

# Экология: Вводная лекция

Леонард Владимирович Полищук

Кафедра общей экологии  
Биологического факультета МГУ

<http://ecology.genebee.msu.ru>

Что такое экология,  
или многое ли мы узнаем из определения экологии?

Поскольку эта лекция читается на геологическом ф-те,  
обратим тот же вопрос к геологии: Что такое геология?

Определение из Советского энциклопедического словаря (1982):  
«Геология, комплекс наук о составе, строении и истории развития земной коры и Земли. Истоки Г. относятся к глубокой древности и связаны с первыми сведениями о горных породах, минералах и рудах. Термин Г. ввел норвежский ученый М.П. Эшольт (1657). В самостоятельную ветвь естествознания Г. выделилась в 18 – нач. 19 вв. ... Современная Г. включает: стратиграфию, тектонику, регион. геологию, минералогия, петрографию, литологию и геохимию, учение о полезных ископаемых ... »

Не будучи специалистом (а специалист вряд ли нуждается в определении науки, которой он занимается), не могу сказать, что в этом определении содержится много больше того, что знает каждый более или менее образованный человек

## Другой пример: что такое теория вероятностей?

Обратимся к тому же Советскому энциклопедическому словарю (1982):  
«Вероятностей теория, раздел математики, в котором по данным вероятностям одних случайных событий находят вероятности других событий, связанных каким-либо образом с первыми.»

Пожалуй, в этом случае, поскольку теория вероятностей – наука более абстрактная, определение взятое само по себе несет еще меньше информации, чем в случае с геологией

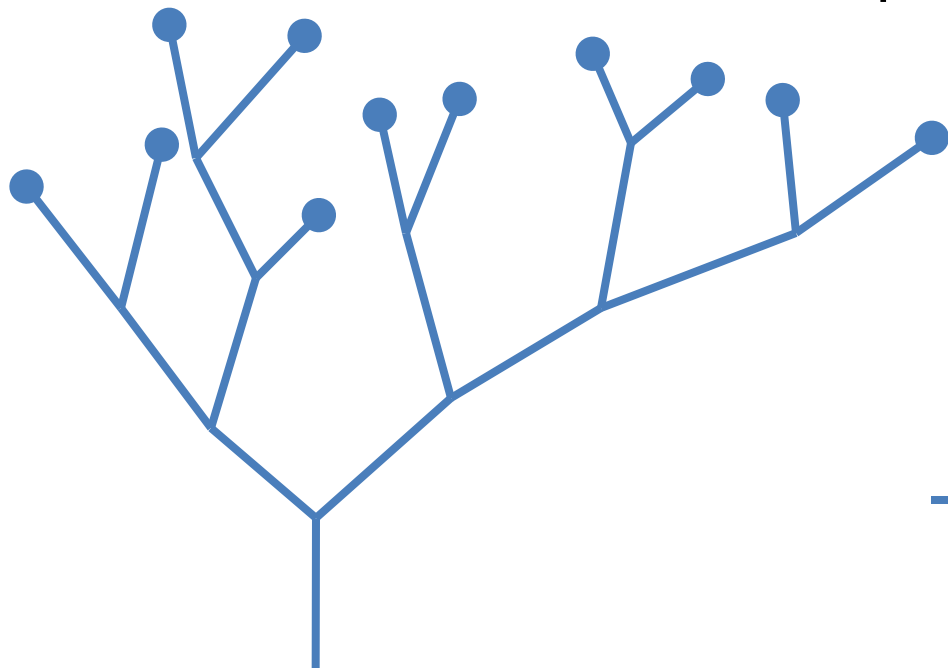
# Как на этом фоне обстоит дело с определением экологии?

## Экология – наука о взаимоотношениях организмов между собой и с окружающей средой

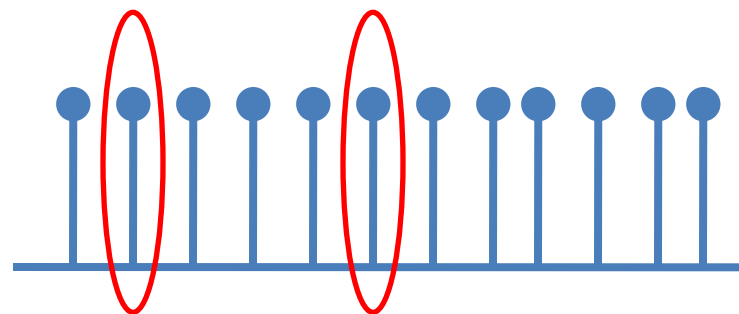
«Термин экология был введен Э. Геккелем в 1866 г. Биологический энциклопедический словарь (1989) определяет экологию как «биологическую науку, изучающую организацию и функционирование надорганизменных систем различных уровней: популяций, биоценозов (сообществ), биогеноценозов (экосистем) и биосферы» ... Это определение может нравиться или нет, но в самом существенном оно бесспорно: экология – это биологическая наука, изучающая надорганизменные системы. С другой стороны, в печати или в устной речи мы постоянно сталкиваемся со словосочетаниями типа «экология памятников», «экология языка», «экология культуры», даже «экология нашего двора». ... Еще смешнее выглядят словосочетания «плохая экология» или «хорошая экология». Этак можно договориться до чего угодно. Скажем, в моем любимом городе Феодосии «плохая геометрия»; евклидовы законы там не соблюдаются, поскольку город расположен на подковообразном склоне.» (Е.А. Нинбург. Введение в общую экологию. М. 2005, с. 6)

Дело, наверное, не только и не столько в определении, сколько в ответе на вопрос, что может и чего (пока еще?) не может экология

# Чем отличается зрелая наука от незрелой



Hard Science  
Зрелая наука  
Образ: дерево

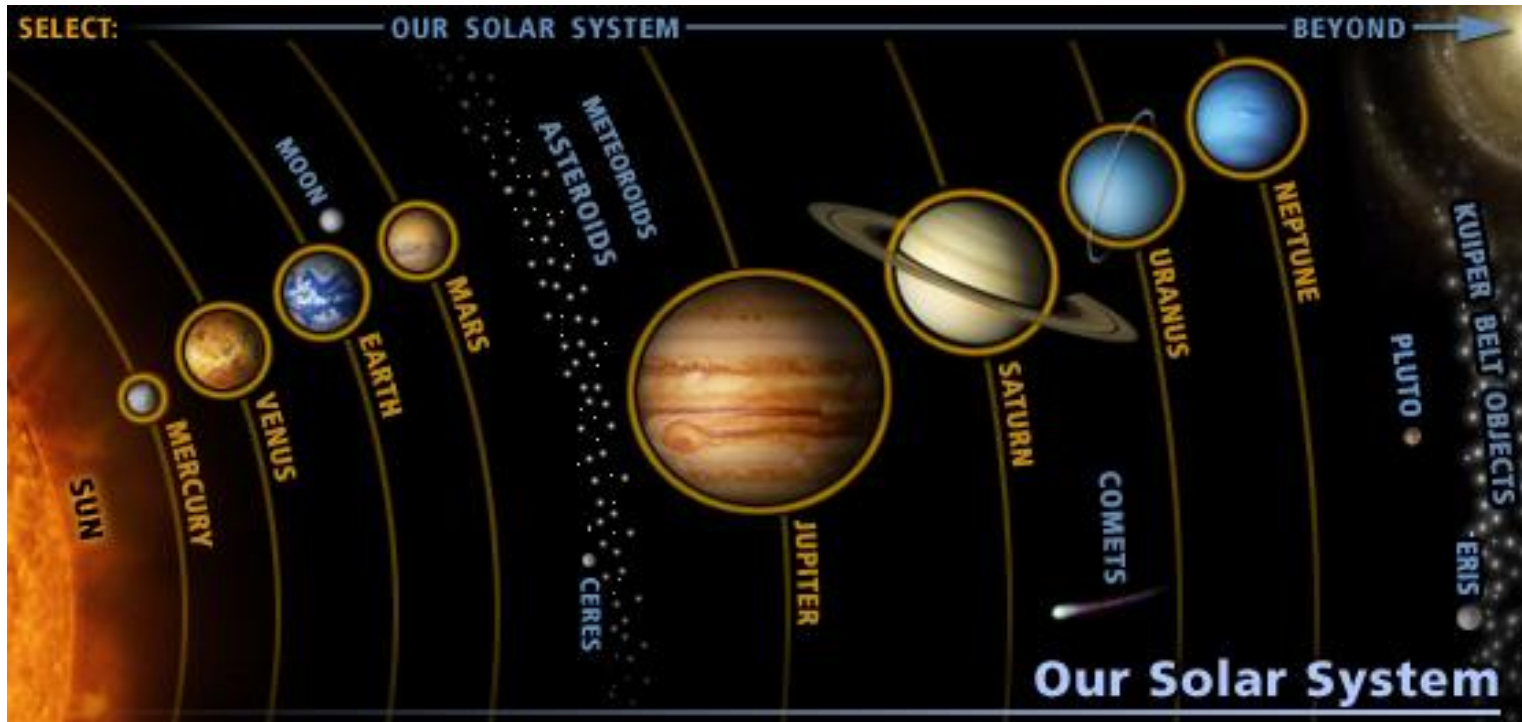


Soft Science  
Незрелая наука  
Образ: газон

Экология ближе к незрелой науке

Пример зрелой науки - физика

## Высокий идеал зрелой количественной науки



**Открытие Леверье планеты Нептун:** Леверье предсказал положение Нептуна, исходя из несоответствия между наблюдаемой орбитой Урана и той, которая должна быть в соответствии с законами Кеплера и Ньютона. Галле направил телескоп на указанную Леверье точку небесного свода и действительно нашел в ней новую планету!

Схема Солнечной системы: <http://solarsystem.nasa.gov/planets/index.cfm>

## Первое наблюдение Нептуна

«Докторская диссертация Галле, законченная в 1845, была сокращённым и критическим обсуждением наблюдений Урана Оле Ромером в дни с 20 октября до 23 октября 1706. Приблизительно в 1845 он послал копию своего тезиса Урбену Леверье, но получил ответ годом позже, 18 сентября 1846. Ответ был прочитан Галле 23 сентября, и в нём Леверье попросил, чтобы он (Галле) смотрел на определённую область неба, чтобы найти предсказанную новую планету, которая объяснит волнения Урана. В ту же самую ночь, после того, как Энке\* дал ему разрешение (сам Энке не поддерживал Галле), объект, соответствующий описанию, был найден, и за следующие два вечера было подтверждено, что он является планетой.»

(Википедия, Иоганн Готфрид Галле)

\*Иоганн Энке – директор Берлинской обсерватории

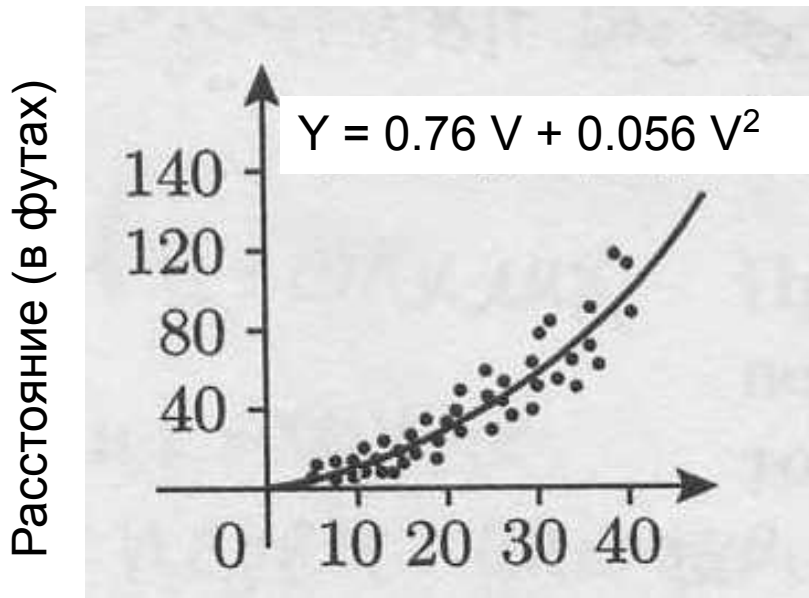
1846 г. – открытие Нептуна

1848 г. – избрание Леверье иностранным членом Петербургской Академии Наук



## «Скромный идеал» , или повседневная практика, зрелой количественной науки

Зависимость между скоростью автомобиля и расстоянием, которое он проходит после сигнала об остановке



Скорость автомобиля V (в милях/час)

Источник: М.Б. Лагутин.  
Наглядная математическая статистика. М. 2007, с. 362

Как бы описал такой массив эмпирических точек эколог? Скорее всего, **линейной функцией**, потому что в нашем распоряжении, как правило, нет теории

Как описывает такой массив точек физик? **Квадратичной функцией**, для которой у него есть простая теория

$$Y = \theta_1 V + \theta_2 V^2$$

$\theta_1$  – время реакции водителя

$\theta_2$  – зависит от силы трения (т.е. от тормозов, качества дороги и пр.)

$\theta_1 V$  - путь от момента подачи сигнала до включения водителем тормозов

$\theta_2 V^2$  - путь от включения тормозов до остановки

$\theta_2 = \frac{1}{2\mu g}$ , где  $\mu$  – коэффициент трения

# Эффективность простой математики

**Даже простая математика описывает реальность, которую изучает физика**

Путь  $S$ , пройденный автомобилем от включения тормозов до остановки, есть квадратичная функция его начальной скорости

Тормозной путь  $S$  после начала торможения

$$V(t) = V - at$$

$$0 = V - aT$$

$$T = V / a \longrightarrow S = VT - a \frac{T^2}{2}$$

$$S = \int_0^T (V - at) dt$$

Ускорение  $a$  после начала торможения

$$ma = \mu mg$$

$$a = \mu g$$

$$\longrightarrow S = \frac{V^2}{2a}$$

где  $\mu$  – коэффициент трения

$$S = \frac{V^2}{2\mu g}$$

К сожалению, даже и такой «скромный идеал количественной науки» в экологии достигается редко

# Что умеет экология?

В этой лекции будут приведены два примера:

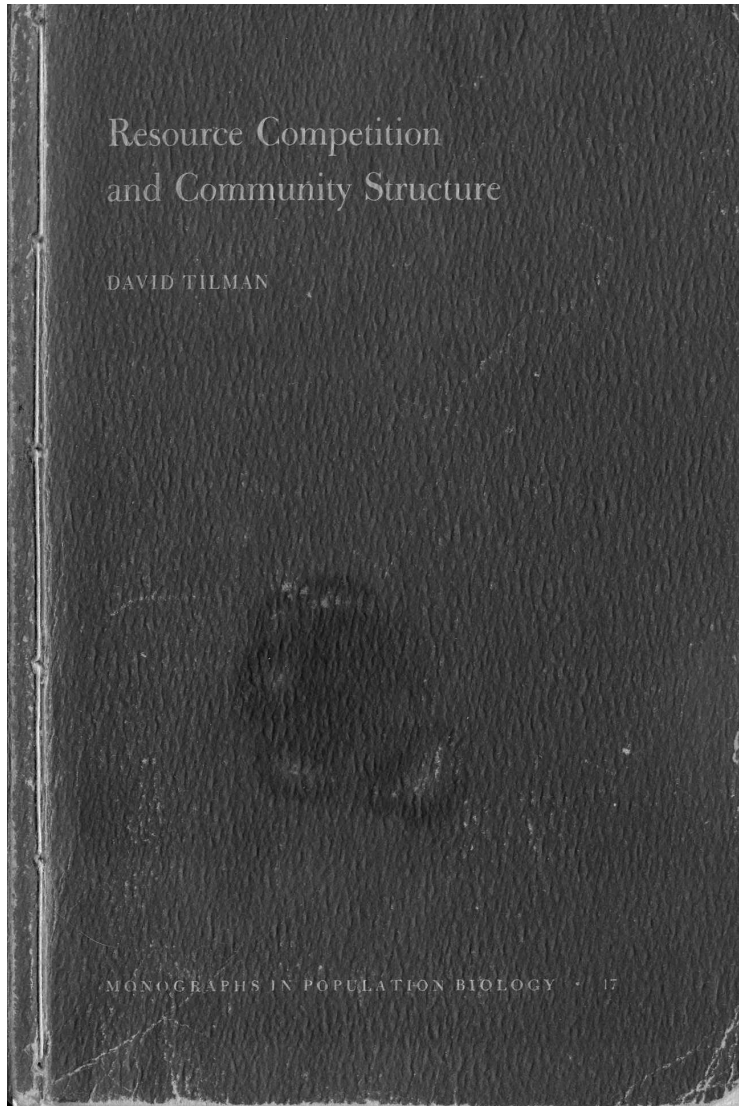
1) Современная теория конкуренции – **качественное** (не количественное) **предсказание** поведения относительно простых (и всё же не очень простых!) экологических систем **в локальном масштабе** (то есть в данном месте и данное время)

2) Макроэкологические зависимости – выяснение **устойчивых количественных соотношений** между важными биологическими переменными **в глобальном масштабе**, то есть в результате усреднения по большим пространствам, длительным временам и большому числу видов

# Конкуренция

«Конкуренция – это взаимодействие организмов (одного или разных видов), проявляющееся как взаимное угнетение друг друга и возникающее из-за того, что им нужен один и тот же имеющийся в недостаточном количестве ресурс, или же из-за того, что организмы эти даже в условиях обилия общего ресурса снижают его реальную доступность, активно мешая друг другу. Таким образом, при конкуренции обязательно не только наличие какого-либо общего ресурса (= потребляемого компонента среды), но и его нехватка или ограниченная доступность.» (А.М. Гиляров. Популяционная экология. 1990, с. 147-148)

# Ресурсная теория конкуренции Тильмана (David Tilman) (resource-based competition theory)



(1) В теории в явном виде присутствуют **ресурсы** (или ресурс, если конкуренция за один ресурс)

(2) Успех вида в конкуренции определяется **пороговой концентрацией** ресурса для этого вида,

(3) Это – **графическая теория**. Графическая теория не заменяет строгой математической теории. Однако теория, изложенная на графическом языке, часто обладает большей общностью и всегда обладает большей наглядностью, что облегчает ее восприятие и открывает возможность для экспериментальной проверки

# Что такое пороговая концентрация ресурса $R^*$ ?

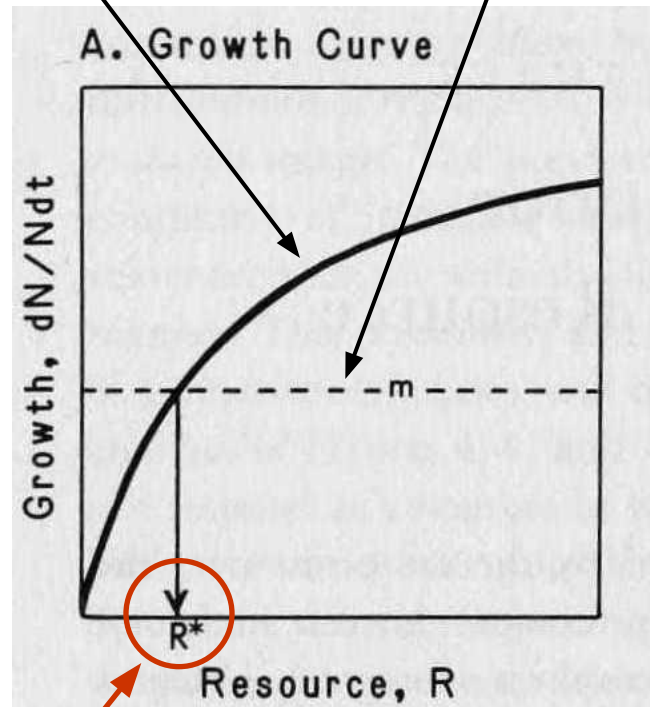
**Пороговая концентрация ресурса** – концентрация, при которой рождаемость потребителя равна его смертности, так что скорость роста численности равна нулю и численность постоянна

$$\frac{1}{N} \frac{dN}{dt} = b(R) - m(R)$$

$$\frac{1}{N} \frac{dN}{dt} = 0$$

$$b(R^*) = m(R^*)$$

Удельная смертность  $m$   
Удельная рождаемость  $b$

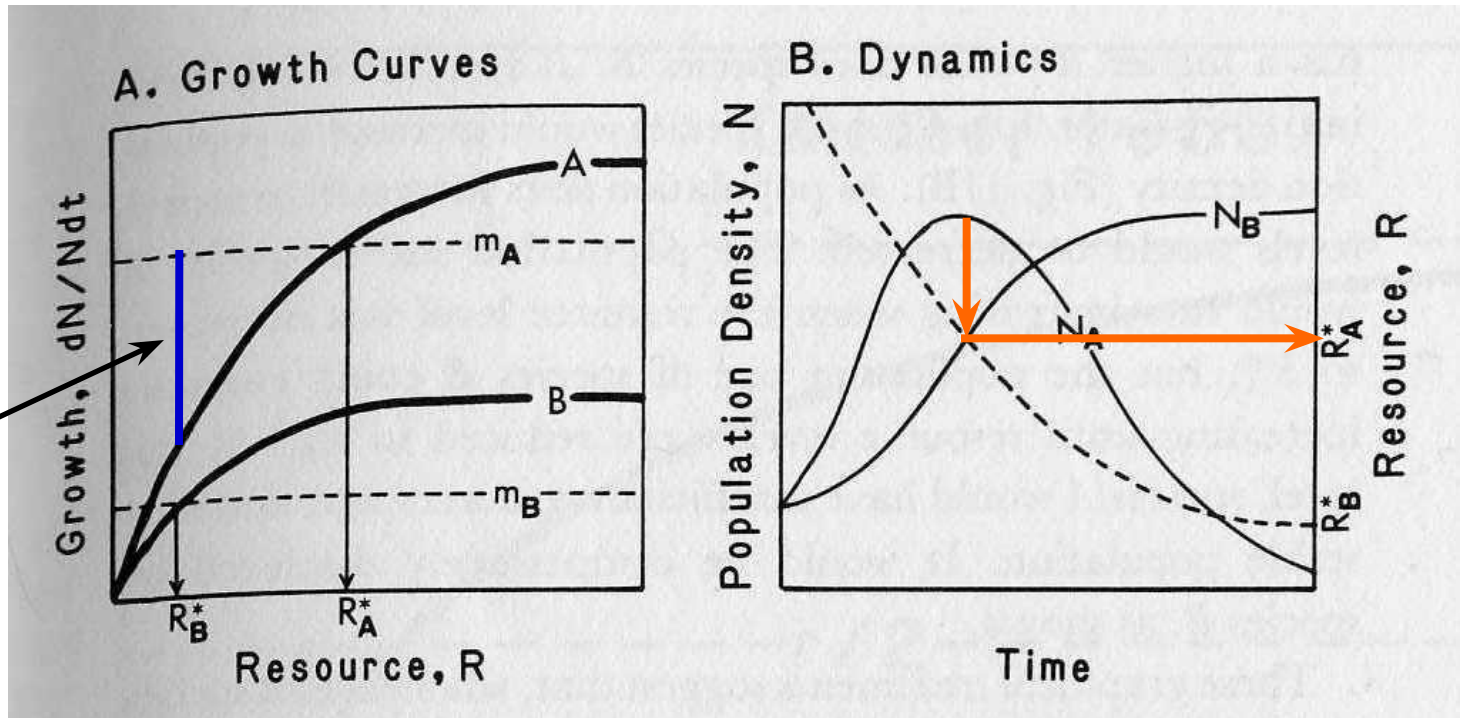


**Пороговая концентрация ресурса**

# Конкуренция за ресурс: механизм конкурентного вытеснения

Механизм победы в конкуренции, основанный на пороговой концентрации:

**у кого порог ниже, тот и победитель!**



Отрицател.  
скорость  
роста вида  
A при  
пороговой  
конц.  
ресурса  
для вида B

В случае  $n$  видов, упорядоченных по  $R^*$ ,  $R_1^* < R_2^* < R_3^* < \dots < R_n^*$ , теория предсказывает, что первый вид вытесняет всех остальных, второй – всех, кроме первого, и т.д. Поскольку такое упорядочивание всегда можно осуществить (точное совпадение  $R^*$  у разных видов практически невероятно), отсюда следует **принцип конкурентного исключения: у кого порог ниже, тот и победитель** (все остальные виды вытесняются). Этот результат есть **качественное предсказание**, основанное на количественной оценке свойств видов.



## Проверка теории на диатомовых водорослях

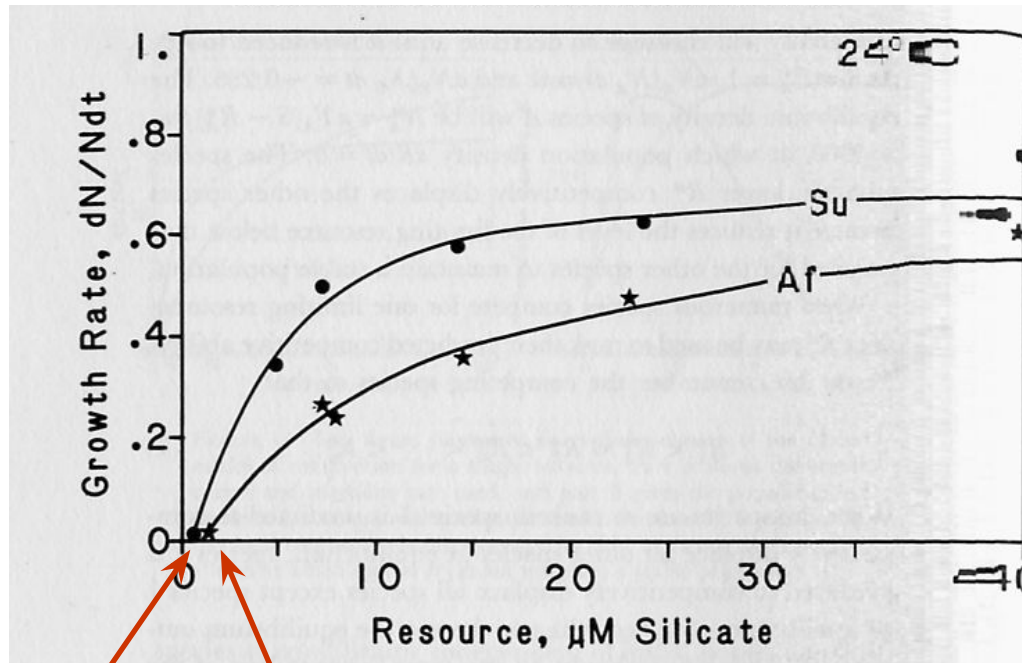
Диатомовые водоросли должны быть знакомы геологам!  
Диатомовые водоросли известны с юрского периода.  
Ископаемые диатомовые образуют кремнистые осадочные  
горные породы – диатомиты (специально для геологов 😊)

# Конкуренция за один ресурс – проверка теории

Скорость роста численности диатомовых водорослей

*Asterionella formosa* (Af) и *Synedra ulna* (Su)

при разной концентрации двуокиси кремния в **ОДНОВИДОВЫХ** культурах в **краткосрочных** экспериментах



$R^*$  (Asterionella) = 2.8  $\mu\text{M SiO}_2$

$R^*$  (Synedra) = 1.0  $\mu\text{M SiO}_2$

**$R^*(\text{Synedra}) < R^*(\text{Asterionella})$**

# Конкуренция за один ресурс – проверка теории

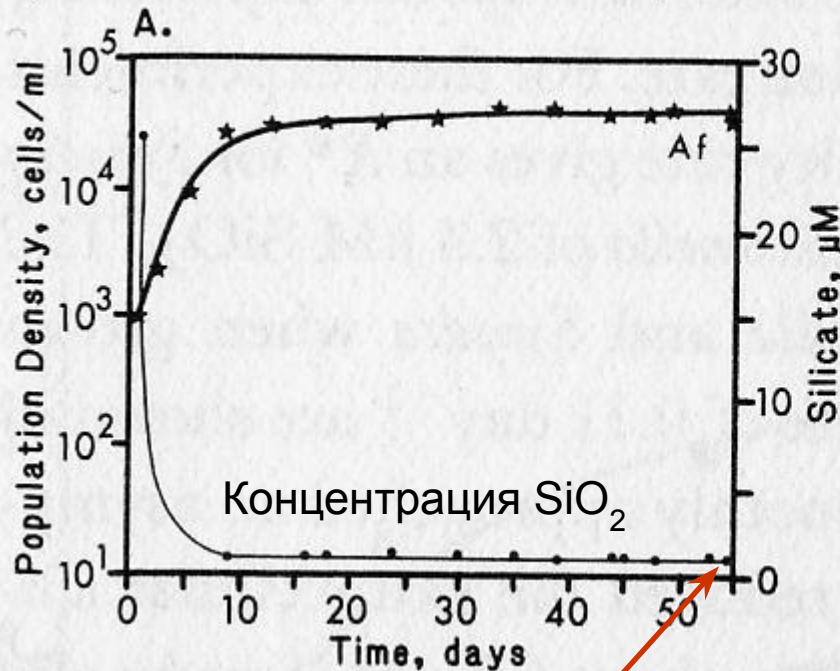
Динамика численности *Asterionella formosa* (Af) и *Synedra ulna* (Su)

в **ОДНОВИДОВЫХ** культурах в **ДЛИТЕЛЬНЫХ** экспериментах

*Asterionella formosa*

*Synedra ulna*

Each Species Growing Alone at 24°C



$$R^* (\text{Asterionella}) = 1.0 \mu\text{M SiO}_2$$

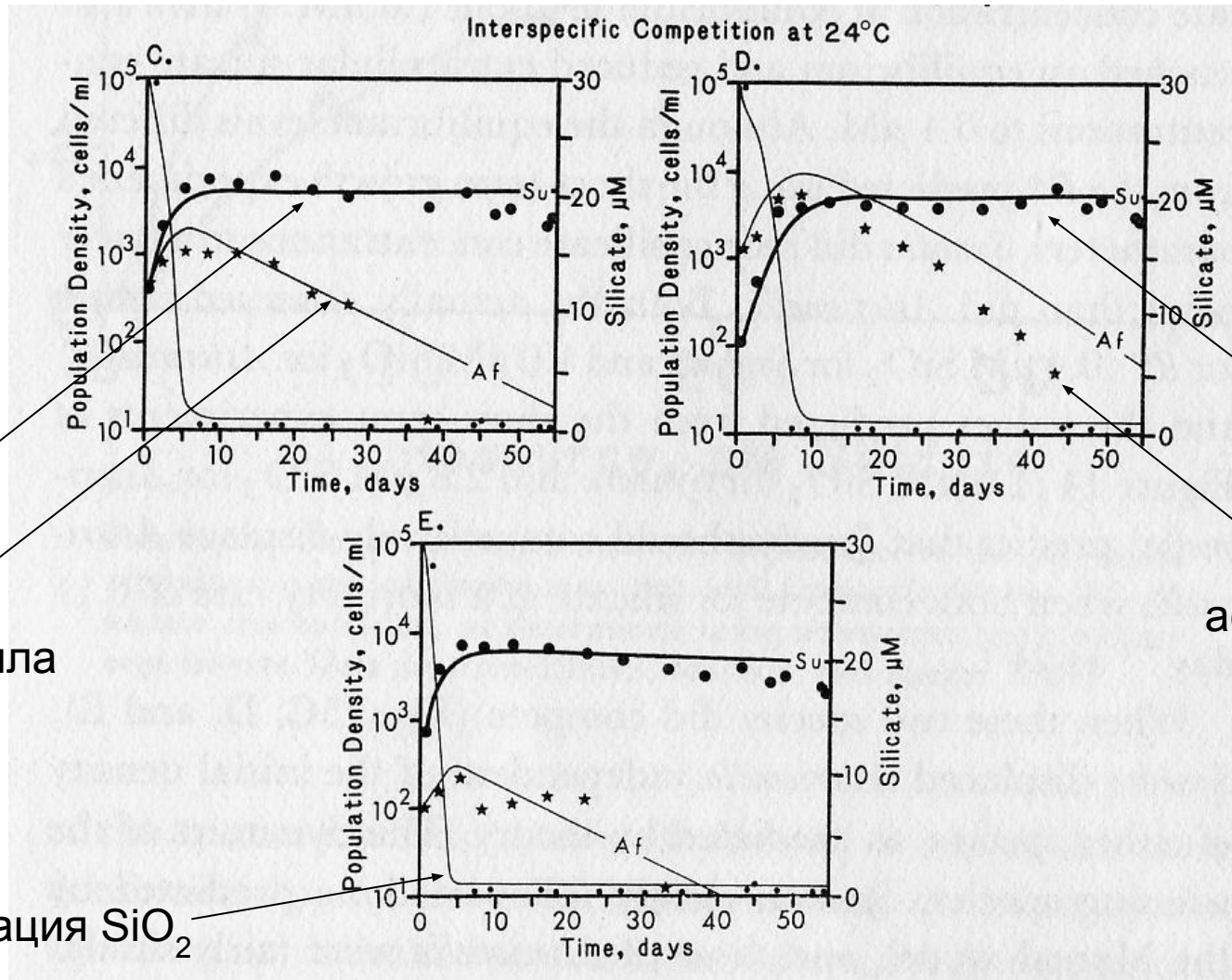
$$R^* (\text{Synedra}) = 0.4 \mu\text{M SiO}_2$$

Хотя значения пороговой концентрации получаются другие, тем не менее

$$R^*(\text{Synedra}) < R^*(\text{Asterionella})$$

# Конкуренция за один ресурс – проверка теории

Конкурентное вытеснение астрионеллы (Af) синедрой (Su) независимо от начальной концентрации этих водорослей – **В СООТВЕТСТВИИ С предсказанием теории, основанной на пороговой концентрации ресурса!**



синедра

астерионелла

синедра

астерионелла

Концентрация SiO<sub>2</sub>

Прогноз исхода конкуренции между двумя видами, сделанный на основании свойств видов (их пороговых концентраций), находит непосредственное экспериментальное подтверждение!

# Что умеет экология?

Второй пример:

Макроэкологические зависимости – выяснение **устойчивых количественных соотношений** между важными биологическими переменными **в глобальном масштабе**, то есть в результате усреднения по большим пространствам, длительным временам и большому числу видов

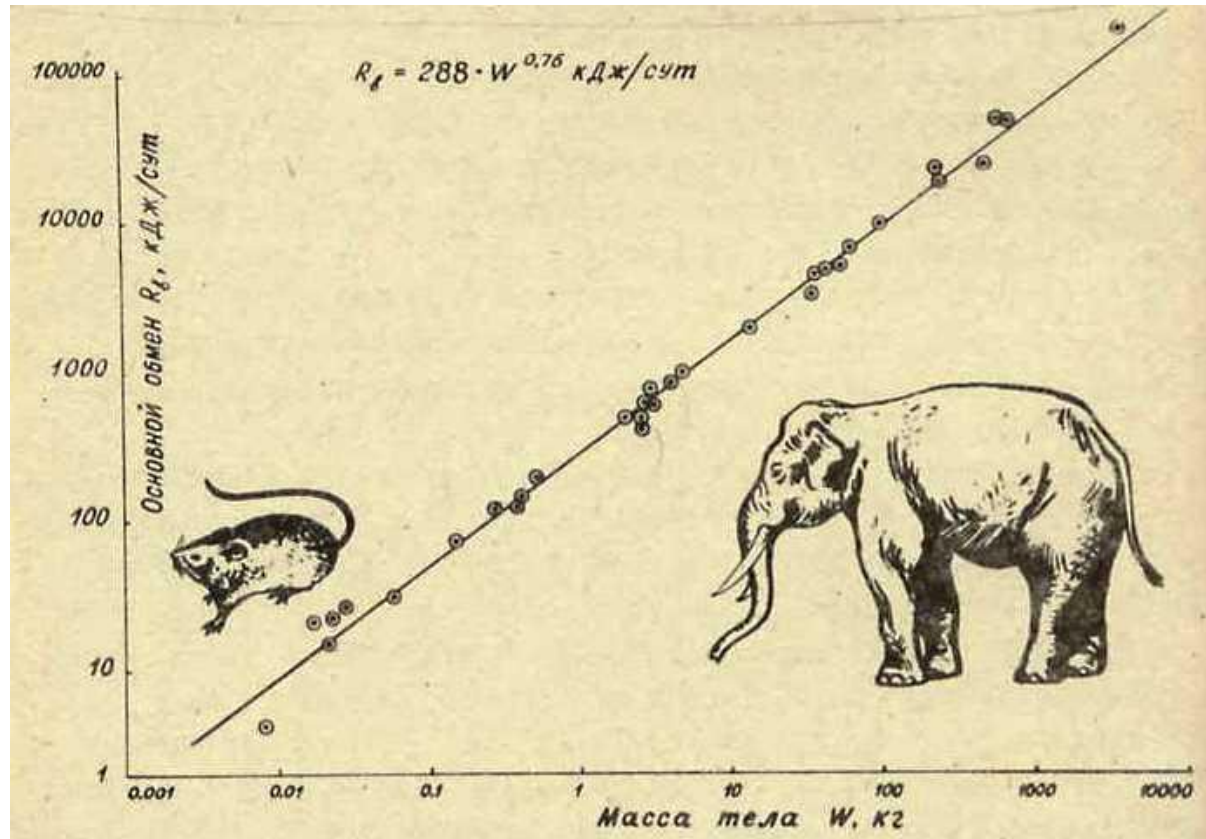
# Макроэкология

изучает процессы, охватывающие большие совокупности видов на пространствах, сравнимом с размерами континентов

«MacArthur (1972) was clearly interested in how patterns of competition and predation resulted in geographic patterns. But there was much work to be done before ecology could grow beyond the borders of the local field studies ... In an influential paper, Robert Ricklefs (1987) pointed out that the outcomes of many of the processes studied by community ecologists were modified by **larger-scale processes** occurring at **longer temporal** and **larger spatial scales**. ... James Brown and I (Brown and Maurer 1989) argued that not only did these larger-scale processes affect local communities, but they resulted in **large-scale patterns** that provided new ways to study these **large-scale processes**. We termed this **large-scale perspective macroecology**.» (Brian A. Maurer. Untangling Ecological Complexity: The Macroscopic Perspective. 1999, p. 6)

Зависимость скорости основного обмена  $R$  (кДж/сут) от массы тела  $W$  (кг) для млекопитающих и птиц («кривая от мыши до слона»)

$$R = 288 W^{0.76}$$



Источник : Гильманов Г.Г. 1987. Введение в количественную трофологию и экологическую биоэнергетику наземных позвоночных, Рис. 4  
Исходный источник: Benedict F.G. 1938. Vital Energetics: A Study in Comparative Basal Metabolism

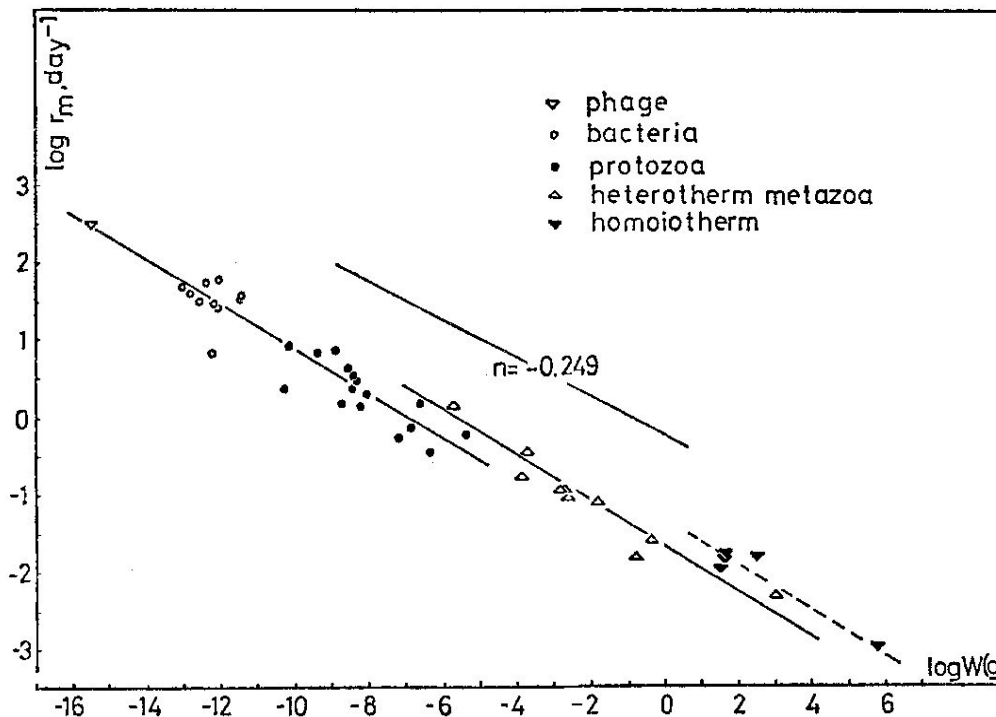


Зависимость удельной скорости роста численности  $r_m$  ( $\text{day}^{-1}$ ) от массы тела  $W$  (г) для бактерий, простейших, пойкилотермных и гомойотермных животных ( $n = 42$ )

$$r_m \sim W^{-0.27}$$

Body Size and Intrinsic Rate of Increase

$$r \approx \frac{\ln R_0}{G}$$

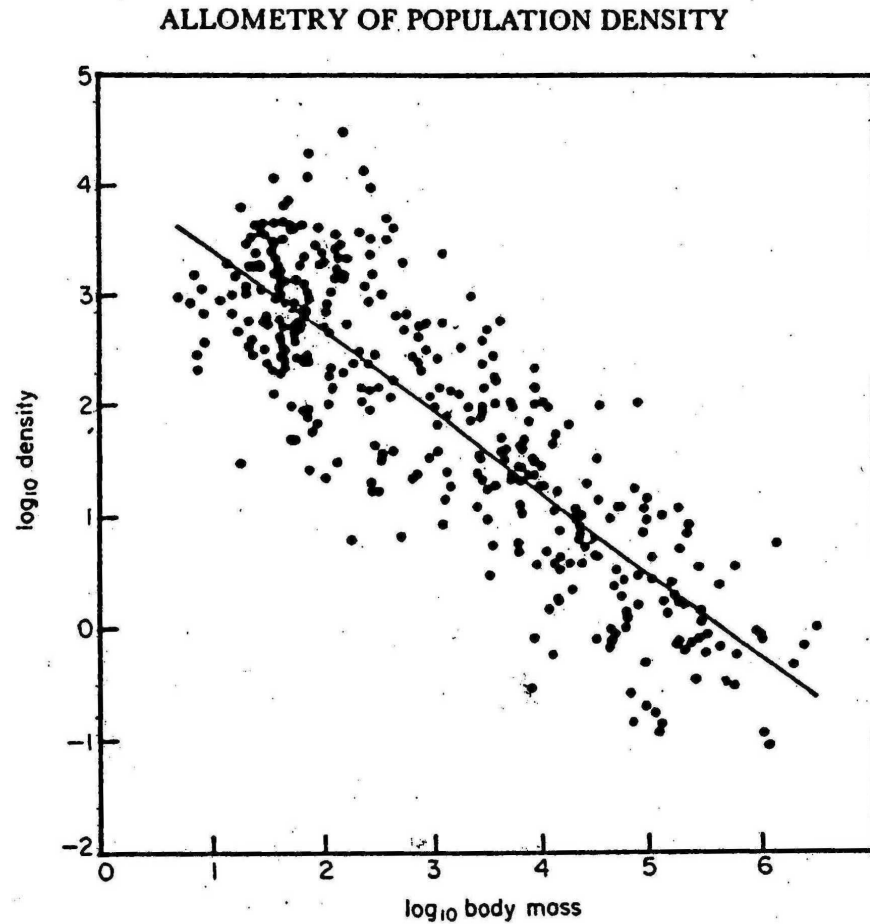


Показана также зависимость удельного обмена от массы (с показателем степени -0.25)

Источник: Fenchel T. 1974. Oecologia 14: 317-326, Figure 1

Зависимость плотности популяции  $N$  (число особей/км<sup>2</sup>) от массы тела  $W$  (г) для растительноядных млекопитающих

$$\lg N = -0.73 \lg W + 4.15 \quad (r = -0.8, n = 368)$$



Источник: Damuth J. 1987. Biol. J. Linn. Soc. 31: 193-246, Figure 1

Зависимость численности от массы тела  
может быть объяснена с помощью  
правила энергетической эквивалентности

Правило энергетической эквивалентности  
(energetic equivalence rule)

Скорость  
обмена  $R \propto W^{0.75}$

Плотность  
популяции  $N \propto W^{-0.75}$

Поток  
энергии  $R N \propto W^{0.75} W^{-0.75} = W^0$

То есть поток энергии через популяцию данного вида,  $RN$ , не зависит от массы тела. Ни один вид не имеет «энергетического» преимущества только в силу своих размеров!

Задача о преимущественном вымирании  
крупных зверей на границе плейстоцена  
и голоцена (15-12 тыс. лет тому назад).

Почему преимущественно вымирали  
крупные по сравнению с мелкими?



Мамонт

Автор: Зденек Буриан

Источник: <http://macroevolution.narod.ru/burian.htm>

Z Burian 91



Шерстистый носорог

Автор: Зденек Буриан

Источник: <http://macroevolution.narod.ru/burian.htm>



Большерогий олень

Автор: Зденек Буриан

Источник: <http://macroevolution.narod.ru/burian.htm>



Смилодон

Автор: Зденек Буриан

Источник: <http://macroevolution.narod.ru/burian.htm>





Мегатерий (Megatherium)

Автор: Зденек Буриан

Источник:

<http://macroevolution.narod.ru/burian.htm>

Вероятность вымирания есть логистическая функция логарифма массы тела

(1) Вероятность вымирания  $P$  есть обратная функция численности (плотности популяции)  $N$  или скорости роста численности  $r$

$$P = \frac{1}{1 + \varepsilon Z} \quad Z = N \text{ либо } Z = r$$

(2)  $Z$  есть степенная (аллометрическая) функция массы тела  $W$

$$Z = \eta W^{-\beta}$$

(3) Подставляем второе уравнение в первое, получаем, что  $P$  есть логистическая функция  $\ln W$

$$P = \frac{1}{1 + \theta W^{-\beta}} = \frac{1}{1 + \theta e^{-\beta \ln W}} = \frac{e^{\alpha + \beta \ln W}}{1 + e^{\alpha + \beta \ln W}} \quad \Theta = \varepsilon \eta = e^{-\alpha}$$

Если вероятность вымирания зависит от  $N$ ,  $\beta = 0.75$

Если вероятность вымирания зависит от  $r$ ,  $\beta = 0.25$

# Логистическая функция

$$y(x) = \frac{e^{a+bx}}{1+e^{a+bx}} \quad \text{или} \quad y(x) = \frac{1}{1+e^{-a-bx}}$$

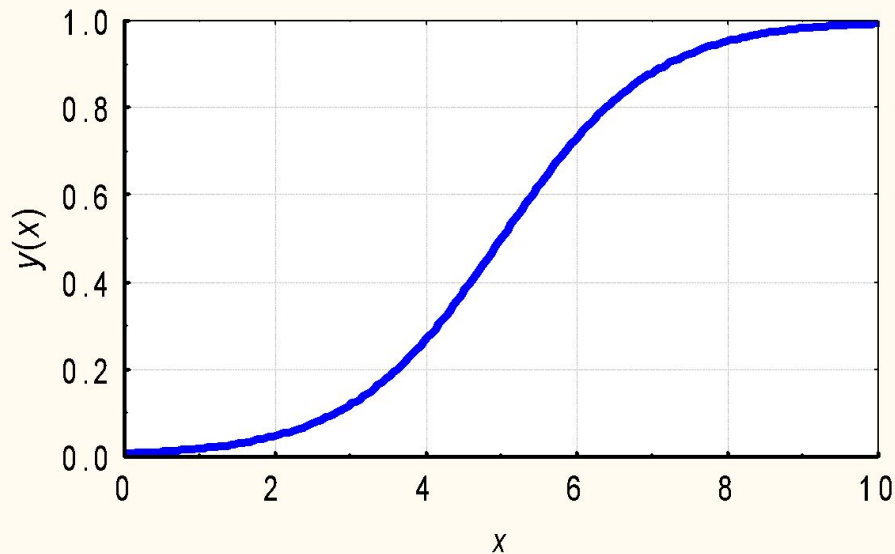
$$0 < y(x) < 1$$

$$b > 0$$

$$b < 0$$

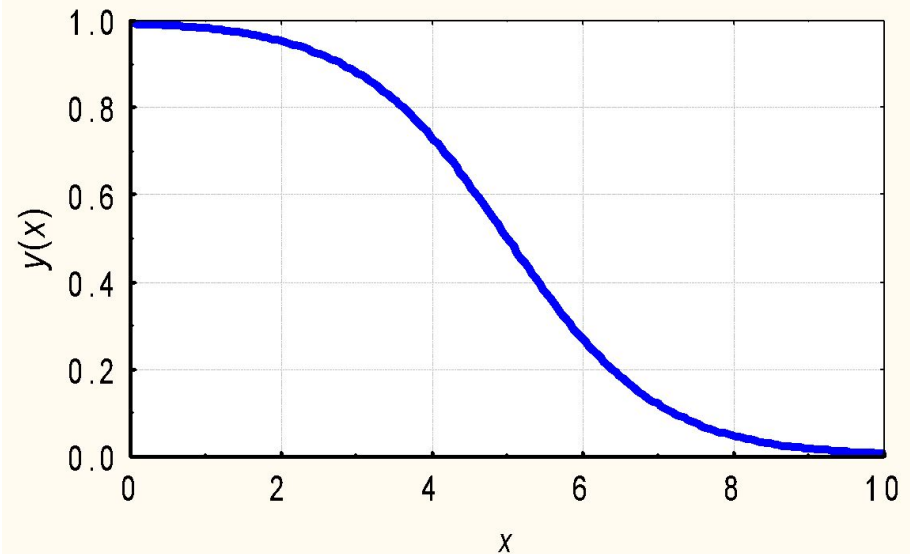
Logistic regression (example)

$$y(x) = \exp(-5+x)/(1+\exp(-5+x))$$



Logistic regression (example)

$$y(x) = \exp(5-x)/(1+\exp(5-x))$$



Риск вымирания есть степенная функция массы тела с показателем степени 0.75  
(если вероятность вымирания зависит в первую очередь от N)

$$P = \frac{e^{\alpha + \beta \ln W}}{1 + e^{\alpha + \beta \ln W}}$$

$$\ln\left(\frac{P}{1-P}\right) = \alpha + \beta \ln W$$

$$\gamma = e^{\alpha} = \theta^{-1}$$

$$\frac{P}{1-P} = \gamma W^{\beta}$$



$$\frac{P}{1-P} = \gamma_2 W^{0.75}$$

# Вероятность вымирания в позднем плейстоцене: полный диапазон размеров тела

все четыре континента, летучие мыши и ластоногие исключены:

$$P/(1-P) = 0.024 W^{0.76}$$

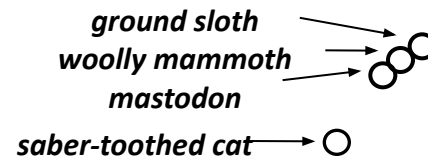
$n = 2123$  (общее число видов),  
 $n_0 = 1916$  (выжившие),  $n_1 = 207$  (вымершие)

все четыре континента, летучие мыши и ластоногие включены:

$$P/(1-P) = 0.024 W^{0.72}$$

$n = 2534$  (общее число видов),  
 $n_0 = 2327$  (выжившие),  $n_1 = 207$  (вымершие)

# Вероятность вымирания в позднем плейстоцене: полный диапазон размеров тела



*marsupial lion* → ○

*Synaptomys*

*bunker*



все четыре континента  
летучие мыши и ластоногие не включены

Прогноз зависимости риска вымирания от массы тела, сделанный на основании зависимости численности от массы тела, подтверждается эмпирическими данными!