярной точки". Силы смертности, рождаемости и взаимодействия между жертвой и хищником являются здесь настолько сбалансированными, что классические колебания численности теоретически возможны вокруг этой точки. Однако в случае *Paramecium* и *Didinium* значения координат этой сингулярной точки являются исключительно малыми, иными словами, зона возможных классических осцилляций смещена в область настолько малых плотностей, что эти осцилляции полностью снимаются статистическими факторами, которые являются гораздо здесь более мощными.

(4) В заключение давайте рассмотрим появление периодических вариаций численности под влиянием иммиграций (небольшой и синхронный приток N_1 и N_2 после интервала времени t). Иными словами, здесь нам необходимо иметь дело с проблемой воздействия малых импульсов. В точке начала координат (а, Рис. 37) они приводят к возврату кривой к ординате. Релаксационные колебания возникают, когда концентрация N_1 увеличивается до значений выше пороговых. Из Рис. 38 легко рассчитать, каким образом замедление притока после достижения порога увеличивает величину релаксационных колебаний (важность этой проблемы для эпидемиологии отмечали Кермак и МакКендрик (1927). Когда происходят релаксационные колебания, небольшие импульсы не вызывают их серьезных нарушений до момента пересечения абсциссы с интегральными кривыми и позже до их пересечения с линией горизонтальных наклонных (Рис. 38). После этого импульсы вызывают возвращение на ординату и процесс начинается снова.

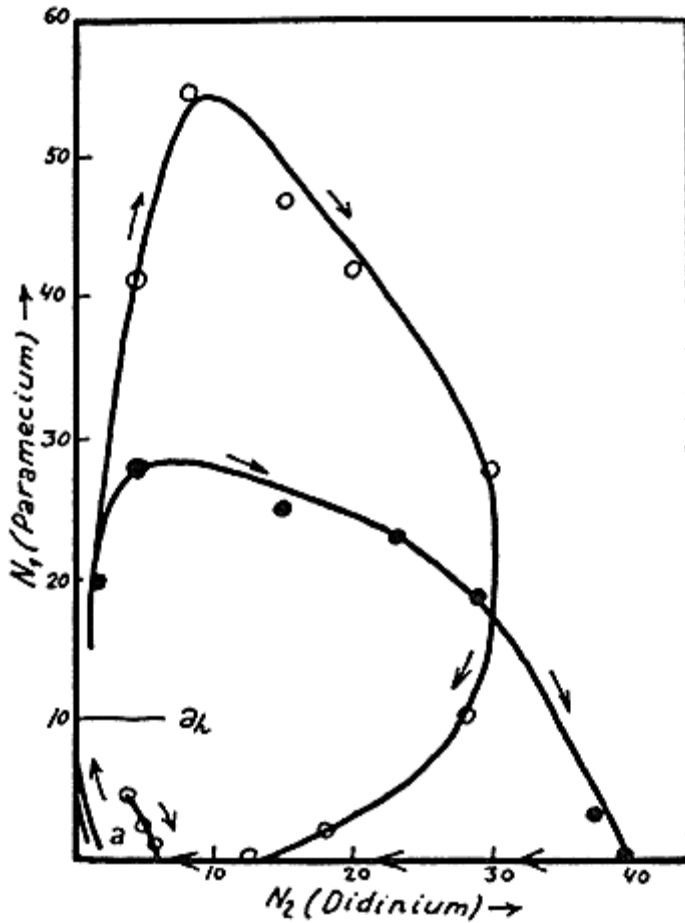


Рис. 37. Взаимодействие между *Paramecium* и *Didinium* при разной плотности популяции. Отсутствие "остаточного роста" (сравнить с Рис. 36 справа), а также различия между обоими кривыми связаны с неблагоприятными условиями обитания.

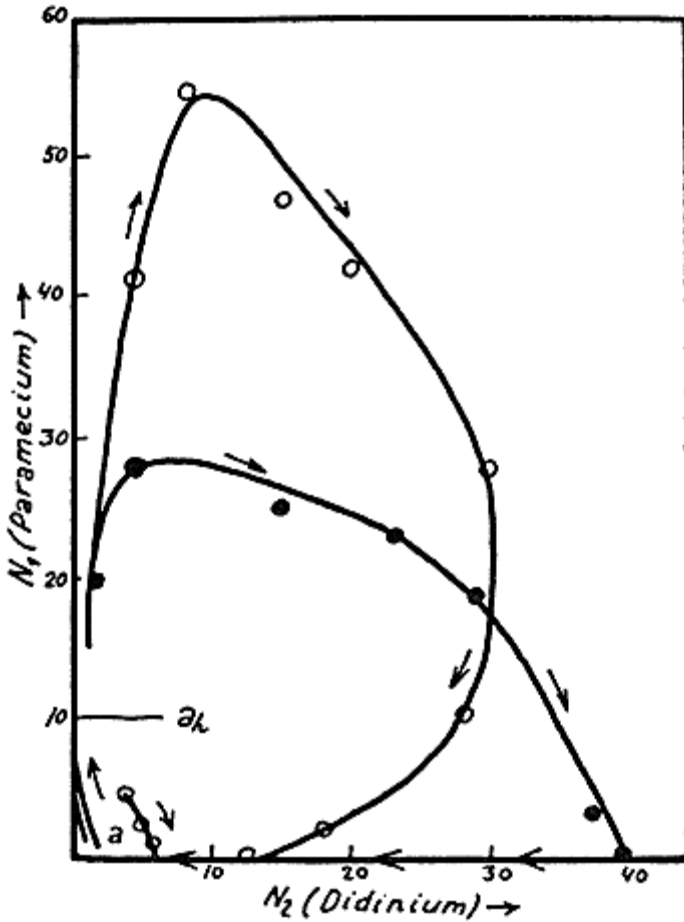


Рис. 38. Решение сложного уравнения релаксации (21с). ah представляет пороговую концентрацию жертвы.

V

(1) Теория, изложенная в предыдущем разделе, показывает, что пожирание одного вида другим в популяции является настолько активным, что классические колебания численности преобразуются в элементарные релаксационные колебания и что координаты сингулярной точки вокруг, вокруг которой такие осцилляции

можно теоретически ожидать, имеют исключительно малые значения. Этот факт, помимо своего независимого интереса, позволяет нам предсказать, что если бы мы были в состоянии уменьшить интенсивность пожирания, мы смогли бы увеличить значения координат сингулярной точки и таким образом наблюдать классические колебания Лотка-Вольтерра. Эта ситуация полностью аналогична ситуации в классической физиологии. Скорость распространения нервных импульсов в обычных условиях слишком высока и иногда желательно понизить ее, охладив нерв, чтобы иметь возможность наблюдать определенные явления. Каким же образом можно снизить интенсивность пожирания одного вида другим?

Простейшим путем является исследование системы, где такая интенсивность является естественно низкой. Это недавно было предпринято Гаузе (1935b), который проанализировал свойства пищевой цепи, состоявшей из *Paramecium bursaria* и *Paramecium aurelia*, пожиравших малые дрожжевые клетки *Schizosaccharomyces pombe* и *Saccharomyces exiguus*. Специальная схема эксперимента позволила нам контролировать смертность хищников искусственно за счет их прореживания и за счет избегания оседания дрожжевых клеток на дно путем медленного перемешивания среды. Рисунок 39 показывает, что в таких специализированных условиях флуктуации типа Лотка-Вольтерра действительно наблюдаются и таким образом условия уравнения 21 в общих чертах реализуются.

Следует отметить, что уравнение 21 не выполняется в абсолютной степени, поскольку колебания, вероятно, не принадлежат к "консервативному" типу. Иными словами, они не сохраняют той величины, которая исходно была им придана, а имеют тенденцию приобретать свою собственную величину (сравните первый и второй циклы на Рис. 39, 1 и 2). Эта проблема, однако, требует дальнейших исследований.

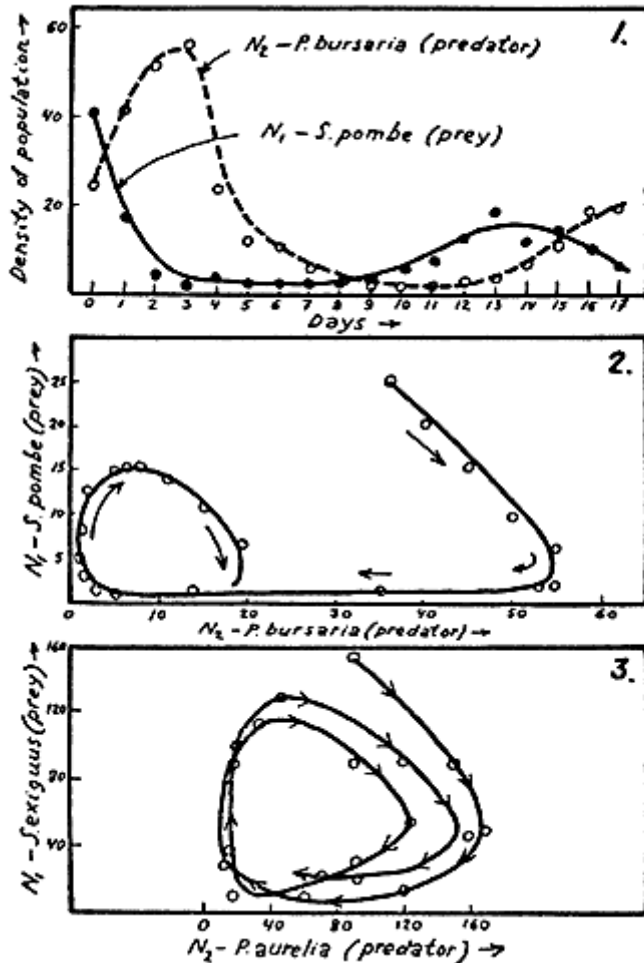


Рис. 39. "Классические" периодические колебания в смешанной популяции *Paramecium bursaria* и *Schizosaccharomyces pombe* в обычном (1) и относительном выражении (2). (3) Периодические колебания в популяции *Paramecium aurelia* и *Saccharomyces exiguus* в относительном выражении. По Gause, 1935b.

(2) Интересно сравнить наши данные с некоторыми наблюдениями, проведенными на Станции Ротхамстед (Cutler, 1923; Russell, 1927), которые также привлекли внимание Nikolson (1933).

Есть основания подозревать, что колебания численности почвенных микроорганизмов, наблюдавшиеся Катлером и о которых говорил Рассел, обусловлены присутствием двух видов в системе. "Колебаний численности бактерий не происходит, когда они сами по себе выращиваются в стерилизованной почве; в таких условиях их численность нарастает до высоких значений и остается на приблизительно постоянном уровне. Однако, их количество уменьшается как только в систему вводятся почвенные амебы; однако, оно не достигает при этом постоянного уровня; вместо этого наблюдаются постоянные колебания, как и в нормальной почве. Существует четкая обратная связь между количеством бактерий и количеством активных амеб; когда количество амеб увеличивается, количество бактерий падает". Поэтому вряд ли возможно избежать вывода, что Катлер имел здесь дело (в осложненной форме) с классическими периодическими колебаниями типа Вольтерра.

В заключение отметим, что эта последняя демонстрация возможности классических колебаний показывает, что для их реализации требуются весьма специализированные условия, и поэтому легко понять, почему в реальных биологических системах со их типичными адаптациями, ведущими к очень интенсивным атакам одного вида в отношении другого повидимому доминирует широко обсуждающееся "релаксационное взаимодействие" между видами.

VI

(1) В Главе III мы указывали, что связь между относительным увеличением численности хищника и числом жертв не является линейной, и это представляется важным для процессов пожирания одного вида другим. Мы теперь действительно можем убедиться, что эта связь действительно является нелинейной.

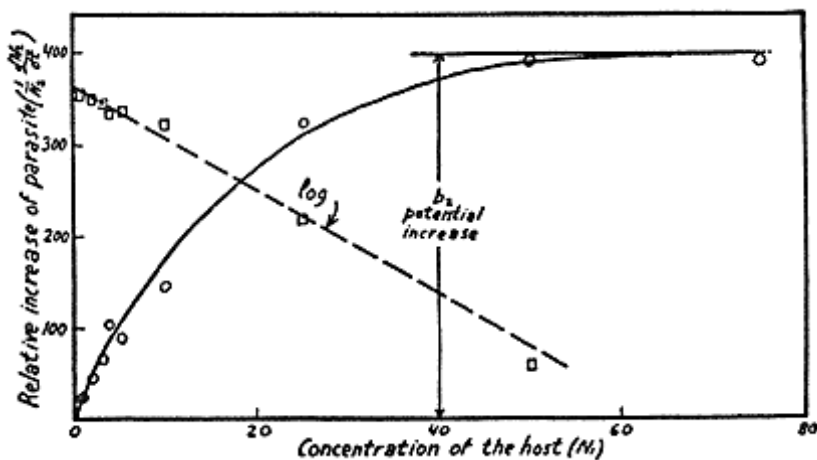


Рис. 40. Связь между потомством одной пары паразита *Mormoniella vitripennis*, и плотностью хозяина *Phormia groenlandica*, по Смирнову и Владимирову. Из Gause, 1934с.

Недавно Смирнов и Владимиров (1934) исследовали в лабораторных условиях связь между плотностью хозяина N_1 (куколки мухи *Phormia groenlandica*) и относительным увеличением парази-

та $\frac{1}{N_2} \frac{dN_2}{dT}$ (потомство одной пары паразитической осы *Mormoniella vitripennis* на поколение). Экспериментальные данные, которые они получили, представлены на Рис. 40. При увеличении численности хозяина относительное увеличение количества паразитов возрастает до тех пор, пока оно не достигает максимально возможного или "потенциального увеличения" (b_2) получаемого от одной пары в данных условиях. В том, что кривая, иллюстрирующая

связь между $\frac{1}{N_2} \frac{dN_2}{dT}$ и N_1 , может фактически быть выражена уравнением (Глава III, (23):

$$\frac{1}{N_2} \frac{dN_2}{dt} = b_2(1 - e^{-\lambda N_1})$$

можно убедиться следующим образом: отложив по оси ор-

динат значения $\frac{1}{N_2} \frac{dN_2}{dT}$, соответствующие различным значениям абсцисс, мы должны получить прямую линию, которая, как показывает Рис. 40, фактически и наблюдается. Наклон этой прямой линии характеризуется коэффициентом λ , который таким образом отражает скорость относительного увеличения паразитов в отношении ее продвижения к максимальному значению при увеличении численности хозяина.

(2) Резюмируем: в начале этой главы мы ожидали обнаружить "классические" колебания численности, возникающие вследствие непрерывного взаимодействия между хищниками и жертвой, как предполагалось Лотка и Вольтерра. Однако, немедленно стало ясно, что такие колебания в популяционной модели, которую мы исследовали, оказываются невозможными и что эта ситуация относится не только к нашему особому случаю. Соответствующий анализ четко показал, какими биологическими адаптациями обусловлена эта невозможность. Это позволило нам найти конкретную систему, не обладающую такими недостатками, и таким образом наблюдать "классические" флуктуации в очень специализированных условиях.

Следует надеяться, что дальнейшие экспериментальные исследования позволят нам глубже проникнуть в природу процессов борьбы за существование. Однако, продвижение в этом направлении будет без сомнения сталкиваться с многочисленными и разнообразными трудностями.