

УДК 597-152.6

ВРЕМЕННАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ И МЕТОДИКА
ПРОГНОЗИРОВАНИЯ ЕЕ ЧИСЛЕННОСТИ

В.А.Абакумов

Институт прикладной
геофизики

Понятие структуры системы принадлежит к числу наиболее сложных и многоплановых научных категорий. М.В.Веденов, В.И.Кремянский и А.Т.Шаталов [5] определяют структуру как устойчивую выделенность, дискретность подсистем и элементов системы целого и стадий процессов ее изменения и развития, как устойчивую системную упорядоченность, определенный строй всей совокупности отношений и взаимодействий между этими подсистемами, элементами или стадиями. Убеждение в основополагающем характере системно-структурных исследований и в исключительной важности их обобщающего анализа все шире проникает в биологию. Системно-структурные методы исследования являются особенно ценным познавательным средством при изучении таких чрезвычайно сложных объектов, как популяция. Характерной особенностью популяций, как и других биологических систем, является тесная взаимосвязь пространственной и временной организованности. В.И.Вернадский [6], А.И.Опарин [20], В.В.Парин и др. [21] справедливо отмечали, что пространственная организованность живых организмов как бы отступает на второй план перед их временной организованностью. Это положение в еще большей степени справедливо для популяций и других биологических систем надорганизменных структурных уровней [3, 4].

Системно-структурный анализ популяции как сложной системы с присущей ей качественной определенностью показал, что основными элементами временной структуры популяции являются лохосы [2].

В онтогенезе организм проходит ряд этапов развития, каждый из которых отличается особенностями строения, физиологии и экологии. На каждом этапе развития существует специфичная для него система связей со средой, специфичные ведущие отношения [15, 17 - 19]. Совокупность особей в популяции, находящихся на одном этапе развития, представляет собою важный структурный элемент популяции, именуемый нами лохосом. Лохосы могут состоять как из особей, принадлежащих к одной генерации, так и из особей, принадлежащих к двум или нескольким генерациям. В последнем случае условимся говорить, что такие лохосы состоят из двух или нескольких эномотий^х). Обычно лохосы ранних этапов развития состоят из одной эномотии. В популяциях многих видов организмов происходит усложнение старших лохосов путем объединения в один лохос нескольких эномотий. На протяжении жизненного цикла организмов каждого вида существует столько лохосов в их популяциях, сколько этапов проходят организмы этого вида в процессе своего развития. Рассмотрение моделей, приведенных в предыдущей работе [2], показывает, что изменения численности и структуры популяции в определенном отношении обладают относительной независимостью, но в ряде случаев изменения численности лохосов оказывают определяющее влияние на структуру (приводят к изменению стратификации лохосов в популяции), а структурные состояния, их изменения (различные типы стратификации лохосов) существенно влияют на численность лохосов.

Вопреки длительно господствовавшей точке зрения, с которой период жизни организма до половой зрелости рассматривался как дофункциональный, определяющийся автогенетическим процессом развития, каждый лохос выполняет в популяции специфичную генеалогическую, а в биогеоценозе - специфичную экологическую функцию. Соотношение этих функций в жизнедеятельности различных лохосов может быть различным: в жизнедеятельности одних

х) Эномотия - совокупность особей в популяции, находящихся на одном этапе развития и принадлежащих к одной генерации [2].

лохосов, например гаплоидных, ведущей может быть генеалогическая функция, а в жизнедеятельности других — экологическая.

Экологические функции различных лохосов одной популяции в биогеоценозе также могут быть глубоко различны, что находит выражение в экологической полифункциональности популяций. Экологическая полифункциональность популяций ярко выражена у многих видов рыб; у большинства видов млекопитающих она выражена менее ярко. Так, в Северном Каспии старшие лохосы каспийской пуголовки (*Benthophilus macrourphalus* Pallas) — моллюскоеды, а младшие — ракоеды; у русского осетра (*Acipenser guldenstädti* Brandt) младшие лохосы — ракоеды, средние — червееды, а старшие — моллюскоеды; у каспийского бычка-гонца (*Gobius gymnotrachelus macropthalmus* Kessler), бычка головача-горлапа (*Gobius kessleri gorlap* Flin) и каспийского бычка-песочника (*Gobius fluviatilis pallasii* Berg) младшие лохосы — ракоеды, средние — моллюскоеды, а старшие — рыбоеды; у севрюги (*Acipenser stellatus* Pallas) младшие лохосы — ракоеды, средние — червееды и старшие — рыбоеды.

В Баренцевом море лохосы сеголетков трески (*Gadus morhua morhua* Linne) в прибрежных и большинстве центральных районов до Северного склона Гусиной банки питаются преимущественно эвфаузидами, в юго-восточных районах моря — донными амфиподами и полихетами, в северо-восточных районах, включая Северный склон Гусиной банки, — в основном сеголетками сайки (*Boreogadus saida* Lepetchin). В то же время более старшие лохосы трески почти повсеместно поедают младшие лохосы своих же популяций. Так, по материалам И.Я. Пономаренко [22], в некоторых пробах, взятых на мурманском мелководье и в прибрежных районах, сеголетки трески в пище взрослых рыб этого вида составляют до 80% по весу и до 70% по частоте встречаемости. В этих же районах лохосы взрослой трески поедают и сеголетков сельди, но значительно меньше, чем сеголетков своего вида. Однако к югу от Гусиной банки основное место в пище лохосов молоди трески занимают черви, креветки, донные бокоплавы и другие донные ракообразные.

Таким образом, лохосы, составляющие одну популяцию, бывают настолько различны по своим экологическим функциям в одном биогеоценозе, что принадлежат к разным трофическим уровням, а одноименные лохосы различных популяций одного вида в разных биогеоценозах могут выполнять настолько различные экологические функции, что также должны быть отнесены к разным трофическим уровням. Поэтому исключительно важный вывод о ярусной структуре биосферы и биоценозов, к которому пришел Г.Ф.Хильми [25], опираясь на доказанные им теоремы формально-логической теории отношений, безусловно справедлив для лохосов, но далеко не для всех экологически полифункциональных популяций и видов в целом. Ярусная структура биосферы и биоценозов выражается, следовательно, в том, что множество всех лохосов, входящих в биологическую систему, можно разделить на части

$$A_1, A_2, \dots, A_r$$

попарно не имеющие в своем составе общих лохосов (но не популяций и не видов) и такие, что для всякого $R = 2, 3 \dots$, выполняются условия

$$A_R \triangleright \bigcup_{i=1}^{R-1} A_i \quad (1)$$

$$A_R \bar{\triangleright} \bigcup_{i=R+1}^q A_i \quad (2)$$

где \triangleright - знак подчинения множества, расположенного справа от этого знака, множеству, расположенному слева;

$\bar{\triangleright}$ - знак отрицания отношений \triangleright

Первая и вторая формулы Г.Ф.Хильми в связи с тем, что лохосы, составляющие одну популяцию могут принадлежать к различным трофическим уровням одного биогеоценоза, должны означать, что любой лохос, входящий в ярус A_k , имеет источником питания лохосы нижележащих ярусов и не питается лохосами, входящими в ярусы, расположенные выше A_k . Источником же необходимой энергии и нужных веществ для лохосов яруса A_1 служит геофизическая среда.

Наличие в структуре популяций лосося, разных по своим экологическим функциям, следует, по-видимому, учитывать и при оценке разнообразия какого-либо биоценоза, а не принимать все популяции, входящие в состав данного биоценоза, одинаковыми категориями, различающимися только по одному признаку - частоте встречаемости. Они могут существенно различаться и по числу лососей, выполняющих принципиально различные экологические функции в биогеоценозах. А.М.Гиляров [9] отмечает, что роль отдельных видов в сообществе существенно различна и оценка частоты встречаемости какого-либо вида далеко не всегда соответствует той роли, которую он играет в сообществе.

Известная формула индекса разнообразия сообществ, предложенная впервые Маргалефом при исследовании фитопланктона и получившая теперь широкое распространение при оценке разнообразия различных ценозов [7 - 9, 33, 40, 44, 45]

$$H = - \sum \frac{N_i}{N} \log_2 \frac{N_i}{N},$$

где H - разнообразие (в битах на индивидуум);

N_i - численность вида i ;

N - численность всех организмов в пробе

может, видимо, гораздо точнее отразить действительное разнообразие сообществ, если в ней численность вида i может быть заменена численностью лосося i , а численность всех организмов в пробе - суммарной численностью всех лососей.

Аналогичный результат можно получить, если в формуле

$$H_b = - \sum \frac{B_i}{B} \log_2 \frac{B_i}{B},$$

где H_b - разнообразие (в битах на единицу веса);

B_i - биомасса вида i ;

B - биомасса всего сообщества,

применяемой некоторыми исследователями [8, 9, 45] для вычисления индекса разнообразия по биомассам, биомассу вида заменить биомассой лосося i .

Принадлежность одноименных лохосов различных популяций одного вида к различным трофическим уровням в различных биогеоценозах указывает на потенциальную экологическую полифункциональность отдельных лохосов. Во многих биогеоценозах наряду с экологической полифункциональностью лохосов отчетливо проявляется их экологическая изофункциональность: различные лохосы способны выполнять в биогеоценозе сходные функции. Однако обычно имеет место не полная, а лишь частичная изофункциональность лохосов, т.е. изофункциональность по одной или нескольким, но далеко не по всем экологическим функциям, выполняемым лохосами в популяциях и биогеоценозах.

В основе этого явления лежит чрезвычайно широко распространенная экологическая мультифункциональность лохосов: как правило, один и тот же лохос выполняет не какую-то одну, а многие экологические функции в биогеоценозе. Так, в Азовском море в некоторых биоценозах обрастания одни и те же лохосы гидродного полипа *Perigonimus megas* Kinne выполняют функции субстрата и источника питания голожаберного моллюска *Tenellia adspersa* (Nordman) убежища краба *Rhithropanoplus harrissii* Goul, потребителя мизид и каланид, субстрата для усонного ракообразного - *Balanus improvisus* Darwin во время его осеннего оседания и т.д. Указанная мультифункциональность лохосов *Perigonimus megas* отчетливо проявляется в олигомикотном биоценозе морского обрастания. Очевидно, в более сложных биоценозах мультифункциональность лохосов проявляется еще более ярко. Таким образом, степень мультифункциональности того или иного лохоса определяется не только особенностями этого лохоса, но и особенностями биоценоза.

Ранее было показано, что в составе каждой генерации есть лохос, лимитирующий ее численность [2]. В различные периоды существования популяции лимитирующая функция может переходить (в зависимости от условий среды и абсолютной фактической численности лохосов) от одного лохоса к другому. Однако у рыб в большинстве случаев лимитирующими лохосами в естественных условиях оказываются лохосы икринок и личинок [14].

Наличие лимитирующих лохосов в жизненном цикле генераций накладывает существенный отпечаток и на методику оценки запасов и составления прогнозов урожая организмов, имеющих положительное или отрицательное значение для человека. Если, например, нас интересует численность лохосов, имеющих промысловое значение, и если мы пытаемся определить эту численность по численности младших лохосов той же генерации, как это практикуется в рыбохозяйственных прогнозах, то наши прогнозы неминуемо будут грешить некоторой неопределенностью, причем эта неопределенность будет несоизмеримо больше в тех случаях, когда прогноз строится по численности лохосов, предшествующих лимитирующему, чем в тех случаях, когда прогноз строится по численности лохосов, следующих за лимитирующим лохосом.

Действительно, если для некоторого лохоса $/\alpha/ A$ есть конечное поле вероятностей, образуемое всеми возможными для него численностями A_i с вероятностями $p(A_i) [1 \leq i \leq n, p(A_i) > 0, \sum_{i=1}^n p(A_i) = 1]$, то

$$H(A) = - \sum_{i=1}^n p(A_i) \log_2 p(A_i).$$

Реальное значение этой величины как меры неопределенности или количества информации в поле A подробно рассмотрено А.Я.Хинчиным [26,27].

Очевидно, для каждого последующего лохоса все возможные для него численности находятся в определенной зависимости от численности предыдущего лохоса той же генерации. Если для следующего лохоса $/\beta/ B$ есть конечное поле вероятностей, образуемое всеми возможными для него численностями B_R

с вероятностями $p(B_R) (1 \leq R \leq m, p(B_R) > 0, \sum_{R=1}^m p(B_R) = 1)$,

то события A_i и B_R с вероятностями $p(A_i B_R)$ могут рассматриваться как элементарные события некоторого нового конечного поля, которое будем обозначать через AB и называть объединением полей A и B . Энтропия этого поля

$$H(AB) = - \sum_{i=1}^n \sum_{R=1}^m p(A_i B_R) \log_2 p(A_i B_R).$$

Если лохос \mathcal{L} имеет численность A_i , то численности лохоса $\beta - B_R$ получают новые вероятности

$$P_{A_i}(B_R) = \frac{P(A_i B_R)}{P(A_i)}, \quad (R = 1, 2, 3 \dots, m)$$

вместо прежних $P(B_R)$. Соответственно этому и прежняя энтропия поля B

$$H(B) = - \sum_{R=1}^m P(B_R) \log_2 P(B_R)$$

заменяется новой

$$H_{A_i}(B) = - \sum_{R=1}^m P_{A_i}(B_R) \log_2 P_{A_i}(B_R),$$

представляющей собой условную энтропию поля B , в том случае, если лохос \mathcal{L} имел численность A_i . Каждой из возможных численностей лохоса \mathcal{L} соответствует определенное значение величины $H_{A_i}(B)$, которая поэтому может рассматриваться как случайная величина, определенная по численности лохоса \mathcal{L} . Математическое ожидание этой случайной величины

$$H_A(B) = \sum_{i=1}^n P(A_i) H_{A_i}(B),$$

являясь условной энтропией поля B , осредненной по полю A , показывает, какая неопределенность в среднем сохранится в поле B , если станет известным, какую именно численность из всех возможных имеет лохос \mathcal{L} в действительности. Очевидно, в этом отношении наибольшую информацию с собой несут именно лимитирующие лохосы. Поэтому при составлении прогнозов следует по мере возможности стремиться к прогнозированию численности последующих лохосов (имеющих промышленное значение) по предыдущим им лохосам, но следующим за лимитирующим лохосом.

В цитированной выше статье А.Я.Хинчина показано, что

$$H(A B) = H(A) + H_A(B)$$

- соотношение, вполне естественное с точки зрения реального значения входящих в него величин. Однако здесь следует отметить, что в рассмотренном нами случае устранения неопределенности в процессе развития генерации из одного лохоса в другой

в равенстве $H(A B) = H(A) + H_A(B)$

не может иметь места тот частный случай, при котором поле B независимо от поля A . т.е.

$$H_A(B) = H(B),$$

и, следовательно, равенство

$$H(A \cup B) = H(A) + H(B)$$

не может существовать. В рассматриваемом нами случае всегда справедливо основное неравенство Шеннона

$$H_{A_i}(B) \leq H(B),$$

являющееся частным случаем леммы, доказанной в 1956 г.

А.Я.Хинчиным, согласно которой

$$\sum_{i=1}^n P(A_i) \sum_R^* P_{A_i}(B_R) \log_2 P_{A_i}(B_R) \geq \sum_R^* P(B_R) \log_2 P(B_R),$$

где \sum_R^* - означает суммирование по некоторым (не обязательно всем, но одним и тем же в обеих частях неравенства) значениям R . Смысл неравенства Шеннона применительно к рассматриваемому случаю заключается в том, что мера неопределенности, присущая конечному полю вероятностей лохоса β , может либо уменьшиться, либо остаться прежней, если станет известным, какую численность имеет лохос \mathcal{L} . Иначе говоря, неопределенность указанного выше состояния не может увеличиться с увеличением возраста генерации до вступления ее в промысел.

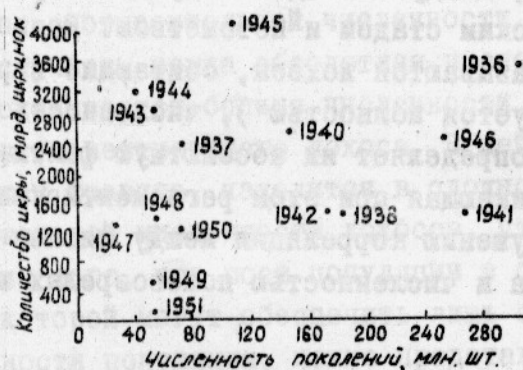
Наибольшую прогностическую информацию о численности последующих лохосов несут лимитирующие лохосы, у большинства рыб в естественных условиях значительно чаще лимитирующими лохосами оказываются лохосы икринок и личинок [14]. При составлении прогнозов запасов и уловов рыб из всех существующих путей подсчета предполагаемой величины поколения в большинстве случаев отдается предпочтение подсчету по средним уловам сеголетков на промысловое или исследовательское орудие лова^{х)}.

Этот метод позволяет учитывать численность молоди рыб в зоне регламентации лимитирующего лохоса. Благодаря последнему наибольшей определенностью характеризуются прогнозы, составленные методом прогнозирования по учету состава пополнения, разработанному Г.Н.Монастырским и существенно до-

х) Оценка мощности поколений по количеству сеголетков имеет то преимущество перед учетом последующих возрастных групп, что сеголетков легче ловить тралом, чем годовиков и двухгодовиков, поскольку сеголетки менее активны [12].

полненным и уточненным рядом отечественных исследователей и прежде всего Т.Ф.Дементьевой [11 - 14]. Этот метод прогнозов является крупным достижением отечественной рыбохозяйственной науки и выделяется среди всех других ныне известных методов наибольшей эффективностью, о чем убедительно свидетельствует высокая оправдываемость прогнозов в тех случаях, когда правильно используются все его основные элементы. Метод прогнозирования уловов рыб на основе учета состава пополнения ориентирован на определение пополнения как переменной величины, строго зависящей от конкретных условий среды, и имеет принципиальное преимущество перед теми методами прогноза, в которых пополнение рассматривается как производная остатка от вылова или принимается постоянной (а в ряде случаев неизвестной) величиной.

Т.Ф.Дементьева [12] считает, что на стадии сеголетка и далее особи гибнут уже пропорционально величине поколения, если этому не сопутствуют какие-либо исключительные обстоятельства (например, суровые зимы). Высокие коэффициенты корреляции между фактическими абсолютными численностями различных лохосов существуют в пределах одной зоны регламентации [2]. Между абсолютными фактическими численностями лохосов, принадлежащих к различным зонам регламентации, корреляции практически может совсем не быть (см. рисунок).



Зависимость численности поколений каспийского леща от количества выметанной икры [16]

Проанализированные К.А.Земской [16] материалы охватывают период с 1936 по 1951 г. Материалы за период с 1931 по 1938 г. ранее были исследованы Т.Ф.Дементьевой [11]^{х)}. Анализ данных Т.Ф.Дементьевой также говорит о принадлежности лохосов икринок и лохосов, вступающих в промысел, к различным

х) Зависимости, сходные с зависимостями, установленными Т.Ф.Дементьевой и К.А.Земской для каспийского леща, были отмечены еще в 1935г. С.К.Троицким [23] для донского леща.

зонам регламентации. Наличие регламентирующей элиминации при переходе из одной зоны регламентации в другую должно приводить к нарушению корреляции между численностями лохосов, принадлежащих к различным зонам регламентации. Т.Ф.Деметьева пришла к важному выводу о том, что величина приплода зависит в большей степени от условий, в которых развиваются икра и личинки, чем от числа нерестившихся производителей. Условия развития икры и личинок определяют численность насыщения их лохосов, а так как некоторые из этих лохосов оказываются регламентирующими, условия развития икры и личинок определяют и величину регламентирующей элиминации, приводящей к нарушению корреляции между численностью лохосов, вступающих в промысел, и численностью лохосов икринок. Так, у лососей лимитирующими могут быть лохосы, обитающие в реке, и лохосы, обитающие в море. Факторы, определяющие численность насыщения речных лохосов могут быть различными. Г.В.Никольский [19] среди факторов, определяющих численность насыщения ("причины, определяющие емкость реки"), называет недостаточную обеспеченность пищей, недостаток убежищ от хищников и ограниченность нерестовых площадей, приводящую при массовых заходах производителей к перекопке нерестовых бугров. Если "емкость реки" используется неполно, т.е., если лохосы, обитающие в реке, не являются лимитирующими, следует ожидать определенную корреляцию между родительским стадом и потомством. Если лимитирующими лохосами оказываются лохосы, обитающие в реке ("емкость реки используется полностью"), численность насыщения этих лохосов и определяет их абсолютную фактическую численность и возникающая при этом регламентирующая элиминация приводит к нарушению корреляции между численностью родительского стада и численностью половозрелых лохосов потомства.

В настоящее время исследованиями многих авторов убедительно показано, что численность поколения находится в тесной зависимости от условий среды. В этом отношении большой интерес представляют исследования Г.Хемпеля [31], который отмечает наличие прямой связи между численностью родительского стада и численностями ранних лохосов потомства, в

частности лохосов, образуемых совокупностью особей, находящихся на стадиях дробления, и нарушение прямой связи между численностью родительского стада и численностями более поздних лохосов потомства, что свидетельствует о наличии между ними регламентирующего лохоса. Исключение из последнего составляют те случаи, когда лимитирующими оказываются лохосы, для которых средой являются родительские организмы (например, гаплоидные лохосы), или лохосы, у которых родительские организмы оказывают прямое или косвенное влияние на разнообразие окружающей среды и их выживаемость, например благодаря различным видам заботы о потомстве. В последнем случае находит своеобразное проявление основной кибернетический закон Винера-Шеннона-Эшби [24], закон необходимого разнообразия. Разнообразие окружающей среды блокируется не только разнообразием ответных реакций организма, но и его родителями благодаря их особым морфо-физиологическим приспособлениям и поведению [4]. В этих и подобных по своим последствиям случаях возникают несоизмеримо более сложные зависимости численностей лохосов потомства от численностей родительских лохосов, чем те, которые были рассмотрены нами раньше [4].

Одним из самых существенных недостатков моделей, рассмотренных в предыдущей работе [4], на наш взгляд, является то, что величина элиминации в них принята независимой от соотносительной численности лохосов, за исключением тех случаев, когда абсолютная численность предыдущего лохоса оказывается больше численности насыщения последующего, регламентирующего лохоса. В действительности элиминация, как правило, находится в сложной зависимости от соотносительной численности лохосов, что становится очевидным уже из того, что рост популяции в ограниченной среде, ресурсы которой могут обеспечить лишь определенный максимум численности популяции, можно представить как процесс, описываемый уравнением интегральной кривой [1]:

$$y = A e^{\int_{x_0}^{x_n} \frac{d \ln y}{dx} dx},$$

где Y - зависимая переменная;
 X - независимая переменная;
 X_0 - начальное значение ;
 X_n - конечное значение ;
 A - значение Y при $x = X_n / X_0$ может быть равно ∞ .

Уравнение интегральной кривой В.П.Горячкина [10] отвечает любой кривой, отражающей процесс нарастания процентов по любому сложному закону, ибо после логарифмирования и дифференцирования этого уравнения получается тождество.

Для составления уравнения конкретной кривой, необходимо знать функцию $\varphi(x)$:

$$\varphi(x) = \frac{d \ln y}{dx} .$$

Путем различных предположений касательно функции $\frac{d \ln y}{dx}$ получается некоторое множество уравнений, из которых можно выбрать то, которое отвечает изучаемому процессу.

Естественное предположение

$$\frac{d \ln y}{dx} = \frac{B_a}{x^{a+1}} ,$$

где B - функция степени a относительно величин, однородных с величиной X ,

$$\text{приводит к уравнению} \quad A = y e^{-\frac{B}{x^a} + \frac{B}{x^a}}$$

или $y = C e^{-Bx^{-a}}$.

Это последнее уравнение в полной мере отвечает процессу роста популяции в ограниченной среде, ресурсы которой могут обеспечить лишь определенный максимум численности популяции.

Уравнение скорости роста популяции в ограниченной среде впервые было выведено П.Ферхюльстом [42] и названо им логистическим. Первоначально это уравнение осталось незамеченным. Значительно позднее Р.Пирл и Л.Рид [39] независимо от П.Ферхюльста получили аналогичное уравнение, и после этого логистическое уравнение

$$n = \frac{N}{1 + 10^{a+bt}} + C ,$$

где h - абсолютная численность популяции;
 C - предел, с которого начинается рост популяции (нижняя асимптота);
 N - расстояние между нижней и верхней асимптотой;
 t - время, прошедшее с начала роста популяции;
 a, b - параметры, определяющие точку перегиба, наклон и кривизну логистической линии регрессии (в рассматриваемом нами случае b - всегда меньше, поскольку мы имеем в виду рост популяции), постоянно привлекает к себе внимание экологов.

Многие эксперименты и наблюдения в природе над ростом популяций привели, казалось бы, к противоречивым результатам. Многие исследователи [29,30,32,37,39] пришли к выводу о том, что рост популяций различных видов организмов с достаточной степенью точности описывается логистическим уравнением и поэтому есть достаточно оснований говорить об особом логистическом законе роста популяций, на основании которого можно прогнозировать рост численности различных популяций, в том числе населения Земного шара, как это было сделано, например, Г.Адни-Юлом [41]. Наряду с этим появилась серия работ [34,35,43 и др.], в которых убедительно показывалась непригодность логистического уравнения для описания изменений численности популяций.

В действительности логистическое уравнение описывает в первом приближении^{х)} рост популяции в естественных условиях и в эксперименте только в тех случаях, когда на протяжении нескольких поколений лимитирующую роль выполняют одноименные лохосы, численность насыщения которых увеличивается от поколения к поколению сначала с возрастающей, а затем, достигнув

х) Можно говорить лишь о первом приближении, так как максимальная скорость роста популяции далеко не всегда бывает при абсолютной численности, равной половине численности насыщения, что не противоречит уравнению интегральной кривой В.П.Горячкина, но неминусомо вытекает из уравнения Ферхюльста-Пирля (координаты точки перегиба логистической кривой:

$$x = -\frac{a}{b}, \quad y = \frac{k}{2}.$$

некоторого максимума, — с затухающей скоростью ^х). Тем не менее эти случаи не только показывают наличие зависимости величины элиминации от относительной численности дохосов (что очевидно из возрастания первой производной от логистической функции до некоторого максимума, а затем ее убывания ^{хх}), но и вскрывают характер этой зависимости.

Внимательное рассмотрение экспериментов, выполненных на *Drosophila melanogaster*, дафнии, *Moina macrocopa*, личинках жука *Tribolium confusum*, дрожжах и др., на основании которых были сделаны выводы о справедливости логистического уравнения для роста популяции, показывает, что во всех этих случаях не нарушались отмеченные выше условия. В то же время в наблюдениях и экспериментах, доказывающих неприменимость логистического уравнения для описания роста популяций, как правило, указанные условия не соблюдаются. Так, в экспериментах А.Никольсона [34,35] с популяциями синих мух (*Lucilia cuprina*), несмотря на стабильность условий среды (температуры, количества корма и пр.), численность насыщения лимитирующего дохоса постоянно колебалась, что приводило к осцилляциям абсолютных численностей всех остальных дохосов. В экспериментах А.Никольсона и личинки, и имаго *Lucilia cuprina* питались одинаковым кормом, но корм был лимитирующим фактором, определяющим численность лишь для личинок. Количество корма на долю личинок уменьшалось с увеличением и увеличивалось с уменьшением абсолютной фактической численности имаго, что приводило к осцилляциям их численности насыщения и как следствие этого — к осцилляциям абсолютной фактической численности всех дохосов, включая и имагинальные.

х) Обычно это имеет место, например, при интродукции. Лимитирующими дохосами при интродукции рыб наиболее часто оказываются гаплоидные дохосы, численность насыщения которых определяется численностью производителей. После того как лимитирующая роль переходит от гаплоидных дохосов к более старшим дохосам популяции, изменения в ее численности, как правило, уже не описываются законом логистической кривой.

хх)

$$y = \frac{A}{1 + e^{a+bt}}; \quad y'_t = \frac{-Abe^{a+bt}}{(1 + e^{a+bt})^2};$$

$$y''_t = -Ab^2 \frac{(e^{a+bt})(1 - e^{a+bt})}{(1 + e^{a+bt})^3}.$$

В заключение отметим, что, являясь основными элементами временной структуры популяций, лохосы благодаря своим экологическим функциям в биогеоценозе образуют в единстве с соответствующими им сезонными геофизическими и геохимическими условиями взаимообусловленные комплексы, представляющие собою основные элементы временной структуры биогеоценозов.

Л и т е р а т у р а

1. Абакумов В.А. Принцип В.П.Горячкина применительно к изучению количественных закономерностей биологических процессов. - Сб."Земледельческая механика", т.12, М., "Машиностроение", 1969, с.5 - 15.
2. Абакумов В.А. Временная структура популяций. - Тр.ВНИРО, т.71, 1970, с.225 - 260.
3. Абакумов В.А. К проблеме эволюции пространственно-временных отношений биологических систем. - Сб."Философские проблемы эволюционной теории" (Материалы к симпозиуму), часть I, М., "Наука", 1971, с.84 - 95.
4. Абакумов В.А. О специфике пространственно-временной организации биологических систем. - Сб."Развитие концепции структурных уровней в биологии", М., "Наука", 1972, с.362 - 370.
5. Веденов М.Ф., Кремьянский В.И., Шаталов А.Т. Концепция структурных уровней в биологии.-Сб."Развитие концепции структурных уровней в биологии", М., "Наука", 1972, с.7 - 70.
6. Вернадский В.И. Физическое строение биосферы Земли и ее окружение. М., "Наука", 1965, 520 с.
7. Виленкин Б.Я. Кибернетический и энергетический подход к проблемам биоценологии. - Сб."Экология водных организмов", М., "Наука", 1966, с.37 - 43.
8. Гиляров А.М. Соотношение биомассы видового разнообразия в планктонном сообществе. - "Зоол.журн.", т.48, вып.4, 1969, с.24 - 29.
9. Гиляров А.М. Индекс разнообразия и экологическая сукцессия. - "Журн.общей биол.", т.30, вып.6, 1969, с.3 - II.

10. Горячкин В.П. Собрание сочинений. Т.УІ. - М., изд-во "Колос", 1965, 65с.
11. Дементьева Т.Ф. Методика составления прогнозов уловов леща Северного Каспия. - Тр.ВНИРО, т.21, 1952, с.163 - 184.
12. Дементьева Т.Ф. Методика оценки относительной численности популяции, формирования промыслового стада и темпа использования его промыслом. - Тр.ВНИРО, т.50, 1964, с.7 - 38.
13. Дементьева Т.Ф. Закономерности формирования промысловых стад и изменения биологических свойств популяции рыб как обоснование для промысловых прогнозов. - Тр.ВНИРО, т.62, 1967, с.9 - 19.
14. Дементьева Т.Ф. Эффективность метода оценки запасов, применяемых в рыбохозяйственной науке с целью прогнозирования величины возможного вылова. - Тр.ВНИРО, т.71, 1970, с.83 - 95.
15. Еремеева Е.Ф. Этапность развития и динамика численности рыб. - Тр.совет.Ихтиол.комисс. АН СССР, вып.13, 1961, с.180 - 184.
16. Земская К.А. О влиянии нагула и численности производителей на величину потомства каспийского леща. - Тр.совещаний Ихтиол.комисс.АН СССР, вып.13, 1961, с.307 - 313.
17. Крыжановский С.Г., Дислер Н.Н., Смирнова Е.Н. Эколого-морфологические закономерности развития окуневых рыб (*Percoidae*). - Тр.ИМЖ АН СССР, вып.10, 1953, с.5 - 79.
18. Морфологические особенности, определяющие питание леща, воблы и сазана на всех стадиях развития. Под ред. Васнецова В.В. - М., изд-во АН СССР, 1948, 194с.
19. Никольский Г.В. Теория динамики стада рыб. - М., "Наука", 1965, 381 с.
20. Опарин А.И. Возникновение жизни на Земле. - Изд. 3-е. 1957. М. Изд-во "Наука", 204с.

21. Парин В.В., Баевский Р.М., Геллер Е.С. Процессы управления в живом организме. - Сб.: "Философские вопросы биокibernетики" (Материалы к симпозиуму). М., изд-во Научн.совета по филос.вопр.соврем.естествозн., 1969, с.4-12.
22. Пономаренко И.Я. О возможном влиянии питания молоди трески на ее численность. - Тр.совещаний Ихтиол. комисс. АН СССР, вып.13, 1961, с.301 - 306.
23. Троицкий С.К. Материалы к оценке состояния запасов азовско-донского леща. - Сб.: "Работы Дону-Кубанск. научн.рыбохоз.ст.", вып.3, 1935, с.57-63.
24. Урсул А.Д. Методологические проблемы применения теории информации в биологии. - Сб.: "Философские вопросы биокibernетики" (Материалы к симпозиуму). М., изд-во Научн.совета по филос.вопр.соврем.естествозн., 1969, с.114-137.
25. Хильми Г.Ф. Основы физики биосферы. - Л., "Гидрометиздат", 1966, 242 с.
26. Хинчин А.Я. Понятие энтропии в теории вероятностей. - "Успехи математ.наук", т.8, вып.3/35/, 1953, с.17-75.
27. Хинчин А.Я. Об основных теоремах теории информации. - "Успехи математ.наук", т.11, вып.1/67/, 1956, с.3-20.
28. Chapman, R.N. The quantitative analysis of environmental factors. Ecology, 9, No.2, 1928, pp.111-122.
29. Chapman, R.N., W.Y. Whang. An experimental analysis of the causes of population fluctuations. Sci.80, No.2074, 1934, pp.297-298.
30. Hempel, G. On the importance of larval survival for the population dynamics of marine food fish. Calif. Cooper. Ocean. Fish. Invest. Rep., V.X, 1963, pp.476-477.
31. Holdaway, F.G. An experimental study of the growth of populations of the "flour beetle" *Tribolium confusum* Duval. as affected by atmospheric moisture. 1932, pp.138-147.
32. MacArthur, R.H. Patterns of species diversity. Bio. Rev., 40, 1965, pp.98-103.

33. Nicholson, A.J. Competition for food amongst *Lucilia cuprina* larvae. 8th Intern. Cong. Ent., Stockholm, 1950, pp.277-281.
34. Nicholson, A.J. Population oscillations caused by competition for food. *Nature*, No.4195, 1957, pp.476-477.
35. Pearl, R. The biology of population growth. London, 1926, p.97.
36. Pearl, R. The growth of populations. *Quart. Rev. Bio.*, 2, No.4, 1927, pp.532-548.
37. Pearl, R., S.L. Parker. On the influence of density of population upon the rate of reproduction in *Drosophila*. *Proc. Nat. Acad. Sci. Wash.*, 8, No.7, 1922, pp.212-219.
38. Pearl, R., L.J. Reed. On the rate of growth of the population of the United States since 1790 and its mathematical representation. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, Vol.6, 1920, pp.275-288.
39. Pielou, E.C. Species - diversity and pattern - diversity in the study of ecological succession. *J. Theoret. Bio.*, 10, 2, 1966, pp.48-53.
40. Udney-Yule, G. The growth of a population and the factors which control it. *Four. Roy. Statist. Soc.* 88, 1925, pp.1-58.
41. Verhulst, P.F. Notice sur la loche que la population suit dans son accroissement. *Carr. math. et phys.*, 10, Publ. par. A. Quetelet. 1839, pp.113-121.
42. Watt, K.E.F. An experimental analysis of the causes of population fluctuations. *Exploit. Nat. Anim. Population*. 1960, pp.14-27.
43. Wilhm, J.L. Comparison of some diversity indices applied to populations of benthic macroinvertebrates in a stream receiving organic wastes. *J. Water Pollution Control Federation*, 39, 10, 1967, pp.53-59.
44. Wilhm, J.S. Use of biomass units in Shannon's formula. *Ecology*, 49, I, 1968, pp.18-24.

TIME STRUCTURE OF POPULATIONS AND A METHOD
OF FORECASTING THEIR ABUNDANCE

V.A. Abakumov

S U M M A R Y

The systematic-structural analysis of a population has shown that the main element of its time structure is a l o c h o s, that is a totality of specimens which are at the same stage of development. Lochos performs a genealogical function whereas biogeocenosis bears an ecological one.

Peculiarities of the time structure of the population which are determined by the method of assessing the recruitment rate suggested by Monastyrsky, affect substantially the accuracy of abundance forecasts.